

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Марченко Александра Александровна

**Вокальное и репродуктивное поведение
у представителей отрядов Falconiformes и Accipitriformes**

1.5.12 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2022

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель

Бёме Ирина Рюриковна
доктор биологических наук,
профессор

Официальные оппоненты

Опаев Алексей Сергеевич
доктор биологических наук
ФГБУН Институт проблем экологии и
эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
лаборатория сравнительной этологии и
биокоммуникации,
старший научный сотрудник

Венгеров Петр Дмитриевич
доктор биологических наук, доцент
ФГБОУ ВО «Воронежский государственный
педагогический университет»,
факультет естественно-географический,
кафедра биологии растений и животных,
профессор

Рубцов Александр Сергеевич
кандидат биологических наук
ГБУ культуры города Москвы
«Государственный Дарвиновский музей»,
научно-исследовательский отдел,
зав. отделом

Защита диссертации состоится 21 ноября 2022 г. в 15:30 на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. 389.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д.27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <http://istina.msu.ru/dissertations/491820473/>

Автореферат разослан « ___ » _____ 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Перфильева К.С.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. У птиц вокализация служит одним из важнейших (наряду со зрением) способов коммуникации. Вокальные репертуары многих видов велики и разнообразны, обладают внутренней структурой и организацией. При этом вокализация разных особей может интегрально характеризовать их генетические, физиологические, онтогенетические и другие особенности (Kroodsma, Miller, 1996). Большинство данных как о вокализации, так и о вокальном онтогенезе птиц получены при изучении развития песни и позывов у певчих птиц (Беме, 1986, 2006а, 2006б, 2013; Catchpole, Slater, 2008). Однако до сих пор немного известно о развитии вокализации у представителей других отрядов.

У птиц, которые не имеют вокального обучения, развитие акустических сигналов может происходить двумя способами. В первом случае частотные и временные характеристики звуков изменяются постепенно по мере роста тела птенца и развития его звукопроизводящего органа (сиринкса) (Wurdinger 1970; Meinert & Bergmann 1983; ten Thoren, Bergmann 1987a, 1987b; Adret, 2012). Во втором случае изменение высокочастотных ювенильных сигналов на низкочастотные взрослые происходит скачкообразно в определенный и очень короткий период жизни птицы. Этот процесс называют ломкой голоса (Abs, 1983; Radford, 2004; Klenova et al., 2007, 2010, 2014; Klenova, Kolesnikova, 2013).

Какими факторами обуславливается развитие сигналов по постепенному или скачкообразному механизму остается неясным. Поэтому исследование развития акустических сигналов в онтогенезе, а также сравнение птенцовой и взрослой вокализации актуальны и позволят по-новому взглянуть на многие аспекты биологии птиц, в частности, на особенности становления поведения, ключевые механизмы, действующие в процессе онтогенеза, а также на филогению отдельных групп.

Пик научного интереса к репродуктивному поведению и вокализации дневных хищных птиц приходится на вторую половину XX века. Этот интерес вызван попытками разведения в неволе видов для соколиной охоты и реинтродукции в природу (Berry, 1968, 1970, 1972; Olendorff, 1968; Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977). В этот период появляются первые работы по описанию вокализации хищных птиц, но для многих видов описание остается только качественным, а данные о вокализации птенцов и ее развитии отсутствуют.

Изучение вокального репертуара хищных птиц и онтогенеза вокализации расширяет имеющиеся данные о поведении неворобьиных птиц. В настоящий момент онтогенез вокализации изучен всего у трех десятков видов (из более чем пяти тысяч), и многие закономерности до сих пор остаются неясными. На практике эти знания облегчают полевые наблюдения, мониторинг редких видов и биоакустические наблюдения. Например, по спектрограммам звуков можно будет определять возраст птенцов, находящихся в гнезде, не беспокоя пару вторжением в гнездо.

Сезонная динамика уровня гормонов, а также влияние гормонов на репродуктивное поведение и вокализацию особей подробно описано на примере воробьинообразных (Wingfield et al., 1978, 1987; Garamszegi et al., 2005; Ketterson et al., 2005; Fusani, 2008; Apfelbeck et al., 2016). Сезонная динамика уровня гормонов у дневных хищных птиц, однако, также остается практически не изученной (Rehder et al., 1986; Mays et al., 1991). Однако знание о гормональном статусе может пролить свет на взаимодействие самки и самца в паре, в частности объяснить агрессию самок. Практическое применение позволит решить проблемы, связанные с разведением хищных птиц в неволе, например (1) определение уровня стресса птиц в неволе по кортикостерону, (2) предсказание успеха/неуспеха размножения созданной пары, (3) определение причины неуспеха размножения пары (особенно актуально для редких видов, таких, как кречет, балобан и сапсан).

Цель и задачи исследования. Целью данного исследования является изучение вокального и репродуктивного поведения у представителей отрядов Falconiformes (балобан *Falco cherrug*, кречет *F. rusticolus*, сапсан *F. peregrinus*) и Accipitriformes (ястреб-тетеревятник *Accipiter gentilis*).

Задачи исследования:

1. описать репертуар взрослых птиц и птенцов,
2. проследить изменения птенцовых сигналов в онтогенезе,
3. выявить половые и межвидовые различия в вокализации взрослых птиц,
4. оценить гормональный статус размножающихся и неразмножающихся птиц (уровень тестостерона и кортикостерона на примере ястреба-тетеревятника).

Научная новизна. Впервые дана характеристика и количественное описание вокализации для двух видов соколов (балобан, кречет) и ястреба-тетеревятника, выявлены половые и межвидовые отличия сигналов. Впервые показано развитие сигналов птенцов балобана, сапсана и ястреба-тетеревятника с момента вылупления до вылета из гнезда. Обнаружено, что частотные характеристики сигналов изменяются постепенно по мере роста птенца. Впервые для ястреба-тетеревятника оценена сезонная динамика уровня тестостерона и кортикостерона и показано, что у размножающихся птиц сезонная динамика тестостерона выражена сильнее, а уровень кортикостерона выше, чем у птиц, которые не участвуют в размножении.

Научное и практическое значение. Результаты исследования вносят вклад в изучение вокализации у неворобьиных птиц и понимание закономерностей эволюции вокальных сигналов. Нами показано, что соколообразные имеют более разнообразный репертуар и изменчивую структуру сигналов, чем ястребообразные. Дальнейшее изучение вокализации у соколообразных и ее сравнение с вокализацией родственных отрядов – попугаеобразных и воробьинообразных, поможет по-новому взглянуть на эволюцию сигналов у птиц. Описание вокального онтогенеза у дневных хищных птиц вносит вклад в изучение фундаментальной проблемы развития сигналов у неворобьиных птиц и определения факторов, влияющих на ход развития сигналов. Описание

сезонной динамики уровня гормонов для ястреба-тетеревятника является первой работой для этого вида и третьей для дневных хищных птиц. Дальнейшие исследования гормонального статуса у хищных птиц имеет большое прикладное значение. По уровню тестостерона и кортикостерона можно будет оценить благополучие птиц при содержании в неволе, а также оценить готовность птиц к размножению, что особенно важно в сохранении и разведении редких и исчезающих видов.

Методология и методы исследования. Все данные были собраны в «Питомнике редких видов птиц ВИТАСФЕРА». Методическая основа данного исследования включает в себя детальный биоакустический анализ (запись звуков в полевых условиях, измерение звуков и статистическая обработка) и измерение концентрации гормонов в крови (взятие крови из плечевой вены, выделение плазмы, иммуноферментный анализ при помощи стандартных наборов DRG (Германия) и статистическая обработка). Запись звуков проводили для индивидуально помеченных птенцов при помощи профессионального магнитофона Marantz PMD-660 и репортерского микрофона Audio-Technica ATR 6550 (ATR 55). Звуки индивидуально распознаваемых взрослых особей записывали при помощи автоматического рекордера Song Meter SM4. Обработку звуков проводили в программах Kaleidoscope Pro Analysis Software и Avisoft SASlab Pro. Взятие крови проводили раз в месяц от индивидуально помеченных ястребов-тетеревятников. Статистическая обработка была проведена в программе STATISTICA 8.0.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. В вокальном репертуаре дневных хищных птиц присутствуют сигналы, в равной степени используемые самцом и самкой, а также сигналы, характерные только для самок. Отличия в частотных характеристиках сигналов самцов и самок связаны, по-видимому, с отличием в размере полов: более крупная самка издает более низкие по частоте сигналы.

2. Репертуар у соколов более разнообразен и сложен, чем у ястреба-тетеревятника, и включает разные по структуре токовые сигналы самцов и самок (у балобана и кречета), а также несколько разных тревожных сигналов, употребление которых зависит от контекста.

3. В отличие от многих других видов с птенцовым типом развития, вокальный онтогенез у дневных хищных птиц относится к постепенному, а не скачкообразному типу.

