

*И. Р. Бёме,
М. Я. Горецкая*

ПЕСНИ ПТИЦ
*Учебное
пособие*



Москва 2013

Московский государственный
университет имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет

И. Р. Бёме, М. Я. Горецкая.

ПЕСНИ ПТИЦ

Учебное пособие

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2013

УДК 591.582.2
ББК 28.6
Н57

Рекомендовано к опубликованию решением Ученого и Учебно-методического совета биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Рецензенты
проф. В.А. Остапенко, проф. З.А. Зорина

И. Р. Бёме, М. Я. Горецкая.

Н57 Песни птиц. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 78 с.
ISBN 978-5-87317-908-4

Впервые на русском языке обобщен обширный материал по изучению вокализации птиц, начиная с первых работ по изучению пения до самых современных исследований в этой области. Авторы приводят определение песен и позывов и их функций. Особую ценность представляет прилагающийся словарь терминов, так как в русскоязычной литературе отсутствует единообразие в описании песни и ее компонентов. Учебное пособие разработано к курсам лекций «Биология птиц» и «Коммуникация животных», читаемыми авторами на биологическом факультете МГУ, а также в качестве пособия для летней учебной практики по зоологии позвоночных, и предназначено для студентов кафедры зоологии позвоночных. Пособие также может быть рекомендовано для студентов, аспирантов и преподавателей других биологических специальностей

УДК: 598.2
ББК 28.693.35

ISBN 978-5-87317-908-4

© И. Р. Бёме, М. Я. Горецкая, 2013
© Биологический факультет МГУ, 2013
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2013

ПРЕДИСЛОВИЕ	4
ВВЕДЕНИЕ	5
<i>И. Р. Бёме, М. Я. Горецкая</i>	
Категории позывов и функции песни.....	7
Словарь терминов	8
ГЛАВА I. КАК ПОЮТ ПТИЦЫ	11
<i>И. Р. Бёме</i>	
Как работает нижняя гортань	13
Мускулатура для песни.....	16
Выдыхать, чтобы петь	18
ГЛАВА II. РЕГУЛЯЦИЯ ПЕНИЯ	20
<i>М. Я. Горецкая</i>	
Регуляция пения в головном мозге птиц.....	20
Гормональная регуляция пения	25
Влияние стрессирующих воздействий на пение и структуру песни	26
ГЛАВА III. РАЗВИТИЕ ПОЗЫВОВ И ПЕСНИ В ОНТОГЕНЕЗЕ.....	28
<i>И. Р. Бёме</i>	
Обучение или наследственность	28
Формирование позывов птиц.....	34
Типы онтогенеза звуковых сигналов.....	38
Формирование песни	39
ГЛАВА IV. МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСЕН, РЕПЕРТУАРЫ.....	48
<i>М. Я. Горецкая</i>	
Функции репертуара	53
ГЛАВА V. ДИАЛЕКТЫ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСНИ ПТИЦ	56
<i>И. Р. Бёме</i>	
ГЛАВА VI. КОММУНИКАТИВНЫЕ СВЯЗИ В ПОСЕЛЕНИЯХ ПТИЦ	68
<i>М. Я. Горецкая</i>	
Рекомендуемая литература.....	77

ПРЕДИСЛОВИЕ

Впервые на русском языке обобщен обширный материал по изучению вокализации птиц, начиная с первых работ по изучению пения до самых современных исследований в этой области. Авторы приводят определение песен и позывов и их функций. Особую ценность представляет прилагающийся словарь терминов, так как в русскоязычной литературе отсутствует единообразие в описании песни и ее компонентов. Большое внимание уделено процессам управления пением птиц на различных уровнях: церебральном, гормональном и иммунном. Приводится схема вокальных ядер головного мозга, участвующих в регуляции пения, и их новая номенклатура. Особое внимание уделено подробному описанию формирования песен и позывов в онтогенезе и филогенезе. В книге дается представление о богатстве репертуара песен и их элементов у разных видов птиц, обсуждаются функции и пути формирования репертуара. Также подробно обсуждаются вопросы географической изменчивости песен (диалектов) на популяционном и подвидовом уровнях. Завершается пособие обсуждением роли песни в поддержании коммуникативных связей в поселениях и сообществах птиц. В конце приведен список рекомендованной литературы.

ВВЕДЕНИЕ

Категории позывов и функции песни

Изучение акустической коммуникации, ее выделение из общей коммуникативной системы вида стало возможным благодаря рассмотрению вокализации птиц в качестве акустической сигнальной системы (Симкин, 1977, 1980, 1982, 1983; Smith, 1977). Однако онтогенезу поведения, в том числе и развитию акустической коммуникации по мере роста и созревания организма, уделяется гораздо меньше внимания, чем сложившемуся поведению и дефинитивным коммуникативным системам. Традиционно вокализацию воробьиных (отряд Passeriformes) подразделяют на **позывы** – короткие, простые звуки, издаваемые в самых разнообразных ситуациях в течение всего года, и **песню**, которая имеет большую длительность, сложную структуру и связана в основном с репродуктивным периодом в жизни птиц.

Обладая сложной структурой, песня выполняет разные, иногда противоречивые функции (Ильичев, 1972). Одна из наиболее важных и очевидных – это обеспечение встречи половых партнеров, привлечение самки и, возможно, консолидация пары (Мальчевский, 1965; Тинберген, 1970; Тихонов и др., 1988; Thorpe, 1961; Thielcke, 1976; Catchpole, Slater, 2008; Cooney, Cockburn, 1995 и др.). Но у многих видов самцы продолжают петь после образования пары, в то время как во время образования пары наблюдается уменьшение песенной активности (Themrin et al., 1984; Themrin, 1986; Rodrigues, 1996). В связи с этим предполагают, что песни могут быть адресованы соседям по поселению и связаны с демонстрацией занятости территории (Thorpe, 1961) и поддержанием структуры поселения (Krebs, 1976; Catchpole, 1982; Falls, 1988; McDonald, 1989; Catchpole, Slater, 2008). Считается, что видоспецифическая структура песни необходима для обеспечения репродуктивной изоляции близких видов птиц (Майр, 1968; Вепринцев и др., 1990; Марова, Леонович, 1997; Thielcke, 1963, 1983; Zimmer, 1982; Salomon, 1989 и др.). Огромное значение придается влиянию песен на птенцов многих видов птиц. Широко известно, что для формирования видоспецифической песни птенцам многих видов птиц необходимо в чувствительный период слышать пение конспецифических самцов (Беме, 1983;

Thorpe, 1961; Payne, 1981; Marler, Peters, 1982; Baptista, Morton, 1988; Dewolfe, Baptista, 1989; Slater, 1989; Baptista, Schuchmann, 1990; Cate, Slater, 1991; Mann et al., 1991; Slater et al., 1991; Eens et al., 1992; Nelson, Marler, 1993; Man, Slater, 1994; Mountjoy, Lemon, 1995; Nagle, Kreutzer, 1996 и др.).

Исследованиями С.Н. Хаютина с соавторами (1978, 1981, 1991) показано, что видовой песне принадлежит важная роль в организации поведения птенцов мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*. Песня модулирует уровень физической, акустической и эмоциональной активности птенцов, в том числе уменьшая эффект последствия тревожных сигналов.

Мультифункциональность песни и пения, видимо, приводит к усложнению структуры песен и повышению индивидуальной изменчивости ее компонентов (Ильичев, 1972). Предполагают, что отдельные фрагменты песни или специальные песни могут выполнять только одну из функций, например, привлечение самки или взаимодействие с самцами (Catchpole, Slater, 2008).

Информационная роль песни состоит в том, что она сигнализирует получателям о мотивационном состоянии, статусе, индивидуальности, популяционной и видовой принадлежности поющей особи (Konishi, 1985). Индивидуальное и популяционное распознавание особей по голосу играет большую роль в различных социальных взаимодействиях, связанных с территориальным и брачным поведением птиц. Оно может влиять на выбор брачного партнера, осуществляемый самками (Baker, 1983; Ratcliffe, Otter, 1996; Searcy et al., 1997, 2002), а также на уровень агрессии, проявляемой самцами при территориальных конфликтах (Baker et al., 1981; Stoddard, 1996). Основой для индивидуального и популяционного вокального распознавания особей является индивидуальная и географическая изменчивость песни.

У большинства воробьиных поют как правило только самцы. Пение самок встречается у некоторых европейских видов, в то время как в тропиках и субтропиках оно распространено гораздо шире (Catchpole, Slater, 2008). Пение самок выполняет в целом те же функции, что и пение самцов (Cooney, Cockburn, 1995).

Детальное изучение процессов становления позывов и песни может много сказать нам об особенностях экологии и эволюции голосовых сигналов (Brooks, McLennan, 1991; Harvey, Pagel, 1991; Kroodsma, 1996). Подробный анализ развития вокализации

в онтогенезе был проделан Крудсмой (Kroodtsma, 1982, 1996). Он подчеркивает важность применения экологических и эволюционных подходов при изучении этой проблемы.

Категории позывов

При изучении акустического репертуара птиц были приняты следующие категории позывов (Thogre, 1961; Хайнд, 1974; Симкин, 1976). Их делят на позывы птенцов и позывы взрослых птиц.

Пищевые позывы имеются у всех воробьиных птиц на гнездовой и ранней послегнездовой стадии развития птенцов (первый, второй и третий этапы онтогенетического развития). Они служат основными сигналами, посредством которых осуществляется контакт между взрослыми птицами и птенцами. Первичный пищевой сигнал является единственным звуковым ответом птенцов на все виды внешних и внутренних раздражителей: тактильных, пищевых, болевых и т.п.

К *пищевым* относят также позывы взрослых птиц, издаваемые самками во время ритуального кормления, а также позывы, которые издают родители при выманивании птенцов из гнезда.

Контактные позывы присутствуют у всех видов на птенцовой стадии развития (чаще всего это совпадает со вторым и третьим этапами онтогенетического развития), затем они сохраняются лишь у стайных видов. Наличие контактных сигналов в репертуаре может быть хорошим показателем социальной организации птиц. Так, у облигатно стайных видов синиц и скворцов такие сигналы широко представлены в репертуаре взрослых птиц. У видов, образующих стаи только на время миграционных перемещений, могут либо формироваться специфические сигналы (например, «пролетный крик» у певчего дрозда *Turdus philomelos*), либо для поддержания контакта в стаях используется основной видовой крик (овсянки, урагусы) или же тревожные позывы (зяблики, горихвостки, соловьи и др.).

Позывы тревоги и агрессии (так называемые агонистические сигналы) наиболее многочисленны в репертуаре взрослых птиц. Специализированные сигналы агрессии или драки свойственны строго одиночным видам или строго стайным видам воробьиных птиц (певчий дрозд, краснобрюхая горихвостка *Phoenicurus erythrogaster*, различные виды синиц); у видов же, образующих

непостоянные скопления, таких сигналов нет. Как правило, их роль выполняют тревожные позывы.

Комфортные позывы широко представлены у птенцов и молодых птиц, но у взрослых особей специфические позывы этой категории встречаются редко. Начиная с формирования «осенней» подпесни именно она служит выразителем комфортного состояния птицы.

Токковые позывы характерны для самцов воробьиных птиц при контакте с самкой. Это могут быть либо особые позывы ухаживания (коноплянка *Acanthis cannabina*, чечетка *A. flammea*), либо их функцию выполняет тихая щебечущая песня, слышимая только на близком расстоянии и обеспечивающая контакт внутри пары.

Словарь терминов

В песнях (Martens, 1980; Thielcke, 1963, 1970, 1983; Jarvi 1980, 1983) мы выделяли:

Элементы (фигуры, силлаболы, слоги) (рис. 1) – непрерывные фрагменты песни или фрагменты песни, паузы внутри которых значительно меньше, чем паузы между ними. Элементы, у которых совпадают основная частота и форма частотной модуляции, называют сходными. На рисунке 1 разным элементам соответствуют разные буквы алфавита, а все сходные элементы обозначены одной и той же буквой. Если элемент состоит из нескольких фрагментов, то каждый фрагмент называют *нотой*.

Фразами называют последовательность из сходных элементов или облигатную комбинацию разных элементов.

Строфой (песней) называли последовательность фраз, паузы между которыми значительно меньше, чем паузы между песнями.

Тип песни – песни, исполняемые одной или разными особями, состоящие из одинаковых элементов, расположенных в одном и том же порядке (Martens, Kessler, 2000).

Репертуар элементов – совокупность разных элементов, исполняемых особью (индивидуальный) или видом (видовой).

Репертуар песен – совокупность разных типов песен, исполняемых особью (индивидуальный) или видом (видовой) (Konishi, 1985).

Диалект определен как «особенности песни, которые являются общими в пределах одной популяции птиц, но отличаются

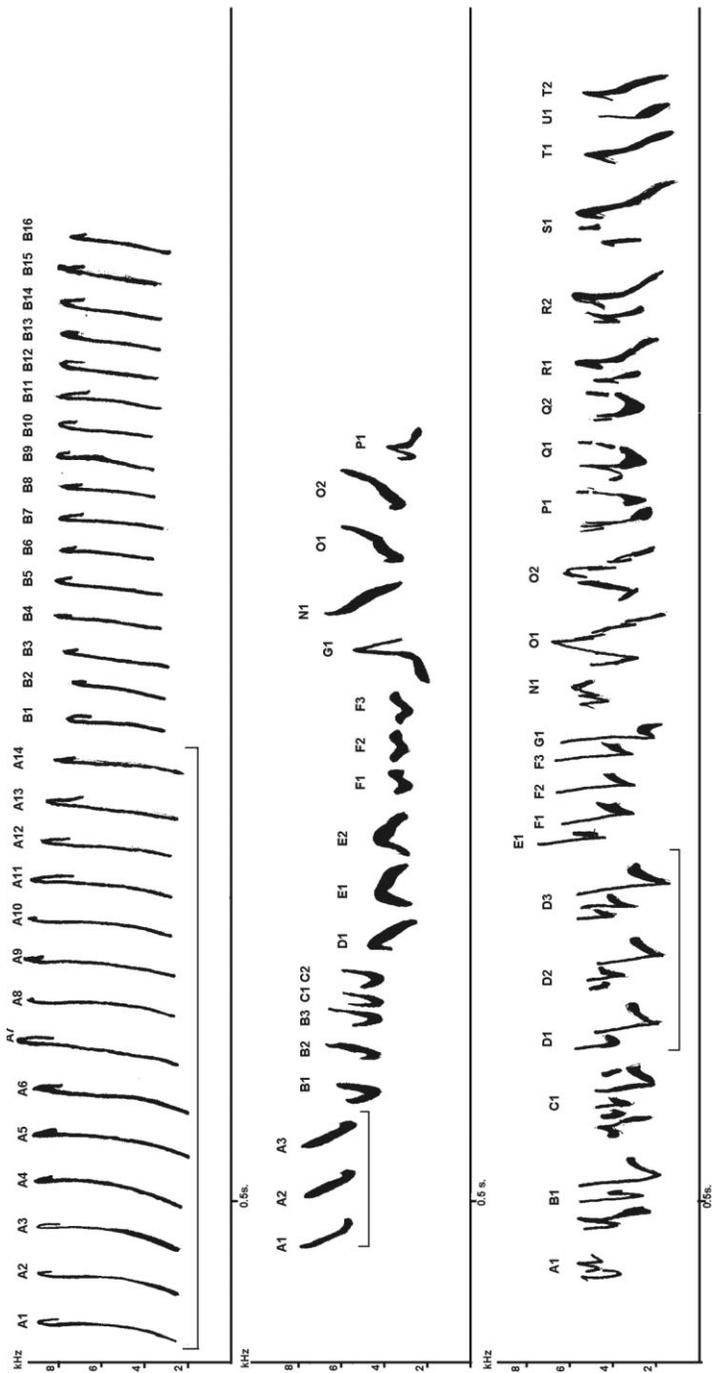


Рис. 1 – Песни трех видов пеночек. Сверху вниз: пеночка-трещотка, пеночка-весничка, зеленая пеночка. Скобками выделены примеры фраз. Каждому элементу соответствует заглавная буква, сходные элементы обозначены числовыми индексами

ее от других популяций вида» (Marler, Tamura, 1962). Диалекты представляют собой дискретную форму географической изменчивости песни птиц, которая подразумевает наличие границ между областями распространения различных диалектов (Mundinger, 1982; Podos, Warren, 2007).

Микрогеографическая изменчивость касается различий соседних популяций, территории которых географически близки, что дает им возможность скрещиваться и социально взаимодействовать друг с другом (например, локальные популяции одного подвида птиц).

Макрогеографическая изменчивость вокализации птиц имеет отношение к различиям между популяциями, которые разделены большими расстояниями или другими барьерами, имеют большие ареалы, что затрудняет обмен генами и типами песен (разные подвиды или отдаленные географические популяции в пределах вида).

Частотно-временные характеристики песни

Параметры, используемые для описания вокализаций, делят на три категории – временные, частотные и энергетические. Частота измеряется в герцах (1 Гц – это одно колебание звуковой волны в 1 с, 1000 Гц = 1 кГц); временная структура (длительности, периоды, интервалы, паузы и т.п.) – в секундах; энергетические параметры (интенсивность звуков) – в децибелах (дБ). Как правило, звуки анализируют на спектрограмме (представленная графически разверстка частоты по времени), *основной частотой* называют самую нижнюю на спектрограмме полосу. Частоты всех гармоник кратны основной частоте, т.е. отношение частоты любой из гармоник к основной частоте представляет собой целое число. Гармоника, несущая максимум энергии (наиболее затемненная на спектрограмме), называется *доминантной*.

ГЛАВА I. КАК ПОЮТ ПТИЦЫ

Разнообразие и сложность песен и позывов птиц настолько поразило воображение орнитологов и этологов, что вначале основные работы по изучению голоса птиц заключались в расшифровке значения каждого сигнала, а также изучении вариантов и типов песен, механизм же издавания звуков до недавнего времени был изучен крайне слабо. А между тем этот процесс настолько сложен, что до сих пор до конца не исследован. Ученые выдвигают разнообразные гипотезы, пытаясь найти ему объяснение.

Хотя у птиц, как и у млекопитающих, орган, ответственный за образование голоса, расположен в дыхательных путях, устроен он совсем иначе. У птиц это прежде всего нижняя гортань (*сиринкс*), у млекопитающих – верхняя гортань (*ларинкс*). Но если ларинкс находится в передней части дыхательных путей над трахеей, то сиринкс птиц располагается очень глубоко, в месте разветвления трахеи на бронхи. Именно поэтому некоторые птицы, например курица или утка, способны издавать звуки даже после того, как им отрубили голову. У птиц, несомненно, есть и верхняя гортань, которая расположена примерно на том же уровне, что и у млекопитающих, но она либо слабо, либо вовсе не участвует в процессе вокализации. Ее роль сводится к защите дыхательных путей во время еды или питья.

Настоящий вокальный орган птиц описал английский натуралист Хаксли в 1871 году и назвал его сиринксом (*syrinx*). Так в Древней Греции называли свирель, состоящую из девяти трубочек. Расположение сиринкса поразило исследователя своим своеобразием. У подавляющего большинства птиц сиринкс располагается в нижней части трахеи – там, где она делится на два бронха (бронхи – это воздухоносные пути, которые начинаются в месте деления трахеи и ведут к легким). Таким образом, сиринкс состоит как бы из двух совершенно независимых источников звука: каждый из бронхов имеет свою половинку сиринкса. Как мы увидим позже, эта двойственность позволяет некоторым видам птиц одновременно издавать различные звуки.

