

Е.Н. ПАНОВ, А.С. ОПАЕВ

Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных)

Впервые предложена детализированная схема организации песен у птиц отряда Воробьинообразных. При построении классификации иерархического характера учитывали как структурные особенности посылок именуемых «единичными песнями», так и характер их следования в процессе сеанса вокализации (временная организация цикла). Аргументирована точка зрения, согласно которой проведение резкой границы между категориями «позывка» и «песня» не только совершенно искусственно, но, что важнее, препятствует более глубокому проникновению в сущность становления видовых акустических систем в онтогенезе и их функционирования в качестве сигнальных структур на дефинитивной стадии. Показано, что категории «позывок» и «песен» широко перекрываются как в структурном, так и в функциональном аспектах. Будучи, таким образом, аналитически неразделимыми, они складываются в системное образование, все элементы которого претерпевают согласованные преобразования в процессе дивергентной эволюции. Проиллюстрирована высокая консервативность структуры и временной организации таких систем акустического поведения, взятых в их целостности, в эволюции исследованных таксонов родового ранга. Это обстоятельство позволяет внести коррективы в таксономические схемы, уточняя границы филумов в родах с не вполне ясной генеалогической структурой.

E.N Panov, A.S. Opaev. Acoustic behaviour in birds: structure, function, evolution (particular families are taken as an example). For the first time a detailed classification offered dealing with vocal constructions that traditionally are placed in the category of songs. The classification is constructed in accordance with hierarchical principle. In this classification both structural features of the items known as an «individual songs» and order their utterance during the singing bout (its temporal organization) were taken into account. It was concluded that a sharp delimitation in respect of categories «calls» and «songs» is not only quite conventional, but, what is more important, hampers a more deep understanding of the species-specific vocal systems' development in ontogenesis and their functioning at a definite stage. We suggest that categories «calls» and «songs» are overlap widely both in structural and functional aspects. Since these categories appear to be inseparable by means of analytical procedures, they form a systemic entity, all components of which undergo coordinated transformations in process of the divergent evolution. It is shown a high conservatism of structure and temporal organization of such integral systems of acoustic behavior in evolution. This permits us to put forward corrections into existing taxonomic schemes, to define more accurately limits of the phyletic lines in the genera where genealogical structure remains not clearly understood.

Воробьинообразные (Passeriformes) — самый многочисленный отряд птиц, включающий в себя 870 родов и 5700 видов. Отряд этот разделяется на 4 подотрядов. Стоит заметить, что в названии трех из них отражены особенности вокализации их представителей. Это кричащие (тиранны Clamatores, или Tyranni), полупевчие (Menguae) и певчие (Oscines). Последние объединяют в себе больше половины всех видов Воробьинообразных (около 4000). Среди всех прочих птиц, включая Неворобьиных, певчие характеризуются присутствием в их вокальных репертуарах акустических конструкций, именуемых «песнями».

Классификация вокальных сигналов певчих птиц до сего дня находится в стадии младенчества. Внутри видового репертуара принято выделять два класса компонент: 1. структурно простые, генетически запрограммированные сигналы (именуемые «позывками») и 2. сложно структурированные секвенции звуков, определяемые в качестве «песен».

В недавней сводке по вокализации Воробьинообразных, где речь идет главным образом о новейших подходах и методах изучения нейробиологических аспектов их вокализации, один из редакторов сборника Марлер (Marler, 2004) пишет: «У каждого вида песня есть часть обширного репертуара звуковых сигналов. В процессе коммуникации особь использует также разнообразные позывки. Позывки короче и проще, чем песня и выполняют множество функций. В то время как песня специализирована для обслуживания территориальности и репродукции, позывки, помимо этого, обеспечивают такие функции, как сигнализацию о корме, поддержание контактов между особями, синхронизация перемещений в пространстве и разрешение агрессивных и половых конфликтов. Ряд важных функций выполняют тревожные позывки. Репертуар позывок включает в себя от 5 до 10 сигналов, максимально до 20 хорошо различимых. Большинство позывок считаются генетически детерминированными (в отличие от песни, становление которой в онтогенезе особи во многом обязано научению)».

На наш взгляд, существенный порок изложенного в этой цитате традиционного подхода состоит в следующем. Видовой акустический репертуар рассматривается как некая сумма сигнальных структур (песня + позывки), обладающих разными, хотя и взаимодополняющими функциями. Судя по цитированной статье Марлера, на новом этапе изучения вокализации птиц — теперь уже на нейробиологическом уровне — не просматривается перспектива решительного отказа от упрощенчества в подразделении вокальных сигналов на «позывки» и «песни». Указывая, что и на этом новом этапе все внимание исследователей направлено на феномен песни, автор статьи пишет «Позывки — это заброшенная сирота в поведенческой нейробиологии птиц». Звучит это так, что и при новом подходе позывки, если на них, наконец, обратят внимание, будут изучать как некое самостоятельное явление, независимо от песен.

Ниже мы попытаемся показать на конкретных примерах, что изложенная выше «двучленная» схема весьма далека от реального положения дел. Здесь целый ряд пунктов нуждаются в критическом анализе. Первый вопрос состоит в том, насколько оправдано проведение границы, пусть даже условной, между категориями «позывки» и

«песни». Для начала требуется обсуждение этого вопроса в структурном и онтогенетическом аспектах, которые сами оказываются в сложном взаимопереплетении.

В структурном аспекте главным критерием при разделении этих категорий в дефинитивном акустическом репертуаре вида служит, как мы видели, оппозиция «простота/сложность» сигнала. Однако, расплывчатость этих понятий во многих случаях не позволяет судить сколько-нибудь определенно о том, к какой именно категории следует отнести данный сигнал. В онтогенетическом аспекте следует выяснить 1. каким образом врожденные стереотипные «позывки» преобразуются в структурные элементы песни и 2. насколько велик вклад генетически запрограммированных «позывок» как элементов дефинитивной песни у того или иного вида.