4. Низкий уровень тестостерона и его слабая сезонная динамика у ястреба-тетеревятника связана, вероятно, с формированием пары на длительный срок и многолетним использованием гнездовых участков.

5. Высокий уровень кортикостерона, описанный как для размножающихся, так и неразмножающихся ястребов-тетеревятников из питомника, сходен с уровнем кортикостерона у диких ястребов-тетеревятников. По-видимому, высокие концентрации этого гормона характерны для всех дневных хищных птиц.

Личный вклад автора. Соискатель лично принимал участие во всех этапах работы: в планировании исследования, сборе данных в полевых условиях, спектрографическом анализе звуков и обработке проб, статистической обработке данных, анализе и обобщении результатов, подготовке рукописей и публикации статей, написании докладов и представлении результатов работы на всероссийских и международных конференциях.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов обоснована достаточным объемом данных, воспроизводимостью результатов, использованием современных методов как записи и анализа звуков, так и иммуноферментного анализа, корректным применением статистических методов, критическим анализом результатов исследования и сопоставлением их с актуальными данными из литературы.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на XXVI Международном Биоакустическом конгрессе (Харидвар, Индия, 2017), VI Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2017), Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018), Всероссийской конференции "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы" (Звенигородская биостанция МГУ имени С.Н. Скадовского, 2018), XV Международной орнитологической конференции Северной Евразии памяти М.А. Мензбира (Иркутск, 2021), VIII Международной конференции РГХП, посвященной памяти А.И. Шепеля (Воронеж, 2021), на заседании лаборатории Орнитологии и на заседании кафедры зоологии позвоночных животных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (2022).

Публикации. По материалам кандидатской диссертации опубликовано 13 печатных работ, из них: 3 статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science, 4 статьи в научных сборниках и 6 тезисов докладов.

Во всех опубликованных работах вклад автора является определяющим. Автор принимал активное участие как в постановке научных задач, сборе материала и его обработке, так и в трактовке полученных результатов, подготовке текстов статей и представлении их в редакции журналов, а также в переписке с редакторами и рецензентами.

Структура и объем работы. Диссертационная работа изложена на 149 страницах, содержит 15 таблиц, 74 рисунка и состоит из следующих разделов: введение, обзор литературы, материалы и методы исследования, результаты (в трех главах) и общее обсуждение результатов, заключение, выводы, публикации по теме диссертации, список литературы и приложение. Список литературы включает 151 источник, из которых 129 – на английском языке.

Благодарности. Выражаю особую благодарность своему научному руководителю – д.б.н., профессору И.Р. Бёме за помощь и советы в ходе выполнения работы, за предоставление литературных данных и необходимого оборудования. Благодарю к.б.н., директора «Питомника редких видов птиц ВИТАСФЕРА» Е.И. Сарычева за уникальную возможность проведения исследований в питомнике и обучение работы с хищными птицами,

А.Б. Сарычеву за помощь при сборе материала, а также за готовность и желание делиться опытом и знаниями, к.б.н. М.Я. Горецкую за обучение и помощь в сборе и обработке материала по гормональному статусу, А.А. Царелунга, Н.А. Сильвестрова за помощь в сборе и обработке нескольких образцов. Также выражаю искреннюю благодарность своей маме, Марченко Светлане Викторовне, за неоценимую поддержку на всех этапах подготовки диссертационного исследования. Благодарю всех друзей и коллег, кто прямо или косвенно помогал при написании этой работы и вдохновлял своим опытом! *Исследование поддержано грантом РФФИ 19-34-90190.*

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. Обзор литературы

В первой части обзора литературы дается краткая характеристика устройства сирикса на примере воробьинообразных и соколообразных, описывается развитие сигналов у изученных видов среди неворобьиных птиц, которые сгруппированы в зависимости от степени зрелости вылупляющихся птенцов. Вторая часть посвящена взаимосвязи репродуктивного поведения и динамике тестостерона и кортикостерона на примере воробьинообразных и изученных видов среди дневных хищных птиц. В третьей части приводится краткая биология видов, включенных в данное исследование (балобан, кречет, сапсан, ястреб-тетеревятник).

ГЛАВА 2. Материалы и методика

Запись звуков взрослых птиц и птенцов, сбор образцов крови, а также наблюдение за птицами проводили в «Питомнике редких видов птиц ВИТАСФЕРА» (Россия, Раменский район Московской области) с 2017 по 2022 год.

Вокализация. Весь объем собранного материала представлен в таблице 1. Запись звуков у взрослых птиц, содержащихся в вольерах, вели при помощи автоматического рекордера Song Meter SM4 (сонгметр) в сезон размножения до появления птенцов (балобаны, кречеты, ястребы-тетеревятники) и в период осеннего токования (ястребы-тетеревятники, сапсаны). Для всех видов соколов запись вели для пары (за исключением импринтированных на человека особей), ястребов-тетеревятников записывали индивидуально в период осеннего токования (6 пар) и совместно самца и самку в сезон размножения (3 пары). Птенцов, до определенного возраста выращиваемых человеком, записывали индивидуально при помощи профессионального магнитофона Marantz PMD-660 и репортерского микрофона Audio-Technica ATR 6550 (ATR 55) перед кормлением, когда птенцы активно вокализируют, а также во время других зоотехнических процедур.

Первичную обработку записей, сделанных при помощи сонгметра, проводили в программе Kaleidoscope, дальнейшую (для всех записей) в программе Avisoft SASlab Pro. Для обработки выбирали звуки хорошего качества (без наложения звуков других особей и постороннего шума) и старались не выбирать звуки, идущие в записи подряд. Классификацию звуков по типам проводили в соответствии с функцией, звучанием и

спектрографическими параметрами. Для соколов проводили длительные наблюдения, предшествующие записям, а также маркировали голосом звуки самца и самок в тестовых записях, чтобы избежать ошибок при расшифровке.

Таблица 1. Объем собранного и обработанного материала.

Вид		Аудиозаписи	№ особей	Количество измеренных звуков
Кречет взрослые особи		214 часа Song Meter SM4	11 (5 пар+1 импринт)	4823
Балобан	Взрослые особи	260 часов Song Meter SM4	11 (5 пар+1 импринт)	5138
	Птенцы	122 минуты Marantz PMD-660	41	1162
Сапсан	Взрослые особи	84 часа Song Meter SM4	5 (1 пара+3 импринта)	162
	Птенцы	32 минуты Marantz PMD-660	5	320
Ястреб-тетеревятник	Взрослые особи	792 часа Song Meter SM4	12 (6 пар)	1826
	Птенцы	158 минут Marantz PMD-660	33	1525
Всего		1355,2 часов	39 взрослых 79 птенцов	11949 сигналов взрослых 3007 сигналов птенцов

Для всех типов звуков взрослых птиц и птенцов измеряли следующие параметры: значение основной частоты в начале и конце звука ($F_{0нач}$ и $F_{0кон}$), максимальное (F_{0max}) и минимальное (F_{0min}) значение основной частоты, значение доминантной частоты (F_{peak}) и длительность, а также глубину частотной модуляции как разность между F_{0max} и F_{0min} (рис. 1). В сигналах выпрашивания пищи всех трех видов птенцов для каждого измеренного звука учитывали также наличие или отсутствие нелинейных феноменов (Володин и др., 2005).

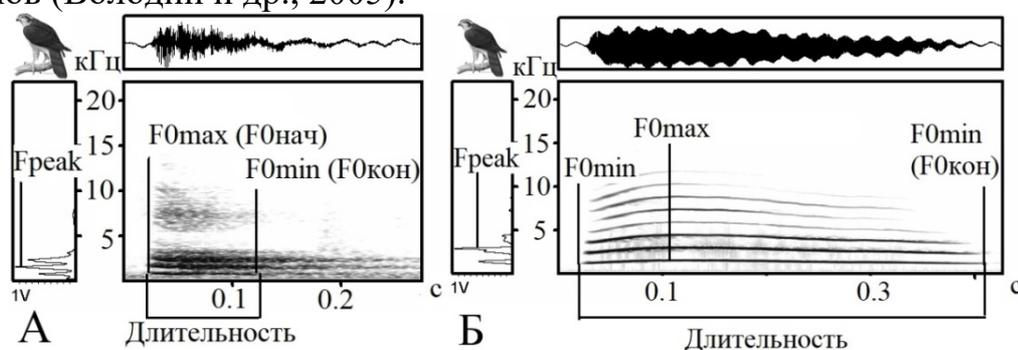


Рис. 1. Пример измерения звуков. А контактный сигнал взрослого самца ястреба-тетеревятника, Б сигнал выпрашивания пищи птенца ястреба-тетеревятника. Обозначения см. текст.