Исследователи, изучавшие строение нижней гортани, обнаружили, что в нижней части трахеи сближенные или сращенные хрящевые кольца образуют особый барабан. Между трахеей и бронхами располагаются увеличенные бронхиальные

полукольца. Между вторым и третьим полукольцами внешняя сторона образует тонкую слизистую мембрану – наружную голосовую перепонку (наружную тимпанальную мембрану). Эластичное утолщение на внутренней стороне третьего полукольца

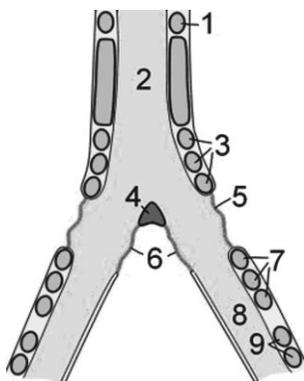


Рис. 2а. Схема строения сиринкса

1 – последнее свободное хрящевое кольцо трахеи; 2 – тимпанальный орган; 3 – первая группа колец сиринкса; 4 – козелок; 5 – боковая тимпанальная мембрана; 6 – средняя тимпанальная мембрана; 7 – вторая группа колец сиринкса; 8 – бронх; 9 – хрящевые кольца бронха

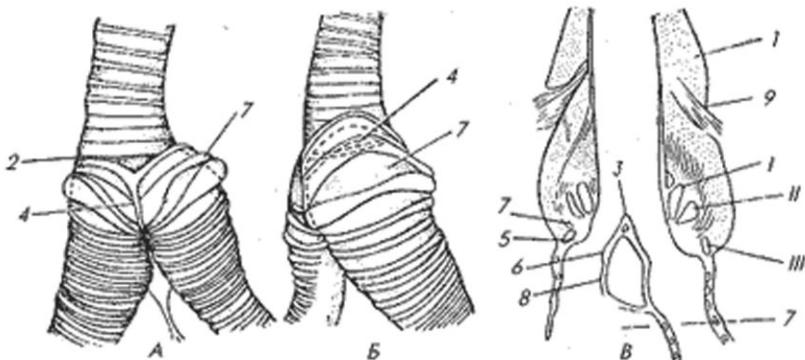


Рис. 2б. Нижняя гортань птиц.

А, Б – внешний вид гортани вороны; В – нижняя гортань трупяла в разрезе. 1 – трахея; 2 – бронхи; 3 – полулунная складка; I, II, III – бронхиальные полукольца; 4 – козелок; 5 – наружные губы; 6 – внутренние губы; 7 – наружная тимпанальная мембрана; 8 – внутренняя тимпанальная мембрана; 9 – голосовая мышца

называется наружной голосовой губой. Между свободными концами бронхиальных полуколец крепится внутренняя голосовая губа, которая располагается на противоположной стороне бронхов (см. рисунок 2).

Соединение внутренних стенок бронхов обеспечивает хрящевой козелок с полулунной складкой. Внутренняя поверхность бронхов ниже внутренних губ покрыта внутренней голосовой перепонкой (внутренней тимпанальной мембраной). При этом внутренние голосовые перепонки каждого из бронхов соединяются эластичной связкой. Такой тип нижней трахеи, объединяющей элементы трахеи и бронхов, называется трахеобронхиальным и характерен прежде всего для воробьинообразных.

Как работает нижняя гортань

Прежде чем попытаться понять, как функционирует нижняя гортань, нужно сначала вспомнить, что такое звук. Звук – это колебание воздуха, вызываемое вибрацией. Оно может быть вызвано движением струны скрипки или телефонной мембраной. Это колебание затем передается в среде в виде волны. Если волна имеет вид синусоиды, то такой звук называют чистым, и в нем отсутствуют гармонические составляющие. Но музыкальный звук крайне редко бывает чистым. Распространяемая звуковая волна часто выглядит более сложно из-за присутствия гармоник (гармоническими называют звуки, имеющие несколько частотных составляющих, величина которых кратна основной, или фундаментальной частоте). На слух можно выделить три основные характеристики звука: высоту, интенсивность и тембр. По высоте мы различаем низкий и высокий звуки: она зависит от частоты образующей ее вибрации. Интенсивность разделяет звуки на громкие и тихие; эта характеристика зависит от амплитуды вибрации. Тембр «персонализирует» звук: благодаря ему можно различить два звука одинаковой высоты и интенсивности, тембр определяет структуру звука (спектр составляющих его частот).

Вернемся теперь к функционированию сиринкса. Большинство специалистов считает, что за возникновение звука ответственны колебания (вибрации) мембран. Чтобы заставить мембраны

вибрировать, необходимо затратить определенную силу. Эта сила возникает при соприкосновении с проходящим во время выдоха воздухом. Помимо довольно примитивных легких птицы имеют особые образования, которые свойственны только им – так называемые «воздушные мешки», в которых находится большой запас воздуха. Стенки мешков не оплетены кровеносными сосудами, и в них не происходит газообмен. При сокращении дыхательной мускулатуры воздух из воздушных мешков поступает в легкие, а затем в бронхи.

Полученный поток воздуха может достигать высоких значений: например, для курицы он достигает около полулитра в секунду. Поток воздуха, образовавшийся во время выдоха, заставляет вибрировать тимпанальные мембраны.

Наличие вибрирующих мембран и длинного пути в дыхательной системе птиц вызвало целый ряд сравнений голоса птиц с голосовым аппаратом человека или с духовыми музыкальными инструментами. Вот как описывает процесс образования звука у птиц ленинградский орнитолог Л. М. Шульпин в своей книге «Орнитология». (1940, с. 102): «В целом голосовой аппарат птиц оказывается построенным по типу язычковой (органной) трубы, в которой роль нагнетающих воздух мехов играют легкие и воздушные мешки, роль колеблющихся язычков – голосовые губы и перепонки, а роль резонирующей трубы и раструба играют трахея и ротовая полость. Подобно органной трубе, и в этом аппарате сила вдуваемого воздуха, напряженность перепонки, ширина и длина трахеи видоизменяют звук, его интенсивность и тембр».

Английский исследователь В. Х. Сорпе предположил (Thorpe, 1959), что в гортани птиц работают четыре модулятора, а полулунная складка играет роль «язычка» духовых инструментов. Он считал, что у наиболее примитивных птиц сиринкс функционирует подобно кларнету, а у певчих птиц его действие можно сравнивать с фональным аппаратом человека.

Американец С. Х. Гринвельт (Greenewelt, 1968), однако, заметил, что длина трахеи редко соответствует высоте издаваемых звуков. Чтобы это могло объяснить способность птиц издавать звуки в такой широкой гамме частот, ее длина должна была бы быть в 4 раза больше. Кроме того, следует отметить, что ни один трубный инструмент не может издавать два звука,

состоящих из негармоничных частот, а птицы на это способны. Поэтому многие исследователи считают, что трахея птиц не играет важной роли в процессе издавания звука. Однако по другим данным оказалось, что трахея играет роль резонатора широкого спектра. Число колец трахеи колеблется от 30 у мелких певчих птиц до 400 у длинношеих фламинго и журавлей. От длины трахеи зависит высота голоса: низкие голоса могут передаваться на большие расстояния и меньше поглощаются ветками и листвой. Вероятно, именно это заставило птиц переместить голосообразующий орган на конец трахеи. Роль резонатора могут также играть и петли трахеи, которые располагаются под легкими, кожей или грудиной и также увеличивают ее длину. Оказалось, что на голос оказывает влияние не только размер, но и форма трахеи. У певчих птиц она сужается в нижней части, у страусов и попугаев сжимается в дорзо-вентральном направлении, а у уток и гусей имеет расширение в средней части. У некоторых других птиц (например, котинг) сиринокс образует лабиринты в виде костных камер, иногда с окнами, затянутыми мембраной.

Для объяснения феномена песни птиц не удалось также найти аналогии их голосового аппарата с таковым у млекопитающих. Для голосового аппарата млекопитающих характерны опорные хрящи, поддерживающие глоточную щель, которая, собственно говоря, и формирует звук.

Ограничивается глоточная щель парными полулунными хрящами. В верхней гортани млекопитающих, кроме того, расположены щитовидный хрящ и надгортанник. Между щитовидными и черпаловидными хрящами внутри гортани располагается голосовая щель, ограниченная голосовыми связками. Голосовые связки представляют собой складки слизистой оболочки, внутри которых находится эластичная ткань. Ларинкс млекопитающих иннервируется ветвями блуждающего (X) черпно-мозгового нерва. В глотке и ротовой полости осуществляется артикуляция, изменяющая продуцируемый звук. Таким образом, верхние части дыхательного тракта играют основную роль в звуковой продукции. У птиц же значение ротовой полости в этом процессе равно нулю или сильно редуцировано. Возможно, что с ее помощью чужаки тетерева во время тока, шипят нападающие лебеди.

Мускулатура для песни

Важную роль в работе нижней гортани имеют грудинно-гиоидные мышцы, благодаря которым могут выполняться сложные и разнообразные движения отдельных элементов нижней гортани. Мышцы иннервирует подъязычный (XII) черепно-мозговой нерв. Информация, образующаяся в центральной нервной системе, передается на нижнюю гортань именно по веточкам этого нерва. У канарейки *Serinus canaria*, как и у многих других певчих птиц, каждая половинка сирикса контролируется собственной нервной ветвью: правой частью нижней гортани управляет правый нерв, левая находится под контролем левого нерва. Таким образом, каждая часть сирикса получает независимые команды от головного мозга. А это означает, что голосовой орган птиц продублирован, благодаря чему птицы могут издавать по крайней мере два разных звука одновременно.

Вскоре было показано, что контроль, осуществляемый правым и левым нервами у певчих птиц, неодинаков. Впервые это обнаружил Ф. Ноттебом (Nottebohm, 1972) при изучении механизма действия нижней гортани у зяблика *Fringilla coelebs*. Он выяснил, что одновременное купирование обеих веточек подъязычного нерва часто приводит к гибели птицы от асфиксии. В то же время, если перерезать только правый нерв, птица перестает издавать лишь некоторые ноты или позывы, а повреждение левого нерва ведет к почти полной потере способности исполнять песню. Исчезнувшие элементы в таком случае заменяются молчанием или «шумом» (шумом называют немодулированные звуки, которые образуются при хаотичных вибрациях тимпанальных мембран, возникающие при прохождении выдыхаемого воздуха).

Итак, теперь мы знаем, что две половинки сирикса производят разные звуки и что число воспроизводимых ими элементов также различно. Звуковые команды подаются неравномерно, и левый нерв «доминирует» над правым. Также асимметрично действует XII нерв и у других певчих птиц, в том числе у канареек. А вот у попугаев все устроено по-другому: у них нет специализации правой и левой половинок гортани, и при повреждении веточек подъязычного нерва они сохраняют способность воспроизводить любые звуки.

Эффект перерезания нерва зависит и от возраста птицы. Если повредить нерв во время периода обучения песне (во время стадии птенцового бормотания), при перерезании как правого, так и левого нервов птица формирует нормальную видовую песню. Значит, в раннем возрасте у птиц нервная система очень пластична: правая сторона может заменить левую в контроле над песней. Интересно, что у молодых птиц та сторона гортани, где был перерезан нерв, не производит никаких звуков, даже «шумов», которые столь характерны в подобной ситуации для взрослых особей. Это позволяет предположить, что птицы способны уменьшать воздушный поток, направляемый в поврежденный бронх, чтобы не производить никаких звуков.

Позже, на стадии пластичной песни, молодые птицы теряют эту способность. И повреждение у них правой или левой ветви нерва вызывает те же изменения в песне, что и у взрослых. Кроме того, если сиринкс не иннервируется с левой стороны, они не могут воспроизводить одну и ту же песню, которая все время меняется и остается очень разнообразной. Создается впечатление, что такие птицы утрачивают способность корректировать свою песню, чтобы сделать ее похожей на песню учителя.

Наиболее развиты грудинно-гиоидные мышцы у певчих птиц, их число достигает 7–9 пар. У попугаев имеется 3 пары таких мышц; у журавлей, кукушек, сов, дятлов, пластинчатоклювых, куриных и голубей и некоторых других – всего 1 пара. У страусов эти мышцы вообще отсутствуют.

У птиц со слабо развитыми грудинно-гиоидными мышцами звуки производятся при сокращении грудинно-трахейных мышц, которые сближают голосовые мембраны и прижимают трахею к бронхам. Прохождению воздушного потока заставляя вибрировать голосовую перепонку, и птицы издают звуковые сигналы.

В работе нижней гортани певчих птиц действует другой механизм: используются движения четырех пар бронхиальных полуколец, пяти трахеальных колец, пары наружных голосовых мембран, внутренних голосовых мембран, пары вспомогательных и шести пар голосовых мышц. При этом четвертое бронхиальное полукольцо в момент произнесения звуков поворачивается, приближая наружную голосовую мембрану к внутренней. Передняя часть внутренней голосовой мембраны приближается к наружной мембране при повороте третьего бронхиального полукольца.

Сблизившиеся в результате прохождения струи мембраны вибрируют, производя звуки.

Считается, что частоты от 3,2 до 8,4 кГц производятся внутренней голосовой перепонкой, а модулирующие (90–300 Гц) – наружной голосовой губой и наружной голосовой перепонкой. Амплитудная модуляция обеспечивается медленными смещениями голосовых губ, резонансами в трахее и колебаниями минимально натянутой внутренней голосовой перепонкой.

Важно, что эти гортанные мышцы действуют независимо друг от друга и дают возможность певчим птицам издавать чрезвычайно разнообразные звуки. Об их важной роли при пении говорит и то, что при одинаковом устройстве гортани у самцов и самок грудинно-гиоидные мышцы у самцов развиты гораздо сильнее

Выдыхать, чтобы петь

Итак, мы выяснили, что воздух, проходящий через нижнюю гортань во время выдоха, и является «энергией», благодаря которой рождается звук. Однако такое понимание вопроса создает две проблемы: как птица может дышать, не издавая постоянно звуки, и как она может петь фразы, превышающие по длительности один выдох.

Чтобы решить первую из них птицы должны обладать механизмом, который позволил бы разделить процессы дыхания и издавания звука. Эта проблема действительно разрешима – при наличии определенного порога. Птица может петь только при условии, что давление внутри воздушных мешков и количество выдыхаемого воздуха будут значительно больше, чем при нормальном процессе дыхания. Например, для исполнения своего «ку-ка-ре-ку» петух увеличивает количество проходящего через воздушные мешки воздуха в 1,500–2000 раз по сравнению с количеством воздуха, выдыхаемого при обычном дыхании (Gaunt et al., 1982). Даже во время интенсивной физической нагрузки объем выдыхаемого воздуха достигает значения, равного лишь половине максимального объема, выделяемого при кукареканьи. Кроме того, основная часть энергии, вырабатываемая птицей на песню, выделяется в виде тепла через дыхательную систему, и только два процента этой энергии преобразуются в звуковой

сигнал. Таким образом, нижняя гортань представляется довольно посредственной системой для переработки механической энергии в звуковую. Это предохраняет птицу от нежелательных противоречий между пением и дыханием.

Второй вопрос заключается в том, как песенные фразы, в частности трели, могут издаваться во время одного-единственного выдоха. Работы американских ученых показали, что теоретически птицы не могут вдохнуть тот объема воздуха, который они выдыхают во время пения. Как же птицам удастся исполнять длинные трели на одном дыхании? Исследователи объясняют это явление наличием «мини-вдохов», которые накладываются на фазу выдоха. Эти «мини-вдохи» позволяют сохранить неизменным объем воздуха, имеющегося в дыхательной системе. В таком случае количество воздуха до начала пения не может больше быть лимитирующим фактором. Но эти «мини-вдохи» не оказывают никакого влияния на процесс газообмена. Углекислый газ, обычно выделяемый в процессе дыхания в обмен на кислород, при пении накапливается в системе «легкие – воздушные мешки». Именно это накопление углекислого газа и является фактором, ограничивающим длительность песенной фразы, благодаря тому влиянию, которое он оказывает на организм.

Однако не всем нравится это объяснение. Была выдвинута гипотеза, согласно которой у птицы во время пения незначительно сокращается брюшная мускулатура, совершая быстрые, поверхностные движения, никак не связанные с вдохом. Эти сокращения накладываются на основной выдох и изменяют поток выдыхаемого воздуха, а также влияют на интенсивность звука. Это хорошо согласуется с предложенной А. С. Гаунтом (Gaunt et al., 1982) схемой функционирования сиринкса. Согласно его гипотезе, птица, с одной стороны, может изменять поток выдыхаемого воздуха благодаря работе дыхательной мускулатуры, а с другой – изменение формы наружной мембраны при вибрации может служить причиной изменения диаметра бронха и приглушать издаваемый звук.

ГЛАВА II. РЕГУЛЯЦИЯ ПЕНИЯ

Регуляция пения в головном мозге птиц

В головном мозге птиц выделяют анатомически дискретные скопления нейронов, которые принято называть ядрами. Аксоны нейронов из одних ядер доходят до других, образуя проводящие пути. У птиц в настоящее время выделяют два основных проводящих пути, связанных с вокализацией. В целом за вокализацию птиц отвечают семь переднемозговых ядер и по одному ядру в таламусе, в среднем и в заднем мозге. Основной путь, связанный непосредственно с пением (исполнением песен) – это задний вокальный путь (или моторный путь), состоящий из четырех ядер, расположенных в коре головного мозга. Основные ядра – это высший вокальный центр (HVC), от которого аксоны нейронов идут в грубое ядро архистриатума (по новой терминологии палиума RA). RA связан с ядром трахеогортанной ветви двенадцатого черепного нерва (nXIIIts), из которого по ветви подъязычного нерва сигнал направляется непосредственно в сиринкс (рис. 3). В процессе передачи возбуждения принимают участие и менее изученные ядра (the Interfacia Nucleus, NIf and Avalanche, Av) (подробно: Jarvis, 2009). Нарушение связей внутри двух основных ядер моторного пути (билатеральное перерезание нервов) приводит к нарушению способности петь (Nottebohm et al., 1976; Simpson, Vicario, 1990), в то время как способность исполнять врожденные позывы сохраняется.

На примере канареек Ф. Ноттебом (1976) впервые показал наличие латерализации в головном мозге птиц, показав, что перерезание правых проводящих путей не приводит к нарушению пения. В дальнейшем эксперименты, ведущие к нарушению связей между ядрами и самих ядер, показали, что все ядра переднего мозга необходимы для исполнения выученной вокализации, а ядра среднего и заднего мозга нужны для воспроизведения и контекстного изменения как выученной, так и врожденной вокализации. Изучение электрической активности в вокальных центрах показало, что за миллисекунды перед началом пения возбуждаются нейроны NIf, затем HVC и далее RA (McCasland, 1987). Во время пения нейроны в этих ядрах продолжают возбуждаться (разряжаться), и лишь за миллисекунды до окончания

пения возбуждение прекращается. Иными словами, задний вокальный путь является непосредственным генератором (производителем) выученной вокализации. Еще одним подтверждением данной роли заднего вокального пути является изучение активности «ранних» генов (транскрипционных факторов) – регуляторных ядерных белков, контролирующие экспрессию других генов. Транскрипционные факторы являются специализированными регуляторами, которые обеспечивают слаженную работу генома. Гены транскрипционных факторов в свою очередь могут регулироваться другими транскрипционными факторами. Одним из наиболее изученных у птиц является ген, кодирующий протеин ZENK. На культуре мышечных клеток было показано, что протеин ZENK связывается с регуляторным участком генов вовлеченных в регуляцию структуры нейронов и транспорта молекул внутрь нейронов. Молекулярные исследования показали, что пение вызывает значительное увеличение синтеза ZENK и других ранних генов в вокальных ядрах заднего вокального пути (Jarvis, Nottebohm, 1997; Kimpo, Doupe, 1997). Причем количество синтезированного раннего гена связано с числом спетых песен (Jarvis, Nottebohm, 1997). Предполагают, что ранние гены являются молекулярными переключателями, переводящими кратковременную память в долговременную (Goelet et al., 1986). Однако у певчих птиц, поющих уже выученные песни, синтез ZENK не прекращается (Jarvis, Nottebohm, 1997). Э. Джарвис предположил, что при каждом акте пения ZENK синтезируется, чтобы заменить уже имеющийся протеин и таким образом поддерживать моторную память (Jarvis, 2009).

