УДК 598.112:591.582(477.75)

Биоакустическая характеристика крымского геккона *Mediodactylus danilewskii* (Strauch, 1887) (Reptilia, Sauria, Gekkonidae)

О. В. Кукушкин [1, 2] ✉, М. Ю. Силкин [1]

[1] *Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского – Природный заповедник РАН – филиал ФИЦ «Институт биологии южных морей РАН имени А. О. Ковалевского»*
Россия, Республика Крым, 299188, Феодосия, пос. Курортное, Науки, 24
[2] *Зоологический институт РАН*
Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1
✉ *E-mail: Mtasketi2018@gmail.com*

Поступила в редакцию 14.07.2020, после доработки 22.10.2020, принята 28.10.2020

Аннотация. Впервые изучены амплитудно-частотные и временные характеристики акустических сигналов (дистрессивного и двух типов маркировочных) крымского геккона (*Mediodactylus danilewskii*). Дистрессивный сигнал – достаточно длительная посылка (обычно около 150 – 350 мс, но иногда почти до 1 с) с пиковой частотой 6.86 кГц у самцов и самок. Верхние гармоники сигналов данного типа лежат в ультразвуковой области спектра. Короткие маркировочные сигналы имеют различную длительность у самцов и самок: около 23 мс и 35 – 40 мс в среднем соответственно. Пиковая частота посылок этого типа составляет 4.82 кГц у обоих полов. Некоторые частотные параметры сигналов самцов характеризуются более низкими значениями, чем у самок, несмотря на более крупные размеры тела у последних. Так, 35% общей энергии дистрессивного сигнала самцов находится ниже 4 кГц, тогда как у самок – только 11%. Среднее значение базовой частоты коротких маркировочных сигналов у самцов составляет 1.75 кГц, у самок – 3.33 кГц, притом что пределы изменчивости этого параметра у представителей разных полов почти не перекрываются. Обсуждаются перспективы использования данных биоакустики для решения сложных вопросов систематики видового комплекса *Mediodactylus* (*kotschyi*). Мы предполагаем, что для этих целей наиболее информативен выявленный только у самцов длинный маркировочный сигнал, представляющий собой секвенцию продолжительностью от 4 до 9 с, состоящую из 24 – 44 щелчков со средней пиковой частотой ниже 4 кГц, следующих друг за другом в быстром темпе (6.4 – 9.1 щелчков / с).
Ключевые слова: *Mediodactylus*, вокализация, дистресс-сигнал, маркировочный сигнал, секвенция, Крым.

DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-3-4-128-141

ВВЕДЕНИЕ

Значение акустической сигнализации в пространственно-социальной организации популяций Гекконовых ящериц исследовано недостаточно. Несмотря на обилие публикаций, предметом рассмотрения которых является вокализация представителей инфраотряда Gekkota в связи с различными аспектами их биологии, для подавляющего большинства видов гекконов до настоящего времени не описан даже акустический репертуар (Веденин и др., 2008; Rohtla et al., 2019). Это касается не только малоизученных локально распространенных форм, но также и характерных представителей европейской и ближневосточной герпетофауны – таких как гекконы видового комплекса *Mediodactylus* (*kotschyi*) (Kotsakiozi et al., 2018; Speybroeck et al., 2020). Немногочисленные публикации, фрагментарно характеризующие акустический репертуар, амплитудно-частотные и временные характеристики посылок гекконов комплекса *Mediodactylus* (*kotschyi*), относятся к виду *M. orientalis* (Štěpánek, 1937) с ареалом преимущественно в Передней Азии (в Леванте и на юге Анатолии) (Frankenberg, 1978; Brown, 1984; Frankenberg, Werner, 1984).

Ареал крымского геккона, *Mediodactylus danilewskii* (Strauch, 1887), находящегося в фокусе нашего исследования, ограничен Южным Крымом, северо-востоком Балканского полуострова и участками в Западной Анатолии (Kotsakiozi et al., 2018). В прибрежных районах Крыма вид населяет естественные и антропогенные ландшафты и нередко имеет весьма высокую плотность популяций, являясь значимым элементом экосистем Крымского субсредиземноморья (Кукушкин, 2004, 2018; Kukushkin et al., 2019). Для этого мелкого, с длиной тела обычно менее 50 мм геккона (рис. 1, *а*), установлены сложность внутригрупповых социальных отношений и высокое разнообразие поведенческих реакций (Окштейн и др., 2019). Внутривидовые взаимодействия у *M. danilewskii*, как правило, сопровождаются вокализацией одно-

© Кукушкин О. В., Силкин М. Ю., 2020

а* / *a ***б* / *b***

Рис. 1. Крымский геккон в природном заповеднике «Карадагский», Феодосийский городской округ, Республика Крым: *а* – общий вид, 21.07.2019 г. (фото К. Д. Мильто); *б* – группа особей на выходе из зимовочного убежища, 18.03.2019 г. (фото О. В. Кукушкина)

Fig. 1. Crimean gecko in the State Nature Reserve "Karadagsky", Theodosian Urban Region, Republic of the Crimea: *a* – the general view, 21 July, 2019 (photo by K. D. Milto); *b* – a group of individuals near the entrance of their wintering shelter, 18 March, 2019 (photo by O. V. Kukushkin)

го или обоих вступивших в визуальный контакт индивидов. По предварительным данным, акустический репертуар гекконов комплекса *Mediodactylus* (*kotschyi*) включает не менее трех типов сигналов, причем к вокализации способны представители обоих полов (Щербак, 1960, 1966; Frankenberg, 1978). Однако можно предполагать, что в действительности набор используемых этими гекконами коммуникативных сигналов богаче, чем это известно на сегодняшний день. Так, у некоторых видов семейства Gekkonidae – таких, например, как турецкий полупалый геккон, *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1758) – акустический репертуар самок составляют 4 типа сигналов, самцов – 5 типов (Frankenberg, 1982). Также отмечалось, что среди западнопалеарктических тонкопалых гекконов, ранее объединявшихся в составе рода *Cyrtopodion* Fitzinger, 1843 (Щербак, Голубев, 1986), представители рода *Mediodactylus* Szczerbak et Golubev, 1977 характеризуются наиболее развитой акустической коммуникацией (Nazarov, 2005).

Вокализация у *M. danilewskii* в Крыму регистрируется почти круглогодично: с момента выхода из зимней спячки в феврале – марте и вплоть до ухода на зимовку в ноябре – декабре. В период размножения, длящийся с середины мая до конца июля, частота акустических взаимодействий у этого вида особенно высока, что отмечалось и для некоторых центральноазиатских представителей семейства Gekkonidae (Ядгаров, Васильев, 1980). В это время в местах обитания гекконов часто можно слышать производимые ими звуки, отчетливо различимые на дистанции до 15 м. Акустическая коммуникация гекконов, обитающих в условиях сложного рельефа и активных преимущественно в ночные часы, сообщает о местоположении особей в пространстве, позволяя избежать прямых агрессивных столкновений между ними, и кодирует информацию о половой принадлежности, размерах тела и готовности к спариванию вокализирующей особи (Marcellini, 1977 *a*, *b*; Frankenberg, 1982; Hibbitts et al., 2007; Jono, Inui, 2012; Rohtla et al., 2019). Высказывались также предположения, что акустическим сигналам гекконов может принадлежать значимая роль в пространственной ориентации самок на пути к местам коммунальных кладок и в маркировке положения коллективных зимовочных убежищ (Кукушкин, 2005 *а*, *б*).

В функциональном отношении акустические сигналы гекконов подразделяются на дистрессивные (ДС), продуцируемые при нападении хищника либо во время агрессивных контактов между особями, и маркировочные (МС), связанные с территориальным и репродуктивным поведением и адресуемые только особям своего вида (Rohtla et al., 2019).

ДС – одиночная посылка большой длительности, напоминающая по звучанию протяжный скрип или визг, передающийся как «писсс…» (Щербак, 1960, с. 1396; 1966, с. 87). Маркировочные сигналы первого типа (МС I) представляют собой одиночные писки или серии щелчков (до 30 – 40 щелчков в серии, длящейся 30 с, и до 50 – в

серии продолжительностью в 1 мин). В этом типе сигнала щелчки следуют друг за другом с нерегулярным интервалами, но обычно не чаще 2 щелчков в 1 с. Эти сигналы издаются ящерицами при установлении визуального контакта либо агонистических взаимодействиях и служат, по-видимому, для поддержания индивидуальной дистанции между особями и установления иерархии в группе. МС I регистрируются в течение всего сезона активности, как в светлое, так и в темное время суток, но особенно часто – при относительно низких температурах среды ранней весной и поздней осенью, когда гекконы концентрируются близ мест зимовок (см. рис. 1, *б*).