Статистический анализ проводили в программе STATISTICA 8.0. Данные представлены как среднее \pm SD, различия считали достоверными при $p < 0.05$. И для взрослых птиц, и для птенцов в анализ включали значение медианы по каждому типу сигнала. Различия между самцами и самками, а также разными видами взрослых птиц оценивали при помощи непараметрического критерия парного сравнения Манна-Уитни (Mann-Whitney U-test), внутри вида и пола сигналы сравнивали непараметрическим критерием множественного сравнения Крускал-Уоллиса (Kruskal-Wallis ANOVA). Для сравнения сигналов одного типа одной птицы в разные сезоны использовали непараметрический критерий для парного сравнения зависимых выборок Wilcoxon signed-rank test. Для оценки изменения основной частоты в сигналах птенцов использовали непараметрический критерий Крускал-Уоллиса. Все время наблюдения за птенцами разбивали на периоды в 10 дней, с тем расчетом, чтобы в каждый возрастной период попало минимум 5 птенцов. Птенцы ни внутри периода, ни между ними не повторяются.

Гормональный статус. Образцы крови собирали у 12 размножающихся и 12 не размножающихся (содержащихся одиночно) ястребов-тетеревятников (6 самцов и 6 самок в каждой группе) ежемесячно в течение года (кроме февраля и июля в связи с особенностями работы питомника). Для взятия крови птиц отлавливали, кровь брали из плечевой вены. От момента входа в вольер до взятия крови проходило не более 3 мин, что важно для измерения базового уровня кортикостерона. Птиц выпускали после полной остановки крови. Если у птицы не удавалось взять кровь ни из одной вены на двух крыльях, повторного взятия в этот же месяц не проводили. Сразу после взятия образцы центрифугировали в течение 15 минут и отбирали сыворотку, которую затем замораживали. Уровень гормонов определяли иммуноферментным анализом при помощи стандартных наборов производства DRG (Германия). Статистический анализ проводили в программе STATISTICA 8.0. Использовали критерий парного сравнения Mann-Whitney U test для сравнения концентраций кортикостерона и тестостерона самцов и самок, а также для сравнения концентраций гормонов у размножающихся и не размножающихся птиц.

ГЛАВА 3. Вокализация взрослых птиц

Балобан и кречет. Репертуар близких видов – балобана и кречета – крайне схож и состоит из одинакового набора сигналов сходной структуры и функций. Все сигналы обычно употребляются сериями, отдельные звуки довольно часто зашумлены, вплоть до скрытия структуры. Частотно-временные характеристики сигналов репертуара представлены в таблице 2.

Токовые сигналы используются как контактные, при рекламе самцом гнезда и ритуале передачи пищи. Серию токования инициирует обычно самец (в 80% случаев). В серии совместного токования самец вокально активнее, чем самка (60-70% звуков самцовые). У самцов и самок токовые сигналы отличаются по всем измеряемым параметрам. Токовые сигналы самок могут быть или

одиночными, сходными с самцовыми, или трелью, но всегда ниже по основной частоте, чем токовые сигналы самцов. Количество одиночных сигналов и трелей, а также их структура, у самок кречета и балобана не отличаются (рис. 2).

Таблица 2. Частотно-временные характеристики сигналов балобана, кречета (N=11, 5 самцов и 6 самок) и сапсана. Данные представлены как среднее±SD.

Тип сигнала / Параметр	F0 max, кГц	F0min, кГц	Доминантная частота, кГц	Длительность, с	Глубина частотной модуляции, кГц
Балобаны					
Ток самцы	1.79±0.551	1.74±0.540	2.26±0.727	0.097±0.030	0.10±0.089
Ток самки	1.01±0.288	0.97±0.283	1.79±0.425	0.185±0.134	0.08±0.100
Протяжные вопли	0.95±0.354	0.91±0.113	1.23±0.508	1.068±0.484	0.14±0.300
Собственно вопли	1.06±0.227	1.01±0.121	1.70±0.606	0.398±0.112	0.09±0.200
Окрикивание	0.97±0.156	0.91±0.159	1.99±0.311	0.186±0.082	0.09±0.111
Опасность сверху	2.01±0.783	2.00±0.758	2.56±1.183	0.360±0.139	0.15±0.157
Конфликтные	1.49±0.638	1.35±0.574	1.76±0.661	0.313±0.217	0.16±0.237
Кречеты					
Ток самцы	1.95±0.366	1.87±0.352	2.05±0.312	0.105±0.026	0.12±0.110
Ток самки	0.97±0.316	0.95±0.315	1.53±0.437	0.218±0.134	0.08±0.074
Протяжные вопли	0.95±0.175	0.93±0.17	1.29±0.470	1.05±0.373	0.09±0.085
Собственно вопли	1.06±0.096	1.04±0.104	1.62±0.524	0.367±0.096	0.08±0.073
Окрикивание	0.97±0.243	0.95±0.250	1.99±0.240	0.152±0.035	0.080±0.075
Опасность сверху	2.34±0.466	2.25±0.471	2.41±0.501	0.301±0.101	0.185±0.171
Конфликтные	1.01±0.526	0.86±0.352	1.09±0.584	0.297±0.081	0.209±0.393
Сапсаны					
Токовый 1 слог	0.50±0.08	0.48±0.08	1.23±0.86	0.113±0.012	0.06±0.06
2 слог (3 птицы)	3.31±0.49	2.10±0.28	3.38±0.90	0.142±0.046	1.21±0.40
Недовольство (2 птицы)	1.70±0.32	1.61±0.25	1.75±0.41	0.114±0.064	0.11 ±0.13
Окрикивание (1 птица)	0.84±0.32	0.74±0.30	1.78±1.12	0.336±0.151	0.12±0.087
Опасность сверху (1 птица)	0.57±0.07	0.57±0.07	2.90±0.30	0.061±0.012	0.02±0.03

Сигналы самок кречета ниже по основной частоте, чем сигналы самок балобана ($p < 0.05$, Mann–Whitney U test), длительность сигналов не различается. Сигналы самцов балобана и кречета не отличаются по основной

частоте, но различаются по длительности: у самцов кречета токовые сигналы длиннее ($p < 0.05$, Mann–Whitney U test).

Вопли – самый полифункциональный сигнал, он был разделен нами на собственно вопли и протяжные вопли. Эти сигналы имеют одинаковую структуру, но разную длительность – протяжные вопли до 2 с ($p < 0.05$, Wilcoxon signed-rank test). Основная функция воплей – привлечение внимания партнера и смена социального контекста, часто с них начинается серия токования. Самки используют собственно вопли как требовательный сигнал выпрашивания пищи, обращенный к самцу. Протяжные вопли выполняют угрожающую функцию, обычно направленную на наземного хищника, реже на партнера. Оба типа воплей отличаются у балобана и кречета по параметрам основной частоты ($p < 0.05$, Mann–Whitney U test).

Сигнал *окрикивания* чаще всего используют самки во время защиты кладки и птенцов, а также самцы, включенные в процесс насиживания и кормления птенцов. Это самый шумный сигнал в репертуаре балобана и кречета, по частотно-временным параметрам у этих видов не отличается.