Если роль заднего вокального пути в пении показана достаточно хорошо, то роль переднего вокального пути до настоящего времени не совсем ясна, хотя понятно, что он имеет непосредственное отношение к выучиванию песни.

Передний путь состоит из трех ядер переднего мозга: области X и LMAN (Magnocellular nucleus of the Anterior Nidopallium, латеральное крупноклеточное ядро переднего нидопаллиума) и овального ядра мезопалиума Мо, функции которого не до конца понятны (Jarvis et al., 1998). Область X и LMAN связаны друг с другом через медиальную порцию дорзо-латерального ядра таламуса (DLM) (рис. 3). Из HVC аксоны нейронов идут в область X, а из LMAN в RA. Нарушение целостности вокальных

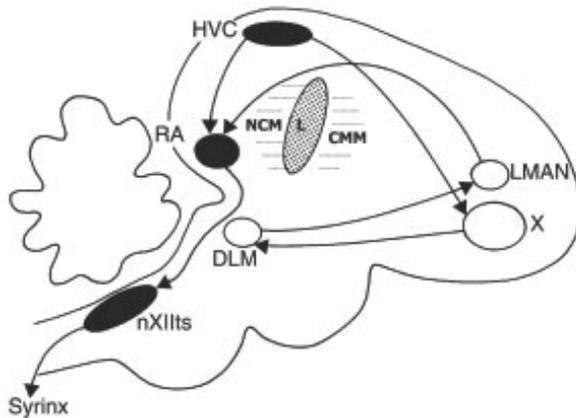


Рис. 3. Упрощенная схема основных вокальных ядер и проводящих путей в мозге птиц. Темные ядра – моторный путь, светлые – передний путь. Также показано поле L, основной центр восприятия звуков, и два дополнительных слуховых ядра NCM и CMM (по Catchpole, Slater, 2008)

ядер переднего пути не приводит к прекращению пения, птицы могут петь ранее выученные песни, но новые мотивы и импровизации не появляются. Так, если у молодой зебровой амадины *Taeniopygia guttata* в чувствительный период разрушить область X, то птицы продолжают исполнять пластичную песню, а фаза кристаллизации песни не наступает. При нарушении LMAN песня птиц, наоборот, быстрее становится стереотипной (нет новых вариантов) (Bottjer et al., 1984; Sohrabji et al., 1990; Scharff, Nottebohm, 1991; Nordeen, Nordeen, 1993). Интересно, что разрушение этих вокальных ядер у взрослой амадины (закрытый тип выучивания песни (см. гл. III)) не приводит к какому-либо нарушению пения. У птиц, обучение песни которых происходит по открытому типу (канарейка, белоголовая зонотрихия *Zonotrichia leucophrys*), разрушение LMAN приводит к уменьшению пластичности (изменчивости) песни или более ранней ее кристаллизации (Nottebohm et al., 1990; Suter et al., 1990; Benton et al., 1998). Таким образом, ясно, что передний вокальный путь, независимо от возраста птицы, не связан с исполнением песни, а связан с ее выучиванием. Причем в процессе обучения LMAN (нидопалиум) влияет на изменчивость песни, а область X (стриатум), наоборот, увеличивает стереотипность. Однако было показано,

что экспрессия генов ZENK в LMAN и в области X имеет место во время пения как у молодых, так и у взрослых зебровых амадин (Jarvis, Nottebohm, 1997). Кроме того, электрическая активность нейронов также имеет место в обоих ядрах за миллисекунды до и во время пения (Hessler, Doupe, 1999). Это позволяет предположить, что в переднем вокальном пути также имеет место активность, связанная с процессом пения. Кроме того, экспрессия ранних генов в ядрах переднего вокального пути оказалась связана с социальным контекстом. Так, синтез ZENK в LMAN, в области X и в части RA у зебровой амадины оказался значительно выше при пении в отсутствии социального партнера, тогда как при пении непосредственно перед самкой синтез ранних генов уменьшается (Jarvis et al., 1998).

Оба вокальных пути связаны друг с другом и, кроме того, принимают некоторое участие не только в исполнении, но и в восприятии звуков. Так, поле L, являющееся основным центром восприятия звуков, связано с HVC и RA. Недавно было отмечено, что в двух других областях, расположенных рядом с полем L (NCM и CMM) (рис. 3), во время проигрывания песен имеет место как возбуждение нейронов, так и активный синтез ZENK, что позволяет предполагать их роль в восприятии песен.

Долгое время считалось, что мозг птиц сильно отличается от мозга млекопитающих. По решению «Форума по номенклатуре мозга птиц» (Avian Brain Nomenclature Forum), организованного Эриком Джарвисом в 2002 году, было решено изменить названия структур мозга птиц в соответствии с новыми представлениями. В последнее время выявлены гомологии (в том числе благодаря новой номенклатуре), позволяющие говорить, что строение мозга в этих классах сходно как по структуре, так и по сложности (Jarvis, 2009). Также найдены гомологии в строение вокальных путей в трех отрядах птиц, для которых показаны способности к обучению пению: попугаи, колибри и воробьинообразные (Jarvis, 2009).

Нейрогенез

Примерно сто лет назад Рамон-и-Кахаль, нобелевский лауреат в области наук о мозге (in neuroscience), сформулировал представление о том, что в отличие от клеток кожи, которые все время возобновляются, нейроны и образованные ими пути, один раз

сформировавшись, остаются постоянными. Нейроны могут погибнуть, но новые не появятся (Ramon y Cajal, 1913). Это представление стало догмой и на многие годы утвердилось в науке о мозге. В 60-е годы прошлого века Альтман (Altman, 1962) нашел новые нейроны в мозге взрослой крысы, но его находка была встречена критически, и только спустя 20 лет Голдман и Ноттебом, изучая сезонные изменения и влияние гормонов на размер HVC в мозге канарейки, показали увеличение его размеров за счет появления новых нейронов (Goldman, Nottebohm, 1983). Сначала и это открытие было воспринято с высокой долей скептицизма, но позже во многих работах было подтверждено, что увеличение вокальных ядер идет именно за счет появления новых нейронов (Paton, Nottebohm, 1984; Alvarez-Buylla et al., 1988, 1990, 1992). Причем, было показано, что в HVC каждый год нейроны полностью меняются на новые (Kirn et al., 1991; Nottebohm, 2002). Благодаря дальнейшим исследованиям было показано, что появление новых нейронов имеет место не только в вокальных ядрах, но и в других частях головного мозга как певчих птиц, так и представителей других отрядов (не обладающих способностью к выучиванию песни). Далее появление новых нейронов было зафиксировано в мозге мышей (Lois, Alvarez-Buylla, 1993; Lois et al., 1996; Doetsch et al., 1997, Cameron et al., 1993; Gould, McEwen, 1993), приматов (Gould et al., 1999) и, наконец, человека (Eriksson et al., 1998). Ноттебом, открывший появление новых нейронов в вокальном центре птиц, предположил, что они связаны с образованием новых элементов песни, то есть с образованием новой памяти (Nottebohm, 1984). Однако более поздние исследования не подтверждают эту гипотезу: у зебровых амадин в HVC были показаны как гибель, так и появление новых нейронов уже после того, как песня у взрослой особи сформируется (Ward et al., 2001). Ли с коллегами показали (Li et al., 2000), что именно сам акт пения приводит к появлению в течение нескольких дней новых нейронов в HVC. Сходным образом у крутящих колесо крыс также отмечено появление новых нейронов в области гиппокампа (Van Praag et al., 1999). Таким образом, похоже, что именно упражнения приводят к формированию новых нейронов. Не все нейроны меняются на новые; нейроны с короткими аксонами, локальные нейроны, заменяются с большей вероятностью, чем нейроны с длинными аксонами, например, идущие от коры

головного мозга к спинному. Нейроны из таламуса и среднего мозга (как правило, отвечающие за врожденное поведение) не заменяются на новые (Nottebohm, Alvarez-Buylla, 1993). Из вокальных ядер птиц замена старых нейронов на новые отмечена только в HVC и в области X (Kirn et al., 1999).

Гормональная регуляция пения

Изучение влияние уровня гормонов на поведение птиц ведется давно. Еще в начале девятнадцатого века была показана корреляция активности пения птиц с размером семенников (Montagu, 1802 по Fusani, 2008). Однако только в конце сороковых годов двадцатого века было открыто, что именно андрогены приводят к развитию вторичных половых признаков у птиц.

Дальнейшие исследования выявили влияние тестостерона на песню и пение воробьиных. В последнее время показано, что способность к пению и к выучиванию песен, как и активность пения некоторых видов, коррелирует положительно с повышением уровня тестостерона в крови (Nottebohm et al., 1987; Canady et al., 1988; Beletsky et al., 1990, DeVoogd et al., 1991, Сунх, Nottebohm, 1992, Wingfield, 1994, Wingfield, Hahn, 1994). У мухоловки-пеструшки с уровнем тестостерона в крови связан и размер репертуара (Lampe, Espmark, 1994). Имплантация тестостерона или эстрадиола может стимулировать самок отвечать более активно на песни самцов и даже петь (Simpson, Vicario, 1991; Vallet et al., 1996). Высокий уровень тестостерона у канарейки и скворца *Sturnus vulgaris* коррелирует с увеличением активности пения (Sartor, Ball, 2005; Sartor et al., 2005), а у зебровой амадины показана связь структуры песни (частоты исполнения в кГц) с уровнем тестостерона в крови (Сунх et al., 2005).

Тем не менее у некоторых видов (деревенская ласточка *Hirundo rustica*) индивидуальные вариации активности пения не связаны с уровнем тестостерона в крови (Saino, Moller, 1995). Самцы певчего воробья *Melospiza melodia* круглый год остаются акустически активными, тогда как уровень тестостерона в крови осенью и зимой гораздо ниже, чем в весенне-летний период (Wingfield, 1994). Сходное совпадение пиков активности пения с высоким уровнем тестостерона в крови в весенне-летний период и отсутствие достоверной связи между уровнем тестостерона

и активности пения в осенний период обнаружено и у синиц (Rost, 1992). При изучении птиц в природе оказывается, что базальный уровень тестостерона не всегда связан с индивидуальными вариациями агрессии; кроме того, у видов, продолжающих петь и охранять территории зимой, ни песенное поведение, ни агрессия не связаны с повышением уровня тестостерона (Ball et al., 2002; Wingfield, Silverin, 2002; Calisi, Bentley, 2009).

Последние исследования частично проливают свет на неоднозначность влияния тестостерона на пение, размер вокальных ядер и процесс обучения пению. Тестостерон является про-гормоном, который превращается с помощью трех различных энзимов (ферментов) (ароматазы, 5α -редуктазы и 5β -редуктазы) в эстроген, 5α -дигидротестостерон и 5β -дигидротестостерон соответственно (Ball, Balthazart, 2002; Balthazart, Adkins-Regan, 2002). Тестостерон вырабатывается в эндокринных железах (гонадах и надпочечниках) и головном мозге. В последнем он превращается в эстроген, как у самцов, так и у самок воробьиных птиц и действует на HVC (в котором есть рецепторы к эстрогену). У канареек уровень рецепторов высокий в течение всего сезона размножения, в то время как у зебровых амадин он поднимается только один раз в жизни у молодых птиц (Gahr, Konishi, 1988; Gahr, Metzdorf, 1997; Jacobs et al., 1999). Не в сезон размножения положительная связь между уровнем андрогенов и пением может быть прервана за счет понижения уровня рецепторов в головном мозге птиц (Ball et al., 2002).

Влияние стрессирующих воздействий на пение и структуру песни

Стресс, обусловленный различными воздействиями, может приводить к ухудшению состояния особей (Ruiz et al., 2002), понижению иммунитета (Dabhar, 2002; Ilmonen et al., 2003) и понижению уровня тестостерона в крови (Merino et al., 2006; Saino et al., 2006).

Достаточно недавно показано, что стрессовые воздействия, приходящиеся на период раннего развития птиц, могут оказывать существенное влияние на становление песни уже у взрослых особей. Так, обыкновенные скворцы, испытывавшие, будучи слетками, ограничение в количестве пищи, следующей весной

меньше времени уделяли пению, пели более короткие и менее разнообразные песни, чем птицы, не испытывающие недостатка в пище (Buchanan et al., 2003). Ранние стрессовые воздействия (недостаток пищи или зараженность паразитами), как показано на зебровых амадинах и канарейках, приводят не только к упрощению песен у взрослых птиц, но и к уменьшению размеров высшего вокального центра (HVC) (Buchanan et al., 2004; Spencer et al., 2005). На больших синицах *Parus major* в природе также было показано влияние зараженности слетков эктопаразитами на длительность песни у взрослых особей. Причем птицы, зараженные в гнезде, будучи половозрелыми, не только на 32% сократили длительность песен, но и значительно уменьшили долю песен, спетых одновременно с воспроизведением конспецифических песен (см. гл. VI), что коррелирует с социальным статусом особи (Bischoff et al., 2009)

Зараженность паразитами, как внешними, так и внутренними, во взрослом состоянии также сказывается на активности и разнообразии пения, хотя к настоящему времени накоплено немного данных, а имеющиеся пока несколько противоречивы (Garamszegi, 2005)

Показано, что активность пения действительно снижается у зараженных паразитами самцов деревенской ласточки, мухоловки-белошейки *Ficedula albicollis* и скворца по сравнению со здоровыми птицами (Møller, 1991; Saino et al., 1997; Duffy, Ball, 2002; Garamszegi et al., 2004). Однако у самцов зебровой амадины связи между уровнем иммунного ответа и активностью пения не было выявлено (Birkhead et al., 1998). Размер репертуара и длительность песни (или позывов) у некоторых видов также могут меняться под действием паразитов или иммунного ответа на возможное заражение. Показано, что у обыкновенного скворца, камышевки-барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* и деревенской ласточки большим репертуаром обладают незараженные самцы, в то время как у красноплечего трупяла *Agelaius phoeniceus* и мухоловки-белошейки зараженность паразитами и размер репертуара никак не связаны. Длительность песни или позыва у деревенской ласточки и обыкновенного скворца были связаны с зараженностью паразитами; у мухоловки-белошейки связи выявлено не было, а на серой неясыти *Strix aluco* в двух исследованиях получены противоречивые результаты.

ГЛАВА III. ФОМИРОВАНИЕ ПОЗЫВОВ И ПЕСНИ ПТИЦ

В изучении вокальной коммуникации птиц уже давно дискутируются вопросы, связанные со способностью каждой птицы исполнять свою песню, отличающую ее даже от очень близких видов. Как осуществляется передача песни в популяции? Передается ли песня лишь при обучении птенцов от своих отцов или соседей по популяции? Или она является генетически закрепленным признаком и передается по наследству? Для выяснения этих вопросов были проведены многочисленные лабораторные и полевые исследования.

Обучение или наследственность

Изучение становления и развития видового репертуара в онтогенезе может стать тем критерием, который поможет заново и по-новому интерпретировать механизмы коммуникации птиц. Однако в литературе развитию акустической коммуникации уделено гораздо меньше внимания, чем дефинитивным акустическим системам. К маторонатным птицам, по определению А. Н. Промптова (1956), относятся все зреловылупляющиеся (выводковые) птицы. К этим птицам относятся представители наиболее древних отрядов класса птиц, такие как страусоподобные, гагарообразные, паганкообразные, гусинообразные, куринообразные, журавлеобразные и пр. Однако птицы, имеющие имматоронатный тип развития, могут различаться по своему филогенетическому положению в системе класса. Так, по птенцовому или полуптенцовому типу онтогенеза развиваются как древние отряды, такие как аистообразные и пеликанообразные, так и наиболее молодые группы птиц – попугаеобразные и воробьинообразные. Тип онтогенеза акустических сигналов у маторонатных и имматоронатных птиц различается по целому ряду характеристик.

Различия в голосе и сигналах птенцов и взрослых птиц сразу бросается в глаза. Означает ли это, что их системы коммуникации различны? Какие изменения происходят с голосом в процессе развития птенца? До каких пор он остается ювенильным, а когда становится голосом взрослой птицы? Происходят ли эти изменения путем превращения птенцовых сигналов во взрослые,

или они связаны с образованием совершенно новых типов звуков? Что такое ломка голоса, как и в какие сроки она происходит? Когда акустические сигналы приобретают индивидуальные и половые различия? Вот те основные вопросы, которые стоят перед исследователями, изучающими онтогенез вокализации.

Для выводковых птиц изучение становления их звукового репертуара должно захватывать не только изучение вокализации птенцов после вылупления, но и включать формирование пренатальной вокализации. Пренатальный период развития звуковой системы птенцов играет большую роль в формировании слухового импринтинга и позволяет понять те процессы, которые поддерживают прочные связи птенцов в выводке между собой и взрослой птицей (матерью). Как было показано в работах (Imrekoven, 1976), утята уже в яйце учатся различать голос матери, а их слуховой анализатор настроен на восприятие доминантной частоты ее сигналов (рис. 4). Кроме того во многих работах, проведенных на гусеобразных и других представителях выводковых птиц (нанду, куриных и др.), была показана важная роль пренатальной вокализации в синхронизации вылупления птенцов. Птенцы выводковых птиц к моменту вылупления из яйца обладают уже полным акустическим птенцовым репертуаром.

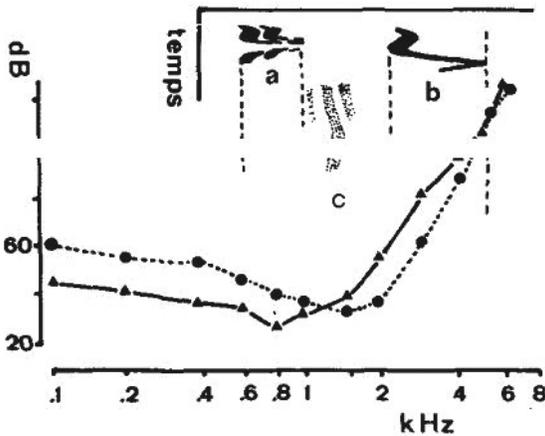


Рис. 4. Слуховая чувствительность цыпленка (треугольник) и утенка (кружок), сравниваемые при прохождении записи кудахтанья курицы (а), писка цыпленка (b) и криканья утки (c) (по Imrekoven, 1971).

Развитие акустической сигнализации в пренатальном онтогенезе опосредованно связано со становлением легочного дыхания. Первые звуковые сигналы эмбрионы издают еще до выхода их в воздушную камеру яйца (Тихонов, 1975, 1977). По времени появления эти позывы соответствуют «спонтанному» дыханию эмбрионов, которое осуществляется за счет воздуха, находящегося в полости амниона. В этот же период формируется связь эмбриона и насиживающей птицы.

Звуковое общение широко используется выводковыми птицами, что обуславливается опережающим развитием слуховой системы в эмбриогенезе по сравнению с развитием зрения. Установлению взаимного общения птенцов и родителей способствует гетерохронное развитие слухового анализатора эмбрионов. Оно обеспечивает максимальную чувствительность перед вылуплением в диапазонах частот, соответствующих основным энергетическим максимумам в звуковых сигналах родителей и собственной вокализации.

Диапазон воспринимаемых частот у птенцов пластинчатоклювых совпадает со спектральными характеристиками эффективных для соответствующих форм поведения видоспецифических сигналов взрослых птиц, что имеет явное адаптивное значение. Именно звуковая связь между эмбрионами и взрослыми птицами обеспечивает синхронизацию вылупления птенцов и поддержание стабильности выводка (Vince, 1973; Тихонов, 1977).