В отношении этой части проблемы мы собираемся показать, что в действительности видоспецифическая вокальная сигнализация есть целостная организованная система, а ее становление в онтогенезе особи подчиняется определенным динамическим закономерностям. Рассматривать акустический репертуар вида в качестве механической суммы сигналов — это значит упрощать ситуацию до такой степени, что сама его суть как инструмента внутривидовой коммуникации грозит быть фатально искаженной. Мы видим продуктивный подход в том, чтобы рассматривать систему акустической сигнализации как организованную континуально, и анализировать ее и на больших временах (становления дефинитивной песни в онтогенезе на базе позывок), и на малых (в ходе коммуникативного процесса).

Другая тема касается эволюционного аспекта соотношений между структурно «простыми» сигналами, из которых построены репертуары Неворобьиных, а также подотрядов кричащих и полупевчих Воробьинообразных, с одной стороны, и «сложными» песнями певчих птиц, с другой. Поскольку подотряд Oscines считается среди птиц самым молодым, напрашивается мысль, что и их вокализацию можно рассматривать как эволюционно продвинутую. Но такое заключение будет, вероятно, слишком поспешным, и вот почему. Во-первых, многие виды Неворобьиных располагают достаточно сложно структурированными вокальными сигналами (например, унисональные дуэты у журавлей, «песня» лебедя кликуна — см. Панов, Павлова, 2007: 725-727), которые с этой точки зрения ничем принципиально не отличаются от песен Воробьинообразных. Во-вторых, по крайней мере, у представителей некоторых таксонов Воробьинообразных те сигналы, которые орнитологи склонны относить к категории «песня», столь структурно просты, что по этому признаку могут быть приравнены к «позывкам» (хороший пример — желтые трясогузки *Budytes sp.*).

Поэтому даже первые попытки построения вектора эволюционных преобразований акустической сигнализации будут бесплодными, если оставить неразработанной классификацию песен по структурным признакам, определяющим их временную организацию. В настоящее время принято подразделять песни на два типа: относительно «простые» конструкции воспроизводятся с большими паузами (т.н. «периодическая вариативность») либо звукоизлучение имеет слитный характер, а чередующиеся элементы высоко разнообразны («непрерывная вариативность»). В действительности, эта классификация далеко не исчерпывает разнообразия песенных конструкций даже в преде-

лах многих таксонов ранга рода или семейства и потому должна быть заменена более дробной.

1. Классификация акустических сигналов птиц, описываемых термином «песня»

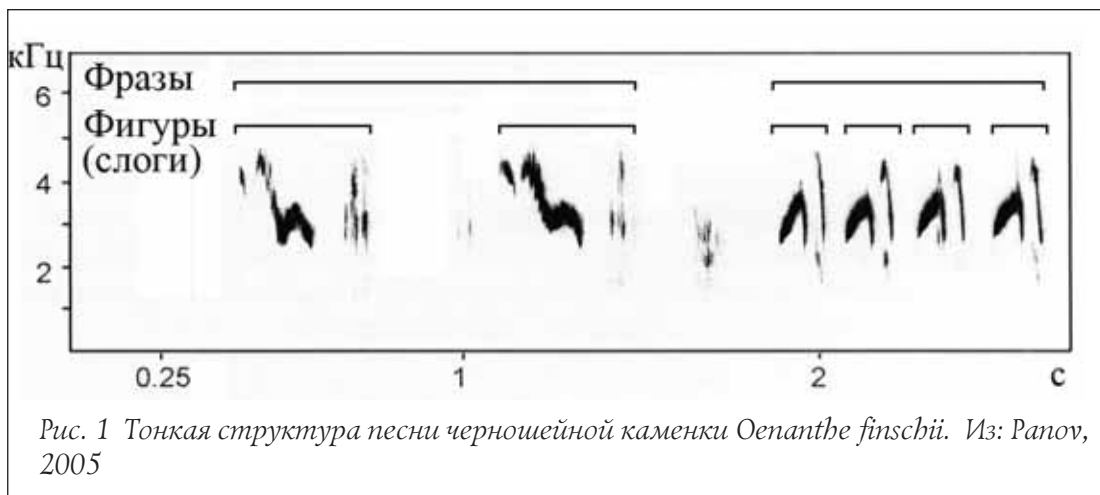
Для удобства дальнейшего обсуждения мы предложим более детализированную схему иерархического характера. Интересно, что в современной биоакустике схемы подобного рода отсутствуют. Во втором издании известной сводки, посвященной пению птиц (Catchpole, Slater, 2008), ее авторы, касаясь вопроса о многообразии этих вокальных структур, рассматривают песни всего лишь пяти видов. Они отмечают, что приведенные примеры призваны дать лишь представление о существующем разнообразии, не претендуя на его классификацию. Попытки выявить некоторые универсальные структурные особенности песен содержатся в работах немецких орнитологов, изучающих птиц семейства Turdidae (например: Bhattacharya et al., 2008).

Предлагаемый ниже проект классификации песен необходимо предварить терминологическими уточнениями. Более или менее четко основные структурные компоненты вокализации, именуемой пением, определены в англоязычных источниках. В отечественной литературе единогласия меньше. Поэтому ниже будут использованы англоязычные варианты терминов.

Элемент [element] (нота, посылка) — звук, визуально не делимый далее на составные части и представленный на сонограмме непрерывные «линией».