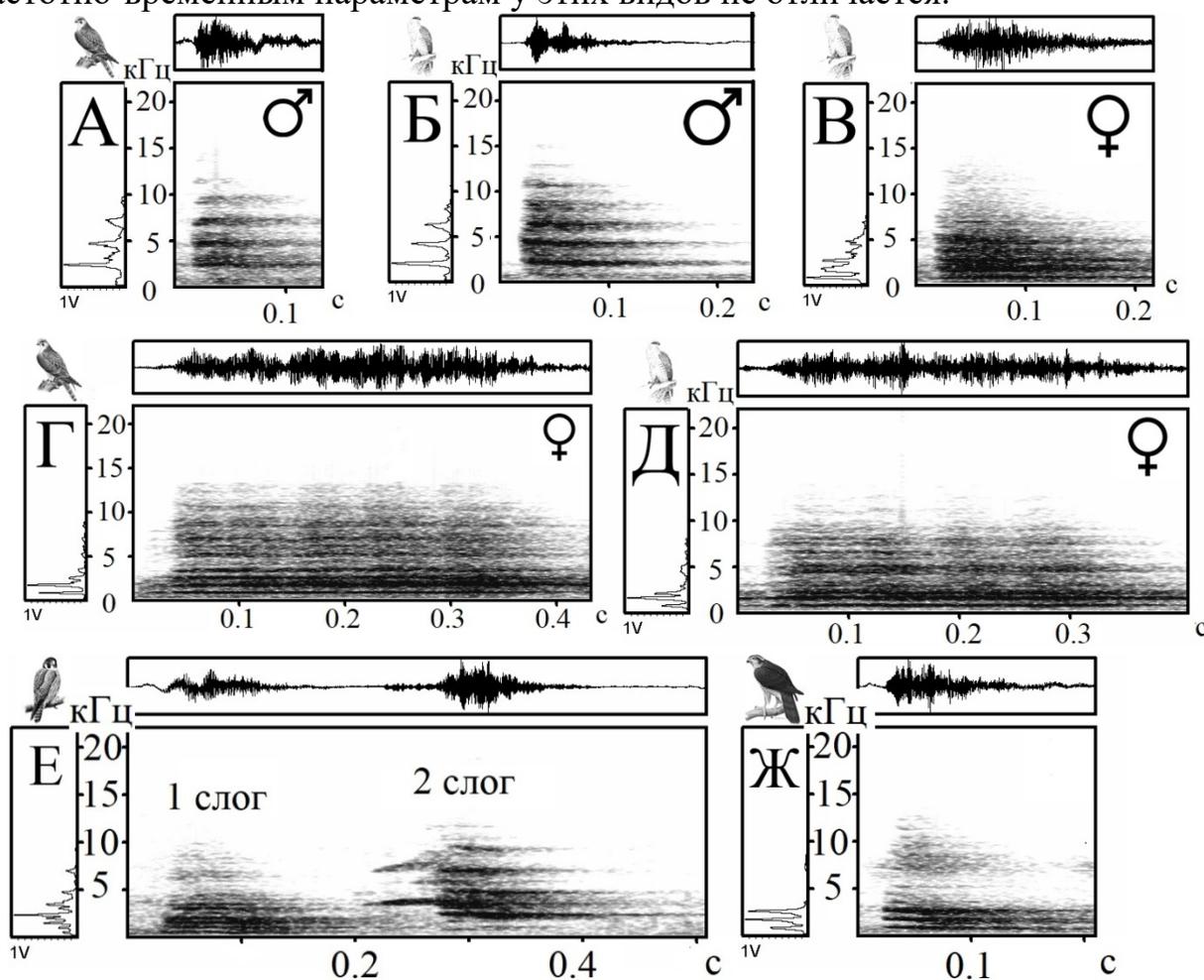


Рис. 2. Токовые сигналы у дневных хищных птиц.

А токовый сигнал самца балобана, Б токовый сигнал самца кречета, В одиночный токовый сигнал самки на примере кречета, Г токовая трель самки балобана, Д токовая трель самки кречета, Е токовый сигнал сапсана, Ж токовый (контактный) сигнал ястреба-тетеревятника.

Сигнал «*опасность сверху*» выделен нами в отдельный тип из-за особой функции – реакции на пролетающую крупную птицу (сарыч или ворон) – и структуры, отличной от сигнала окрикивания. К *конфликтным* мы относили все разнообразие сигналов, используемых в ответ на прямую агрессию другой птицы. Параметры сигналов двух последних типов не сравнивали у кречета и балобана из-за редкости их использования и маленькой выборки.

Сапсан. В репертуаре сапсана присутствуют сигналы, сходные по функциям с сигналами балобана и кречета – это *токовые сигналы, окрикивание, вопли* (не были записаны в нашем исследовании) и «*опасность сверху*» (табл. 2). Все сигналы сапсана по структуре отличаются от сходных по функциям сигналов балобана и кречета. Например, токовый сигнал не отличается у самцов и самок и состоит из двух «слов» - повторяющихся низких и высоких звуков (рис. 2). Пятый тип – *недовольство* – в отличие от балобана и кречета, у сапсана используется как контактный сигнал в паре и никогда при прямой агрессии. По функциям он больше сходен с собственно воплями балобана и кречета и является одним из самых часто употребляемых сигналов.

Ястреб-тетеревятник. Некоторые сигналы ястреба-тетеревятника по характеру использования имеют сходство с сигналами соколов, поэтому получили такие же названия (табл. 3).

Токовый (*контактный*) сигнал и *окрикивание* используют и самцы, и самки, как и у соколов. *Вопли* (протяжные тональные звуки, как и у соколов) используют только взрослые самки. Как сигнал *дискомфорта* и *недовольства* используются высокочастотные свисты. Пятый сигнал не имеет аналога в репертуаре соколов – это вокализация при *спаривании*.

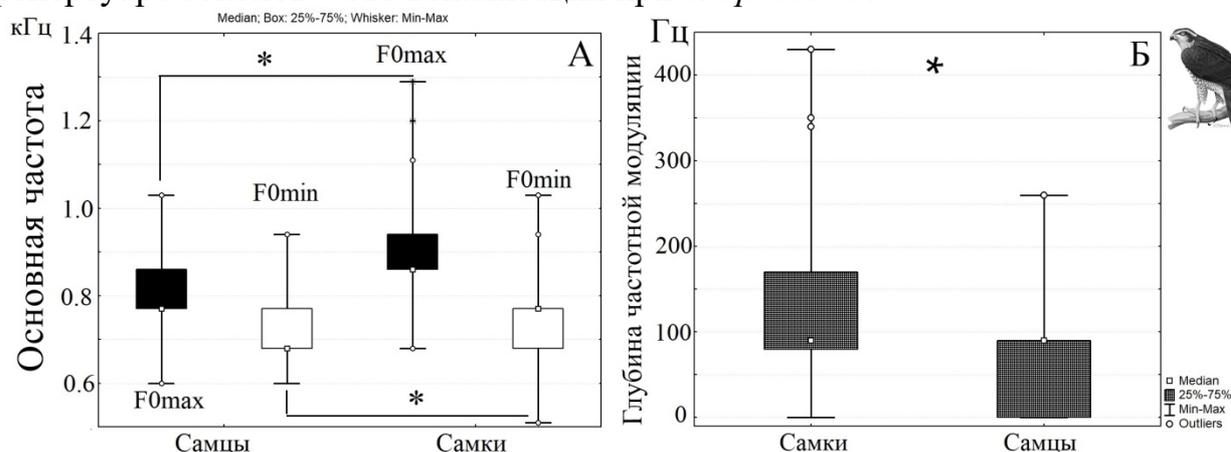


Рис. 3. Частотные характеристики контактного сигнала «kek» у самцов и самок ястреба-тетеревятника. А основная частота, Б глубина частотной модуляции (N=6, Mann — Whitney U-test, * p<0.05).

В отличие от вокализации соколов, которая состоит из серий повторяющихся звуков (у всех типов сигналов), в вокализации ястребов-тетеревятников в четкие серии сгруппированы только сигналы окрикивания (9±4.6 звука в серии) и сигналы при спаривании (29±9.96 звуков, длина серии зависит от длительности копуляции, в среднем 10.6±4.1 с). Остальные сигналы

(контактные, вопли и недовольные свисты) используются одиночно или с большими интервалами.

Таблица 3. Частотно-временные характеристики сигналов в репертуаре взрослых ястребов-тетеревятников. Данные представлены как среднее±SD, N=12 (6 самок и 6 самцов).

Тип сигнала / Параметр	F0max, кГц	F0min, кГц	Fpeak, кГц	Длительность, с	Глубина частотной модуляции, кГц
Контактный сигнал («кек»)					
Самцы	0.813±0.092	0.721±0.075			0.09±0.067
Самки	0.88±0.096	0.76±0.086	1.65±0.471	0.127±0.03	0.12±0.087
Mann–Whitney U test	p<0.001 Z=6,01 U=28012	p<0.001 Z=4,48 U=29091	p=0.443	p=0.147	p<0.005 Z=2,60 U=3458
Окрикивание					
Самцы	1.49±0.259	1.37±0.246			
Самки	1.37±0.176	1.26±0.168	2.34±0.489	0.138±0.030	0.13±81.2
Mann–Whitney U test	p<0.05 Z=-2.31 U=899.5	p<0.05 Z=-2.37 U=888.5	p=0.228	p=0.168	p=0.812
Вопли					
Самки N=5	1.94±0.462	1.13±0.272	2.50±0.629	0.560±0.069	0.81±0.478
Спаривание					
Самцы	1.02±0.110	0.814 ±0.156	1.32±0.81	0.325±0.04	0.22±0.140
Самки	0.77±0.112	0.77±0.115	0.86±740.1	0.223±0.06	0.115±0.107
Mann–Whitney U test	p<0.01 Z=-11.56 U=823	p<0.01 Z=-6.63 U=3447	p<0.01 Z=-6.35 U=3592	p<0.01 Z=-10.491 U=1434	p<0.01 Z=-5.395 U=4090
Недовольство (свисты)					
Оба пола	6.90±1.746	2.14±0.211	5.84±1.127	0.550±0.150	4.76±0.765

Сигналы самцов и самок отличаются по основной частоте (контактные, окрикивание), длительности (контактные) или всем измеряемым параметрам (сигналы при спаривании p<0.05, Mann—Whitney U-test). Только в контактных сигналах основная частота у сигналов самок выше, чем у самцов (рис. 3). Вопли у самок ястреба-тетеревятника, как и у соколов, выполняющие функцию требования, индивидуализированы, хорошо отличаются как на слух, так и по спектрограмме. У пяти самок вопли отличаются по всем измеряемым параметрам (p<0.001, Kruscal-Wallis ANOVA).

Сигнал окрикивания у ястреба-тетеревятника в отличие от соколов – это генерализованная реакция при обороне территории, гнезда или птенцов от хищника. Также этот сигнал иногда употребляет самка, чтобы отогнать самца от гнезда с недавно вылупившимися птенцами.