Маркировочные сигналы II типа (МС II) представляют собой продолжительные секвенции и могут быть переданы вербально как «пик... пик... пик... к... к... к...») (Щербак, 1966, с. 88). Этот тип акустической посылки состоит из «почина» (1 – 3 коротких писка, по звучанию не отличимых от МС I) и последующей серии частых щелчков – своего рода «стаккато». Иногда финал секвенции также представляет собой 1-2 щелчка, идентичных МС I. В англоязычной литературе этот тип сигнала именуется “multiple chirp call, multiple click call” (Marcellini, 1977 *b*; Frankenberg, 1978, 1982) или “territorial-breeding call” (Nazarov, 2005), поскольку он служит для маркировки положения индивидуального участка самца и привлечения особей противоположного пола. В условиях заповедника «Карадагский», где обитает одна из самых северных популяций исследуемого вида, данный тип сигнала регистрируется с середины мая до середины сентября, обычно в начале вечерних сумерек и первой половине ночи, но иногда также в предрассветные часы и середине дня.

Целью предпринятого нами исследования являлось описание основных типов акустических сигналов крымского геккона на основе их физических (временных и амплитудно-частотных) характеристик и структуры звуковых серий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу нашей работы легли данные, полученные в течение летнего периода 2019 г. (с 27.07 по 07.08) и 2020 г. (10.06 и 28.06). В эксперименте были задействованы преимущественно половозрелые особи *M. danilewskii*, отловленные в черте пос. Биостанция (44°55’03.9” с. ш., 35°12’10.8” в. д.; 63 м над ур. м). Длина тела ящериц от кончика морды до клоаки (*SVL*, мм) измерялась штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, их взвешивание (*W*, г) производилось на электронных весах Professional Digital Table Top Scale (KHP) с погрешностью ±0.02 г. Отметим, что ящерицы изымались из искусственно созданной в 2000-е гг. экспериментальной синантропной популяции, обитающей близ юго-западной границы природного заповедника «Карадагский», Феодосийский городской округ (Кукушкин и др., 2017). Сразу после завершения эксперимента животные были возвращены в природу.

Акустические сигналы гекконов записывали с использованием портативного аудиорекордера Zoom H1n (Республика Корея) в формате 96 кГц / 24-бит WAV. Температура воздуха (*T*) во время записи измерялась цифровым термометром фирмы «Exo Terra» (ФРГ). В общей сложности получены записи 135 акустических сигналов *M. danilewskii*: МС I – 77 (40 одиночных писков самца, 37 – самки), МС II и ДС – по 29 посылок (в последнем случае проанализировано 15 сигналов самцов, 14 – самок).

ДС записаны в середине дня 27.07.2019 г. при $T = 27$°C. Получены от 4 особей, добытых 20 – 21.07, среди которых было 2 самца (*SVL* = 40.0 мм, *W* = 1.20 г; *SVL* = 41.0 мм, *W* = 1.57 г) и 2 самки (*SVL* = 38.0 мм, *W* = 1.08 г; *SVL* = 46.5 мм, *W* = = 2.06 г). Запись производилась на удалении 5 – 7 см от микрофонов рекордера при взятии рептилии в руки и кратковременном слабом сдавливании ее задней конечности большим и указательным пальцами.

МС I записывались в темное время суток в период 27.07 – 07.08.2019 г. ($T = 24 – 26$°C) в группах из 4 самцов (*SVL* = 37.2 – 41 мм, $X \pm S_x$ = = 38.9±0.98; *W* = 1.20 – 1.57 г, $X \pm S_x$ = 1.32±0.66) и 5 самок (*SVL* = 38.0 – 46.5 мм, $X \pm S_x$ = 42.4±1.60; *W* = = 0.97 – 2.30 г, $X \pm S_x$ = 1.56±0.22), отловленных между 17.07 и 21.07.2020 г. На время записи гекконы (самцы и самки отдельно) помещались в пластиковые боксы с размерами 28 – 32×17 – 22×12 – 15 см и объемом 5712 – 10560 см^3, где имелось единственное убежище из небольших камней, над которым располагался источник обогрева (лампа накаливания мощностью 25 Вт). Записывающее устройство находилось в боксе. Необходимо отметить, что в группах самцов и самок вокализировали только по одной особи: самец с *SVL* = 40.0 мм, *W* = 1.27 г (со средней величины регенератом; по окраске не отличался от остальных самцов) и самка с *SVL* = 43 мм, *W* = 1.69 г (с интактным хвостом и более ярким, чем у прочих, коричневато-серым фоном спины и контрастным рисунком из поперечных полос). Другие индивиды, подвергающиеся агрессии со стороны доминантов (вплоть до укусов), в опыте звуков не издавали. Особи, проявляющие высокую акустическую активность, не являлись крупнейшими в своих группах: самец был вторым, а самка – третьей по величине и мас-

се. Самки, не издававшие крики, на всем протяжении эксперимента имели заметно более бледный тон окраски, вплоть до светло-серого почти без полосатого рисунка. Известно, что у гекконов уровень акустической активности и иерархия в группе определяются гормональным состоянием особей в ней (Tang et al., 2001).

МС II (20 записей) получены вечером и ночью 10.06.2020 г. (T = 24.0 – 24.5°C) в группе из 3 самцов (SVL = 41.0 – 44.2 мм, $X \pm S_x$ = 42.6±0.93; W = 1.88 – 2.10 г, $X \pm S_x$ = 1.97±0.07) и 4 самок (SVL = = 40.8 – 48.0 мм, $X \pm S_x$ = 44.1±1.51; W = 1.45 – 2.84 г, $X \pm S_x$ = 2.22±0.29), добытых в период с 24.05 по 10.06. МС II в лабораторных условиях гекконы издавали только при содержании в контейнере достаточно крупных размеров (61×42.5×18.5 см; объем 47961 см^3), оборудованном укрытиями из камней и кусков древесной коры. Для нивелировки флаттера и уменьшения посторонних шумов, возникающих при перемещениях гекконов и кормовых объектов, дно емкости было выстлано синтетическим заменителем войлока. Освещение и обогрев были естественными. Ящерицы в группе, представленной особями обоих полов, начали издавать сигналы данного типа только после подсадки к ним некрупной взрослой самки, которая еще не вступила в процесс размножения (у остальных самок в указанный период просматривались развивающиеся яйца). Предположительно, МС II издавали самцы (либо единственный самец).

Кроме того, еще 9 посылок МС II (31% от их общего количества) были записаны в сумерках и начале ночи 27.06 и 28.06.2020 г. в естественной среде обитания вида (T = 24.0 – 25.5°C) , для чего рекордер размещали под открытым небом на крыше жилого строения в пос. Биостанция. Количество вокализирующих ящериц, их пол и размерные характеристики при этом остались неизвестными.

Была проанализирована шумовая составляющая аудиофайлов, которая в ряде случаев показала наличие пика на частоте 460 Гц и зашумленность высокочастотными шумами. Поэтому аудиофайлы подвергались предварительной обработке в программах Syntrillium Cool Edit pro 2.1 и Adobe Audition CS5.5, удаление шумовой составляющей на частоте 460 Гц осуществлялось с помощью настраиваемого FFT фильтра с частотой среза 510 Hz; высокочастотная составляющая нормализовалась с помощью стандартного фильтра Light Hiss Reduction. Анализ характеристик сигналов, построение осциллограмм, аудиоспектрограмм (сонограмм) и графиков амплитудно-частотной зависимости производились с использованием Bioacoustics Sound Analysis Software Avisoft-SAS Lab Lite (https://www.avisoft.com). Анализ частотных характеристик проводился с помощью функции Analyze > Spectrogram Parameters (размер окна FFT Length – 256 points; Frame size 100%; окно Window – Blackman; Temporal Resolution Overlap 75%). Измерение длительности щелчков МС II выполнялось методом построения огибающей с помощью меню Analyze > Specials > Pulse Train Analysis (time constant 1 – 3 мс; threshold – -27 – -17 дБ в зависимости от качества записи; hysteresis – 20 – 30 дБ, start/end threshold – 15 – 30 дБ).