Сроки включения звукоиздающих систем варьируются у представителей различных систематических групп. Первые сигналы эмбрионов следуют одиночными импульсами и разделены длительным временным интервалом (до 30–60 мин.). После прорыва эмбрионом подскорлуповой оболочки и выхода в воздушную камеру яйца звуковая активность его резко увеличивается. Некоторые авторы считают это увеличение активности индикатором перехода на истинно легочное дыхание (Тихонов, 1986). Интенсивность таких сигналов возрастает, но интервалы все равно достигают 20–30 минут. Проклев скорлуповой оболочки сопровождается излучением пиков, образующих серии из 2–3 импульсов.

Развитие акустической сигнализации птиц в эмбриогенезе изучено очень слабо. Основное внимание было уделено звукам эмбрионов, т.к. они легче всего регистрируются непосредственно перед вылуплением. Переход эмбрионов к дыханию атмосферным

воздухом сопровождается ритмической организацией излучаемых звуковых сигналов. Определенные их категории имеют функциональное значение в процессе звукового общения эмбриона и насиживающей птицы (сигналы «дискомфорта», «комфорта») (Lind, 1961; Gottlieb, 1968; Impeken, 1971; Hess, 1972).

Таким образом, в пренатальном онтогенезе голос птиц развивается от единичных, не образующих серий импульсов к ритмической последовательности, включающей большое количество структурных элементов. Параллельно в сигналах происходит усложнение и изменение форм частотной модуляции.

В большинстве случаев акустическая сигнализация птенцов выводковых птиц представлена пятью основными категориями сигналов, которые отражают как особенности внутреннего состояния птенца, так и его взаимоотношение с окружающей средой. Это сигналы дискомфорта, комфорта, ориентировочные звуки, сигналы тревоги и конфликтных ситуаций. В первые дни жизни птенцов сохраняются еще и «щелкающие» звуки, характерные для птенца на последних стадиях эмбрионального развития (Тихонов, 1986).

Основные типы позывов у выводковых птиц формируются независимо от условий, в которых развивались птицы. Только становление тревожных сигналов имеет ряд особенностей: здесь чрезвычайно велика роль птиц-родителей. Их поведение и сигнализация обеспечивают адекватное и своевременное формирование этих позывов у птенцов. Таким образом, для выводковых птиц очень важны групповое обучение и сигнальная преемственность.

Для развития голоса у уток и гусей были выделены следующие общие закономерности: в первые дни жизни (до 7–8 дней у разных видов) происходит повышение основной частоты акустических сигналов. Затем начинается медленное равномерное падение частоты, которое выходит на плато не позже чем через 70 дней. Многие исследователи связывают такое изменение частотных характеристик сигналов с увеличением массы тела птенцов, а также с ростом и формированием трахеи и голосовых связок. Однако этот вопрос до конца не ясен, т.к. птенцы в возрасте 2–3 месяцев иногда могут издавать отдельные ювенильные высокочастотные сигналы (Тихонов, 1979; ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987; Кленова, 2012).

Однако в литературе описан и второй, скачкообразный сценарий развития, характерный для некоторых журавлеобразных, трубконосых и ракшеобразных и сопровождающийся ломкой голоса. У птенцов данных видов частотные характеристики криков сначала долгое время не снижаются, после чего в определенный период жизни птицы высокочастотные «птенцовые» крики резко сменяются низкочастотными «взрослыми», причем часто через стадию бифонических криков. Морфологическая основа такого онтогенеза на настоящий момент не изучена, а недостаток исследований не позволяет проследить его распространение среди прочих отрядов птиц (Кленова, 2012).

Под ломкой голоса обычно подразумевают переход в онтогенезе от высокочастотного ювенильного сигнала к низкочастотному взрослому. Голос взрослого состоит из наложенных на ювенильный сигнал обертонов, шумовых структур и вибраций. Как показывают исследования на других видах птиц, ломка голоса затрагивает не все типы криков данного индивидуума и не все типы криков у разных полов в одинаковой мере. Изменения структуры отдельных элементов происходят в разное время. В то же время полностью новые сигналы возникают позже. Ломка голоса позволяет постепенно перевести ювенильные части репертуара во взрослый. Этим консервативным способом развития происходит «открытие» новых форм сигналов взрослого репертуара (Беме, 2009).

Если частотные характеристики сигналов претерпевают в ходе онтогенеза существенные изменения, временные параметры и синтаксис их остается более или менее постоянными. Число слогов (элементов) в сигнале в целом не изменяются в процессе онтогенеза. В сигналах трелевой структуры временные и ситуативные характеристики остаются постоянными.

Сигналы, используемые в критических ситуациях (бедствия, тревоги), переносятся без изменений во взрослый репертуар. В отношении развития других сигналов было показано, что развитие сигналов взрослых птиц происходит не только путем потери отдельных птенцовых криков, но может трактоваться как (преобразование) уже имеющихся сигналов. Кроме того, существуют сигналы, которые возникают в репертуаре уже после окончания раннего онтогенеза птенцов: это «роллен» серых гусей *Anser anser* и «плач» белошекой казарки *Branta leucopsis*.

Помимо этого, авторы отмечают существование переходных звуков, причем не только между соседними типами сигналов. Была рассчитана также частота встречаемости различных переходных типов у птенцов белошекой казарки: только для двух типов она превышала 20%, в остальных случаях составляла 5–10%. Интересно, что переходные звуки несколько чаще встречались у ослабленных и больных птенцов (ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987).

В данных работах описан также процесс преобразования ювенильного голоса во взрослый. У взрослых гусей и казарок звуки содержат большое количество нелинейных феноменов, из-за которых гармоническая структура звука остается замаскированной. Авторы показали, что по мере роста птенцы все чаще используют звуки с нелинейными феноменами, особенно заметно это становится после достижения птенцами 45–50-дневного возраста (ten Thoren, Bergmann, 1986, 1987).

Для полувыводковых птиц, таких как представители чистиковых, характерен смешанный тип развития. Птенцы кайры *Uria lomvia* после вылупления отвечают на крики родителей, которые они слышали еще в яйце, а птенцы гагарки *Alca torda* имеют меньшую способность к распознаванию сигналов и часто ошибаются. Чем обусловлены такие различия у этих систематически близких видов? Кайры образуют плотные колонии на обрывах скал, где имеется дефицит мест для гнездования. Для птенцов этого вида очень важным является способность опознавать своих родителей и отличать их от сотен других особей сразу после вылупления. В отличие от них птенцы гагарки устраивают свои гнезда в небольших нишах или щелях, вылупившиеся птенцы в таких условиях имеют ограниченную возможность встретиться с другими взрослыми птицами, кроме родителей. У них, таким образом, имеется достаточно времени, чтобы «выучить» голос своих родителей. На этом примере ясно видно действие отбора на два близких вида птиц. В ходе эволюции виды «вырабатывают» или «теряют» те или иные формы поведения в зависимости от экологических условий, в которых шло формирование вида. Онтогенез позывов у гнездящихся в укрытиях чистиковых проходит по скачкообразному сценарию и сопровождается ломкой голоса. По-видимому, описанное длительное сохранение высокочастотных «птенцовых» звуков может быть важно для стимулирования

родительской опеки, которая жизненно необходима для птенцов, неспособных к самостоятельному питанию вплоть до вылета из гнезда (Кленова, 2012).

Формирование позывов птиц

Позывы – в большинстве своем врожденные, генетически фиксированные сигналы как у воробьиных, так и неворобьиных птиц (Heinroth, 1924; Промптов, Лукина, 1945; Thorpe, 1954, 1958, 1969; Lanyon, 1957, 1960; Poulsen, 1959; Blase, 1960; Armstrong, 1963; Marler, 1963; Konishi, 1963; Nottebohm, 1968, 1972; Guttinger, Nicolai, 1973; Thomson, Shiovitz, 1974; Kroodsmá, 1989, 1996; Catchpole, Slater, 2008). Но для некоторых видов были получены данные о роли обучения для полного развития некоторых позывов (Rothstein, Fleisher, 1987; Baptista, 1990, 1993; Groth, 1993). Марлер высказывает предположение, что «дождевой» («рюмение») и социальный («пиньканье») сигналы зяблика развиваются в процессе обучения (Marler, 1956). К. А. Вилкс и Е. К. Вилкс (1958) получили данные, что при подкладывании яиц мухоловки-пеструшки в гнездо большой синицы и наоборот птенцы полностью заимствовали позывы приемных родителей. Однако эти данные не вызывают полного доверия, так как описание сигналов приводится только на словах, без привлечения сонографического анализа. Молодые черноголовые гаички *Parus palustris*, выкормленные большой синицей, приобретают некоторые характерные для нее позывы (Lanyon, 1960). Птенцы паразитических видов вдовушек (сем. Viduidae) заимствуют у приемных родителей не только песню, но и позывы (Nicolai, 1964). Однако для подавляющего большинства видов певчих птиц нормальное развитие репертуара позывов происходит даже при отсутствии взрослого учителя.

Иногда бывает сложно определить, что не позволяет птице нормально развивать вокализацию отсутствие внешней модели или обратной слуховой связи. Для понимания этих процессов в первом случае решающим может оказаться применение метода акустической изоляции птицы. Оглушение обеспечивает полную звуковую изоляцию (F. Nottebohm, M. S. Nottebohm, 1971), однако известную степень изолированности от внешней модели можно получить и при выращивании птенцов человеком

или приемными родителями с самого раннего возраста (Lanyon, 1960, 1969). Использование таких методов показало, что развитие вокализации у таких изолированных птиц не отличается от такового в естественных условиях. Лучшим доказательством этого может служить сравнение ответов птиц данного вида на акустические сигналы птенцов, выращенных в изоляции, и диких представителей этого же вида. В ряде случаев были получены адекватные ответы диких особей на вокализацию птиц, выращенных в изоляции (Thielcke, 1973; Shiovitz, 1975; Lanyon, 1969). Для неворобьиных птиц на примере пяти видов горлиц было показано, что при воспитании птенцов приемными родителями голос чужого вида не оказывает влияния на развитие видовой вокализации (Lade, Thorpe, 1964). Нормальный видовой репертуар был сформирован и у оглушенных в первые дни жизни кольчатых горлиц *Streptopelia decaocto* (F. Nottebohm, M. S. Nottebohm, 1971). Межвидовые гибриды горлиц имели звуковые сигналы с промежуточными характеристиками. Таким образом, у этих горлиц можно предположить наличие эндогенных механизмов, отвечающих за развитие вокализации. Онтогенез вокализации у домашней курицы происходит сходным образом. Характерные для этого вида позывы развиваются и у оглушенных на ранних стадиях развития цыплят (Konishi, 1963).

Процесс развития песни и голоса у птиц тесно связан с развитием других органов чувств и в первую очередь с формированием органов слуха. Когда птицы начинают слышать звуки окружающего их мира? Для того, чтобы ответить на этот вопрос, надо познакомиться с основными этапами развития птенцов по морфологическим, поведенческим и физиологическим признакам. Многие ученые, занимающиеся вопросами постнатального онтогенеза птиц, выделяют в нем три основных этапа.

Раннегнездовой этап начинается с момента вылупления птенца и заканчивается к моменту включения зрительного анализатора. Он характеризуется наиболее простыми, пассивными формами взаимодействия птенцов со средой, «ведущим значением тактильной стимуляции пищевой реакции и развитием самых элементарных установочных рефлексов» (Промптов, 1956). Из акустических сигналов у птенцов на первом этапе жизни отмечается только один позыв – «пищевой 1», который является единственным ответом

птенца на все внутренние и внешние раздражители (Хаяутин, Дмитриева, 1976, 1981; Беме, 1981, 2006, 2011, 2012). Слух появляется у певчих птиц непосредственно перед вылуплением. В этот момент развивающиеся слуховые волосковые клетки вступают в стадию раннего функционирования их рецепторного аппарата. На I, начальном этапе развития слуха чувствительность появляется в диапазоне низких частот. В дальнейшем диапазон воспринимаемых частот расширяется. Пищевая реакция у птенцов сразу после вылупления вызывается предъявлением любых частот слышимого диапазона (Голубева, 2006).

Второй, позднегнездовой этап совпадает с началом функционирования зрительного анализатора. Именно на втором этапе начинает формироваться поведение, свойственное особям данного вида. В этот период происходит формирование гомойотермного типа теплообмена, а также постепенная редукция специфических птенцовых признаков и их смена на черты, характерные для взрослых птиц. Подобные процессы имеют место и в формировании акустического репертуара: у птенцов появляется новый, имеющий большую вариабельность сигнал «пищевой 2», на основе которого начинают формироваться дефинитивные видовые позывы. Таким образом, позднегнездовой этап характеризуется подготовкой всех систем организма к активному образу жизни после вылета из гнезда (Беме, 1981, 2006, 2009). Формирование слуха также происходит в течение позднегнездового периода. Этот процесс можно разделить на две фазы: фазу интенсивного этапа развития слуха, которая определяется интенсификацией дыхания и появлением собственной вокализации, и фазу окончательного этапа – установления эффективной терморегуляции. Уже на I и особенно на II этапах для нормального развития слуха и поведения необходима видоспецифическая стимуляция акустическими сигналами родителей и собственной вокализацией, которая обеспечивает настройку слуховой чувствительности и поведенческих реакций. Продолжительность II этапа имеет принципиальное значение, поскольку в течение этого времени происходит запечатление родительского сигнала и сигналов собратьев. Поэтому он достаточно продолжителен. В середине II этапа развития слуха одновременно с развитием чувствительности в высокочастотном диапазоне формируется оборонительная реакция в ответ на сигнал тревоги родителей. У птенцовых этот

момент совпадает с прозреванием и наступает задолго до установления эффективной терморегуляции. Критический период запечатления родительских сигналов завершается в начале окончательной фазы формирования слуха.

Третий, послегнездовой этап включает в себя время от оставления птенцами гнезда до распадаения выводков и перехода молодых птиц к самостоятельному существованию. Послегнездовой этап характеризуется усложнением и дифференцировкой акустической сигнализации птиц и исчезновением из репертуара птенцов ранних ювенильных позывов. В относительно короткий срок (1–3 месяца) формируется большинство видовых позывов, относимых к различным категориям (Беме, 1981, 2006, 2011, 2012).

Однако в онтогенезе позывов можно выделить еще два этапа развития.

Четвертый этап развития акустических сигналов приурочен к периоду гормональной перестройки организма птицы во время осенней линьки и началу миграционной активности. Он характеризуется сокращением употребления различных комфортных сигналов, увеличением доли оборонительных позывов, а также формированием основных элементов «осенней подпесни». Для большинства видов этим периодом завершается становление системы позывов.

Пятый этап по времени совпадает с началом первого репродуктивного цикла молодых птиц. Он характеризуется резким повышением вокальной активности и формированием новых оборонительных сигналов. Для некоторых видов мухоловок именно на пятом периоде завершается развитие акустического репертуара.

Этапность развития вокальной системы воробьиных птиц подчиняется двум основным закономерностям, выделенным И. А. Шиловым (1968) при анализе онтогенеза физиологических и поведенческих процессов у птиц. Ни один из этапов онтогенеза не может рассматриваться как простое «недоразвитие» каких-либо признаков. Каждый этап помимо своего специфического значения в цикле развития представляет собой еще и период подготовки к жизнедеятельности организма на следующем этапе. На протяжении каждого этапа комплекс процессов развития осуществляется более или менее равномерно, а смена этапов происходит быстро, «скачком».

Типы онтогенеза звуковых сигналов

Были выделены три основных типа развития системы позывов в онтогенезе воробьиных птиц – независимый, преемственный и взрывной (Бёме, 1980, 1986) (рис. 5).

Независимый. Основные категории сигналов появляются вне какой-либо зависимости друг от друга. Для их развития характерно отсутствие непосредственной связи между первичными пищевыми позывами и любыми другими категориями сигналов между собой. Как исключение, в редких случаях пищевые позывы (и только они) могут быть онтогенетически связаны друг с другом. Этот тип развития акустического репертуара ярко выражен у представителей семейств славковых, мухоловковых, овсянковых и некоторых видов вьюрковых (Бёме, 1980, 1986, 1994).

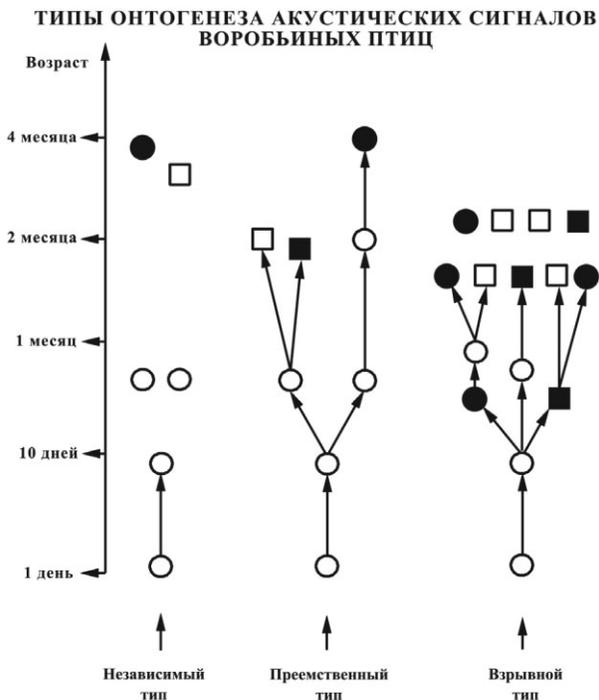


Рис. 5. Схема формирования акустических сигналов

Преемственный. Основные категории дефинитивных позывов обнаруживают связь с птенцовыми. Как правило, второй пищевой позыв (второй этап онтогенетического развития), в отличие от простого первого пищевого, характеризуется сложной и разнообразной структурой. В ней представлены в качестве составных элементов предшественники (зачатки) основных компонентов дефинитивного акустического репертуара, формирующихся на более поздних стадиях онтогенеза. В дальнейшем эти элементы преобразуются в самостоятельные сигналы, имеющие четкую функциональную нагрузку. По этому пути развиваются основные категории позывов у исследованных видов дроздовых, иволг, скворцов, а также камышевок (Impekoven, 1962) и амадин (Zann, 1977). Таким же способом формируются и другие сигналы, не связанные с пищевыми (например, позыв «тревоги» – из позыва беспокойства у обыкновенной *Phoenicurus phoenicurus* и седоголовой *Ph. caeruleocephalus*) горихвосток (Беме, 1981, 1984), сигнал «агрессии» – из сигналов тревоги у дроздов) (Беме, 1993).

Взрывной. Довольно часто у разных видов птиц обнаруживаются комбинированные способы формирования звукового репертуара. Ярким проявлением такого сочетания является «взрывной» путь развития вокализации, характерный для многих видов синиц. Ранние птенцовые сигналы разных категорий развиваются по преемственному типу, а затем, в период перехода к самостоятельной жизни, в чрезвычайно сжатые сроки (как правило, в течение 1–2 недель) возникают все основные элементы взрослого репертуара, которые могут формироваться обоими способами. Несколько позже появляются лишь позывы репродуктивного цикла, но в ряде случаев они не развиваются вообще (Hinde, 1952; Gompertz, 1961; Sasvari, 1971).

Формирование песни

Вопрос о том, когда птицы начинают учиться петь, интересует как ученых, занимающихся вопросами формирования поведения животных и изучающих песни и позывы птиц, так и любителей птиц. Изначально было выдвинуто предположение, что мелкие певчие птицы запоминают видовую песню, находясь еще в яйце. Именно поэтому, говорили сторонники этой гипотезы, самцы столь активно поют около гнезда. Затем долгое время считалось,

что песня является полностью наследственной и передается самцам вместе с генами отца. Позже стали говорить, что песня формируется лишь путем обучения и молодой самец может выучить любую песню, которую он слышит в детстве. Как бывает почти всегда, когда возникает такое столкновение различных мнений, истина лежит где-то посередине.