ГЛАВА 4. Репертуар и развитие вокализации птенцов

Вокальный репертуар птенцов. Самый используемый сигнал всех птенцов (балобан, сапсан и ястреб-тетеревятник) – сигнал *выпрашивания пищи*, обращенный к самке своего вида или кормящему человеку, он присутствует с момента вылупления (табл. 4). У всех видов это тональный, слабо модулированный сигнал с большим числом нелинейных феноменов, однако у ястребов-тетеревятников в сигналах меньше шума, чем у соколов. Второй сигнал репертуара – *сигнал дискомфорта* – был записан только у балобана и ястреба-тетеревятника. Это реакция на испуг, конкуренцию за пищу с сибсами или холод. У ястреба-тетеревятника два сигнала дискомфорта, употребляющиеся в сходных ситуациях, – короткие «твиты» и трель. Сигналы дискомфорта обоих видов модулированы по частоте в среднем в два раза сильнее, чем сигнал выпрашивания пищи (например, 0.59 ± 0.21 кГц и 1.03 ± 0.21 кГц соответственно для птенцов балобана в возрасте 10–19 дней).

Таблица 4. Частотно-временные характеристики сигнала выпрашивания пищи для трех видов птенцов. Данные представлены как среднее \pm SD. Для сапсана статистического анализа не проводили из-за маленькой выборки.

Возраст, дни	Птенцы N	F0 max, кГц	F0 min, кГц	Доминантная частота, кГц	Глубина частотной модуляции, кГц	Длительность, с
Балобан						
0-9	22	2.41 \pm 0.29	1.65 \pm 0.23	2.96 \pm 0.94	0.76 \pm 0.20	0.606 \pm 0.10
10-19	10	1.80 \pm 0.25	1.21 \pm 0.12	2.57 \pm 0.77	0.59 \pm 0.21	0.540 \pm 0.12
20-29	9	1.39 \pm 0.24	1.03 \pm 0.16	2.74 \pm 0.76	0.36 \pm 0.15	0.266 \pm 0.07
Kruskal-Wallis ANOVA		H=29.4, p<0.001	H=30.3, p<0.001	H=2.7, p=0.257	H=16.6, p<0.001	H=21.2, p<0.001
Сапсан						
0-9	2	2.23 \pm 0.193	1.45 \pm 0.162	5.35 \pm 1.06	0.574 \pm 0.07	0.77 \pm 0.220
10-19	3	1.86 \pm 0.331	1.09 \pm 0.105	3.72 \pm 0.650	0.487 \pm 0.111	0.78 \pm 0.264
20-29	4	1.76 \pm 0.181	1.12 \pm 0.079	3.31 \pm 0.466	0.517 \pm 0.109	0.64 \pm 0.192
30-39	3	1.86 \pm 0.191	1.24 \pm 0.162	3.56 \pm 0.879	0.776 \pm 0.127	0.64 \pm 0.214
40-49	3	1.57 \pm 0.267	1.18 \pm 0.150	3.36 \pm 0.755	0.706 \pm 0.168	0.40 \pm 0.239
60	1	1.54 \pm 0.143	1.19 \pm 0.133	3.29 \pm 0.461	0.683 \pm 0.212	0.35 \pm 0.094
Ястреб-тетеревятник						
0-9	10	3.72 \pm 1.11	1.85 \pm 0.21	4.21 \pm 0.96	1.86 \pm 0.890	0.472 \pm 0.10
10-19	7	2.95 \pm 0.94	2.02 \pm 0.73	3.1 \pm 0.69	0.89 \pm 0.525	0.469 \pm 0.15
20-29	6	2.29 \pm 0.62	1.57 \pm 0.54	2.52 \pm 0.52	0.72 \pm 0.442	0.440 \pm 0.13
30-39	5	2.07 \pm 0.67	1.55 \pm 0.59	2.26 \pm 0.43	0.54 \pm 0.363	0.397 \pm 0.17
40-49	5	1.94 \pm 0.45	1.56 \pm 0.47	2.35 \pm 0.38	0.396 \pm 0.11	0.428 \pm 0.08
Kruskal-Wallis ANOVA		H=15.9, p<0.05	H=2.8, p=0.577	H=18.1, p<0.05	H=16.5, p<0.05	H=1.96, p=0.742

Для одного птенца ястреба-тетеревятника, которого выращивала самка, был записан сигнал окрикивания, схожий с сигналами взрослых птиц. У птенцов, выращиваемых человеком, такой сигнал в репертуаре отсутствует.

Изменение частотно-временных параметров в онтогенезе на примере сигнала выпрашивания пищи (ВП). У балобана изменения частотно-временных характеристик было прослежено до возраста 29 дней (из-за особенности выращивания птенцов), у сапсана – до 60 дней. У птенцов обоих видов соколов основная частота сигнала ВП понижается с возрастом (с 1.65–2.41 кГц до 1.39–1.03 кГц у балобана и 1.45–2.23 кГц до 1.19–1.54 кГц у сапсана). Доминантная частота сигнала ВП (F_{peak}) у птенцов балобана не изменяется с возрастом, у птенцов сапсана понижается. Длительность сигнала ВП у птенцов балобана с возрастом понижается, у птенцов сапсана, наоборот, имеет тенденцию к увеличению до 30–39 дней (с 0.574 с до 0.776 с), затем несколько понижается до 0.683 с. Глубина частотной модуляции уменьшается с возрастом у птенцов обоих видов соколов (табл. 4) У *ястреба-тетеревятника*, как и у соколов, с возрастом понижается основная частота (рис. 4) и глубина частотной модуляции сигнала ВП. Доминантная частота понижается, как и у сапсана, но длительность сигнала ВП, в отличие от сигналов соколов, не изменяется (табл. 4). Однако длительность сигналов различаются у птенцов разного пола: у самок сигнал более протяженный, чем у самцов того же возраста ($p < 0.05$, Mann-Whitney U Test).

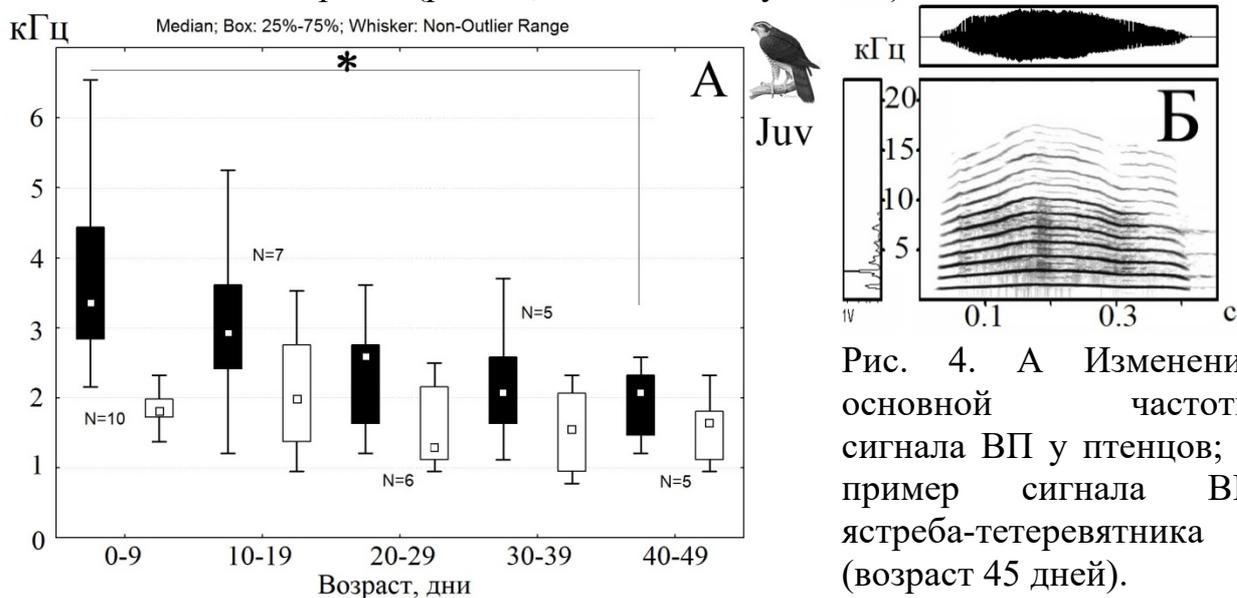


Рис. 4. А Изменение основной частоты сигнала ВП у птенцов; Б пример сигнала ВП ястреба-тетеревятника (возраст 45 дней). (* $p < 0.05$, Kruskal-Wallis ANOVA).

Сравнение частотных характеристик сигнала ВП с сигналами из репертуара взрослых птиц. Сигнал ВП птенцов и собственно вопль взрослых балобанов и вопль взрослых самок ястреба-тетеревятника имеют сходную структуру и функцию, поэтому сравнивать их между собой представляется корректным.