При отборе параметров для измерения руководствовались методическими рекомендациями по изучению акустических сигналов бесхвостых земноводных (Köhler et al., 2017). Регистрировались следующие параметры ДС и МС: длительность посылки, мс; пиковая (основная) частота, Гц (соответствующая максимальной амплитуде спектра); нижний квартиль частоты, Гц (значение частоты, ниже которого находится 25% общей энергии сигнала); средняя частота спектра (средний квартиль), Гц (50% общей энергии сигнала находится ниже данного значения); верхний квартиль, Гц (75% общей энергии сигнала находится ниже данного значения); спектральный центроид, Гц (взвешенное среднее спектра с величинами в качестве весов); энергия ниже 4000 Гц (для ДС) или 3000 Гц (для МС), % (доля от общей энергии сигнала, которая выделяется ниже указанной частоты); минимальная частота, Гц (измерялась на 30 дБ ниже пиковой интенсивности основной частоты для МС и на 20 дБ ниже – для ДС); максимальная частота, Гц (на 30 дБ ниже пиковой интенсивности основной частоты для МС и на 20 дБ ниже – для ДС); ширина полосы частот, Гц (разница между максимальной и минимальной часототами); количество пиков спектра; частота 1-го пика спектра, Гц; частоты 2-го и 3-го пиков, Гц (если выражены); базовая частота, Гц (нижняя гармоника в частотном спектре МС I; при отсутствии гармонической структуры определение параметра невозможно). При анализе МС II учитывали значения следующих параметров: общая длительность посылки, с; длительность средней части посылки, с (в пределах временного отрезка, содержащего щелчки, следующие друг за другом через равные интервалы); общее число щелчков посылки; число щелчков средней части посылки (учитывались щелчки, следующие через равные временные интервалы); темп щелчков средней части посылки, щелчков/с; усредненная длительность щелчка, мс; усредненная длительность интервала между щелчками, мс (от конца предыдущего щелчка до начала следующего); усредненная пиковая частота щелчка, Гц; усредненная полоса частот щелчка, Гц.

Полученные блоки данных обрабатывались статистически. Достоверность отличий оценивалась с использованием критерия Стьюдента (t_{St}). На рис. 2 и 3 вверху справа расположены осциллограммы сигналов, внизу слева – графики амплитудно-частотной характеристики, внизу справа – сонограммы. На сонограммах оттенки зеленого цвета соответствуют максимальным значениям относительной амплитуды сигнала, тона от красного до желтого – средним значениям, оттенки синего – наименьшим.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристики акустических сигналов *M. danilewskii* содержатся в табл. 1 – 3 и отчасти визуализированы на рис. 2 – 4. Из приведенных данных видно, что пиковые частоты ДС и МС I у представителей обоих полов практически идентичны. Энергия ДС распределяется в широком диапазоне частот (см. табл. 1). Это наиболее высокочастотный из изученных сигналов. ДС можно рассматривать как повторяющийся импульсный сигнал: его дискретная структура хорошо заметна на осцилограммах в конце посылки (см. рис. 2). По 18 сигналам, записанным 01.09.2019 г. (4 самца, 5 самок; T = 26.4°C), длительность отдельного импульса в финальной части сигнала равна 0.80 – 1.63 мс ($X \pm S_x$ = 1.15±0.05), длительность интервала между импульсами – 0.27 – 1.76 мс ($X \pm S_x$ = =0.61±0.09). При сравнении сигналов самцов и самок обнаружены некоторые половые отличия (см.

Таблица 1. Характеристика ДС крымского геккона
Table 1. Characteristics of the distress calls of the Crimean gecko

Параметр	Самцы, n = 15	Самки, n = 14	t_{St} / P
Длительность сигнала, мс	51–321 167±18.9	101–205 155±9.37	0.57 >0.05
Пиковая частота, Гц	4210–10960 6861±509	3840–11340 6864±758	0.003 >0.05
Нижний квартиль, Гц	5060–9460 5820±282	4030–9650 6109±582	0.45 >0.05
Средняя частота, Гц	6460–11150 7601±302	5150–11620 7771±595	0.26 >0.05
Верхний квартиль, Гц	7680–12560 9499±293	7400–13870 10119±488	1.09 >0.05
Спектральный центроид, Гц	7110–11010 8165±241	6000–11900 8336±487	0.32 >0.05
Энергия ниже 4000 Гц, %	4–94 35.0±0.11	3–23 11.0±0.02	**2.15** <0.05
Минимальная частота, Гц	650–3280 1765±198	1120–7120 2681±459	1.83 >0.05
Максимальная частота, Гц	9370–21650 15903±919	10210–22210 13919±876	1.56 >0.05
Ширина полосы частот, Гц	6650–19870 14133±960	6370–18750 11233±935	**2.16** <0.05
Число пиков спектра	1–5 3.33±0.31	1–4 1.57±0.23	**4.56** <0.001
Частота 1-го пика, Гц	1590–7960 3637±527	1590–11340 5954±816	**2.39** <0.05
Частота 2-го пика, Гц	3840–16210 7337±902	3840–18840 9463±2191[1]	0.90 >0.05
Частота 3-го пика, Гц	2850–21460 11079±1617[2]	7310 7310±0.00[3]	–

Примечание. Над чертой указаны пределы изменчивости параметра, под чертой – $X \pm S_x$; достоверные значения коэффициента Стьюдента выделены полужирным шрифтом; [1] n = 6; [2] n = 14; [3] n = 1.

Note. The limits of variability are indicated above the line, the mean values are below it; the reliable values of Student's coefficient are highlighted in bold; [1] n = 6; [2] n = 14; [3] n = 1.

Таблица 2. Характеристика МС I крымского геккона
Table 2. Characteristics of the short advertisement call of the Crimean gecko

Параметр	Самцы, n = 40	Самки, n = 37	t_{St} / P
Длительность, сигнала мс	15–33 23.1±0.58	25–60 35.1±1.28	**8.54** <0.001
Пиковая частота, Гц	2340–5710 4823±87.7	3090–6460 4821±146	0.01 >0.05
Нижний квартиль, Гц	2710–4590 3919±91.8	3180–5340 4014±70.4	0.82 >0.05
Средняя частота, Гц	4210–5530 5060±56.1	4120–7780 5266±95.4	1.86 >0.05
Верхний квартиль, Гц	4960–9000 6305±130	5340–11620 6672±189	1.60 >0.05
Спектральный центроид, Гц	4460–6750 5580±74.4	4770–9140 5868±123	**2.00** <0.05
Энергия ниже 3000 Гц, %	4–30 17.0±0.01	6–24 12.0±0.01	**3.54** <0.001
Минимальная частота, Гц	750–1960 1370±65.5	280–1960 1481±81.5	1.06 >0.05
Максимальная частота, Гц	5530–13500 10509±420	8530–22500 12957±456	**3.95** <0.001
Ширина полосы частот, Гц	3650–12460 9134±473	7870–22210 11471±487	**3.44** <0.001
Число пиков спектра	1–3 2.15±0.08	1–3 1.95±0.10	1.56 >0.05
Частота 1-го пика, Гц	1960–5340 2751±166	1960–5340 3269±158	**2.26** <0.05
Частота 2-го пика, Гц	4210–6840 5136±116 [1]	3840–7310 5366±125 [2]	1.35 >0.05
Частота 3-го пика, Гц	5710–9090 6880±431 [3]	6460–7210 6912±140 [4]	0.007 >0.05
Базовая частота, Гц	460–2480 1749±139 [5]	2430–5340 3330±196 [6]	**6.58** <0.001

Примечание. Над чертой указаны пределы изменчивости параметра, под чертой – $X \pm S_x$; достоверные значения коэффициента Стьюдента выделены полужирным шрифтом; [1] n = 39; [2] n = 30; [3] n = 9; [4] n = 5; [5] n = 34; [6] n = 27.

Note. The limits of variability are indicated above the line, the mean values are below it; the reliable values of Student's coefficient are highlighted in bold; [1] n = 39; [2] n = = 30; [3] n = 9; [4] n = 5; [5] n = 34; [6] n = 27.

Таблица 3. Характеристика МС II крымского геккона
Table 3. Characteristic of the long advertisement sequences (“territorial-breeding calls”) of the Crimean gecko

Параметр	*n*	$\frac{X \pm S_x}{lim}$
Длительность сигнала, с	29	6.49±0.25 3.7–9.1
Длительность средней части посылки, с	29	3.84±0.10 2.7–5.2
Общее число щелчков посылки	29	33.8±0.97 25–44
Число щелчков средней части посылки	29	29.8±1.00 21–39
Темп, щелчков / с	29	7.64±0.18 6.4–9.1
Длительность щелчка, мс	25	12.9±0.92 6.5–23.6
Длительность интервала между щелчками, мс	25	137±3.74 109–172
Пиковая частота, Гц	25	3961±156 2769–5371
Ширина полосы частот, Гц	25	4877±392 2515–10135

табл. 1, рис. 2). Сигналы самцов отличаются достоверно более высокими значениями следующих параметров: количество пиков спектра (при $P < 0.001$), энергия ниже 4000 Гц и ширина полосы частот (при $P < 0.05$), тогда как частота 1-го пика у самцов, напротив, достоверно ниже, чем у самок ($P < 0.05$). Отмечены и некоторые другие отличия между полами (не достоверны): для самцов характерна большая длительность посылки и более низкие значения всех квартилей, центрального спектроида и минимальной частоты. ДС представителей обоих полов слабо амплитудно-модулированы, но у самок их интенсивность от начала посылки к ее концу изменяется мало (амплитуда колебаний, как правило, максимальна в начале звучания и незначительно затухает в конце посылки), тогда как сигналы самцов чаще имеют максимум звучания в средней части посылки. Временные и частотные характеристики ДС весьма изменчивы. Особенно это касается длительности сигнала. Например, в опыте 01.09.2019 г.* при $T = 26.4$°C длительность посылки самцов составила 164 – 860 мс ($X \pm S_x$ = 316±71.6; n = 9), самок – 134 – 955 мс (379±84.4; n = 10). Таким образом, у представителей обоих полов длительность сигнала была заметно большей, чем при записи 27.07.2019 г. (см. табл. 1).