Гомотипическая серия нот — последовательность из одинаковых элементов [в англоязычной литературе чаще — **фраза** (phrase)] или **слов**.

Слог (syllable — Marler, Tamura, 1962), реже — фигура (figure — Shiovitz, 1975) — гетеротипическая серия нот, стандартно повторяющаяся внутри **типа песни** (см. ниже). Обычно нот в слове не более 3–4. Это короткие элементы, следующие друг за другом столь компактно, что неразделимы на слух. (рис. 1).



Фраза (phrase) — повторение одного и того же слога, несколько раз внутри **типа песни** (см. ниже).

Мотив (motif) — комплект из нескольких (обычно более трех) элементов, часто различных на слух, которые встречаются всегда в одной и той же стереотипной последовательности (Hultsch, Todt, 1998; цит. по: Bhattacharya et al., 2008).

Тип песни (song type) — конструкция, отделенная выраженной паузой от других подобных ей. Повторяется в неизменном (или малоизмененном) виде несколько раз на протяжении **сеанса пения**.

Все названные структурные компоненты, в том случае, если в репертуаре данной особи их более одного, в процессе пения могут чередоваться двумя разными способами. Во-первых, по принципу **периодической вариативности**. Суть его в том, что особь раз за разом многократно воспроизводит данную акустическую конструкцию, прежде чем перейти к повторению компонентов иного характера (схематично — AAAABBBCC...). Второй принцип организации акустических рядов — это **непрерывная вариативность**. Здесь внутри последовательности чередуются друг с другом (ABCD...).

Кроме того, выделяют **дискретную** (или раздельный) и **непрерывную** (континуальный) манеры пения (см., например, Иваницкий и др., 2008). В первом случае песни относительно коротки (длительность их редко превышает 5–10 с), причем этот показатель — величина более или менее постоянная (примеры: зяблик *Fringilla coelebs*, многие синицы *Parus* spp., овсянки *Emberiza s. l.* spp.). При непрерывной манере пения **длительна песни не регламентирована** и может продолжаться даже несколько минут (садовая камышевка *Acrocephalus dumetorum* — Иваницкий и др., 2009).

Основным свойством здесь иерархического характера является то, что здесь структурные особенности песен более низкого уровня организации проявляются также и на более высоких уровнях (за исключением типа б, для которого этот принцип неприменим). Таким образом, прослеживается структурное усложнение песенных конструкций, от отсутствия видимой организации или минимального ее выражения — до максимальной ее выраженности в типе б. В качестве примеров использованы литературные данные, собственные фонограммы авторов, а также приведенные в звуковом справочнике-определителе (Вепринцев и др., 2007).

1. Тип песни — посылка, предельно простая по своей структуре. **Манера пения** дискретная. Выделяются два подтипа.

1А (рис. 1А) Дискретные послышки неотличимы от сигналов, традиционно относимых к категории «позывок». У серой мухоловки (*Muscicapa striata*), например, это секвенции коротких, преимущественно широкополосных звуков, разные варианты которых чередуются случайным образом. Одинаковые послышки практически не повторяются следом друг за другом (изредка возможны лишь парные повторы). Заметно варьируют также паузы между послышками. Аналогичным образом организованы песенные ряды у желтых трясогузок с той разницей, что ритмика следования сигналов выра-

жена в несколько большей степени. Характер чередования звуков следует отнести, скорее, к модусу **непрерывной вариативности**.

1Б (рис. 1А) «Песня» (в привычном, обыденном понимании) есть монотонное повторение посылок, структура которых от посылки к посылке не претерпевает существенных изменений. Паузы между послылками существенно превосходят длину их самих. Идеально мыслимый вариант — многократное повторение звуков, идентичных друг другу. Примером могут служить некоторые сеансы пения пестрого дрозда (*Zoothera varia*), в которых многократно повторяются звуки типа протяжного свиста (длительностью около 1.5 с), разделенные паузами в 3–4 с. Здесь какая-либо **вариативность** отсутствует (рис. 2А).

Однако в большинстве случаев репертуар дискретных посылок не ограничивается единственным их типом. У того же пестрого дрозда в других сеансах пения присутствуют два типа посылок, различающихся значениями основной частоты и чередующиеся по принципу непрерывной вариативности. В других случаях организация песенного цикла может соответствовать, в той или иной степени, принципу **периодической вариативности** (краснокрылый стенолаз *Tichodroma muraria*).

2. Тип песни — гомотипическая серия **одинаковых** либо **весьма однотипных** нот. Паузы между звуками в серии невелики и сопоставимы с длительностью самих звуков. Длительность пауз, как правило, сохраняет ту же степень постоянства, как и частотно-временные параметры самих звуков. Внутри песенного цикла устойчиво повторяется ритмический рисунок серии. **Манера пения дискретная**. Выделяются два подтипа.

2А (рис. 1А) Тип песни — короткая гомотипическая серия. Внутри песенного цикла варьирует характер нот, так что разные серии могут звучать по-разному. У черноголовой гаичка (*Parus palustris*) серии, состоящие из 5–10 посылок (общей длительностью 1–2 с) разделены паузами прядка 5–8 с. Каждый самец имеет в репертуаре несколько типов песен (чаще всего 2), которые чередуются по принципу периодической вариативности.

2Б (рис. 1А) Тип песни — несколько гомотипических серий, собранных в короткую компактную конструкцию. У бурой пеночки (*Phylloscopus fuscatus*) в ней совмещаются две (редко три) гомотипические серии. У этого вида такой тип пения совмещается с вариантом **2А**, используемым более часто. Существенно то, что при совмещении в песне двух серий, ее длительность сохраняется той же, что и при варианте **2А**.