А.Н. Промптов (1944) допускал, что наследственная основа песни может быть выражена для большого числа видов лишь в отношении общих способностей воспроизведения звуков, общей видовой характеристики песни и темпа исполнения, а ее детальные вариации определяются путем имитации поющих особей данного вида. У выкормышей, воспитанных в изоляции от взрослых птиц своего вида, складывается abortивное пение, иногда чрезвычайно отличное от видового. Лишь для небольшого числа видов воробьиных птиц, обладающих простой песней – зеленушки *Chloris chloris*, обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella*, лесного конька *Anthus trivialis*, пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* и пеночки-теньковки *Ph. collybita* – нормальное формирование песни может происходить без влияния со стороны «учителя». Их песни слагаются, даже если птенцы никогда не слышали песни самцов своего вида. До настоящего времени работ, подтверждающих или опровергающих данное предположение, не проводилось. А.Н. Промптов также обращает внимание на «узнавание» птенцами песен своего вида. Он писал, что выкормышши, сформировавшие определенную, но совершенно своеобразную песню без учителя, быстро перестраивают ее на типично видовую, если начинают слышать ее поблизости (Промптов, 1956).

Способность птиц к имитации широко известна. Любителями, содержащими птиц в клетках, было показано, что пению канарейки обучаются от отца. К. Лоренц в своей статье, переведенной на русский язык (1969), пишет: «Мой сотрудник И. Николаи обнаружил, что молодые самцы-снегири учатся своей индивидуальной песне только у отца. После того как птенцы оперяются, у них на сравнительно долгий период устанавливаются своеобразные, имеющие явно сексуальный оттенок, отношения с отцом. Молодые снегири припадают перед ним к земле, принимают покорные позы, которые (как и у многих обезьян) напоминают позу самки при спаривании, и вообще они гораздо больше привязаны к отцу, чем к матери. В этот период они и обучаются

отцовской индивидуальной песне. У И. Николаи был самец снегирь, выращенный канарейками, и пел он точно так же, как они. Эта «ария кенара» передавалась потомству в чистом виде, без примеси в течение четырех поколений, причем птенцы воспитывались в птичнике, в котором жила масса нормально поющих снегирей *Pyrrhula pyrrhula*. Эксперименты И. Николаи показали также, что молодой снегирь может выучить отцовскую песню только тогда, когда он принимает по отношению к отцу описанную выше позу».

Развитие песни у птиц может идти самыми различными путями, и этот процесс отличается большим разнообразием (Slater, 1989; Catchpole, Slater, 2008). Например, у многих видов подотряда кричащих воробьиных нормальная песня формируется даже при ранней изоляции или оглушении птенцов (Kroodsmma, Konishi, 1991). У певчих же птиц птенцы для формирования нормальной видовой песни нуждаются во внешней модели (Catchpool, Slater, 2008). Потребность в звуковой стимуляции – это единственная общая потребность для всех певчих птиц, тогда как конкретные модели обучения меняются у разных видов (Slater, 1983, 1989; Kroodsmma, 1988; Marler, 1991). У некоторых самцы могут сформировать песню при прослушивании ее магнитофонной записи, другие же виды нуждаются в живом учителе (Catchpool, Slater, 2008).

В процессе формирования песня проходит ряд последовательных стадий.

Ланьон (Lanyon, 1960) предложил следующую схему развития песни воробьиных птиц (рис. 6).

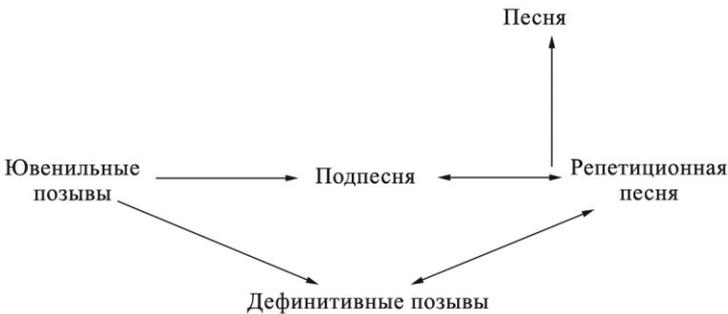


Рис. 6. Схема формирования песни воробьиных птиц (по Lanyon, 1960)

Первые позывы выпрашивания пищи, а также птенцовое бор-мотание объединяются в подпесню, ее иногда называют «осенней подпесней» (Nottebohm, 1972), так как этот процесс происходит осенью. Осенняя подпесня в течение нескольких месяцев претерпевает изменения: в нее птица включает отдельные фразы и колена видовой песни, которые молодой самец заимствует у взрослых птиц. Но на этой стадии «репетиционной песни», пластической песни, в ее состав могут входить позывы и песни других видов. Так, у зяблика в этот период отмечались заимствования от 60 видов (Thorpe, 1958) (рис. 7). И наконец, процесс формирования песни заканчивается созданием нормальной видовой песни (главных песенных мотивов), из которой исчезают все заимствования и другие добавочные элементы. Этот процесс

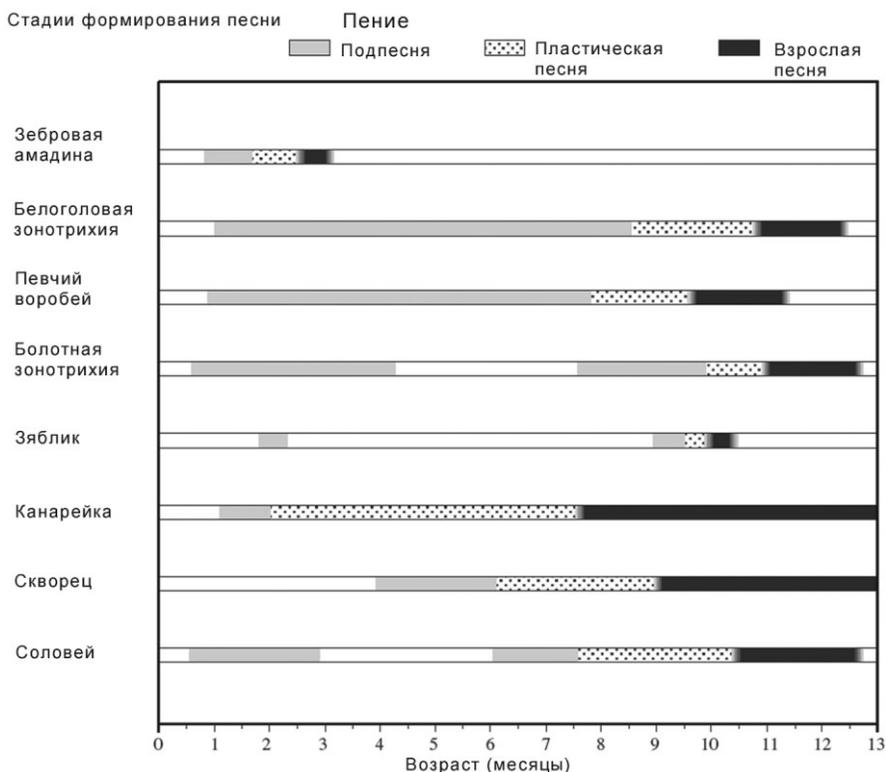


Рис. 7. Стадии формирования песни (по Hultsch, Todt, 2004)

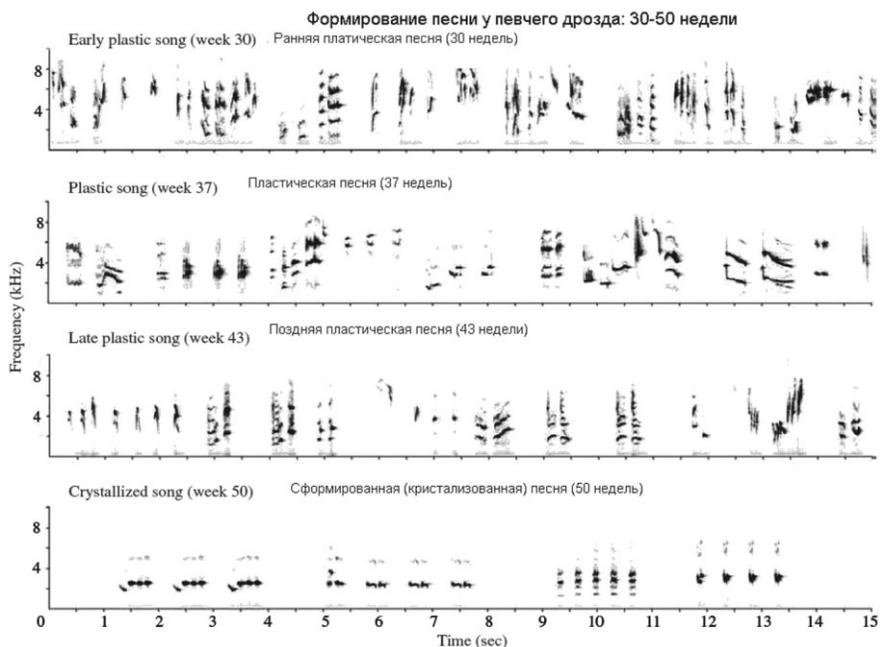


Рис. 8. Формирование песни у певчего дрозда (по Nultsch, Todt, 2004)

Ф. Ноттебом (Nottebohm, 1972) назвал кристаллизацией песни. Эта схема затем была подтверждена работами других авторов (Nottebohm, 1972; Catchpool, Slater, 2008).

Формирование песни было детально прослежено у 8 видов воробьиных птиц, и у каждого вида сроки формирования видовой песни различаются. Быстрее всего она формируется у зебровой амадины (2 мес.) (рис. 7). На рисунке 8 приведен пример формирования песни у певчего дрозда.

Критический период формирования песни

Однако у большинства видов певчих птиц песня формируется лишь в течение определенного периода времени, получившего название «критического или чувствительного» (Poulsen, 1951; Lanion, 1957; Thorpe, 1958; Marler, Tamura, 1964; Immelmann, 1965; Nottebohm, 1969, 1970, 1972; Thomson, Shiovitz, 1974; Kroodsma, 1974, 1977). Длительность такого критического

периода различается у разных видов (рис. 9): у зяблика он заканчивается к 14-му месяцу жизни (Thorpe, 1969).

В пределах описанной общей схемы видоспецифичные системы вокального научения существенно отличаются по ряду особенностей (Kroodsma, 1996). На основании продолжительности чувствительного периода, выделяют две модели вокального научения: модель «открытого типа», при которой особи сохраняют способность к обучению после первого года жизни, и модель «закрытого типа», при которой способность к обучению ограничена узкими возрастными рамками (Beecher, Brenowitz, 2005) (рис. 9). В пределах видоспецифичных временных рамок длительность чувствительного периода каждой особи может быть различна (Jones et al., 1996).

У зебровой амадины критический период ограничивается возрастом от 35 до 65 дней (Eales, 1985), для американского болотного крапивника *Cistothorus palustris* этот период длится около

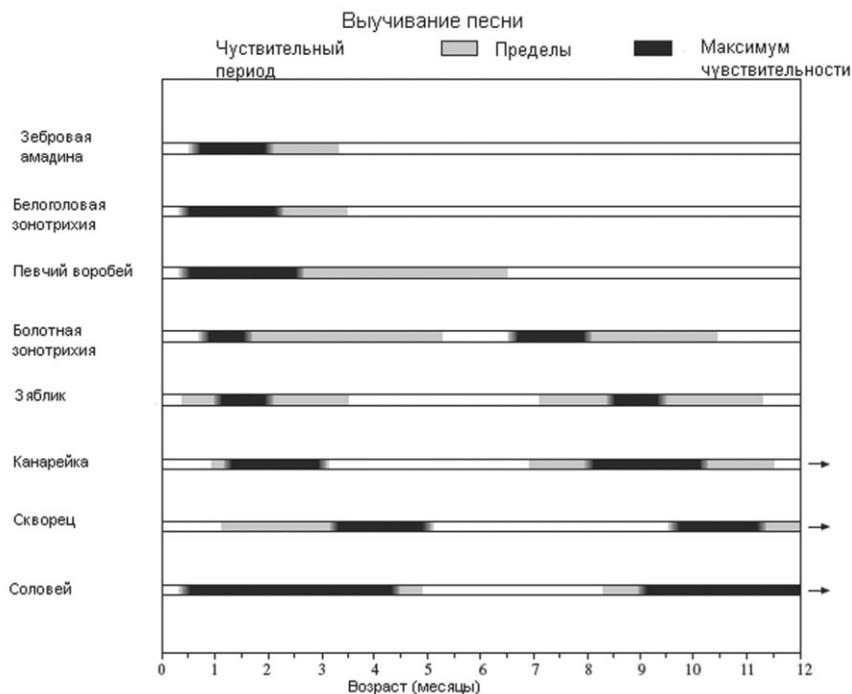


Рис. 9. Чувствительный период для выучивания песни у восьми видов птиц (по Hultsch, Todt, 2004)

трех первых месяцев жизни (Kroodsmá, 1974). У некоторых видов способность к обучению сохраняется в течение всей жизни: например, у чижа *Spinus spinus* (Mundiger, 1970), канарейки (Nottebohm et al., 1986), скворца (Eens et al., 1992). Длительность критического периода различается у разных видов: у зяблика он заканчивается к 14-му месяцу жизни (Thorpe, 1961).

У западного соловья *Luscinia megarhynchos* была обнаружена способность запоминать большее число разнообразных песен, чем спонтанно исполняли изолированные взрослые птицы. Эти песни могли быть воспроизведены лишь в момент взаимодействия с другими особями (Brumm, Hultsch, 2001; Geberzahn, Hultsch, 2004).

Врожденная предрасположенность к обучению песне своего вида у разных видов певчих птиц может быть выражена в разной степени (Marler, Peters, 1988; Nelson, Marler, 1993; Nelson, 2000). Количество различных типов песен, запоминаемых молодыми особями в процессе вокального научения, также различно у разных видов. Молодые особи на стадиях «подпесни» и «пластичной песни» исполняют большее число различных форм песен, чем обычно присутствует в «кристаллизованном» репертуаре взрослой особи (болотная овсянка (зонотрихия) *Zonotrichia georgiana* (Marler, Peters, 1982), певчий воробей (Nordby et al., 2007), белоголовая зонотрихия (Nelson et al., 1996; Nelson, 2000b)). В результате социальных взаимодействий во взрослом репертуаре особи могут оставаться лишь те типы песен, которые совпадают с песнями территориальных соседей данной особи (полевая овсянка *Spizella pusilla* (Nelson, 1992), певчий воробей (Nordby et al., 2007)) или являются наиболее привлекательными для самок (буроголовый коровий трупиал *Molotus ater* (West, King, 1988)). Данный процесс получил название «избирательное воспроизведение» (selective production) или «избирательное забывание» (selective attrition) (Marler, Peters, 1982; Baker, 2001).

Имитация пения конспецифичных взрослых особей является основой вокального научения, однако в группе певчих воробьиных птиц разные видоспецифичные механизмы формирования песни представляют собой континуум, крайними точками которого являются, с одной стороны, точное копирование обучающей модели (Marler, 1970), с другой – «изобретение» совершенно

новых песенных форм, не требующее предъявления обучающего стимула (Kroodsma et al., 1997; Leither et al., 2002). Между двумя вышеназванными крайними случаями существуют разнообразные промежуточные звенья.

Различные системы формирования песни в онтогенезе, в частности, различия в продолжительности чувствительного периода, преобладание имитации или же импровизации, обеспечивают межвидовое разнообразие структур песенных репертуаров, а также особенностей индивидуальной и географической изменчивости демонстративной песни (Kroodsma, 1996; Beecher, Brenowitz, 2005).

Различия в формировании песни в природе и в лаборатории

Как было показано в работах М. Бишера (Beecher, 1996), формирование песни у птиц, воспитанных в лаборатории и в естественных условиях, имеет целый ряд различий. У певчего воробья птенцы в норме заучивают песню только одного самца (чаще всего своего отца), а в условии эксперимента птенцы мешают напевы многих самцов.

Песня канарейки богата различными элементами, которые птицы способны обновлять в течение всей жизни. Поэтому она долгое время расценивалась как песня открытого типа. Однако недавние исследования (Kreutzer et al., 1999, Leitner et al., 2001) показали, что в репертуаре этого вида есть фразы (фразы А), которая вызывает у самок позу приглашения к копуляции и чаще встречается у тех самцов, которые занимают верхние ступени иерархической лестницы (Luisanti Fitri L. et al., 1996; Luisanti Fitri L. et al., 1997). Фраза А, извлеченная из репертуара дикой канарейки, была в той же степени реактогенна для самок домашних канареек, что и фраза собственных самцов. Кроме того было показано, что даже воспитанные в изоляции (наивные) самки отдают предпочтения самцам, в песнях которых присутствует фраза А (Nagle, Kreutzer, 1997). Все это заставляет предположить, что песня канареек включает некоторые врожденные, закрепленные генетически элементы, которые передаются птицам вне зависимости от их слухового опыта. Это в равной степени относится как к самцам, так и к самкам. Обучаемость птиц новым

фразам и структурам песни может являться типичным примером «принудительной индукции» (Симкин, 1976) и быть следствием обедненности звуковой среды при клеточном содержании птиц. Косвенным доказательством этого может служить тот факт, что для обучения новым строфам песни молодых самцов помещают в изоляцию в темной комнате, и в качестве единственного звукового символа остается эталонная песня.

ГЛАВА IV. МЕЖВИДОВАЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСЕН, РЕПЕРТУАРЫ

Представители одних видов птиц исполняют единственный, практически неизменный вариант песни, который повторяют многократно (пеночка-трещотка, зебровая амадина и др.), изменчивость песни других практически беспредельна (птица-лира *Menura superba*, соловей и др.) (рис. 10). Большинство видов оказываются между этими крайними вариантами и исполняют песни различной изменчивости. При описании изменчивости песен говорят о репертуаре фигур (элементов) в песне и о репертуаре типов песен. Типом песни называют последовательность всегда исполняемых в определенном порядке фраз. Как правило, при описании репертуаров видов, у которых можно выделить типы песен, исследователи работают именно с ними, если же изменчивость пения настолько велика (пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* (Gil, Slater, 2000; Goretskaia, Korbut, 2008), садовая-камышовка *Acrocephalus dumetorum* (Иванитский и др., 2009), соловей (Todd, Hulch, 1996), мухоловка-пеструшка (Вабищевич, Формозов, 2008)), то говорят о репертуаре песенных фигур.

У многих видов птиц выделяют типы песен, представляющие собой либо абсолютно одинаковые по структуре (Симкин, 1990), либо несколько отличающиеся друг от друга, но все же похожие (Kroodsma, 1982) варианты песен.