* В опыте участвовали 3 самца (SVL = 35.8 – 40.2 мм, $X \pm S_x$ = 37.7±1.30; W = 0.99 – 1.20 г, $X \pm S_x$ = = 1.11±0.06) и 5 самок (SVL = 36.1 – 41.5 мм, $X \pm S_x$ = = 38.6±0.95; W = 0.95 – 1.63 г, $X \pm S_x$ = 1.18±0.12).

На спектрограммах видны многочисленные гармоники, которых в некоторых случаях бывает более 10 (см. рис. 2, *б*). На высших гармониках ДС содержат ультразвуковую компоненту: в ряде случаев до 22 и даже 48 кГц. Для *M. orientalis* указывалась сходная частота верхних гармоник – 30 кГц (Brown, 1984), хотя основная энергия ДС у этого вида при $T = 32$°C соответствует частотам от 2 – 3 до 6 – 8 кГц при верхней границе частотного диапазона, достигающей, по крайней мере, 16 кГц (Frankenberg, 1978; Frankenberg, Werner, 1984). Поскольку участок наивысшей чувствительности зоны оптимального слуха у Gekkonidae соответствует частоте 3 кГц, а нижний и верхний пороги восприятия равны 0.1 и 10 кГц соответственно (Ильичев и др., 1975), логично предположить, что высокочастотная компонента ДС адресована не особям собственного вида, а восприимчивым к ультразвуку теплокровным хищникам (Marcellini, 1977 *b*; Frankenberg, Werner, 1984; Rohtla et al., 2019) либо вообще не имеет функциональной роли, будучи обусловленной анатомическим строением голосового аппарата геккона.

МС I (см. табл. 2, рис. 3), в отличие от ДС, представляют собой короткие посылки с выраженной амплитудной модуляцией и относительно стабильными спектральными характеристиками (на данном этапе работы анализируются характеристики одиночных щелчков, но не их серий, имеющих весьма различную длительность и произвольную временную структуру). Сигналы самца характеризовались достоверно более высоким средним значением энергии сигнала ниже 3000 Гц, более низкими средними значениями длительности посылки (которая в среднем в 1.5 раза короче, чем у самки), максимальной частоты, ширины полосы спектра, базовой частоты (при $P < 0.001$), спектрального центроида и частоты 1-го пика (при $P < 0.05$). Отметим, что пределы вариабельности базовой частоты у представителей разных полов практически не перекрываются (см. табл. 2). Значения верхнего, среднего и нижнего квартилей у самца ниже, чем у самки, однако эти отличия не достоверны. Таким образом, наши предварительные выводы о большей «лаконичности» и «низкочастотности» сигналов самцов в сравнении с самками (см.: Силкин, Кукушкин, 2019) находят свое подтверждение. Длительность МС I, проанализированных в 2017 и 2018 гг., варьировала у самцов от 9 до 42 мс ($X \pm Sx$ = 23.3±0.56), у самок – от 25 до 49 мс ($X \pm Sx$ = 38.9±0.45), что очень близко к результату, полученному в 2019 г. Известно, что особи гекконов одного вида с равными размерами тела продуцируют сигналы с одинаковыми частотными характеристиками, при этом представители пола,

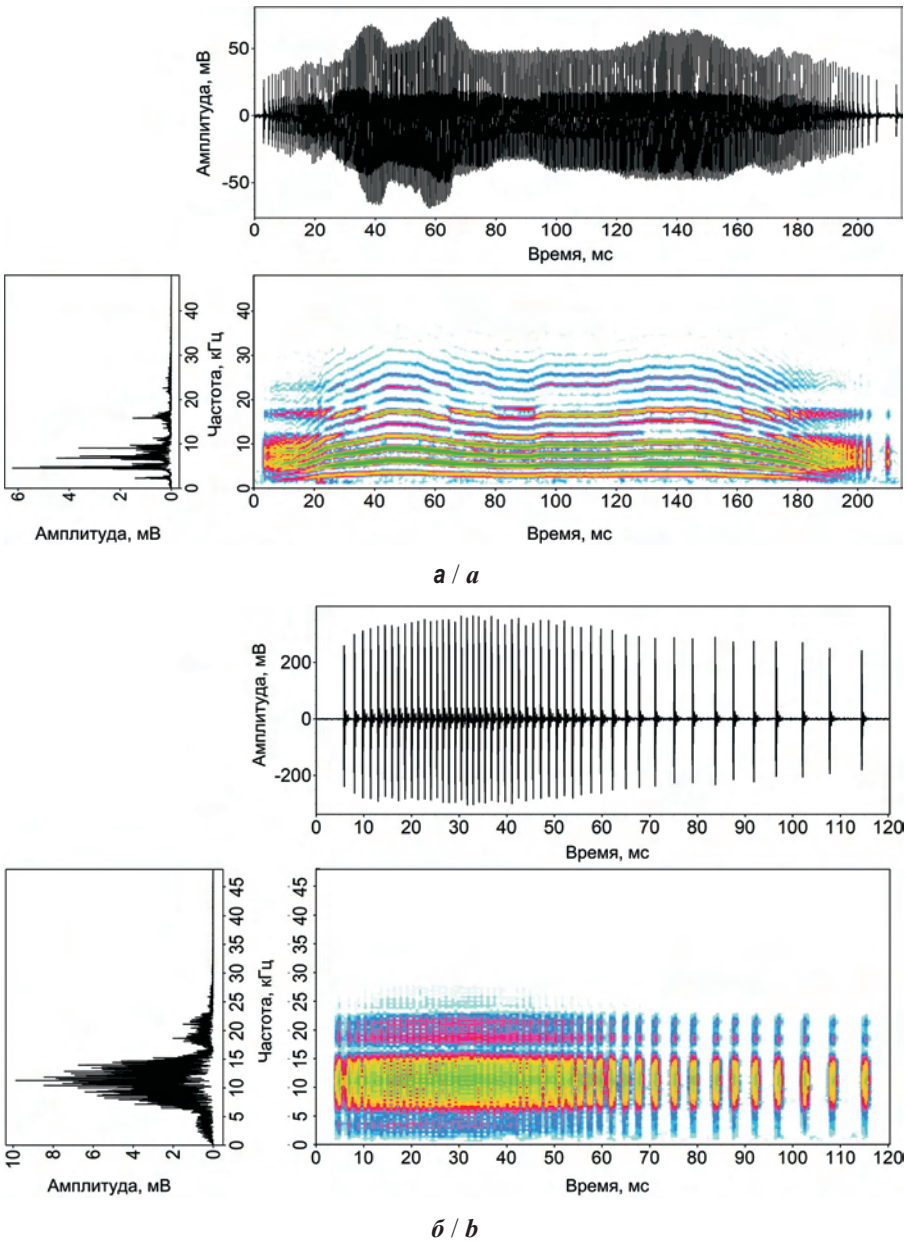

Рис. 2. Амплитудно-частотные и временные характеристики ДС *M. danilewskii*: *а* – самец, *б* – самка

Fig. 2. Amplitude-frequency and temporal characteristics of the distress call of *M. danilewskii*: *a* – male, *b* – female

характеризующегося большими размерами тела, обладают более низкими частотами звучания (Frankenberg, 1975, 1982; Hibbits et al., 2007; Labra et al., 2013; Rohtla et al., 2019). В случае с *M. danilewskii*, самки которого превосходят самцов по средним и максимальным размерам тела (Щербак, 1966; Кукушкин, Шарыгин, 2005), имеет место прямо противоположная ситуация.