2В (рис. 1А) Тип песни — чередование **слов** или **фраз**. Те и другие могут быть одинаковыми или разными.

Характерный пример — толстоклювая пеночка (*Phylloscopus schwarzi*), хотя у этого вида обычно чередование внутри песенного цикла типичных гомотипических серий (вариант **2А**). К этому у же подтипу можно отнести манеру пения большой синицы (*Parus major*).

3. Тип песни — гомотипическая серия **одинаковых** нот (или **слов**), воспроизводимых **без пауз**. Выделяются два подтипа.

3А (рис. 1А) Отличается от всех ранее рассмотренных конструкций (в частности, от **1А**) в том отношении, что манера пения слитная. При этом отсутствуют ограничения на длительность секвенций звуков, относимых к категории **тип песни**. Характерный пример — некоторые представители рода *Locustella*, именно, сверчки обыкновенный (*L. naevia*), речной (*L. fluviatilis*) и соловьиный (*L. luscinioides*).

3Б (рис. 1А) Как в подтипе **3А**, но последовательные «единичные песни» имеют **фиксированную длительность**. Пример — сибирская пестрогрудка (*Tribura tacsanowskia*). Здесь наблюдается постепенное усиление амплитуды от начала к концу такой единичной конструкции. Кроме того, возможны ее варианты с разными частотными параметрами. В этом случае они могут чередоваться в соответствии с принципом **периодической вариативности**.

4 (рис. 1Б) В число характеристик этого типа входят следующие: 1) манера пения дискретная; 2) репертуар певца распадается на несколько типов песни, более или менее стереотипных (хотя у многих видов в репертуаре присутствует только один тип песни); 3) каждый тип песни включает в себя несколько типов звуков. Основу большинства песен типа **3** составляют как раз гомотипические серии нот, а также слогов, следующие друг за другом в определенном порядке (зяблика *Fringilla coelebs*). Таким образом, этот тип, весьма широко распространенный у певчих птиц, нечетко ограничен от типа **2А**.

Чередование разных типов песен может подчиняться принципам как непрерывной, (чаще при весьма обширных репертуарах), так и периодической вариативности. Последнее свойственно зяблику, репертуары самцов которого обычно включают в себя **2—3** типа песни. У некоторых видов американских славок *Parulidae* характер смены напевов (непрерывная либо периодической вариативности) может быть различным при разных мотивациях (см. Lemon et al., 1985).

Отклонения от нарисованной обобщенной картины могут иметь место, например, при значительной изменчивости длительности пауз между стереотипными типами песни, что может приводить к слиянию более или менее сходных (совершенно стандартный случай)¹ либо явно неодинаковых их вариантов. Перечисление множества других импровизаций на основе базовых составляющих видового или индивидуального репертуара (типов песен) заняло бы слишком много места.

5. В противоположность всем приведенным выше типам и подтипам, для данного характерно превалирующее значение **импровизации** при построении каждой единичной акустической конструкции.

5А (рис. 1Б) Манера пения слитная. Отсутствуют ограничения на длительность секвенций звуков, которые рассматриваются как «единичная песня». У камышевки барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* она представляет собой практически случайное

¹ Например, слияние дискретных песен славки черноголовки (*Sylvia atricapilla*) в конструкцию произвольной длительности. Такое слияние часто является ответом самца на проигрывание записи конспецифической песни и, стало быть, отвечает повышению общего уровня его активации.

чередование гомотипических серий, перемежаемое вкраплениями тех или иных одиночных нот (Catchpole, 1976; Панов и др., 2004).

5Б. Манера пения дискретная. У восточной камышевки *A. orientalis* характер следования звуков сходен с описанным для **5А**, но ее короткие фрагменты разделены отчетливыми паузами. Некоторые серии следуют друг за другом неслучайно (по принципу