Количество типов песен широко варьирует как у видов одного рода, так и у представителей разных родов (Kroodsma, 1982). Репертуар одних видов включает от 1 до 3 типов песен, например, рисовый трупиял *Dolichonyx oryzivorus* (Capp, 1992), некоторые виды овсянок (Searcy, Marler, 1984); у других видов он несколько шире: так, у каролинского крапивника *Thryothorus ludovicianus* (Kroodsma, 1982) описано до 30–40 типов песен. Размер репертуара типов песен для некоторых видов представлен в таблице 1 (Catchpole, Slater, 2008). Есть виды, репертуар которых настолько велик, что в каждой следующей записи обнаруживаются новые, неизвестные варианты песен. К ним относятся, например, представители дроздовых (Панов и др., 1978; Костина, Панов, 1981; Ince, Slater, 1985). У многих дроздовых (зарянка *Erithacus rubecula*, черный дрозд *Turdus merula*, соловьи, каменки) песня

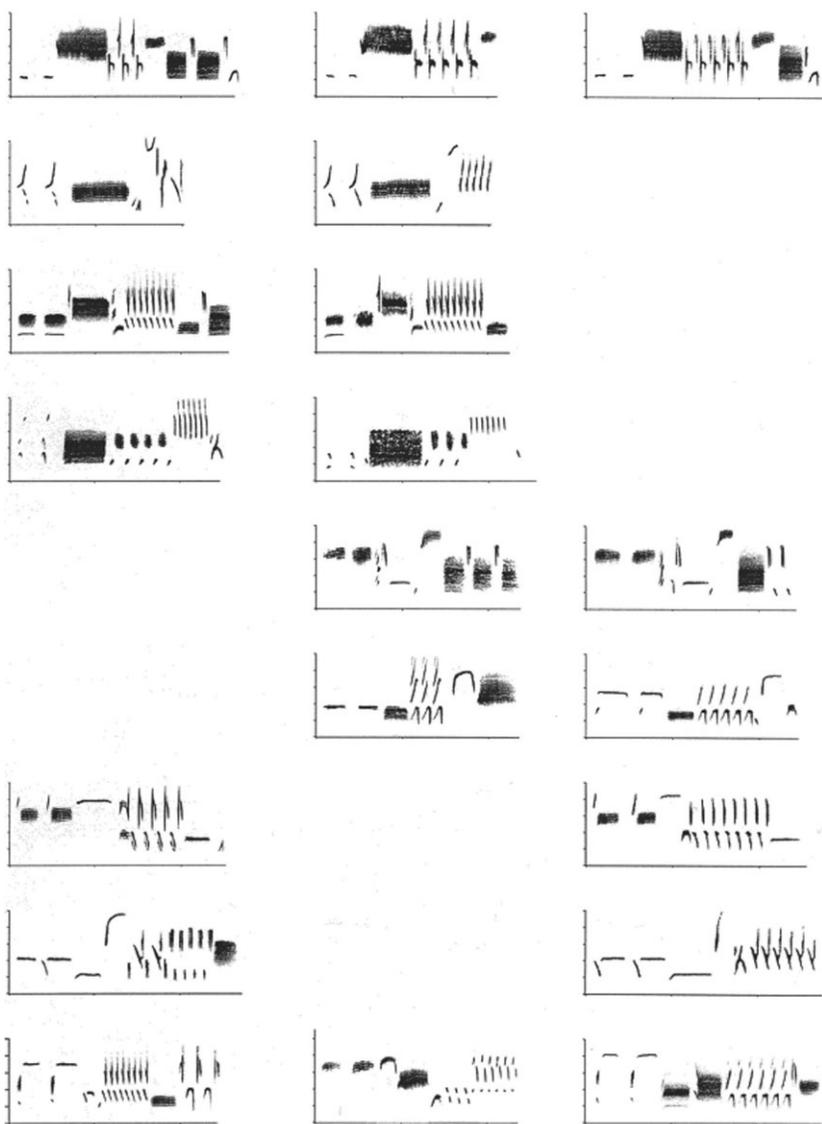


Рис. 10. Типы песен певчего воробья (по М. D. Beecher et al., 1999)

состоит из наборов фраз (Панов и др., 1978; Костина, Панов, 1981; Bremond, 1966; Todt, Dietmar, 1981; Hultsch, Todt, 1989), строение и способ комбинирования которых сильно варьируются и не позволяют свести все многообразие имеющихся вариантов к

Таблица 1

Изменчивость в количестве типов песен у птиц

Вид	Размер репертуара типов песен	Авторы
Птицы-печники (<i>Furniidae</i>)	1	Falls (1978)
Белоголовая зонотрихия (<i>Zonotrichia leucophrys</i>)	1	Baptista (1975)
Рыжегрудая зонотрихия (<i>Z. capensis</i>)	1	King (1972)
Дрозд-белобровик (<i>Turdus iliacus</i>)	1	Bjerke, Bjerke (1981)
Саванновая нектарница (<i>Nectarinia coccinigeraster</i>)	1	Grimes (1974)
Зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>)	1–6	Slater (1981)
Большая синица (<i>Parus major</i>)	2–8	Krebs et al. (1978)
Юнко (<i>Junco hyemalis</i>)	3–7	Williams, MacRoberts (1977)
Западный луговой трупиал (<i>Sturnella neglecta</i>)	3–12	Horn, Falls (1988)
Дрозд-отшельник (<i>Catharus guttatus</i>)	6–12	Rivers, Kroodsma (2000)
Певчий воробей (<i>Melospiza melodia</i>)	7–11	Beecher et al. (2000)
Кардиналы (<i>Cardinalis</i>)	8–12	Lemon (1974)
Акациевый кустарниковый крапивник (<i>Thryothorus pleurostictus</i>)	15–24	Molles, Vehrencamp (1999)
Скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>)	15–70	Eens (1997)
Красноглазый вирион (<i>Vireo olivaceus</i>)	12–117	Borrer (1981)
Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>)	34–63	Rasmussen, Dabelsteen (2002)
Американский болотный крапивник (<i>Cistothorus palustris</i>)	33–162	Kroodsma, Verner (1987)
Восточный луговой трупиал (<i>S. magna</i>)	36–84	Lemon et al. (2000)
Иктерия (<i>Icteria virens</i>)	46–81	Dussourd, Ritchison (2003)
Пересмешники (<i>Mimus</i>)	53–150	Howard (1974)
Восточный соловей (<i>Luscinia luscinia</i>)	160–231	Kipper et al. (2004)

Вид	Размер репертуара типов песен	Авторы
Певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>)	138–219	Ince, Slater (1985)
Пятиполосая аимофила (<i>Aimophila quinquestriata</i>)	159–237	Groschupf, Mills (1982)
Коричневый пересмешник (<i>Toxostoma rufum</i>)	1500+	Kroodsma, Parker (1977)

(по Catchpole, Slater, 2008)

простым типам песен. Сходная ситуация наблюдается и у камышевок (Catchpole, 1986).

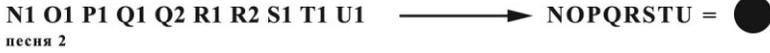
В пределах рода можно проследить переходы от исполнения одного типа песен, к исполнению нескольких вариантов, комбинированию этих вариантов и практически полному исчезновению типов песен и переходу к комбинированию фраз. Так, пеночки-трещотки исполняют один тип песни, для зеленой пеночки *Phylloscopus trochiloides* характерно исполнение 4–6 типов песен, но они также могут комбинировать разные типы внутри одной песни. У пеночки-веснички уже невозможно выделить типы песен. Каждый самец исполняет комплексы из 4–7 (чаще индивидуальных) фраз, причем в репертуаре самца их может быть до 200 (рис. 10) (Goretskaia, Korbut, 1998, 2008).

В репертуаре некоторых видов можно выделить варианты песен, исполняемые для самок, и варианты, исполняемые для самцов (Thorpe, 1961; Cosan, Falls, 1984; Catchpole, Slater, 2008; Byers, 1996; Staicer, 1996). У большинства видов таких четких функциональных различий между типами песен не обнаружено.

В процессе пения одни типы песен используются чаще, другие реже. Для части видов показано, что исполнение одного из типов песен с большой долей вероятности приводит к исполнению другого, сопряженного с ним типа песен (Панов, Костина, 1978; Hansen, 1981; Slater, Ince, Colgan, 1980; Ince, Slater, 1985; Whitney, Miller, 1987; Hultsch, Todt, 1989, 1992). Между локальными поселениями зябликов обнаружены различия в частоте исполнения разных типов песен. Часть типов песен встречается только в одном из поселений, другие типы оказываются общими для разных поселений (Slater, Ince, 1979). Сходная картина наблюдается и у синиц (Жеримов, личное сообщение). В разных

Примеры песни

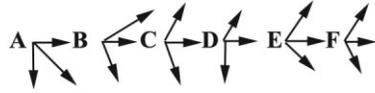
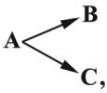
Комплекс из фраз



1. Способы комбинирования фраз:

Пеночка-трещотка

Пеночка-весничка, зеленая пеночка



2. Комбинирование комплексов из фраз внутри одной песни:

Пеночка-весничка, зеленая пеночка

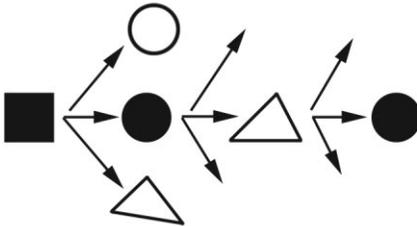


Рис. 11. Варианты комбинирования фраз в песнях птиц

популяциях американского болотного крапивника исполняется общий набор типов песен, но последовательность их исполнения различна. Каждая популяция характеризуется своим порядком исполнения типов песен. (Kroodsma, 1989).

Внутри типов песен также имеет место изменчивость. Одни и те же фразы могут встречаться в разных типах песен, а внутри типа песен может варьироваться число элементов (Slater, Ince 1979; Martens 1980; Kroodsma, 1982; Catchpole, 1986; Saecer et al., 1995; Nailman, Ficken, 1996). Так, у зябликов, песня которых считается относительно стереотипной, в пределах выделяемых

типов обнаруживается довольно большое количество вариаций (Промтов, 1930; Slater, Ince, 1979; Slater et al., 1980), а число элементов внутри фраз варьирует от 2,7 до 7,9 (Slater, Ince, 1979); подобные вариации отмечены и у американского болотного крапивника (Kroodsma, 1989). У пеночки-трещотки внутри одного типа, состоящего из двух фраз, количество элементов в каждой из них может варьировать от 1 до 45 (Goretskaia, Korbut, 2008). Как показал В. А. Серси с соавторами (1995), птицы способны замечать изменение внутри одного типа и реагировать на них (Searcy et al., 1995).

Роль отдельных фраз и элементов широко варьирует у разных видов птиц. Частично, эти различия могут быть связаны с различиями в методиках экспериментов используемых авторами исследований. В работах Г. Тильке было показано, что для пшухи *Cetrhia brachydactyla* наиболее значимым является начало песни (1976), для обыкновенной овсянки – несущая частота и форма отдельных элементов (1976), в то время как у самцов пеночки-теньковки реакцию вызывает воспроизведение любого отдельного элемента или даже его начальной части (Becher et al., 1980). Для крапивника *Troglodytes troglodytes* важным оказался синтаксис, то есть расстояние между элементами и длительность элементов в песне, в то время как форма частотной модуляции несет лишь дополнительную информацию (Bremond, Kreutzer, 1986; Kreutzer, Bremond, 1986). В песнях канарейки выделена фраза, на предъявление которой самки наиболее часто отвечают позой готовности к копуляции, причем на ответ не влияет местоположение этой фразы в песне. Авторы отмечают, что эта фраза отличается от остальных наличием двух составляющих, одна из которых высокочастотная (Kreutzer et al., 1994; Vallet, Kreutzer, 1995; Valet et al., 1997).

Функции репертуара

Выделяют две основные функции размера репертуара типов песен и/или фигур.

1. Размер репертуара предположительно играет роль в привлечении самки (Kroodsma, 1982). У части видов увеличение разнообразия вариантов песен способствует успешному приобретению и/или стимуляции самки (Kroodsma, 1976; Catchpole,

1986; Searcy, Yasukawa, 1996). У видов, исполняющих большой репертуар, самки лучше реагируют на последовательность из разнообразных песен, чем на монотонное повторение песни одного типа, в то время как у видов с бедным репертуаром разница в реакциях самок отсутствует (Searcy, Marler, 1984).

Для некоторых видов показано, что размер репертуара коррелирует с успешностью размножения. Гиберт (Hiebert et al., 1989) показал, что у певчего воробья самцы с большим репертуаром занимают большие территории, удерживают их более длительное время и характеризуются более высокой ежегодной и общей (в течение жизни) успешностью размножения. Молодые самцы с большим репертуаром с большей вероятностью привлекают самок, а молодые самки, образующие пару с самцом с большим репертуаром, начинают размножаться раньше (Reid et al., 2004).

Белл с соавторами показал, что полигиничные самцы камышовки-барсучка (Bell et al., 1997) обладают большим репертуаром и производят больше потомков.

Показано, что размер репертуара может быть показателем качества самца. Так, самцы камышовки-барсучка, зараженные в гнезде плазмодиями малярии, впоследствии обладали меньшим репертуаром, чем незараженные (Buchanan et al., 1999). На этом же виде впервые была обнаружена корреляция между размером репертуара и степенью генетического разнообразия (Marshall et al., 2003).

Кроме того, выявлена корреляция размера репертуара с возрастом самцов (Birkhead et al., 1997, Nicholson et al., 2007). Есть работы, в которых показана корреляция успешности размножения, размера репертуара и размера высшего вокального центра (HVC) (Airey et al., 2000). При сравнении около 40 видов было показано, что увеличения репертуара коррелирует с увеличением объема мозга (DeVoogd et al., 1993).

На дроздовидной камышевке *Acrocephalus arundinaceus* (Hasselquist et al., 1996) было показано, что самцы с большим репертуаром производят больше внебрачных потомков, причем у всех потомков таких самцов выше выживаемость.

2. Еще одной важной функцией (а возможно, и причиной) большого репертуара считают его роль в территориальных взаимодействиях самцов (Krebs, 1977). Д. Крудсма (2009) проанализировал результаты 49 исследований (26 видов), посвященных

связи размера репертуара с привлечением полового партнера, в 25 из них не было выявлено влияние репертуара на успешность привлечения самок, что позволило ему предположить, что в некоторых случаях должны существовать другие причины увеличения репертуара. Связь размера репертуара с взаимодействиями самцов в свою очередь прослеживается в полевых исследованиях. Так, Ж.-К. Бремон (1966) показал, что при акустическом взаимодействии зарянок изменчивость их песни значительно возрастает. Сходные результаты были получены нами для пеночки-веснички (Корбут, Горецкая, 1998; Горецкая, 2013). У видов (Parulidae, Dendroica), для которых имеет место разделение типов песен на исполняемые для самцов и для самок, первые (используемые в самцовых взаимодействиях) намного более разнообразны, чем исполняемые для привлечения самок (Spector, 1991; Myers, 1995).

ГЛАВА V. ДИАЛЕКТЫ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСНИ ПТИЦ

Географическая изменчивость песни воробьиных птиц может быть эффективным поведенческим изолирующим механизмом, который обеспечивает частичную или полную репродуктивную изоляцию популяций (Панов, 1977; Irwin et al., 2001; Slabbekoorn, Smith, 2002; Lachlan, Servedio, 2004; Рубцов, 2007). Она описана для многих видов певчих птиц (см. обзоры Krebs, Kroodsma, 1980; Mundinger, 1982; Baker, Cunningham, 1985; Baker, 2001; Slabbekoorn, Smith, 2002; Podos, Warren, 2007; Синежук, 2012).

В настоящее время основными причинами существования географической изменчивости песни воробьиных птиц считают механизм имитационного вокального научения, а также гнездовой консерватизм и дальность постнатальной дисперсии особей (Kroodsma et al., 1985; Мальчевский, 1988).

Для описания географической изменчивости песни птиц используется термин «диалект», предложенный Марлером и Тамурой для описания географической изменчивости песни белоголовой зонотрихии (Marler, Tamura, 1962, 1964). Диалект определен как «особенности песни, которые являются общими в пределах одной популяции птиц, но отличают ее от других популяций вида» (Marler, Tamura, 1962). Впоследствии были предложены и другие определения данного термина (Mundinger, 1982), однако общим для всех существующих определений является акцентирование на том, что диалекты представляют собой дискретную форму географической изменчивости песни птиц, которая подразумевает наличие границ между областями распространения различных диалектов (Mundinger, 1982; Podos, Warren, 2007).

Различают микро- и макрогеографическую изменчивость вокализации птиц. Микрогеографическая изменчивость касается различий соседних популяций, территории которых географически близки, что дает им возможность скрещиваться и социально взаимодействовать друг с другом (например, локальные популяции одного подвида птиц).

Макрогеографическая изменчивость вокализации птиц имеет отношение к различиям между популяциями, которые разделены большими расстояниями или другими барьерами, имеют большие ареалы, что затрудняет обмен генами и типами песен

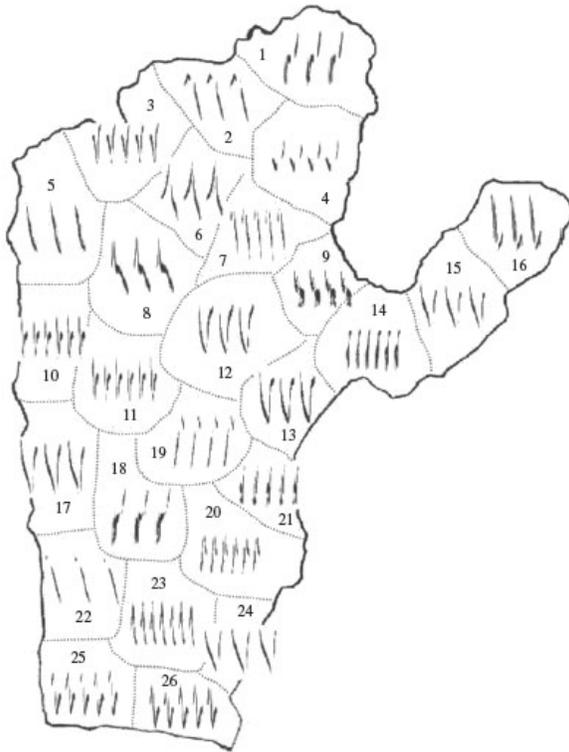


Рис.12. Микрогеографические диалекты обыкновенной воробьиной овсянки *Spizella passerina* (по Liu 2001).

(разные подвиды или отдаленные географические популяции в пределах вида).

В настоящее время существуют несколько гипотез о формировании и функционировании песенных диалектов. Их разделяют на две группы:

1. Адаптивные гипотезы (гипотезы локальной, социальной и акустической адаптации), в основе которых лежит представление о том, что эволюция песенных диалектов происходит под действием естественного отбора (Baker, Cunningham, 1985).

2. Гипотеза культурной преемственности: песенные диалекты – это поведенческие традиции, которые формируются в результате культурной эволюции и не имеют адаптивного значения (Munding, 1980; Slater, 1989; Lynch, Baker, 1993; Lynch, 1996).

Вопрос адаптивности культурных традиций активно обсуждается в литературе, но среди исследователей не существует единого мнения на этот счет (Boyd, Richerson, 1988; Galef, 1995; Podos, Warren, 2007). Некоторые авторы считают, что песенные диалекты являются побочным явлением биологических эволюционных процессов, которые непосредственно не связаны с формированием и поддержанием географической изменчивости песни (Andrew, 1962; Marler, Tamura, 1962; Lemon et al., 1985; Slater, 1986; Podos, Warren, 2007).

Остановимся подробнее на этих гипотезах.

Гипотеза локальной адаптации

Согласно этой гипотезе, песенные диалекты способствуют сохранению в популяциях птиц адаптаций к локальным экологическим условиям среды, поскольку ограничивают поток генов между данными популяциями (Варшавский, 1959; Marler, Tamura, 1962; Nottebohm, 1969). В этом случае при образовании пары самка выбирает партнера, исполняющего песни ее родного диалекта (Nottebohm, 1969). Чтобы эта гипотеза оказалась верна, необходимо соблюдение следующих условий:

- 1) вокальное научение должно происходить до постнатальной дисперсии и осуществляться по «закрытому типу»;
- 2) при формировании брачных пар самки должны предпочитать самцов из родной для самок диалектной популяции;
- 3) диалектные популяции должны отличаться генетически (Podos, Warren, 2007).