В то же время параметры МС I подвержены определенной изменчивости, что, вероятнее всего, обусловлено различными размерами тела ящериц в выборках. Так, частотные характеристики МС I, записанных в 2020 г. попутно с сигналами типа МС II в группе более крупных особей (см.: Материал и методы), во всех случаях были существенно ниже, чем по данным 2019 г. (см. табл. 2): пиковая частота – 1960 – 5710 Гц ($X \pm S_x$ = 3536±213), верхний квартиль – 4400 – 5810 ($X \pm S_x$ = 5430±58.6); спектральный центроид – 4130 – 5200 Гц ($X \pm S_x$ = 4612± ±41.0), минимальная и максимальная частоты 460 – 1780 Гц ($X \pm S_x$ = 918±36.9) и 7030 – 10500 Гц ($X \pm S_x$ = 8243± ±108) соответственно, базовая частота – 1140 – 3090 Гц ($X \pm S_x$ = 1979±85.7) (для обоих полов совокупно; n = 36). Значения показателей «энергия ниже 3000 Гц» и «количество пиков», напротив, были выше, чем в блоке данных 2019 г.: 15 – 59% (32.0±0.02) и 2 – 5 (3.00±0.13) соответственно. Длительность МС I в выборке 2020 г. находилась в пределах известных значений – 20 – 40 мс (31.0±0.83).

МС II характеризуется наибольшей продолжительностью среди всех типов сигналов: до 9 с и более. Общее количество щелчков варьирует от 25 до 44; за 1 с геккон может издавать 6 – 9 щелчков, в среднем 7.6 (см. табл. 3, рис. 4). Для сравнения, самец *M. orientalis* при T = 32°C издал 14 щелчков за 1.1 с и 23 щелчка за 3.1 с (Frankenberg, 1978; Frankenberg, Marcellini, 1990). Усредненная продолжительность интервалов превышает среднюю длительность щелчков посылки в 6.62 – 21.3 раза ($X \pm S_x$ = 11.7±0.76; n = 25). В рамках каждого отдельно взятого «стаккато» интервалы между щелчками в средней части посылки оказались полностью идентичными (см. рис. 4). Найдены высокие значения коэффициента корреляции (r) между продолжительностью средней части посылки и числом щелчков в ней ($r \pm m$ = +0.88±0.09; $P < 0.001$), между числом щелчков средней части и ее темпом ($r \pm m$ = +0.59±0.16; $P < 0.001$), между

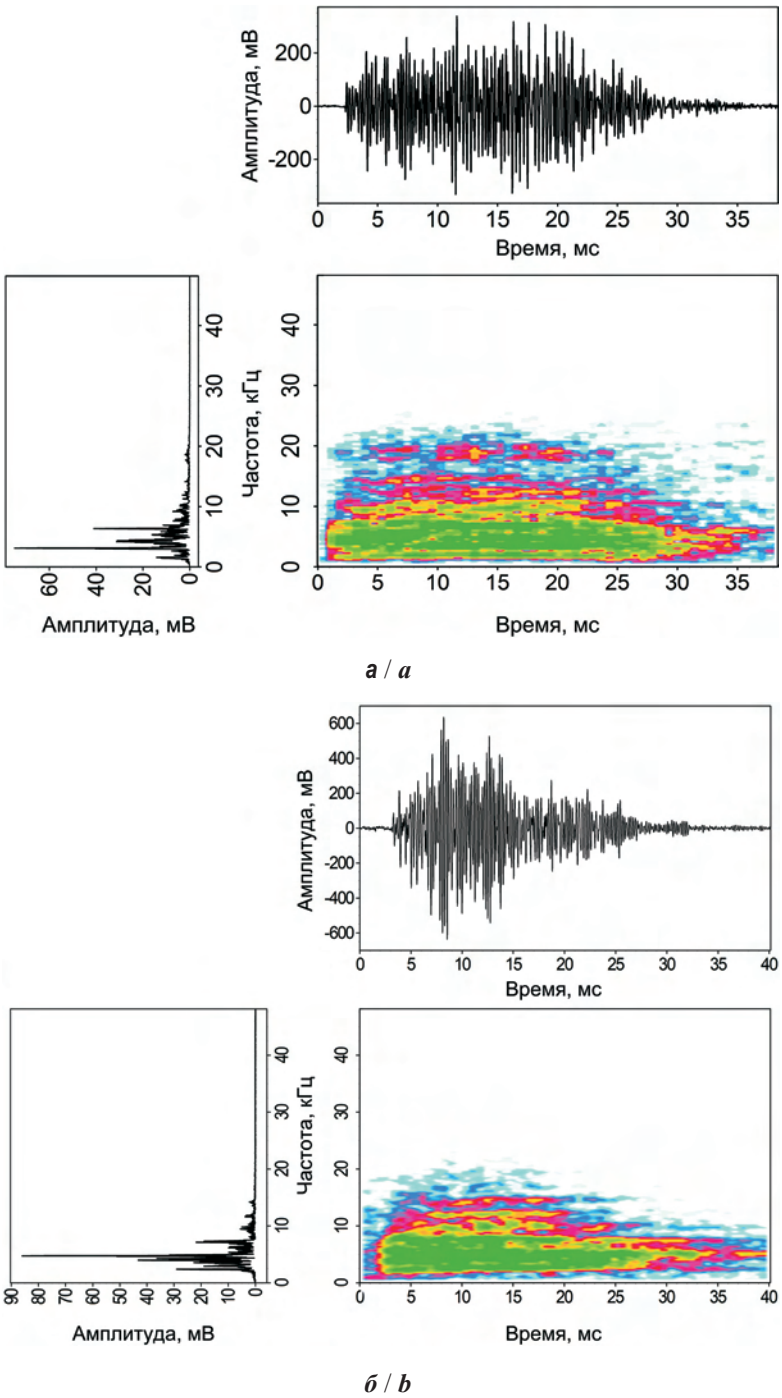

Рис. 3. Амплитудно-частотные и временные характеристики МС I *M. danilewskii*: *а* – самец, *б* – самка

Fig. 3. Amplitude-frequency and temporal characteristics of the short advertisement call of *M. danilewskii*: *a* – male, *b* – female

общей длительностью посылки и суммарным числом щелчков в ней ($r \pm m$ = +0.57±0.16; $P < 0.01$), между темпом щелчков и длительностью интервала ($r \pm m$ = -0.97±0.05; $P < 0.001$), между числом щелчков средней части и длительностью интервала между ними ($r \pm m$ = -0.55±0.16; $P < 0.01$). Общее количество пиков частотного спектра единичного щелчка – 1 – 3 (обычно 2). В проанализированных секвенциях значения пиковой частоты и частоты 1-го пика спектра оказались практически идентичными для всех щелчков средней части посылки. Очевидно, что МС II служит для передачи информации на большие дистанции, поэтому закономерно, что в выявленном акустическом репертуаре вида именно этот тип сигналов характеризуется наименьшими величинами пиковой частоты (менее 4 кГц в среднем) и ширины полосы частот (менее 5 кГц) (см.: Ильичев и др., 1975; Rohtla et al., 2019).

У *M. orientalis* в щелчках длинных секвенций половые отличия по основной частоте не выявлены – максимум энергии у обоих полов лежит в области 4 – 6 кГц (Frankenberg, 1978; Frankenberg, Marcellini, 1990). К сожалению, в нашем эксперименте пол испускающих МС II особей не был установлен. Основываясь на опубликованных данных по другим видам Gekkota (Frankenberg, 1978, 1982; Phongkangsananan et al., 2014) и собственных наблюдениях вокализации особей крымского геккона в лабораторных условиях и природе, мы предполагаем, что с наибольшей вероятностью звуки издавали только самцы. Вопрос о способности самок *M. danilewskii* продуцировать “territorial-breeding calls”, сходные по структуре с МС II самцов, на сегодняшний день остается открытым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Биоакустические характеристики *M. danilewskii* в общем сопоставимы с ранее опубликованными данными по *M. orientalis* (Frankenberg, 1978; Frankenberg, Werner, 1984; Brown, 1984), однако корректное их сравнение затрудняется вследствие недостаточного объема данных и различного аппаратного обеспечения экспериментов 40-летней давности и в современную эпоху. Дальнейшие исследования акустической коммуникации крымского геккона должны показать, являются ли выявленные половые отличия временных и частотных параметров некоторых типов сигналов устойчивой видовой характеристикой, либо они обусловлены индивидуальными особенностями животных в эксперименте или другими