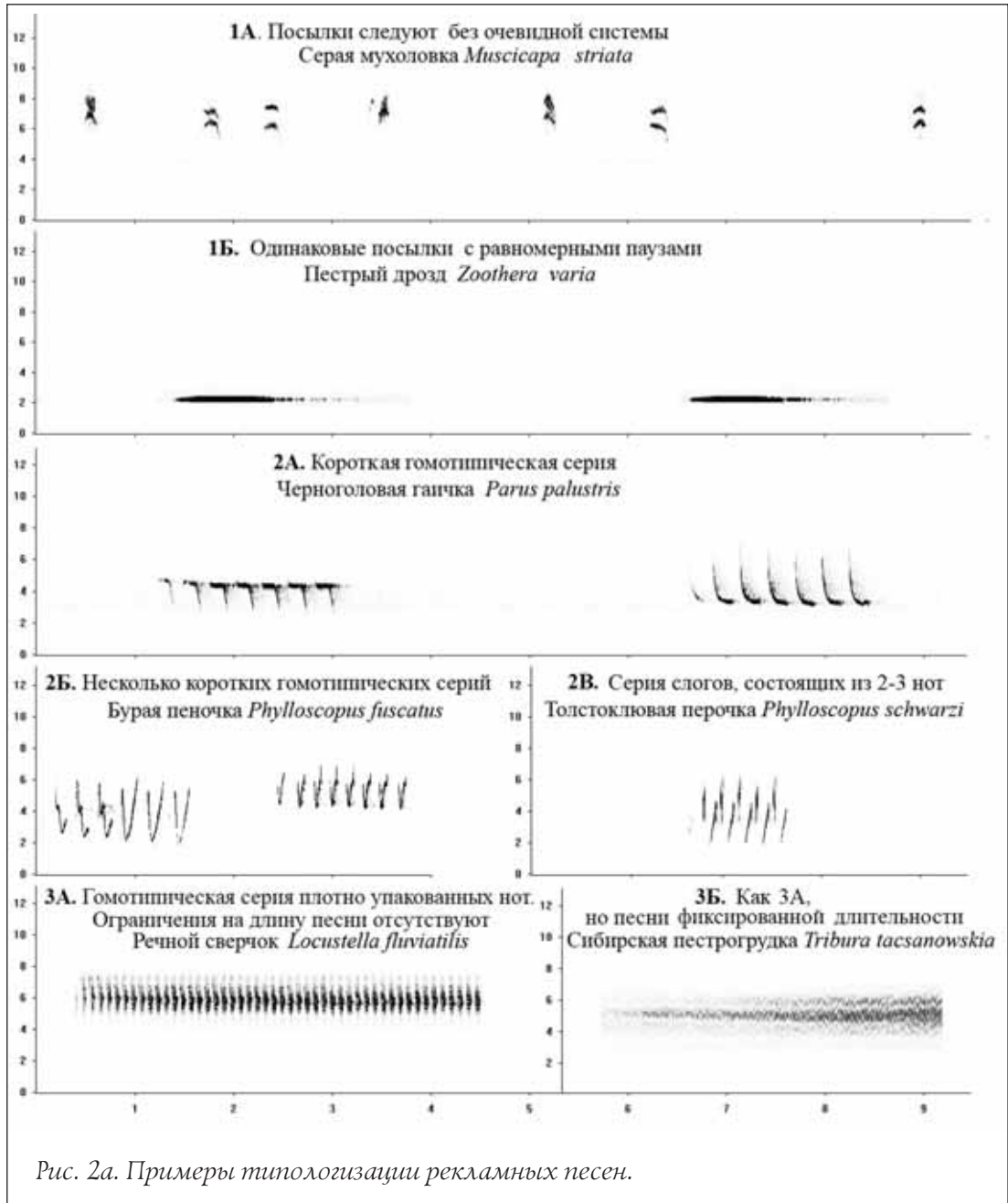


Рис. 2а. Примеры типологизации рекламных песен.

Марковской цепи первого порядка — Опаев, 2010). Более велико значение таких последовательностей в вокализации камышевки дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*). Поэтому этот вариант пения можно рассматривать в качестве переходного к следующему типу 6.

Необходимо заметить, что, несмотря на важнейшее значение импровизации при построении песен типа 5, у некоторых видов возможно повторение в неизменной форме

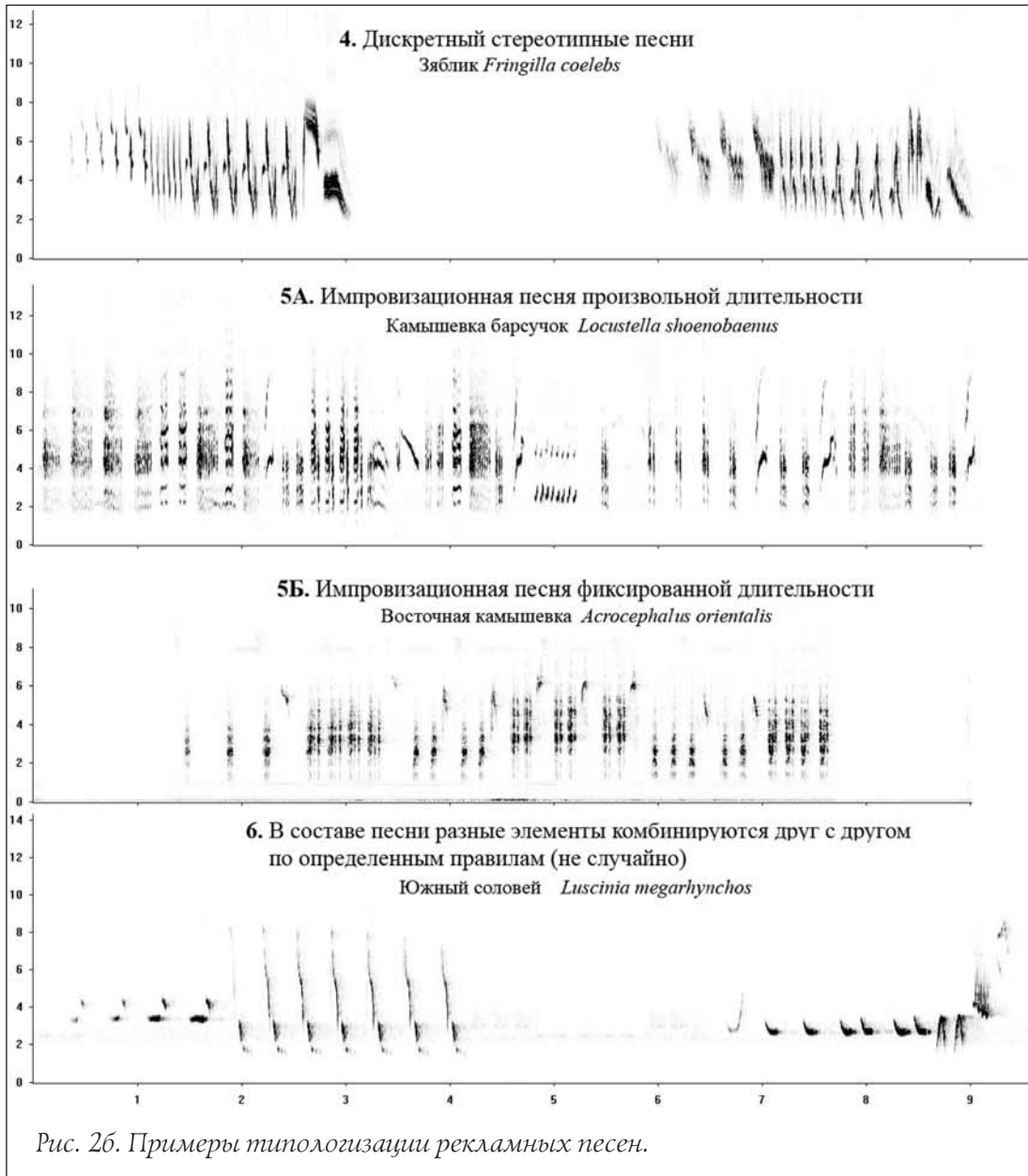


Рис. 2б. Примеры типологизации рекламных песен.