Сигналы старших птенцов *балобана*, участвующих в исследовании (20–29 дней) и взрослых особей уже не отличаются по минимуму основной частоты, но максимум основной частоты и доминантная частота имеют статистически

значимые различия ($p < 0.05$, Mann-Whitney U Test). Однако их значения уже близки, что дает основание исключить наличие ломки голоса у птенцов (рис. 5).

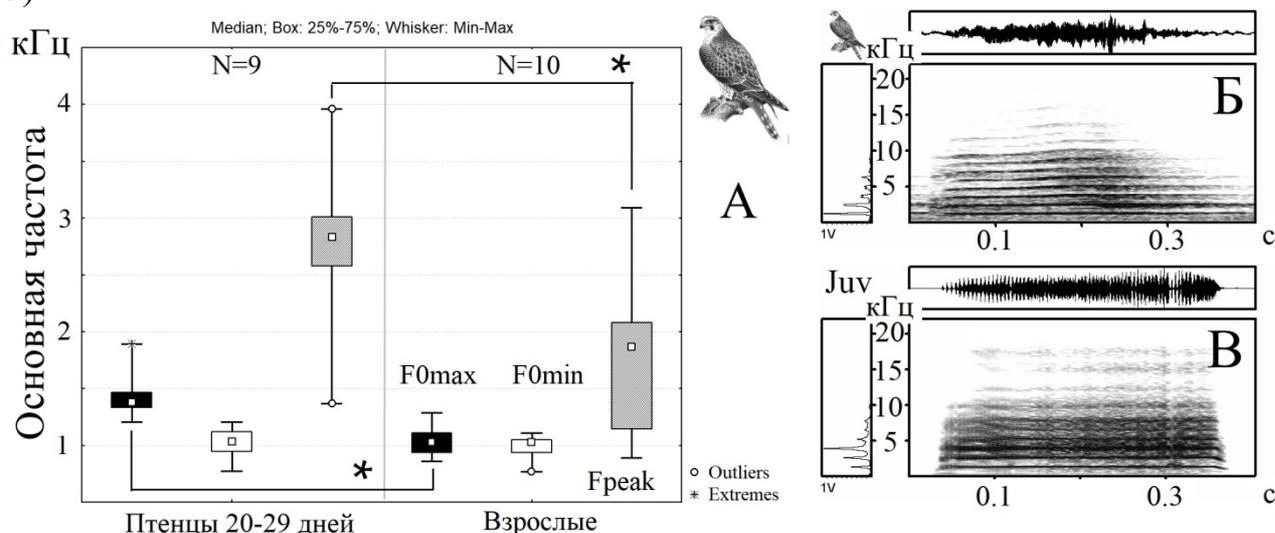


Рис. 5. А Частотные характеристики сигнала выпрашивания пищи птенцов и собственно воплей взрослых особей балобана (* $p < 0.05$, Mann-Whitney U Test), Б собственно вопль взрослого балобана, В сигнал ВП птенца балобана.

Сигналы ВП птенцов *ястреба-тетеревятника* (возраст 40–49 дней, период покидания гнезда) еще отличаются от воплей взрослых самок как по максимуму (1.94 ± 0.45 кГц и 1.63 ± 0.462 кГц соответственно), так и по минимуму основной частоты (1.56 ± 0.47 кГц и 1.13 ± 0.272 кГц соответственно). Однако значения F0 близки, что также исключает ломку голоса у птенцов этого вида. Доминантная частота сигналов ВП птенцов в этом возрасте и воплей самок не отличается ($p > 0.05$, Mann-Whitney U Test).

ГЛАВА 5. Сезонная динамика тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника

Размножающиеся птицы. Уровень тестостерона у *самцов* повышается в период размножения (март-июнь), и остается низким в остальные месяцы. У *самок* пик уровня тестостерона приходится на июнь, также небольшое повышение уровня тестостерона выявлено в октябре. Пониженный уровень **кортикостерона** сохраняется у *самцов* с января по май, концентрация достигает пика к июню и остается высокой до декабря. У *самок* уровень кортикостерона сохраняется довольно высоким в течение всего года.

Неразмножающиеся птицы. Уровень тестостерона у *самцов* и *самок* не отличается в течение всего года. В сезон размножения заметен слабый подъем уровня этого гормона у обоих полов, который сохраняется до августа. При этом абсолютный пик уровня тестостерона приходится на январь. Уровень **кортикостерона** у *самцов* и *самок* отличается в январе и ноябре ($p < 0.05$, Mann-Whitney U test). В оба эти месяца у *самок* уровень кортикостерона

выше, чем у самцов. Самый высокий уровень кортикостерона отмечен в марте, самый низкий – в мае.

Сравнение динамики уровня тестостерона и кортикостерона у размножающихся и одиночных ястребов-тетеревятников. В марте и декабре уровень тестостерона у размножающихся ястребов выше, чем у ястребов, не участвующих в размножении. В январе и сентябре у неразмножающихся птиц обоих полов уровень тестостерона выше, чем у размножающихся. В остальные месяцы уровень тестостерона у этих групп не отличается. Уровень кортикостерона у неразмножающихся птиц в течение всего года ниже, чем у размножающихся: статистически значимых различий нет только в марте для обоих полов и для самок в июне и ноябре (рис. 6).

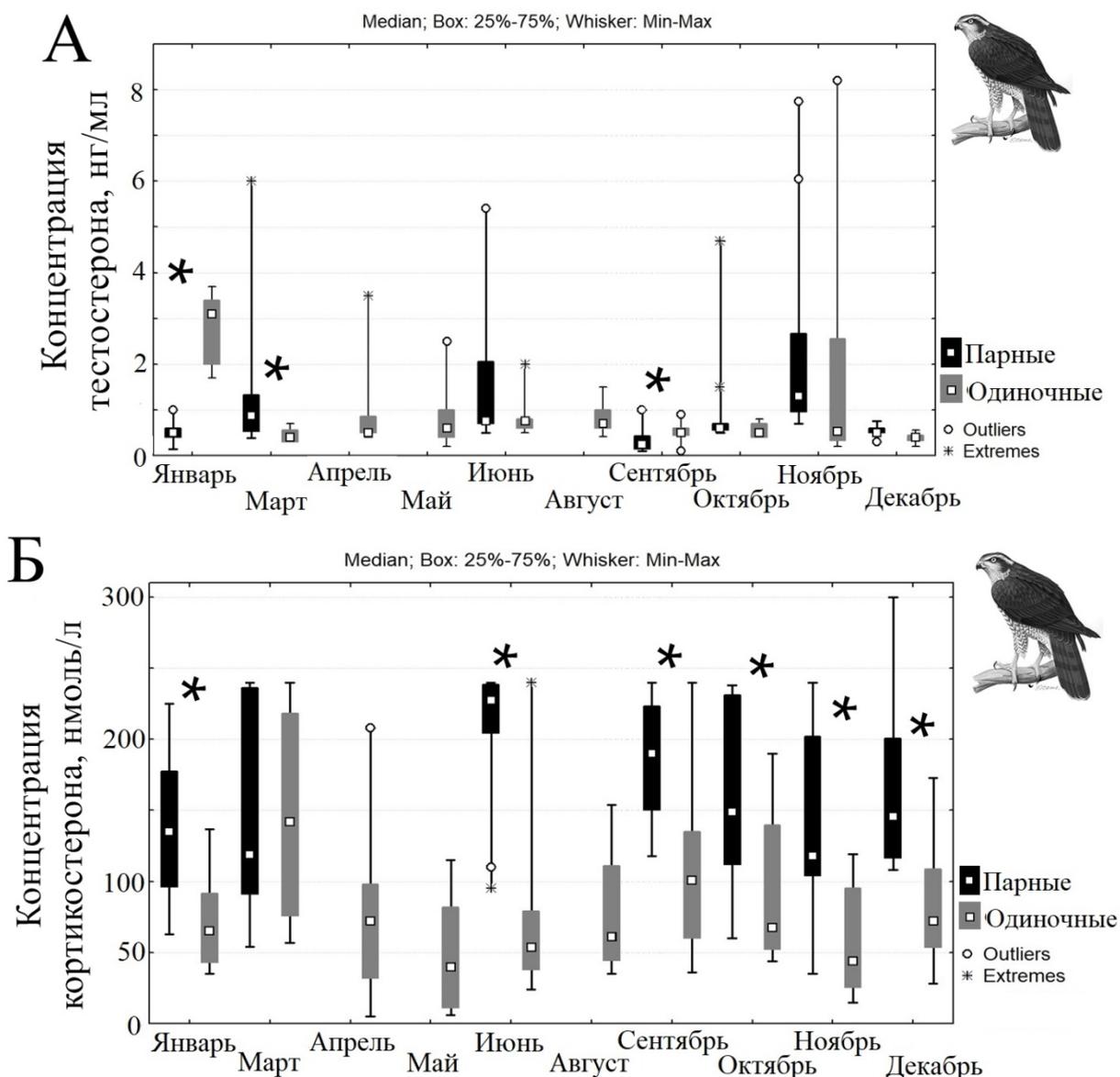


Рис. 6. Сезонная динамика гормонов у размножающихся и одиночно содержащихся ястребов-тетеревятников: А Динамика тестостерона, Б динамика кортикостерона.