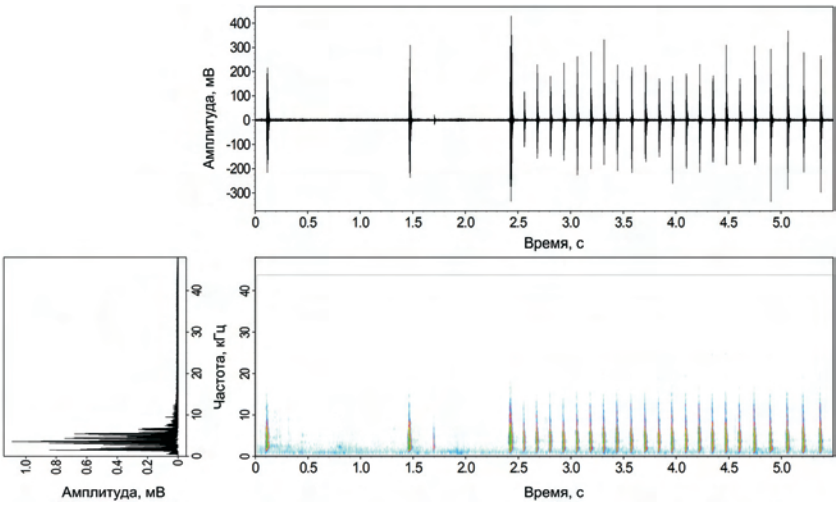

Рис. 4. Амплитудно-частотные и временные характеристики МС II *M. danilewskii*

Fig. 4. Amplitude-frequency and temporal characteristics of the long advertisement sequence (“territorial-breeding call”) of *M. danilewskii*

причинами. Имеются, например, данные о проявлениях географической вариабельности параметров акустических посылок у ряда широкоареальных видов Gekkonidae (Frankenberg, Werner, 1984; Frankenberg, Marcellini, 1990; Yu et al., 2011; Rohtla et al., 2019), что также необходимо проверить на особях *M. danilewskii* из различных популяций.

Данные биоакустики успешно применяются для решения задач систематики насекомых (Тишечкин, Веденина, 2016), амфибий (Köhler et al., 2017) и других животных. Показано, что характеристики акустических сигналов гекконов могут быть использованы аналогичным образом (Назаров, Поярков, 2013). Можно прогнозировать, что изучение акустической сигнализации таксонов сложного видового комплекса *M.* (*kotschyi*) в перспективе позволит получить важные аргументы при их разграничении и облегчит идентификацию видов в природе.

В заключение отметим, что МС, особенно продолжительные секвенции II типа, по-видимому, более информативны для решения задач систематики, нежели ДС. Последние, с одной стороны, характеризуются высокой индивидуальной и ситуационной вариабельностью, а с другой – сходством по ряду физических параметров у удаленных друг от друга в филогенетическом отношении представителей Gekkonidae, т. е. слабой видоспецифичностью (Frankenberg, 1975, 1978; Rohtla et al., 2019).

Благодарности

Авторы признательны О. А. Ермакову (Пензенский государственный университет) и И. В. Доронину (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за полезные замечания относительно рукописи статьи, К. Д. Мильто (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) за выполнение фотографии крымского геккона, Аарону Бауэру (Университет Вилланова, Пенсильвания, США) за любезное предоставление литературных источников.

Работа выполнена в рамках исследовательских тем госзадания Министерства науки и высшего образования РФ (№ АААА-А16-116022510087-5, АААА-А19-119012490045-0 и АААА-А19-119012490044-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Веденин А. А., *Веденина В. Ю.*, *Окштейн И. Л.* 2008. Звуковая коммуникация толстопалого геккона *Pachydactylus turneri* // Вопросы герпетологии : материалы Третьего съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб. : Зоол. ин-т РАН. С. 89 – 94.

Ильичев В. Д., *Васильев Б. Д.*, *Жантиев Р. Д.*, *Протасов В. Р.*, *Романенко Е. В.*, *Симкин Г. Н.* 1975. Биоакустика. М. : Высш. шк. 257 с.

Кукушкин О. В. 2004. Распространение, биотопическое распределение и численность средиземноморского (крымского) геккона, *Cyrtopodion kotschyi danilewskii* (Strauch, 1887) (Reptilia, Squamata, Gekkonidae), в Южном Крыму // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология : сб. науч. тр., посвящ. 90-летию Карадаг. науч. станции им. Т. И. Вяземского и 25-летию Карадаг. природ. заповедника НАН Украины. Симферополь : СОНАТ. Кн. 1. С. 367 – 396.

Кукушкин О. В. 2005 *а*. Продолжительность зимней спячки и особенности биологии крымского геккона (*Mediodactylus kotschyi danilewskii*) в период гибернации // Современные проблемы зоологии и экологии : материалы междунар. науч. мемориал. конф. Одесса : Феникс. С. 148 – 151.

Кукушкин О. В. 2005 *б*. Материалы к репродуктивной биологии средиземноморского геккона – *Cyrtopodion kotschyi danilewskii* (Strauch, 1887) в Крыму // Современная герпетология. Т. 3/4. С. 84 – 92.

Кукушкин О. В. 2018. Об аномалиях регенерации и автотомии хвоста у крымского геккона, *Mediodactylus danilewskii* (Reptilia, Sauria, Gekkonidae) // Современная герпетология. Т. 18, вып. 3/4. С. 180 – 187. DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-180-187

Кукушкин О. В., *Шарыгин С. А.* 2005. Новые данные по морфологии средиземноморского геккона, *Mediodactylus kotschyi danilewskii* (Reptilia, Gekkonidae), в Крыму // Вестн. зоологии. Т. 39, № 6. С. 37– 49.

Кукушкин О. В., *Доронин И. В.*, *Туниев Б. С.*, *Ананьева Н. Б.*, *Доронина М. А.* 2017. Интродукция зем-

новодных и пресмыкающихся на Кавказе и в Крыму : общий обзор и некоторые факты // Современная герпетология. Т. 17, вып. 3/4. С. 157 – 197. DOI: 10.18500/1814-6090-2017-17-3-4-157-197

Назаров Р. А., *Поярков Н. А.* 2013. Таксономическая ревизия рода *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984 (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) с описанием нового вида из Средней Азии // Зоол. журн. Т. 92, № 11. С. 1312 – 1332.

Окштейн И. Л., *Галкина П. А.*, *Власова Д. М.*, *Сангатулова Т. Р.* 2019. Поведение самцов трех видов гекконов при парных ссаживаниях // Изв. высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 2 (26). С. 137 – 149.

Силкин М. Ю., *Кукушкин О. В.* 2019. Первый опыт изучения акустических сигналов крымского геккона, *Mediodactylus danilewskii* (Reptilia, Sauria, Gekkonidae) // Системы контроля окружающей среды – 2019 : тез. докл. междунар. науч.-техн. конф. Севастополь : Ин-т природно-технических систем. С. 177.

Тишечкин Д. Ю., *Веденина В. Ю.* 2016. Акустические сигналы насекомых : репродуктивный барьер и таксономический признак // Зоол. журн. Т. 95, № 11. С. 1240 – 1276.

Щербак Н. Н. 1960. Новые данные о крымском гекконе (*Gymnodactylus kotschyi danilewskii* Str.) // Зоол. журн. Т. 39, № 9. С. 1390 – 1397.

Щербак Н. Н. 1966. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Киев : Наук. думка. 240 с.

Щербак Н. Н., *Голубев М. Л.* 1986. Гекконы фауны СССР и сопредельных стран. Киев : Наук. думка. 232 с.

Ядгаров Т., *Васильев Б. Д.* 1980. Об экологии и звуковой сигнализации двух видов гекконов Средней Азии // Зоол. журн. Т. 59, № 9. С. 1431 – 1433.

Brown A. M. 1984. Ultrasound in Gecko Distress calls (Reptilia : Gekkonidae) // Israel J. of Zoology. Vol. 33. P. 95 – 101.

Frankenberg E. 1975. Distress Calls of Gekkonid Lizards from Israel and Sinai // Israel J. of Zoology. Vol. 24. P. 43 – 53.

Frankenberg E. 1978. Calls of male and female tree geckos, *Cyrtodactylus kotschyi* // Israel J. of Zoology. Vol. 27. P. 53 – 56.

Frankenberg E. 1982. Vocal Behavior of the Mediterranean House Gecko *Hemidactylus turcicus* // Copeia. № 4. P. 770 – 775.

Frankenberg E., *Werner Y. L.* 1984. The defensive Vocal "Distress" Repertoire of Gekkonid Lizards : Intra- and Inter-Specific Variation // Amphibia – Reptilia. Vol. 5. P. 109 – 124.

Frankenberg E., *Marcellini D. L.* 1990. Comparative Analysis of the Male Multiple Click Calls of Colonizing House Geckoes *Hemidactylus turcicus* from the Southern U.S.A. and Israel and *Hemidactylus frenatus* // Israel J. of Zoology. Vol. 37, № 2. P. 107 – 118.

Jono T., *Inui Y.* 2012. Secret Calls from under the Eaves : Acoustic Behavior of the Japanese House Gecko, *Gecko japonicus* // Copeia. № 1. P. 145 – 149.