вокальных композиций, включающих в себя до 18 разных типов нот (некоторые камышевки — см. Иваницкий, 2007).

6. Этот тип усложнен в сравнении с предыдущим за счет возрастания роли приемов комбинирования структур (отдельные ноты, серии, слоги и единичные песни и даже их комплекты — так называемы контекстные группы песен). Комбинирование подчиняется определенным правилам, важнейшее из которых состоит в том, что определенные компоненты ассоциированы в памяти певца друг с другом тем или иным способом. Другое правило состоит в стремлении избежать повторения только что произнесенной композиции, так что она откладывается на более позднее время².

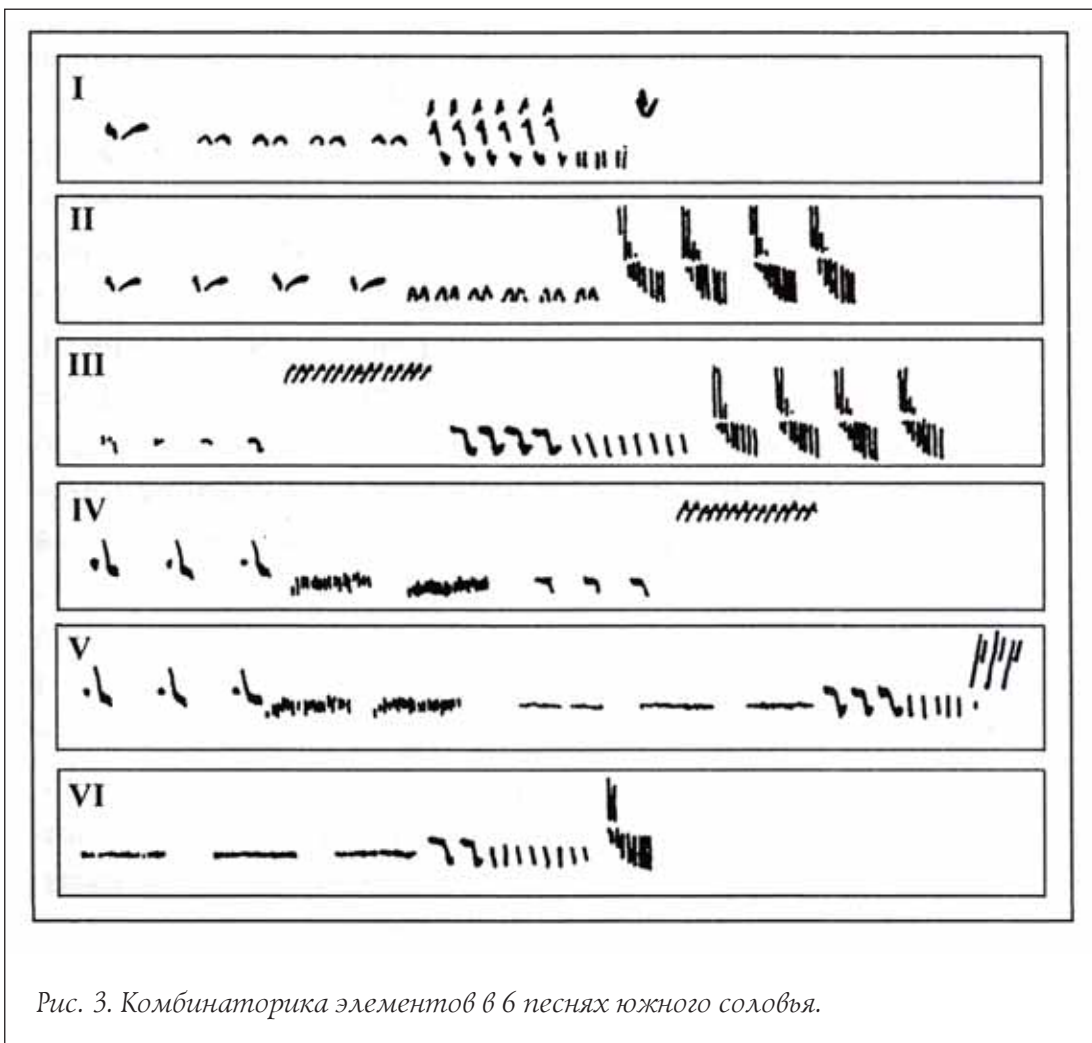


Рис. 3. Комбинаторика элементов в 6 песнях южного соловья.

² Этот принцип прослеживается и в организациях песенных циклов иного характера, в частности, в относимых нами к типу 4 и подтипу 5.4 (Панов и др., 2004, 2006). По сути дела, он лежит в основе всех вариантов периодической вариативности.