Два последних положения были исследованы на модельных видах рода *Zonotrichia*, у которых вокальное научение происходит до послегнездовой дисперсии (Podos, Warren, 2007).

У самок двух подвидов белоголовой зонотрихии *Z. l. oriantha* (Baker et al., 1982) и *Z. l. nuttalli* (Baker, 1983) были изучены предкопуляционные демонстрации птиц при проигрывании диалектных вариантов песен. Самки достоверно более активно отвечали на проигрывание песен их «родного» диалекта.

При стимулировании самок белоголовой зонотрихии к пению посредством инъекций тестостерона было показано, что песни самок относятся к тому же диалекту, что и песни самцов в популяции, из которой они были изъяты (Tomback, Baker, 1984).

Однако результаты исследований генетических отличий диалектных популяций противоречивы и не дают однозначного ответа на вопрос, является ли географическая изменчивость песни изолирующим механизмом, ограничивающим обмен генами между диалектными популяциями (Podos, Warren, 2007).

Первые попытки выявить взаимосвязь между изменчивостью морфологических признаков и диалектной структурой популяций у капской зонотрихии *Zonotrichia capensis* не увенчались успехом (Handford, Nottebohm, 1976). Однако позднее между диалектными популяциями были обнаружены морфологические различия по 19 из 20 рассмотренных признаков между диалектными популяциями и 58% генетических отличий (Lougheed, Handford, 1992). Эти результаты согласуются с данными, полученными для белоголовой зонотрихии, у которой песенные диалекты объясняли 58% генетических отличий между диалектными популяциями (Zink, Barrowclough, 1984).

Генетическая дифференциация диалектных популяций была выявлена у оседлого подвида белоголовой зонотрихии *Z. l. nutalli* (Baker, 1974, 1975, 1982). Однако для мигрирующего подвида этого вида *Z. l. oriantha* в результате анализа изменчивости частот микросателлитных аллелей в восьми диалектных популяциях была выявлена лишь слабая корреляция между генетической и вокальной географической изменчивостью. Авторы делают вывод, что хотя песенные диалекты могут несколько ограничивать поток генов между популяциями, но они не являются изолирующим барьером в прямом смысле этого слова (MacDougall-Shackelton, MacDougall-Shackelton, 2001).

Гипотеза социальной адаптации

Гипотеза социальной адаптации объясняет наличие географической изменчивости песни тем, что самцы, исполняющие песни, одинаковые или сходные с песнями конспецифичных особей в некоторой локальной местности, имеют больше преимуществ по сравнению с самцами, исполняющими песни чужого диалекта (Podos, Warren, 2007). Так, показано, что территориальные самцы реагируют более агрессивно на проигрывание песен чужих диалектов, чем своих собственных (Baker et al., 1981; Searcy et al., 1997). Самец, который попытается занять территорию в чужой

диалектной популяции, исполняя собственный диалект, будет испытывать сильную агрессивную реакцию со стороны резидентных птиц. И наоборот, исполнение самцом песен определенного локального диалекта является честным сигналом его резидентного статуса (Rothstein, Fleischer, 1987).

Частным случаем гипотезы социальной адаптации является гипотеза «обманывающего подражания» (Rohwer, 1982; Payne, 1981, 1982), в основе которой лежит представление о том, что территориальные самцы реагируют более агрессивно на «чужаков», исполняющих незнакомые варианты песен, чем на «знакомых» соседей. Это позволяет избежать лишних затрат времени и энергии в ходе ненужных конфликтов со знакомыми птицами на устоявшихся территориальных границах (Baker et al., 1981; Bjorklund, 1989; Martens, Kessler, 2000; Molles, Vehrencamp, 2001; Wilson, Vehrencamp, 2001).

Преимущества, которые приобретает самец в результате подражания пению своих территориальных соседей, является необходимой предпосылкой гипотезы социальной адаптации. Было показано, что молодые самцы индиговой овсянки *Passerina cyanea*, исполнявшие песни одного типа с песнями соседних взрослых особей, быстрее занимали территорию и приступали к размножению, чем молодые птицы, которые исполняли уникальные типы песен (Payne, 1982). Для певчего воробья установлено, что вероятность утраты территории меньше у тех самцов, чьи песенные репертуары хотя бы частично перекрываются с репертуарами соседей (Beecher et al., 2000). Для этого же вида обнаружена положительная корреляция между выживаемостью самцов и степенью перекрывания их индивидуальных типов песен с песнями соседей (Wilson et al., 2000).

Гипотеза социальной адаптации основана на вокальном научении «открытого типа», при котором особь сохраняет способность к вокальному научению как минимум до начала своего первого сезона размножения. Самцы при этом способны копировать вокализации территориальных соседей на местах размножения. Подобный механизм описан, для буроголового коровьего трупиала (Rothstein, Fleischer, 1987) и красноглазого коровьего трупиала *Molothrus aeneus* (Warren, 2002).

Другой возможностью, позволяющей молодым особям «подстраивать» свое пение под вокализации территориальных

соседей, является заучивание большого количества разнообразных вариантов песен, которое происходит во время непродолжительного чувствительного периода (вокальное научение «закрытого типа»). Впоследствии из всего выученного набора вокальных форм во взрослом репертуаре особи остаются лишь те, которые более всего похожи на вокализации соседних взрослых самцов (например, полевая овсянка (Nelson, 1992) и певчий воробей (Nordby et al., 2007)). В обоих случаях предпочтительным механизмом формирования песни в онтогенезе должна быть точная имитация пения взрослых особей, а не импровизация новых вокальных форм (Kroodsma, 1996).

Таким образом, гипотеза социальной адаптации подразумевает формирование песенных диалектов на небольших по площади и по числу «вовлеченных» в диалектную группировку самцов (Payne, 1981). Для некоторых видов птиц показано хорошее вокальное распознавание «соседей» и «чужаков» даже в том случае, когда «чужие» вокализации сходны с песнями «соседей» (например, акациевый кустарниковый крапивник *Thryothorus pleurostictus* (Molles, Vehrencamp, 2001) и певчий воробей (Stoddard et al., 1991; Wilson, Vehrencamp, 2001)), лишая вокальную мимирию адаптивного смысла.

Гипотеза акустической адаптации

Согласно гипотезе акустической адаптации, географическая изменчивость песни птиц формируется в результате адаптации акустических характеристик песни к локальным условиям среды, что уменьшает степень искажения и затухания сигнала при распространении звука в среде и увеличивает надежность канала связи (Morton, 1975; Wiley, Richards, 1982). Для того, чтобы звуковой сигнал достиг получателя и при этом сохранил свое функциональное значение, необходим надежный акустический канал связи, свойства которого определяются средой, в которой распространяется звук. Акустические свойства среды отличаются, например, в лесных и открытых луговых или степных биотопах (Wiley, Richards, 1982), особые условия распространения звуковых сигналов характеризуют также различные высотные пояса горных ландшафтов (Бёме, Банин, 1994).

Для тестирования гипотезы акустической адаптации сопоставляют вокализации особей одного вида, обитающих в двух категориях биотопов – открытых (например, луг) и закрытых (лес), наиболее отличающихся по условиям распространения звуковых сигналов. Независимо от типа биотопа быстрее всего затухают высокие частоты, однако в открытых ландшафтах затухание сигнала происходит в целом медленнее, чем в лесу, особенно при условии низкой атмосферной турбулентности (Wiley, Richards, 1982). Вероятно, этим можно объяснить тот факт, что у большинства певчих птиц суточный пик вокальной активности приходится на самые безветренные ранние утренние часы (рассветные «хоры») (Brown, Handford, 2003). По сравнению с лесом в открытых биотопах звуковые сигналы меньше подвержены влиянию реверберации – множественного отражения звука от различных поверхностей. Накладываясь на исходный сигнал, отраженный звук вызывает искажение его структуры, что в первую очередь приводит к деградации сигналов с быстрой амплитудной и частотной модуляцией, например, различных трелей (Wiley, Richards, 1982).

Особенности затухания и искажения звука в открытых и закрытых биотопах протестированы в экспериментах по изучению распространения модельных сигналов различной структуры в естественной (Brown, Handford, 2000) и искусственно смоделированной среде (Brown, Handford, 1996). Исходя из этого, можно ожидать, что песни птиц, обитающих в закрытых биотопах, по сравнению с песнями птиц открытых ландшафтов, будут иметь:

- 1) более низкие основные частоты;
- 2) более узкий частотный диапазон за счет смещения его верхней границы в низкочастотную область;
- 3) менее выраженные повторяющиеся элементы с быстрой частотной и амплитудной модуляциями (трелями) (Blumstein, Turner, 2005).

Эти теоретические предположения получили подтверждение в работе Мортонна (Morton, 1975), который сравнил акустические сигналы 177 видов неотропических птиц, подразделив их места обитания на три категории: лес, опушка и луг. Проведенные им эксперименты показали, что лес отличается от опушки и луга наличием узкого частотного «окна» (1,5–2,5 кГц), в котором затухание акустического сигнала при распространении минимально.

Для лесных видов птиц среднее значение основной частоты сигналов – 2,2 кГц, тогда как для луговых птиц это значение было существенно выше – 4,4 кГц. Этим же автором было показано, что в песнях лесных видов преобладают структурные элементы с медленной частотной модуляцией, а в сигналах луговых птиц – с быстрой. Сигналы птиц, обитающих в опушечной зоне, по средним значениям основных частот и по характеру частотной модуляции заняли промежуточное положение между вокализациями лесных и луговых видов.

Результаты аналогичного сравнительного исследования вокализации 122 видов австралийских птиц в целом согласуются с гипотезой акустической адаптации, однако для многих пар близкородственных видов, обитающих в различных биотопах (открытых и закрытых), не было выявлено частотных различий в их акустических сигналах (Blumstein, Turner, 2005).

Во всех рассмотренных ранее работах сопоставлены вокализации различных видов птиц, однако чтобы показать значение акустической адаптации в эволюции географической изменчивости песни, необходимы исследования, основанные на сравнении характеристик песен особей одного вида, обитающих в различных биотопах. Такие работы были проведены на большой синице (Hunter, Krebs, 1979), белошейной зонотрихии (Wasserman, 1979), певчем воробье (Shy, Morton, 1986; Patten et al., 2004), капской зонотрихии *Zonotrichia capensis* (Handford, Loughedd, 1991; Tubaro et al., 1993).

Но для других видов роль акустической адаптации сигналов в формировании географической изменчивости песни не подтверждается. Так, пространственная изменчивость акустических характеристик песни зяблика не связана с определенной биотопической приуроченностью (Williams, Slater, 1993). У лазоревки *Parus caeruleus* географическая изменчивость песни проявляется в различном количественном соотношении типов песен, содержащих трель (Doutrelant et al., 1999; Doutrelant, Lambrechts, 2001). Эта изменчивость обусловлена различиями биотопов (в репертуарах птиц, обитающих в открытых биотопах, доля трелевых песен больше). Но возможно, что преобладание в репертуарах лазоревки трелевых песен зависит от межвидовой конкуренции с большой синицей, реагирующей на такие песни менее агрессивно (Doutrelant, Lambrechts, 2001).

Гипотеза культурной эволюции

Песенные диалекты птиц являются одним из наиболее ярких примеров культурной эволюции в животном мире. Мандингер (Mundinger, 1980) определяет эти диалекты как «заучиваемый поведенческий комплекс, демонстрируемый особями в локальной популяции, передающийся из поколения в поколение посредством социального научения и сохраняющийся в поведенческом репертуаре особи и после устранения обучающей ситуации». В отличие от индивидуального научения, в основе которого лежит личный опыт, при социальном научении особь приобретает то или иное поведение в результате взаимодействия с другими животными (Heyes, 1994). При этом передача информации может быть вертикальной (от родителей потомкам), горизонтальной (между представителями одного поколения) и диагональной (между представителями различных поколений, которые не являются родителями и потомками) (Cavalli-Sforza, Feldman, 1981).

Дискретными единицами передачи информации в процессе социального научения являются «мемы» (по аналогии с генами – носителями генетической информации) (Dawkins, 1976). В случае песни птиц в качестве мемов могут выступать различные дискретные составляющие песни, соответствующие разным уровням ее структурной организации. Это могут быть отдельные элементы (Mundinger, 1980), фразы (стереотипные сочетания элементов), фиксированные последовательности фраз (Lynch et al., 1989), а также целые структурные типы песен (Payne et al., 1988).

Согласно культурно-эволюционному подходу песенные диалекты птиц формируются в результате культурной эволюции, которую можно сравнить с биологической эволюцией. При этом «субстратом» этой эволюции являются мемы, а движущей силой – «культурный отбор» и «дрейф» мемов (Mundinger, 1980; Lynch, Baker, 1993; Lynch, 1996). При этом источником вокального разнообразия являются так называемые «мутации» мемов – ошибки, возникающие при копировании в процессе вокального научения, а также «инновации» – новые вокальные формы, возникающие в результате импровизаций. В процессе культурной передачи песни посредством вокального научения меметические мутации и инновации могут закрепляться в локальных

популяциях птиц, что приводит к формированию географической изменчивости песни (Lemon, 1975; Slater, 1986, 1989; Lynch, 1996; Payne, 1996).

Таким образом, из предковой диалектной популяции может развиваться целая система родственных диалектов. Это было показано на примере мексиканской чечевицы *Carpodacus mexicanus* (Mundinger, 1975, 1980, 1982), а также для островных популяций зяблика (Lynch et al., 1989; Lynch, Baker, 1993). Диалектные особенности исходной предковой популяции в данном случае определяются диалектами птиц, впервые колонизовавших данную местность («эффект основателя» (founder effect), (Jenkins, 1978; Mundinger, 1980)). Длительное изучение позволило проследить постепенные эволюционные изменения песен у целого ряда островных видов птиц дарвиновых вьюрков (Jenkins, 1978; Grant, Grant, 1996), зяблика (Ince et al., 1980) и индиговой овсянки (Slater, 1989; Payne et al., 1981, 1988; Payne, 1996).

Согласно нейтральной модели культурного отбора вероятность копирования того или иного мема молодой птицей зависит от частоты встречаемости этого мема в популяциях (Lynch, Baker, 1993). Если самый встречаемый тип песни копируется чаще, чем можно было бы ожидать исходя из нейтральной модели, это может привести к уменьшению общего разнообразия вокальных форм (Beecher et al., 1994). И с другой стороны, увеличение вокального разнообразия может быть достигнуто предпочтительным копированием наиболее редких типов песен (Boyd, Richerson, 1985). Формирование предпочтений к копированию тех или иных вокальных форм может происходить под влиянием социальных взаимодействий с территориальными самцами (Beecher et al., 1994) или являться результатом действия полового отбора (выбора, осуществляемого самками) (Nowicki et al., 2001).

Культурная эволюция определяет «выживаемость» мемов, а не их носителей, а следовательно, может не иметь адаптивного значения. С другой стороны, приобретение особью какого-либо поведения в результате социального научения может повлиять на ее биологическую приспособленность (Lynch, 1996). Вопрос адаптивности поведенческих культурных традиций до сих пор остается предметом острых дискуссий (Galef, 1995).

Вокальное научение «закрытого типа», приуроченное к непродолжительному чувствительному периоду (Nelson et al., 1995), отчасти ограничивает возможности модификации вокальных сигналов, однако заучивание избыточного набора разнообразных вокальных форм позволяет особи в дальнейшем приспособлять свой песенный репертуар к определенным социальным условиям (Nelson, 2000). Но у многих видов способность к вокальному научению сохраняется в течение первого сезона размножения (Lachlan, Slater, 2003; Payne, Payne, 1997) или даже в течение всей жизни (McGregor, Krebs, 1989, Espmark, Lampe, 1993, Gil et al., 2001), следовательно, такие птицы могут модифицировать свой песенный репертуар в соответствии с индивидуальным опытом.

Гипотеза «эпифеномена»

Некоторые исследователи считают, что гипотеза «эпифеномена» в отличие от адаптивных гипотез универсальна и применима ко всем описанным формам песенных диалектов (Podos, Warren, 2007). Согласно этой гипотезе песенные диалекты птиц не имеют адаптивного значения, а являются побочным эффектом эволюции других биологических признаков (Andrew, 1962; Slater, 1989; Podos, Warren, 2007). В качестве основных биологических механизмов, эволюция которых могла бы привести к параллельному формированию географической изменчивости песни, рассматривают вокальное научение и ограниченную дисперсию особей (Slater, 1986).

Компьютерное моделирование показало, что при определенных параметрах постнатальной дисперсии и при условии точного копирования песни в процессе вокального научения возможно самопроизвольное формирование дискретных песенных диалектов, особенно у видов с небольшим размером индивидуальных репертуаров (Goodfellow, Slater, 1986; Lachlan et al., 2004).

Географическая изменчивость акустических сигналов может также формироваться вследствие дивергенции морфо-функциональных особенностей сирикса и вокального тракта, а также тесно связанных с ними систем организма (Podos, Warren, 2007). Например, дарвиновы вьюрки, обитающие на Галапагосских

островах, демонстрируют широкий спектр морфологической изменчивости клюва (Grant, Grant, 2006). Показано, что форма клюва у дарвиновых вьюрков определяет физические характеристики их акустических сигналов (ширину частотного диапазона и темп исполнения трелей (Podos, 2001; Huber, Podos, 2006)).

ГЛАВА VI. КОММУНИКАТИВНЫЕ СВЯЗИ В ПОСЕЛЕНИЯХ ПТИЦ

Обитатели смешанных группировок воробьиных птиц неизбежно вступают друг с другом в различного рода взаимодействия. Причем у таких высокоорганизованных животных, как птицы, обладающие сложными формами поведения, именно оно является наиболее универсальным механизмом регуляции структуры поселений, обеспечивающим как сиюминутное существование особи, так и пространственно-территориальную структуру популяций (Шилов, 1977; Панов, 1978, 1983). Для существования в сложной среде необходимо получать, а также передавать информацию, что неизбежно приводит к коммуникативным взаимодействиям между животными.

Понятие коммуникации в первую очередь связано с человеческим общением, речью. От человеческого общения, основанного на знаках (символах), отгалкивается и теория информации (Вентцель, 1969; Мельников, 1978). В статье «Акустическая коммуникация, речь и передача смысловой информации» В. И. Галунов (1980) определяет коммуникацию как «воздействие одного организма на другой, которое имеет целью установление с последним контакта, либо изменение его поведения или его представления о внешнем мире (т. е. потенциально также его поведения), либо поддержание неизменным его поведения даже при возможном изменении Среды».

До настоящего времени вопрос о том, что понимать под коммуникацией животных, остается дискуссионным. О. Меннинг пишет, что если определять коммуникацию как передачу информации, то под такое определение подходят и отношения между хищником и жертвой, а также любые межвидовые отношения (Меннинг, 1982). По его мнению, коммуникацию нужно определять как передачу информации между конспецифическими особями. Но между разными видами также могут возникать довольно сложные поведенческие отношения, такие как доминирование-подчинение (Иваницкий, 1980, 1982; Гольцман и др., 1983; Иваницкий, 1986), межвидовая территориальность (Catchpole, Laisler, 1986). Причем подобные отношения могут возникать не только между особями близких видов, но также между представителями разных родов. Так, Т. М. Рид (Reed, 1982) обнаружил взаимную территориальность между большими

синицами и зябликами на островах Шотландии. Самцы обоих видов отвечали агрессивно на воспроизведение на их территориях песен другого вида.

Д. Дьюсбери (1981) описывает коммуникацию животных в терминах теории информации, отмечая, что о факте передачи информации мы можем судить по совершению действий другим животным – реципиентом.