Hibbitts T. J., *Whiting M. J.*, *Stuart-Fox D. M.* 2007. Shouting the Odds : Vocalization Signals Status in a Lizard // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 61. P. 1169 – 1176.

Köhler J., *Jansen M.*, *Rodríguez A.*, *Kok Ph. J. R.*, *Toledo F. L.*, *Emmrich M.*, *Glaw F.*, *Haddad C. F. B.*, *Rödel M.-O.*, *Vences M.* 2017. The use of Bioacoustics in Anuran Taxonomy : Theory, Terminology, Methods and Recommendations for Best Practice // Zootaxa. Vol. 4251, iss. 1. P. 1 – 124.

Kotsakiozi P., *Jablonski D.*, *Ilgaz Ç.*, *Kumlutaş Y.*, *Avci A.*, *Meiri S.*, *Itescu Y.*, *Kukushkin O.*, *Gvoždík V.*, *Scillitani G.*, *Roussos S. A.*, *Jandzik D.*, *Kasapidis P.*, *Lymberakis P.*, *Poulakakis N.* 2018. Multilocus Phylogeny and Coalescent Species Delimitation in Kotschy's gecko, *Mediodactylus kotschyi* : Hidden Diversity and Cryptic Species // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 125. P. 177 – 187.

Kukushkin O. V., *Trofimov A. G.*, *Turbanov I. S.*, *Slodkevich V. Ya.* 2019. Herpetofauna of Sevastopol City (Southwestern Crimea) : Species Composition, Zoogeographic Analysis, Landscape-zonal Distribution, Current Status and Protection // Ecosystem Transformation. Vol. 2, № 4. P. 4 – 62.

Labra A., *Silva G.*, *Norambuena F.*, *Velásquez N.*, *Penna M.* 2013. Acoustic Features of the Weeping Lizard's Distress Call // Copeia. № 2. P. 206 – 212.

Marcellini D. L. 1977 *a*. The Function of a Vocal Display of the Lizard *Hemidactylus frenatus* (Sauria : Gekkonidae) // Animal Behaviour. Vol. 25. P. 414 – 417.

Marcellini D. 1977 *b*. Acoustic and Visual Display Behavior of Gekkonid Lizards // American Zoologist. Vol. 17. P. 251 – 260.

Nazarov R. A. 2005. The use of "Territorial-Breeding" Calls in Systematics and Phylogeny of Palearctic Angular-toed Geckos // Programme & Abstracts : 13th Ordinary General Meeting of the Societas Europaea Herpetologica. Bonn. P. 82.

Phongkangsananan N., *Schwarzkopf L.*, *Pike D. A.* 2014. Chatty Females and Quiet Males : Complex Vocal Communication in the Northern Dtella, *Gehyra dubia* // Herpetological Conservation and Biology. Vol. 9, № 2. P. 285 – 296.

Rohtla E. A., *Russell A. P.*, *Bauer A. M.* 2019. Sounding Off : Relationships Between Call Properties, Body Size, Phylogeny, and Laryngotracheal Form of Geckos // Herpetologica. Vol. 75, № 3. P. 175 – 197.

Speybroeck J., *Beukema W.*, *Dufresnes Ch.*, *Fritz U.*, *Jablonski D.*, *Lymberakis P.*, *Martínez-Solano I.*, *Razzetti E.*, *Vamberger M.*, *Vences M.*, *Vörös J.*, *Crochet P.-A.* 2020. Species List of the European Herpetofauna – 2020 update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica // Amphibia – Reptilia. Vol. 41, № 2. P. 139 – 189.

Tang Y.-Z., *Zhuang L.-Z.*, *Wang Z.-W.* 2001. Advertisement Calls and Their Relation to Reproductive Cycles in *Gecko gecko* (Reptilia, Lacertilia) // Copeia. № 1. P. 248 – 253.

Yu X., *Peng Y.*, *Aowphol A.*, *Ding L.*, *Brauth S. E.*, *Tang Y.-Z.* 2011. Geographic Variation in the Advertisement Calls of *Gekko gecko* in Relation to Variations in Morphological Features : Implications for Regional Population Differentiation // Ethology Ecology and Evolution. Vol. 23, № 3. P. 211 – 228.

Образец для цитирования:

Кукушкин О. В., *Силкин М. Ю.* 2020. Биоакустическая характеристика крымского геккона *Mediodactylus danilewskii* (Strauch, 1887) (Reptilia, Sauria, Gekkonidae) // Современная герпетология. Т. 20, вып. 3/4. С. 128 – 141. DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-3-4-128-141

Bioacoustic Characteristics of the Crimean Gecko *Mediodactylus danilewskii* (Strauch, 1887) (Reptilia: Sauria: Gekkonidae)

Oleg V. Kukushkin [1, 2]✉, *https://orcid.org/0000-0002-9311-0860*; *mtasketi2018@gmail.com*
Mikhail Yu. Silkin [1], *my.silkin@yandex.ru*

[1] *T. I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences – Branch of A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences 24 Nauki St., Kurortnoe town, Theodosia 298188, Russia*
[2] *Zoological Institute of Russian Academy of Sciences 1 Universitetskaya emb., Saint Petersburg 199034, Russia*

Received 14 July 2020, revised 22 October 2020, accepted 28 October 2020

Abstract. For the first time, the amplitude-frequency and temporal characteristics of the acoustic signals (the distress one and two types of advertisement calls) of the Crimean gecko (*Mediodactylus danilewskii*) were analyzed. The distress call is a rather long one (usually around 150–350 ms, but sometimes up to nearly 1 s), with a peak frequency of 6.86 kHz in both males and females. The upper harmonics of this type of signal lie in the ultrasonic region of the frequency spectrum. The short advertisement call has a different duration in males and females, namely, about 23 ms and 35–40 ms on average, respectively. The peak frequency of this type of signal is 4.82 kHz in both sexes. Some frequency parameters of the acoustic signals are characterized by lower values in males than those in females, despite the larger body sizes of the latter. E.g., 35% and 11% of the total distress call energy is below 4 kHz in males and females, respectively. The average value of the fundamental frequency of short advertisement calls in males and females is 1.75 kHz and 3.33 kHz, respectively, while the limits of variability of this parameter in representatives of both sexes almost do not overlap. The prospects of using bioacoustics for solving important issues of the *Mediodactylus* (*kotschyi*) superspecies taxonomy are discussed. We assume that the male long advertisement call, which is a sequence with a duration of 4 to 9 s consisting of 24–44 clicks with an average peak frequency below 4 kHz following each other at a rate of 6.4–9.1 clicks/s, will be most informative for these goals.
Keywords: *Mediodactylus*, vocalization, distress call, advertisement call, multiple click call, Crimea.

DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-3-4-128-141

This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution 4.0 License

Acknowledgements: The work was executed in the framework of research topics of the State Task of the Ministry of Science and Higher Education of Russian Federation (No. AAA-A16-116022510087-5, AAAA-A19-119012490045-0 and AAAA-A19-119012490044-3).

REFERENCES

Vedenin A. A., Vedenina V. Yu., Okshtein I. L. Vocal Communication in Thick-fingered Gecko *Pachydactylus turneri*. *Problems of Herpetology*: *Proceedings of the 3rd Congress of A. M. Nikolsky Herpetological Society*. Saint Petersburg, Zoologicheskii institut RAN Publ., 2008, pp. 89–94 (in Russian).

Iljichev V. D., Vassiliev B. D., Zhantiev R. D., Protasov V. R., Romanenko E. V., Simkin G. N. *Bioakustika* [Bioacoustics. Tutorial]. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 1975. 257 p. (in Russian).

Kukushkin O. V. Distribution, habitat allocation and abundance of Kotschy's (Crimean) gecko, *Cyrtopodion kotschyi danilewskii* (Strauch, 1887) (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) in the Southern Crimea. In: *Karadag*: *History*, *Geology*, *Botany, Zoology*: *Collection of Scientific Papers.* Simferopol, SONAT Publ., 2004, book 1, pp. 367–396 (in Russian).

Kukushkin O. V. A Duration of Winter Diapause and Features of the Biology of the Crimean Gecko (*Mediodactylus kotschyi danilewskii*) During the Hibernation Period. *Current Problems in the Zoology and Ecology*: *Proceedings of International Scientific Memorial Conference*. Odessa, Feniks Publ., 2005 *a*, pp. 148–151 (in Russian).

Kukushkin O. V. Data on Reproductive Biology of Kotschy's Gecko – *Cyrtopodion kotschyi danilewskii* (Strauch, 1887) in the Crimea. *Current Studies in Herpetology*, 2005 *b*, vol. 3–4, pp. 84–92 (in Russian).