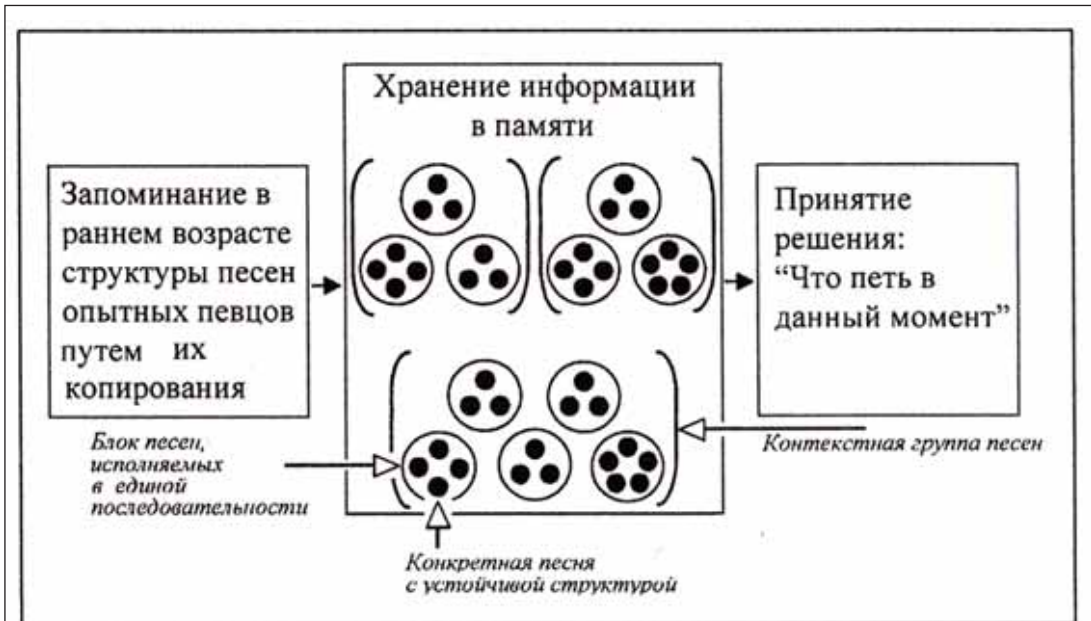


Рис. 4. Иерархический принцип хранения песенных вариантов в памяти соловья. От 3 до 5 разных вариантов (черные фигурки) запоминаются как элементы компактных сочетаний (оконтурены окружностями). Несколько таких сочетаний птица держит в памяти совместно, в составе «контекстных групп» (большие скобки). Предполагается, что при пении соловей принимает ряд последовательных «решений», идя как бы от общего к частному: сначала он извлекает из памяти определенную контекстную группу, затем — сочетание песен и, наконец, некую конкретную песню. Из: Todt, Hutch, 1998/

Наиболее полно этот тип вокализации изучен у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*). У этого вида, некоторые самцы могут обладать репертуаром до 200 типов песен, каждый из которых заучивается молодой птицей как стереотип и в таком виде сохраняется в репертуаре особи. При воспроизведениях его возможно изменение числа слогов внутри фразы. По сравнению с песенными циклами других типов здесь появляются два новых уровня иерархии: упаковки песен (package) и контекстная группа (context group) (Todt, Hutch, 1998; рис. 4).

Нечто похожее описано для рекламной вокализации австралийской камышевки (*Acrocephalus australis*) (подробности см.: Опаев, 2010). Не исключено, что подобный тип временной организации распространен более широко, чем принято думать, но выявление его связано с трудностями получения весьма протяженных фонограмм и их тщательного анализа.

Стоит еще раз подчеркнуть, что у видов одного рода (и даже в репертуаре одного вида) могут быть представлены разные подтипы, или даже типы песенных контрукций.

2. Роль позывок в становлении песни

У сорокопутов протяжный писк, издаваемый голодными птенцами еще во время их пребывания в гнезде, в дальнейшем постепенно преобразуется в сигнал (именуемый нами «ювенильным»), который стимулирует кормление отпрысков родителями. Вскоре после вылета из гнезда у молодежи появляется и типичный сигнал тревоги, почти неотличимый от такового у взрослых. Его издают слетки, рулевые перья которых не достигли еще и половины окончательной длины

У подрастающих птенцов туркестанского жулана (*L. phoenicuroides*) птенцовая и тревожная позывки нередко произносятся попеременно, иногда в очень быстрой последовательности. Эта мешанина звуков у молодых в месячном возрасте временами почти внезапно может преобразовываться в так называемую подпесню (рис. 5), которая по мере ее насыщения чистыми тоновыми звуками становится тем, что принято называть «первичной песней» (primary song).

У маскированного сорокопута (*L. nubicus*) песня даже на дефинитивной стадии выглядит как многократное повторение коротких, однотипных шумовых посылок, напоминающих основную (повседневную) позывку, и практически лишена тоновых элементов. У других видов по мере взросления особей их песни насыщаются тоновыми элементами, часть которых представляет собой имитации голосов прочих видов птиц.