N=12 (самцы и самки каждой группы объединены), во все месяцы, кроме для одиночных: март и апрель N=11, май N=9, июнь N=8; для парных: октябрь N=11
*p<0.05, Mann-Whitney U test.

ГЛАВА 6. Общее обсуждение

По данным многих авторов (Berry, 1968, 1970, 1972; Olendorff, 1968; Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977; Jurisevic, 1998; Kenward, 2006) и собственным наблюдениям, репродуктивное поведение соколов и ястребов-тетеревятников в неволе и в природе включает одинаковые этапы взаимодействия и вокализации. В связи с этим мы можем экстраполировать полученные нами в питомнике данные по вокализации и на диких птиц.

Вокализация взрослых птиц. У соколов (балобан, кречет, сапсан) и у ястреба-тетеревятника, как и у других хищных птиц, вокализация играет важную роль и сопровождает разные поведенческие аспекты: коммуникацию партнеров, тревогу, выпрашивание пищи, территориальность и дискомфорт (Olendorff, 1968; Mueller, 1971; Wrege, Cade, 1977; Moller, 1987; Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Carlier, 1995; Jurisevic, 1998; Penteriani, 2001; Debus et al., 2017). Как и у многих видов птиц и млекопитающих (Morton, 1977), низкочастотные шумные звуки у крупных соколов (протяжные вопли и окрикивание) используются для угрозы и демонстрации агрессии, а относительно более высокочастотные связаны с неагрессивным поведением (токовые сигналы и вопли) или страхом (сигнал «опасность сверху»).

У близких видов, таких как балобан и кречет, ястреб-тетеревятник и ястреб Купера *Accipiter cooperii* репертуар крайне сходен как по структуре, так и функциям сигналов (Rosenfield, Bielefeldt, 1991; наши данные). Вокализация сапсана хорошо отличается от вокализации балобана и кречета по структуре сигналов, что не противоречит и молекулярным данным. Балобан и кречет входят в надвидовую группировку *Hierofalco* (Wink et al., 2004; Nittinger et al., 2005; Nittinger et al., 2007; Fuchs et al., 2015), сапсан относится к другой, сестринской группе вместе с *Falco pelegrinoides* и короткохвостым соколом *Falco fasciinucha* (Пфэффер, 2012; Fuchs et al., 2015).

Генетические различия между балобаном и кречетом сопоставимы с различиями подвидов у сапсана (Пфэффер, 2012), однако в вокализации этих видов нами были найдены различия в частотно-временных параметрах сигналов, что может позволить отличать эти виды лучше, чем по молекулярным данным.

Для некоторых видов неворобьиных птиц было показано, что сигналы у более крупного пола длиннее (Farquhar, 1993; Rosenfield, Bielefeldt, 1991; Ballintijn, ten Cate, 1997b). Это подтверждается и для токовых сигналов балобана и кречета, а также сигнала выпрашивания пищи птенцов ястреба-тетеревятника. Однако у взрослых ястребов-тетеревятников длительность сигнала или не отличается у полов, или больше у самцов (в сигнале при спаривании).

Отличие сигналов самцов и самок у балобана и кречета не только по частотно-временным характеристикам, но и по структуре, было показано нами впервые.

Сравнение вокализации у соколов и ястреба-тетеревятника. Большая вариативность и изменчивость сигналов у соколообразных, на наш взгляд,

подтверждает их современное положение в кладе Australaves вместе с попугаеобразными и воробьинообразными. Ястребообразные относятся к кладе Afroaves и близки к совообразным (Jarvis et al., 2014; Mindell et al., 2018; McClure et al., 2019).

Вокализация птенцов. У всех трех видов (балобан, сапсан, ястреб-тетеревятник) сигнал выпрашивания пищи является основным в репертуаре. Птенцы много и активно вокализируют даже без визуального контакта с кормящим объектом. По-видимому, данный сигнал не требует больших метаболических затрат, что было показано и для других видов (Roulin, 2001). Сигнал ВП у всех трех видов содержит много шума и довольно слабо модулирован по частоте. Именно такие сигналы, по мнению Тихонова (1986), характерны для птиц с примитивным устройством сиринокса, содержащим не больше двух внутренних сирингильных мышц.

Изменение частотно-временных параметров сигналов в онтогенезе. Изученные нами виды относятся к полуптенцовым (Nice, 1962): птенцы зависимы от родителей не только находясь в гнезде, но и некоторое время после вылета. В связи с этим мы ожидали, что их вокальный онтогенез протекает по скачкообразному механизму, который характерен для птенцовых (Coraciiformes, Radford, 2004; Columbiformes, Abs, 1983; Ballintijn and ten Cate, 1997), полуптенцовых (Procellariiformes, Naugler, Smith, 1992; Duckworth et al., 2009), полувыводковых (Rallidae, Wilkinson & Huxley, 1978; Cosens, 1981; Alcidae, Klenova, Kolesnikova, 2013) и даже выводковых, которые долгое время заботятся о птенцах (Gruidae, Niemeier 1979; Gebauer, Kaiser 1998; Budde, 2001; Klenova et al. 2007, 2010, 2014). Однако основная частота сигналов птенцов балобана, сапсана и ястреба-тетеревятника понижалась постепенно по мере роста и развития птенца: чем старше становился птенец, тем ниже по частоте были его сигналы. Такой постепенный тип развития вокализации сходен с тем, что описан для выводковых и полувыводковых (Anseriformes Wurdinger, 1970; ten Thoren & Bergmann 1987a, 1987b; Galliformes Meinert, Bergmann, 1983; Recurvirostridae Adret, 2012), птенцы которых способны питаться самостоятельно с первых дней жизни и довольно быстро становятся независимыми от родителей (Stark, Ricklefs, 1998).

Кроме видов, включенных в наше исследование, вокальный онтогенез изучен еще для одного вида хищных птиц (Smallwood, Dudajek, 2003) и протекает он сходным образом. Мы видим два объяснения постепенного течения вокального онтогенеза. В первом случае, понижение основной частоты сигнала ВП у подросших птенцов помогает родителям лучше определять их местоположение вскоре после вылета, когда птенцы еще нуждаются в докорме (Hoyo et al., 1994; Карякин, 1998; Kenward, 2006). В этом случае использование сигналов на уровне 1–2 кГц предпочтительнее, т.к. они лучше распространяются в среде (Wiley, Richards, 1977; Richards, Wiley, 1978). Во втором случае, понижение частоты сигнала ВП с возрастом может быть связано с прекращением его использования непосредственно как стимула для получения пищи. Во второй части гнездового периода (после 20–25 дней)

самки проводят мало времени на гнезде, и оба родителя прилетают, чтобы оставить корм на краю гнезда (Schnell, 1958; Jenkins, 1978; Kenward, 2006). Может быть, в этот период сигнал ВП из птенцового сигнала, мотивирующего родителей к кормлению, переходит в агрессивное требование корма и перестает выполнять «птенцовые» функции. Его структура в этот период больше напоминает звуки угрозы (шумные и низкие по частоте), чем дружелюбные чистые высокие звуки (Morton, 1977).

Сравнение вокализации птенцов и взрослых птиц. Наши данные подтверждают качественное описанное сходство птенцовых сигналов балобана, кречета (Ingram, Salmon, 1929; Wrege, Cade, 1977; Carlier, 1995) и ястреба-тетеревятника с воплями взрослых птиц (Kennedy, Stahlecker, 1993; Kenward, 2006). Нами также был показан переход птенцовой трели во взрослый сигнал недовольства (свист) у ястреба-тетеревятника. Сигнал окрикивания появляется в репертуаре птенцов ястреба-тетеревятника только в том случае, если птенец слышит этот тип сигнала у взрослой птицы. Выращенные человеком птенцы никогда не используют данный сигнал, он появляется в их репертуаре только в возрасте старше трех месяцев. Можно ли считать это обучением, сходным с обучением, например, у воробьинообразных, неясно.

Сезонная динамика уровня тестостерона и кортикостерона. У размножающихся самцов ястреба-тетеревятника уровень *тестостерона* повышается в период токования и спаривания. У неразмножающихся особей уровень тестостерона остается низким в течение всего года для обоих полов, без видимых пиков в сезон размножения. Такие же результаты были получены для неразмножающихся американских пустельг (Rehder et al., 1988) и неполовозрелых ястребов Харриса (Mays et al., 1991). Уровень тестостерона у размножающихся хищных птиц в сезон размножения на порядок ниже, чем у воробьинообразных (Wingfield et al., 1978; Ketterson et al., 2005; Apfelbeck et al., 2016). Слабая сезонная динамика уровня тестостерона характерна и для представителей других отрядов, со сходной социальной системой, которые формируют долгосрочные пары и занимают одну и ту же гнездовую территорию (Wingfield et al., 1987).