Kukushkin O. V. On Anomalies of the Caudal Regeneration and Autotomy in *Mediodactylus danilewskii*

(Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Current Studies in Herpetology*, 2018, vol. 18, iss. 3–4, pp. 180–187 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2018-18-3-4-180-187

Kukushkin O. V., Sharygin S. A. New Data on Morphology of the Mediterranean (Kotschyi's) gecko, *Mediodactylus kotschyi danilewskii* (Reptilia, Gekkonidae), in Crimea. *Vestnik zoologii*, 2005, vol. 39, no. 6, pp. 37–49 (in Russian).

Kukushkin O. V., Doronin I. V., Tuniyev B. S., Ananjeva N. B., Doronina M. A. Introduction of Amphibians and Reptiles at the Caucasus and the Crimea: An Overview and Some Actual Data. *Current Studies in Herpetology*, 2017, vol. 17, iss. 3–4, pp. 157–197 (in Russian). DOI: 10.18500/1814-6090-2017-17-3-4-157-197

Nazarov R. A., Poyarkov N. A. A Taxonomic Revision of the Genus *Tenuidactylus* Szczerbak et Golubev, 1984 (Reptilia, Squamata, Gekkonidae) with a Description of a New Species from Central Asia. *Zoologicheskyi zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 11, pp. 1312–1332 (in Russian).

Okshtein I. L., Galkina P. A., Vlasova D. M., Sangatulova T. R. The Behavior of Males of Three Species of Geckos During Pairing. *University Proceedings. Volga Region. Natural Sciences*, 2019, no. 2 (26), pp. 137–149 (in Russian).

Silkin M. Yu., Kukushkin O. V. First Experience of the Study of Acoustic Signals of Crimean Gecko, *Mediodactylus danilewskii* (Reptilia, Sauria, Gekkonidae). *Systems of the Environmental Control: Abstracts of International Scientific-Practical Conference*. Sevastopol, Institut prirodno-tekhnicheskikh sistem Publ., 2019, pp. 177 (in Russian).

Tishechkin D. Yu., Vedenina V. Yu. Acoustic Signals in Insects: A Reproductive Barrier and Taxonomic Character. *Zoologicheskyi zhurnal*, 2016, vol. 95, no. 11, pp. 1240–1276 (in Russian).

Szczerbak N. N. New data on the Crimean geckon *Gymnodactylus kotschyi danilewskii* Str. *Zoologicheskyi zhurnal*, 1960, vol. 39, no. 9, pp. 1390–1397 (in Russian).

Szczerbak N. N. *Zemnovodnye i presmykayuschiesya Kryma* [Amphibians and Reptiles of the Crimea (= Herpetologia Taurica)]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1966. 240 p. (in Russian).

Szczerbak N. N., Golubev M. L. *Gekkony fauny SSSR i sopredel'nykh stran* [Gecko Fauna of the USSR and Adjacent Countries]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1986. 232 p. (in Russian).

Jadgarov T., Vassiliev B. D. On the Ecology and Sound Signalization of Two Species of Geckos from Middle Asia. *Zoologicheskyi zhurnal*, 1980, vol. 59, no. 9, pp. 1431–1433 (in Russian).

Brown A. M. Ultrasound in Gecko Distress Calls (Reptilia: Gekkonidae). *Israel J. of Zoology*, 1984, vol. 33, pp. 95–101.

Frankenberg E. Distress Calls of Gekkonid Lizards from Israel and Sinai. *Israel J. of Zoology*, 1975, vol. 24, pp. 43–53.

Frankenberg E. Calls of Male and Female Tree Geckos, *Cyrtodactylus kotschyi*. *Israel J. of Zoology*, 1978, vol. 27, pp. 53–56.

Frankenberg E. Vocal Behavior of the Mediterranean House Gecko *Hemidactylus turcicus*. *Copeia*, 1982, no. 4, pp. 770–775.

Frankenberg E., Werner Y. L. The defensive Vocal "Distress" Repertoire of Gekkonid Lizards: Intra- and Inter-Specific Variation. *Amphibia – Reptilia*, 1984, vol. 5, pp. 109–124.

Frankenberg E., Marcellini D. L. Comparative Analysis of the Male Multiple Click Calls of Colonizing House Geckoes *Hemidactylus turcicus* from the Southern U.S.A. and Israel and *Hemidactylus frenatus*. *Israel J. of Zoology*, 1990, vol. 37, no. 2, pp. 107–118.

Jono T., Inui Y. Secret Calls from under the Eaves: Acoustic Behavior of the Japanese House Gecko, *Gecko japonicus*. *Copeia*, 2012, no. 1, pp. 145–149.

Hibbitts T. J., Whiting M. J., Stuart-Fox D. M. Shouting the Odds: Vocalization Signals Status in a Lizard. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2007, vol. 61, pp. 1169–1176.

Köhler J., Jansen M., Rodríguez A., Kok Ph. J. R., Toledo F. L., Emmrich M., Glaw F., Haddad C. F. B., Rödel M.-O., Vences M. The Use of Bioacoustics in Anuran Taxonomy: Theory, Terminology, Methods and Recommendations for Best Practice. *Zootaxa*, 2017, vol. 4251, iss. 1, pp. 1–124.

Kotsakiozi P., Jablonski D., Ilgaz Ç., Kumlutaş Y., Avci A., Meiri S., Itescu Y., Kukushkin O., Gvoždík V., Scillitani G., Roussos S. A., Jandzik D., Kasapidis P., Lymberakis P., Poulakakis N. Multilocus Phylogeny and Coalescent Species Delimitation in Kotschy's Gecko, *Mediodactylus kotschyi*: Hidden Diversity and Cryptic Species. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2018, vol. 125, pp. 177–187.

Kukushkin O. V., Trofimov A. G., Turbanov I. S., Slodkevich V. Ya. Herpetofauna of Sevastopol City (Southwestern Crimea): Species Composition, Zoogeographic Analysis, Landscape-zonal Distribution, Current Status and Protection. *Ecosystem Transformation*, 2019, vol. 2, no. 4, pp. 4–62.

Labra A., Silva G., Norambuena F., Velásquez N., Penna M. Acoustic Features of the Weeping Lizard's Distress Call. *Copeia*, 2013, no. 2, pp. 206–212.

Marcellini D. L. The Function of a Vocal Display of the Lizard *Hemidactylus frenatus* (Sauria: Gekkonidae). *Animal Behaviour*, 1977 *a*, vol. 25, pp. 414–417.

Marcellini D. Acoustic and Visual Display Behavior of Gekkonid Lizards. *American Zoologist*, 1977 *b*, vol. 17, pp. 251–260.

Nazarov R. A. The use of "Territorial-breeding" Calls in Systematics and Phylogeny of Palearctic Angular-toed geckos. *Programme & Abstracts of the 13th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica*. Bonn, 2005, pp. 82.

Phongkangsananan N., Schwarzkopf L., Pike D. A. Chatty Females and Quiet Males: Complex Vocal Communication in the Northern Dtella, *Gehyra dubia*. *Herpetological Conservation and Biology*, 2014, vol. 9, no. 2, pp. 285–296.

Rohtla E. A., Russell A. P., Bauer A. M. Sounding off: Relationships Between Call Properties, Body Size, Phylogeny, and Laryngotracheal Form of Geckos. *Herpetologica*, 2019, vol. 75, no. 3, pp. 175–197.

Speybroeck J., Beukema W., Dufresnes Ch., Fritz U., Jablonski D., Lymberakis P., Martínez-Solano I., Razzetti E., Vamberger M., Vences M., Vörös J., Crochet P.-A. Species List of the European Herpetofauna – 2020 Update by the Taxonomic Committee of the Societas Europaea Herpetologica. *Amphibia–Reptilia*, 2020, vol. 41, no. 2, pp. 139–189.

Tang Y.-Z., Zhuang L.-Z., Wang Z.-W. Advertisement Calls and Their Relation to Reproductive Cycles in *Gecko gecko* (Reptilia, Lacertilia). *Copeia*, 2001, no. 1, pp. 248–253.

Yu X., Peng Y., Aowphol A., Ding L., Brauth S. E., Tang Y.-Z. Geographic Variation in the Advertisement Calls of *Gekko gecko* in Relation to Variations in Morphological Features: Implications for Regional Population Differentiation. *Ethology Ecology and Evolution*, 2011, vol. 23, no. 3, pp. 211–228.

Cite this article as:

Kukushkin O. V., Silkin M. Yu. Bioacoustic Characteristics of the Crimean Gecko *Mediodactylus danilewskii* (Strauch, 1887) (Reptilia: Sauria: Gekkonidae). *Current Studies in Herpetology*, 2020, vol. 20, iss. 3–4, pp. 128–141 (in Russian). DOI: https://doi.org/10.18500/1814-6090-2020-20-3-4-128-141