С другой стороны, любое поведение животного, как-то: перемещение по территории, мечение своей территории, пение и пр., может передавать информацию для других особей. Н.П. Наумов писал: «Среда, храня в себе суммированные и, как правило, интегрированные следы жизнедеятельности организмов, аккумулирует, перерабатывает и хранит информацию, т.е. служит «аппаратом памяти» этих систем, одновременно выполняя и роль канала ненаправленной передачи информации» (1973). В поселении птиц значительная роль в организации и поддержании биологических сигнальных полей принадлежит пению (Наумов, 1973, 1976). Если область химической коммуникации млекопитающих с тех пор активно развивалась, то в области коммуникации птиц этой теме было посвящено значительно меньшее число работ. Среди них работы Г.Н. Симкина (1972, 1982), в которых автор отмечал случаи возникновения согласованного пения между самцами разных видов птиц, но чаще между видами, обладающими сходной по структуре песней, а также в последнее время работы В.В. Иваницкого (1996, 1999).

До недавнего времени сходная картина наблюдалась и в зарубежной литературе. На фоне огромного количества работ, посвященных изучению песен отдельных видов, лишь незначительное число было посвящено акустическим связям в поселении.

В 90-е годы в зарубежной литературе П.К. Макгрегором и Т. Дабелстином (McGregor, Dabelsteen, 1996) была предложена концепция коммуникативных сетей (Communication networks), которая практически повторяет идею Н.П. Наумова. В соответствии с ней передача информации связана с непрерывным потоком поведения животного; применительно к птицам это пение. Передача звукового сигнала на большие расстояния сопряжена с возможностью получения информации сразу многими животными. В рамках этой концепции в настоящее время начали работать многие зарубежные ученые, и уже получены интересные

результаты по изучению вокализации как птиц, так и амфибий (Burt et al., 2001; Grafe, 2001; Peake et al., 2001).

В соответствии с ней передача информации связана с непрерывным потоком поведения животного и не обязательно подразумевает непосредственное взаимодействие (когда в ответ на сигнал особи донора наблюдается ответ реципиента) с партнером. Будет или не будет воспринята, оставляемая информация, зависит от состояния партнера и его «заинтересованности» в получении информации. Кроме того, птицы могут не сразу отреагировать на полученную информацию, т.е. необходимого в терминах теории информации ответа на стимул мы можем не получить. Как пишет В. Смит (Smith, 1996), интерпретация информации связана с контекстом ситуации и предшествующими взаимодействиями реципиента и не заложена в самой информации. Таким образом, и сигнал, и ответ на него всегда условны и вероятностны.

Два самца певчих птиц, занимающих соседние территории, могут слышать пение друг друга на протяжении всего светлого времени суток, в то время как непосредственные взаимодействия (контакты) между ними занимают довольно короткий промежуток времени. Поэтому даже на таком, казалось бы, простом примере сложно различить коммуникацию и ненаправленное поведение животных (Иваницкий, 1989).

Бремон (1966) продемонстрировал, что у самцов зарянки наиболее агрессивную реакцию на воспроизведение вызывают песни, содержащие комбинации большого числа разнообразных мотивов, причем чем больше мотивов, тем сильнее реакция.

У многих видов птиц выявлено предпочтение к ответу на песню своего вида тем же типом песни «matching» (Bremond, 1966; Todt, 1981; Richard, 1981; Falls, Krebs, McGregor, 1982; Paine, 1982; Lambrechts, 1988; Weary et al., 1988). Традиционно такое копирование считается актом коммуникативного взаимодействия. С другой стороны, есть виды, у которых частота копирования песен соседей не отличается от случайной (Horn, Falls, 1988), а также виды, которым такое копирование несвойственно вообще (Catchpole, 1986; Nyuatt, Grecorcyk, 1990; Beecher, 1996).

Некоторым видам свойственно «противопение» (contersinging), когда самцы в ответ на песню соседа изменяют спетый ими тип песни (Hultsch, Todt, 1982; Horn, Falls, 1988; Horn, Falls, 1988). Такие явления, как правило, рассматривают как направленное

акустическое взаимодействие с партнером. Копирование (matching), начиная с работ Ж.-К. Бремона (1966), истолковывают как указание копирующей птицы, с кем она в данный момент намерена вступить в конфликт. Однако за последнее время утверждается точка зрения, что этот феномен более сложен, чем простое адресование направленности конфликта (Dabelsteen, McGregor, 1996).

В исследованиях недавнего времени, проведенных с применением интерактивного способа проигрывания, было показано, как способ копирования песен соседа может привести к усилению конфликта с ним и драке и, наоборот, снижению напряженности в отношениях. На певчем воробье (Nielsen and Vehrencamp, 1995; Beecher et al., 2000; Burt et al., 2001; Vehrencamp, 2001) и акациевом кустарниковом крапивнике показано, что копирование только что спетого типа песен действительно является агрессивным сигналом и предполагает дальнейшее сближение с соперником. Пение другого, но имеющегося в репертуаре обоих самцов типа песни (копирование репертуара) также воспринимается соперником как угроза, но ее степень в данном случае ниже (Рис.13). Причем в каждый момент акустического взаимодействия участники могут выйти из конфликта, спев индивидуальный тип песни (Burt, Beecher, 2008).

У акациевого кустарникового крапивника такой тип взаимодействия еще и усложняется частотой и скоростью смены типов песен. В момент сближения самцов один из них может несколько раз петь один и тот же тип песни, в то время как оппонент может либо сменить тип песни и петь его некоторое время, либо усилить конфликт, исполняя многократно тот же, что и соперник, тип песни (Molles and Vehrencamp, 2001; Molles, 2006).

Для некоторых видов во время акустических взаимодействий показано изменение структурных характеристик песни. Для пеночки-веснички, пеночки-трещотки, зяблика и серого сорокопутового дрозда *Colluricincla harmonica* показано, что увеличение числа сходных элементов в начальных фразах песен связаны с взаимодействиями с соседями своего, а иногда и другого вида (Жорбут, Горещкая, 1998; Горещкая, 2013). Сходная тенденция к связи изменчивости числа элементов во фразах и агрессивными взаимодействиями птиц была отмечена и для садовой овсянки *Emberiza hortulana* (Osiejuk, 2001). Выявлены различия в реакции

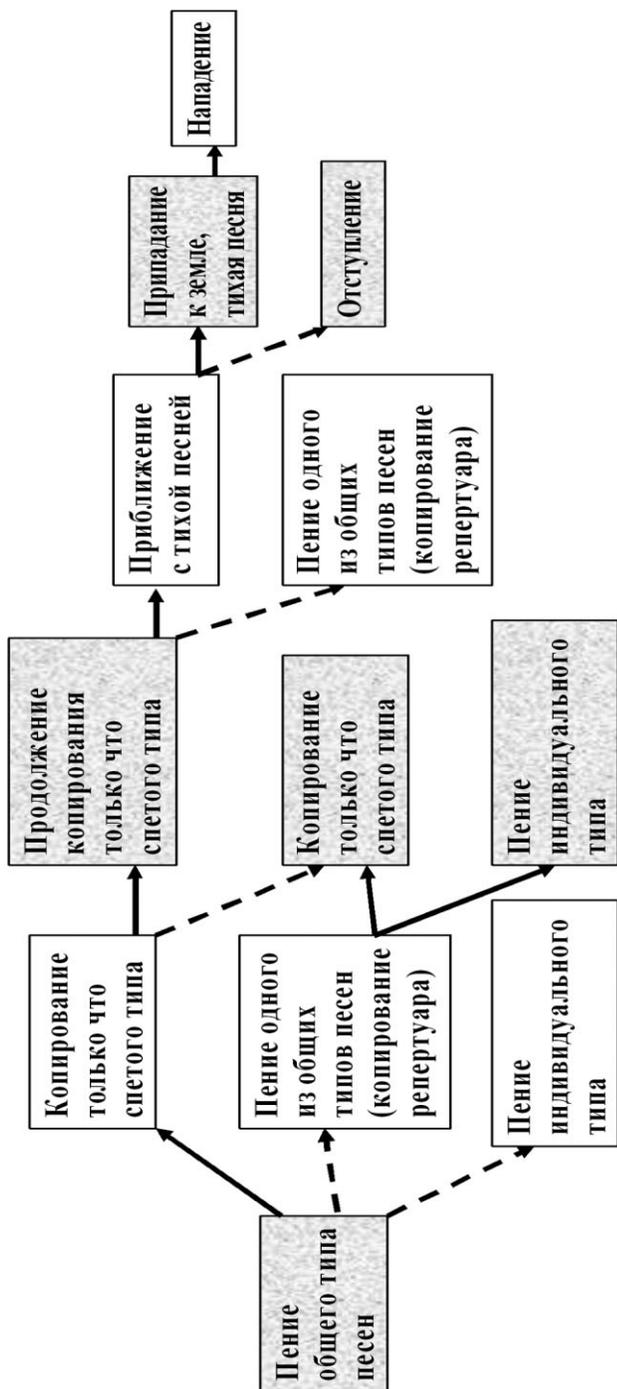


Рис. 13. Правила возникновения конфликта у самцов-соседей певчего воробья, исполняющих общие типы песен. Поведение птицы, начинающей взаимодействие, помечено серым фоном (серый квадрат), поведение отвечающей птицы – в прозрачном квадрате (по Searcy, Beecher, 2009)

самцов пеночки-трещотки на воспроизведение песен этого вида, содержащих стандартную, удлиненную, ускоренную и укороченную вторую фразы. Удлиненная и ускоренная фразы воспринимаются птицами как агрессивный сигнал, а укороченная – как сигнал, уменьшающий напряженность конфликта (Горецкая, Валлет, 2001; Горецкая, 2013) Для зеленой пеночки, пеночки-веснички, зяблика и серого сорокопутового дрозда показано увеличение изменчивости в комбинировании фраз в песнях и увеличение длительности песен во время песенного взаимодействия с соседями своего вида (Leita et al., 2006; Горецкая, 2013).

Для акациевого кустарникового крапивника также показано, что исполнение быстрых широкополосных трелей является агрессивным сигналом. Воспроизведение таких вариантов фраз, даже в центре территории крапивника, заставляет владельца держаться на порядочном расстоянии от громкоговорителя (de Kort et al., 2009).

У видов с небольшим репертуаром типов песен коммуникативной значимостью может обладать частота смены имеющихся типов. Ранее имело место несколько гипотез, объясняющих, почему особь, пропев некоторое время один тип песни, переходит к исполнению другого. Это и обман слушателей о количестве поющих на данной территории птиц (Krebs, 1977), и уменьшение степени привыкания к сигналу (Falls, Dagingcourt, 1982), и уменьшение усталости мускулов при пении (Lambrechts, Dhondt, 1988). Все эти гипотезы оказались несостоятельными (Yasukawa, 1981; Dawson, Jenkins, 1983; Yasukawa, Searcy, 1985; Haftorn, 1995; Brumm et al., 2009), в то время как было показано, что способы и скорость смены типов песен является агонистическим сигналом при акустическом взаимодействии. Частота смены типов песен может изменяться от степени напряженности конфликта (Kramer et al., 1985; Horn, Falls, 1991; Molles, Vehrencamp, 1999). Однако также было показано, что характер смены типов песен зависит от вида птицы; так, и высокая и низкая частота смены типов песен может быть агрессивным сигналом. Виды, для которых в обычной ситуации характерно многократное повторение одного и того же типа песни, увеличивают частоту их смены в качестве агрессивного сигнала. Виды, для которых характерно после каждого спетого типа песни менять его на другой, наоборот, в ходе агрессивного взаимодействия

несколько раз исполняют один и тот же тип песни (Vehrencamp, 2000; Collins, 2004).

Помимо изменения структуры песен птицы могут реагировать на пение соседа, изменяя активность и ритмы пения. В некоторых работах было показано, что исполнение песни вслед за песней противника или исполнение песни одновременно с противником связано с агрессивной реакцией на него (Smith, 1979; Todt, Hultsch, 1996). Так, самцы дрозда-белобровика *Turdus iliacus* чаще вступают в драки с той особью, с которой происходила песенная дуэль. У соловьев выявлены особи, поющие наиболее часто в промежутках между песнями партнеров, особи, поющие одновременно с партнерами, и особи, песенная активность которых не связана с действиями партнеров (Hultsch, Todt, 1982). Некоторые самцы при пении с одним партнером придерживаются одной стратегии пения, а при пении с другим партнером – другой. У части видов обнаружено намеренное избегание одновременного пения с особями своего и другого вида (Cody, Brown, 1969; Ficken et al., 1974; Wasserman, 1977; Popp et al., 1985; Horn, Falls., 1988). В последних исследованиях было показано, что одновременное пение с соседом не всегда является агрессивным сигналом, и в некоторых случаях, особенно при пении на близком расстоянии, может быть, наоборот, сигналом, понижающим напряженность конфликта. Тем не менее большинство авторов соглашается, что этот феномен требует дальнейшего исследования (Searcy, Beecher, 2009, 2011; Naguib, Mennill, 2010).

Для некоторых видов показано, что плотность поселения и разнообразие видового состава может оказывать влияние на длительность песен. Так, в плотном многовидовом поселении длительность песен соловья значительно меньше, чем в разреженном (Sorjornew, 1986).

Для пеночки-веснички было показано увеличение количества элементов в начальных фразах в связи с повышением плотности поселения этого вида (Goretskaia, 2004). Согласно с гипотезой Вингфильда (Wingfield et al., 1990) при увеличении плотности поселений увеличивается количество агрессивных взаимодействий между птицами, что в свою очередь приводит к повышению уровня тестостерона в крови. Для певчего воробья (Wingfield, Hahn, 1994) и для мухоловки-пеструшки (Silverin, 1998) было показано увеличение уровня тестостерона в крови самцов из

плотных поселений. Можно предположить, что и в случае пещерки-веснички увеличение количества элементов в начальных фразах в плотном поселении этого вида связано с повышенным уровнем тестостерона в крови птиц.

Как следует из наших данных, в ходе вокализации активность и ритмика пения птиц в поселении постоянно изменяется, и лишь иногда между самцами могут возникать акустические контакты, случаи синхронного или асинхронного пения 2–4 птиц как одного, так и разных видов. Частота таких контактов не зависит ни от времени суток, ни от фазы репродуктивного цикла (Горецкая, 1998).

При сравнении пения реальных особей с симуляцией пения, осуществленной с помощью компьютера, было показано, что между двумя самцами одного или разных видов в 25% случаев имеет место направленное взаимодействие (песенная дуэль), когда обе птицы поют одновременно или непосредственно друг за другом, а в 31% случаев – направленное избегание одновременного пения. Причем песенная дуэль чаще происходит между особями одного вида (38%), поющими активно, в то время как избегание одновременного пения чаще встречается между активно поющими особями разных видов (80%) (Горецкая, Зайцева, 2005).

Направленные изменения структуры песен, как на уровне строения фраз, так и на уровне строения песни в целом, могут возникать именно во время таких взаимодействий (Горецкая, 1998; Goretskaia, 2004).

Г. Н. Симкин (1972) отмечал случаи возникновения согласованного пения между самцами разных видов птиц, но чаще между видами, обладающими сходной по структуре песней. Причем инициаторами такого пения являются виды-имитаторы. Наши данные показывают, что инициатором синхронного пения может быть особь любого вида, обладающая высоким уровнем активности пения. Причем особь, в один момент времени молчащая, в другое время может стать инициатором песенной дуэли. Таким образом, в акустические контакты могут вступать особи разных видов птиц.

Акустические контакты можно рассматривать исходя из представлений М. Е. Гольцмана (1977, 1983, 1984) о стимуляции подобного подобным. В этом случае активность одной особи может

вызвать сходный тип активности у другой. Причем указанное поведение будет одним из аспектов общего коммуникативного процесса, включающего как стимуляцию, так и подавление активности другой особи. Другими словами, повышение активности пения одной птицы может стимулировать или подавлять активность пения другой.

Акустические контакты, сопровождающиеся направленными изменениями тонкой структуры песни, возникая между ограниченным числом особей (2–4), могут приводить к персонализации отношений птиц в многовидовой группировке. Последнее объясняет выявленную многими авторами способность птиц узнавать по песне соседей по поселению. Отличать песню соседа от песни чужака могут синицы, овсянки (Falls, 1982), завирушки (Wiley et al., 1988), прекрасный расписной малюр *Malurus cyaneus* (Coney, Cockburn, 1995), пеночка-весничка (наши данные), западный луговой трупиал *Sturnella neglecta* (McGregor, Falls, 1984) и многие другие (Stoddard, 1996). Самцы некоторых видов могут отличать по песне не только соседей и особей из удаленного поселения, но и одного соседа от другого (Stoddard, 1996). В свою очередь, самцы капюшонной вилсонии *Wilsonia citrina* способны узнавать по песне не только соседей текущего года, но и соседей по предыдущему году (Godar, 1991).

Рекомендуемая литература

- Ильичев В. Д. 1972. Биоакустика птиц. М.: МГУ. 468 с.
- Промптов А. Н. 2010. Очерки по проблеме развития биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.: Изд-во Либроком. 320 с.
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L. 2011. Principles of Animal Communication (2nd edition). Sunderland MA: Sinauer Associates. Companion. 697 pp.
- Website: <http://sites.sinauer.com/animalcommunication2e/>.
- Catchpole, C. K., Slater, P. J. B. 2008. Bird Song: Biological Themes and Variations. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 335 pp.
- Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds. 1996. Eds Kroodsma D. E., Miller E. H. Ithaca; London: Cornell Univ. Press. 587 pp.
- Hormones, Brain and Behavior. 2002, Eds. Pfaff, D.W. et al., Academic Press, San Diego. 927 pp.
- Nature's music. The Science of Birdsong. 2004, Eds. P. Marler, H. Slabbekoorn.: Elsevier (USA). 513 pp.
- Thorpe W.H., 1961. Bird-song: the biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge: Cambr. Univ. Press. 143 pp.

Дополнительная литература

- Бёме И. Р. 1986. Типы развития акустических сигналов воробьиных птиц в онтогенезе. Докл. АН. Т. 291. №3. С. 749–751
- Беме И. Р. 2006. Формирование вокализации воробьиных птиц (Passeriformes) в онтогенезе. Современное состояние проблемы. – Ж. Общ. Биол. т. 67. №4. С. 268–279
- Горецкая М. Я., Корбут В. В. 1998. Структурно-функциональные особенности песни пеночки-веснички. Орнитол. Вып. 28. С. 46–51.
- Горецкая М. Я. 2013. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию. Зоол. журн. Т. 92. №6. С. 1–13
- Иваницкий В. В., Марова И. М., Бочкарева Е. Н., 2009. Структура

- рекламной вокализации садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Sylviidae): существует ли очередность в исполнении разных песен у вида с богатым репертуаром Зоол. журн. Т. 88. № 3. С. 326–338.
- Корбут В.В., Горецкая М.Я. 1998. Акустическая активность и ритмическая организация пения у некоторых видов воробьиных птиц (Passeriformes, Fringillidae, Sylviidae). Докл. АН. Т. 359. № 4. С. 569–571.
- Симкин Г.Н. 1983. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц. Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 1. С. 15–28.
- Garamszegi, L.Z. 2005. Parasites and bird song. Behavioral Ecology and Sociobiology 59. 167–180.
- Nottebohm, F., Nottebohm, M. E., Crane, L. A., Wingfield, J. C. 1987. Seasonal changes in gonadal hormone levels of adult male canaries and their relation to song. Behav. Neural Biol. 47. 197–211.
-

Научное издание

И.Р. Бёме, М.Я. Горецкая

ПЕСНИ ПТИЦ

Москва: КМК, 2013. 78 с.

Отпечатано в ООО «Галлея-Принт»

Москва, ул. 5-я Кабельная, 2б

Подписано в печать 16.05.2013.

Формат 60х90/16. Объем 5 усл.печ.л. Бум. офсетная.

Тираж 300 экз.