Уровень *кортикостерона* у половозрелых одиночно содержащихся ястребов-тетеревятников ниже уровня кортикостерона парно содержащихся ястребов почти в два раза и совпадает с уровнем у диких ястребов-тетеревятников, отловленных на осеннем пролете (Rogerts et al., 2010). Уровень кортикостерона у ястреба-тетеревятника сопоставим с уровнем кортикостерона у ястреба Харриса (Mays et al., 1991) и американской пустельги (Rehder et al., 1986). Но у всех трех видов хищных птиц концентрация кортикостерона в 2–3 раза выше, чем у воробьинообразных (Wingfield et al., 1978).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашем исследовании впервые дается описание как вокального онтогенеза птенцов дневных хищных птиц (балобан, сапсан и ястреб-тетеревятник), так и детальная характеристика репертуара взрослых птиц (балобан, кречет, сапсан и ястреб-тетеревятник).

Развитие сигналов у птенцов происходит постепенно: основная частота сигналов понижается с возрастом, приближаясь к параметрам сигналов взрослых птиц со сходной функцией. Постепенный тип развития сигналов менее распространен среди неворобьиных птиц. Он характерен в основном для выводковых, а не птенцовых (к которым относятся и хищные птицы).

Наши результаты поддерживают правомерность разделения традиционного отряда соколообразные, сделанного на основе молекулярных методов, на два (соколообразные и ястребообразные). Вокализация соколов более разнообразна и изменчива, чем вокализация ястреба-тетеревятника. Наши исследования помогли выявить связь птенцового и дефинитивного репертуара. В репертуар взрослых птиц переходят видоизмененные птенцовые сигналы, при этом репертуар взрослых самок разнообразнее репертуара самцов как у соколов, так и у ястреба-тетеревятника. В сигналах самок основная частота сигналов ниже, чем в сигналах самцов. Исключение составляет контактный сигнал у ястреба-тетеревятника. У балобана и кречета токовые сигналы самок и самцов различаются не только по частоте, но и по структуре. Ранее такое различие не было описано ни для одного вида хищных птиц. Подробное изучение репертуара балобана и кречета позволило выделить признаки, отличающие эти виды лучше, чем на основе генетических данных.

Сезонная динамика уровня тестостерона у ястреба-тетеревятника выражена слабее, чем у воробьинообразных птиц. Уровень кортикостерона не отличается у диких и содержащихся в питомнике ястребов-тетеревятников. У птиц, содержащихся парами, уровень кортикостерона выше на протяжении всего года, несмотря на успешное размножение. Дальнейшие исследования гормонального статуса у хищных птиц имеет большое прикладное значение (оценка уровня стресса в неволе и размножение редких видов).

ВЫВОДЫ

1. Развитие вокализации у птенцов дневных хищных птиц имеет больше сходства с вокальным онтогенезом выводковых, чем птенцовых, и протекает по постепенному механизму.

2. У близкородственных видов дневных хищных птиц вокальный репертуар взрослых особей включает одинаковые типы сигналов, сходные по структуре.

3. Репертуар самок дневных хищных птиц разнообразнее, чем у самцов и включает больше сигналов.

4. Сигналы самок у дневных хищных ниже по частоте, чем у самцов вследствие разницы размеров полов.

5. Среди дневных хищных птиц, для которых описан вокальный репертуар, только у балобана и кречета токовые сигналы самцов и самок имеют разную структуру.

6. У дневных хищных птиц сезонная динамика уровня тестостерона выражена слабее и концентрация тестостерона на порядок ниже, чем у воробьинообразных, что, вероятно, связано с особенностями пареообразования и защиты территории.

7. Уровень кортикостерона у неразмножающихся дневных хищных птиц ниже, чем у размножающихся, но высокая концентрация гормона у обеих групп сохраняется в течение всего года.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова:

1. **Марченко А.А., Бёме И.Р., Сарычев Е.И.** Онтогенез вокального поведения дневных хищных птиц на примере балобана (*Falco cherrug*) и ястреба тетеревятника (*Accipiter gentilis*) // Зоологический журнал. – 2018. – Т.97, №6. – С. 712–722. DOI: 10.7868/S0044513418060065, импакт-фактор 0.326.

2. **Марченко А.А., Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Горецкая М.Я.** Сезонная динамика тестостерона и кортикостерона у дневных хищных птиц на примере ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) // Доклады Российской Академии Наук. Науки о жизни. – 2020. – Т.493. – С. 55–59. DOI: 10.31857/S2686738920040162, импакт-фактор 0.860.

Переводная версия: Marchenko, A.A., Beme, I.R., Sarychev, E.I. et al. Seasonal Dynamics of Testosterone and Corticosterone in Predatory Birds as Exemplified by the Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*) // Doklady Biological Sciences. — 2020. — V.493. — P. 114–118. DOI 10.1134/S0012496620040055

3. **Марченко А.А., Бёме И.Р.** Вокальный онтогенез неворобьиных птиц // Зоологический журнал. – 2021. – Т.100, №12. – С. 1359–1370. DOI: 10.31857/S0044513421100081, импакт-фактор 0.326.

Переводная версия: Marchenko, A.A., Beme, I.R. Vocal Ontogenesis in Non-Passerine Birds // Biology Bulletin. – 2022. – V. 49, №. 8. – P. 136–146. DOI:10.1134/S106235902208009X (в печати).

Статьи в сборниках:

1. **Марченко А.А., Бёме И.Р.** Вокальный репертуар взрослых ястребов-тетеревятников // Хищные птицы в зоопарках и питомниках. – 2021. М.: Из-во Московского зоопарка. – Т. 30. – С. 58–63.

2. **Марченко А.А., Бёме И.Р., Сарычев Е.И.** Сравнение вокализации балобана и кречета // Соколы Палеарктики: Распространение, состояние популяций, экология и охрана: Материалы VIII Международной конференции РГХП, посвященной памяти А.И. Шепеля. – 2020. Тамбов: Из-во ООО «Тамбовский полиграфический союз» – С. 178–179.

3. **Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Марченко А.А.** Разведение кречета в неволе: первые результаты программы по восстановлению популяции Чукотки // Соколы Палеарктики. Распространение, состояние популяций, экология и

охрана: Материалы VIII Международной конференции Рабочей группы по хищным птицам Северной Евразии. – 2019. Воронеж: Из-во ВГУ. – С. 139-141.

4. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Царелунга А.А., Сильвестров Н.А., Горецкая М.Я. Динамика тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*) // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 120-летию профессора Г.П. Дементьева. – 2018. М.: Из-во Товарищество науч. изд. КМК. – С. 237–239.

Доклады на российских и международных конференциях:

1. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., 2021. Сравнение вокализации балобана и кречета. VIII Международная конференция РГХП, посвященная памяти А.И. Шепеля. Хищные птицы в ландшафтах Северной Евразии: Современные вызовы и тренды, Воронежский Государственный Природный Биосферный Заповедник имени В.М. Пескова, Россия, 20–26 ноября 2021.

2. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., 2021. Вокальный репертуар и развитие вокализации сапсана (*Falco peregrinus*). XV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии памяти М.А. Мензбира, Иркутск, Россия, 23–28 августа 2021.

3. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., Соколова О.В., Горецкая М.Я., 2021. Сезонная динамика уровня кортикостерона у ястреба-тетеревятника и реакция на стрессовое воздействие. XV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии памяти М.А. Мензбира, Иркутск, Россия, 23–28 августа 2021.

4. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Горецкая М.Я., Царелунга А.А., Сильвестров Н.А., Сарычев Е.И., 2018. Динамика тестостерона и кортикостерона у ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*). "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы". Всероссийская конференция, посвященная 120-летию профессора Г.П.Дементьева, Звенигородская биостанция МГУ имени С.Н. Скадовского, Россия, 26 сентября –1 октября 2018.

5. **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., Сарычев Е.И., 2018. Птенцовый репертуар и развитие вокализации у балобана и сапсана. Первый Всероссийский орнитологический конгресс, Тверь, Россия, 29 января–4 февраля 2018.

6. Сарычев Е.И., **Марченко А.А.**, Бёме И.Р., 2018. Современное состояние популяции кречета (*Falco rusticolus*) в центральной Чукотке (бассейн р. Белая). Первый Всероссийский орнитологический конгресс, Тверь, Россия, 29 января–4 февраля 2018.

7. **Марченко А.А.**, Беме И.Р., Сарычев Е.И., 2017. Вокальный онтогенез и особенности птенцового репертуара ястреба-тетеревятника (*Accipiter gentilis*). VI Всероссийская конференция по поведению животных, Москва, Россия, 4–7 декабря 2017.

8. **Marchenko A.A.**, Sarychev E.I., Beme I.R., 2017. Vocal development in Northern Goshawk (*Accipiter gentilis*). XXVI International Bioacoustics Congress, Харидвар, Индия, 8–13 октября 2017.