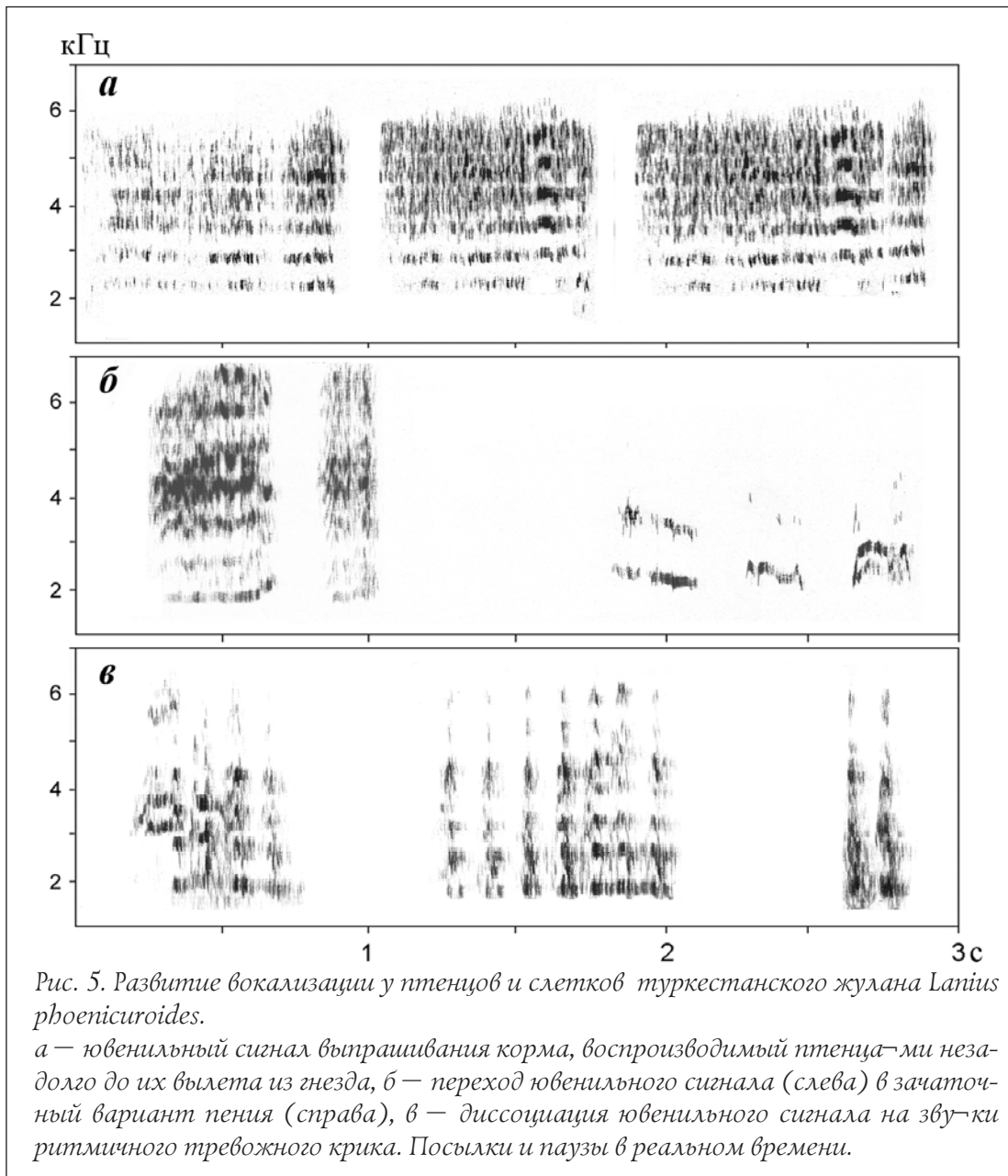
Важно, однако, подчеркнуть, что ювенильная позывка, которая на начальных этапах онтогенеза оказывается основой дальнейшего развития вокализации, сохраняется в дефинитивном репертуаре в качестве сигнала, широко используемого в брачном и территориальном поведении. У видов целого ряда филогенетических линий сорокопутов (в частности, относимых к так называемой группе жуланов) именно сигнал типа «позывки» выполняет функцию дистантной территориально-брачной песни, а «песня» как таковая используется здесь в основном при контактах потенциальных брачных партнеров в момент формирования пары (Панов, 2008: 80-85; рис. 6)

У слетков обыкновенной и белошапочной овсянок развитие песни происходит в том же ключе, что и сорокопутов. Первоначально это неоформленное чередование коротких звуков типа «позывок», которое затем становится более мелодичным. Эта сплошная первичная песня постепенно распадается на фрагменты примерно одинаковой длительности, которые со временем преобразуются в стереотипные короткие песни типа 4 (Панов, 1973).

В качестве третьего примера, указывающего на универсальный характер описанного хода событий в отряде Воробьинообразных, рассмотрим более пристально его воплощение у некоторых видов подсемейства дроздовых (Turdinae, семейство Muscicapidae). У каменок рода *Oenanthe* ювенильный локаторный сигнал (ориентируясь на который, родители определяют местонахождение слетка), представлен коротким широкополосным звуком, который по характеру звучания может быть назван «дребезжанием». Наблюдения в неволе за развитием вокализации у каменки плешанки (*Oenanthe pleschanka*) показали, что птенцовое дребезжание служит основой для формирования первого дефинитивного сигнала, именуемого далее «глухим щелчком» (импульсная

шумовая посылка). Он же оказывается первым дефинитивным сигналом у слетков чеканов *Saxicola* и каменных дроздов *Monticola*. У каменок этот сигнал служит основой для самых начальных этапов формирования песен и, сохраняясь затем в дефинитивном репертуаре особи, используется ею в широком спектре социальных контекстов (см. ниже).

На самых начальных этапах становления песни в онтогенезе ряда видов каменок, в частности, обыкновенной (*O. oenanthe*), черношейной (*O. finschii*), плясуньи (*O. isabel-*



lina), и плешанки, — это, первоначально, многократные повторения глухих щелчков вперемешку с импульсными тоновыми посылками («звонкий щелчок»). В это время песня напоминает дефинитивный сигнал тревоги, представляющий собой чередование «позывок», но без четко выраженной ритмики, характерной для него. В дальнейшем к этим двум звукам постепенно добавляются тоновые элементы (ноты), которые со временем «вытесняют» глухие щелчки из формирующейся песни. Однако они сохраняются в качестве постоянного элемента рекламных песен черношейной, траурной (*O. lugens*), златогузой (*O. xanthopyrma*), пустынной (*O. deserti*) и чернопегой (*O. hispanica*) ка-

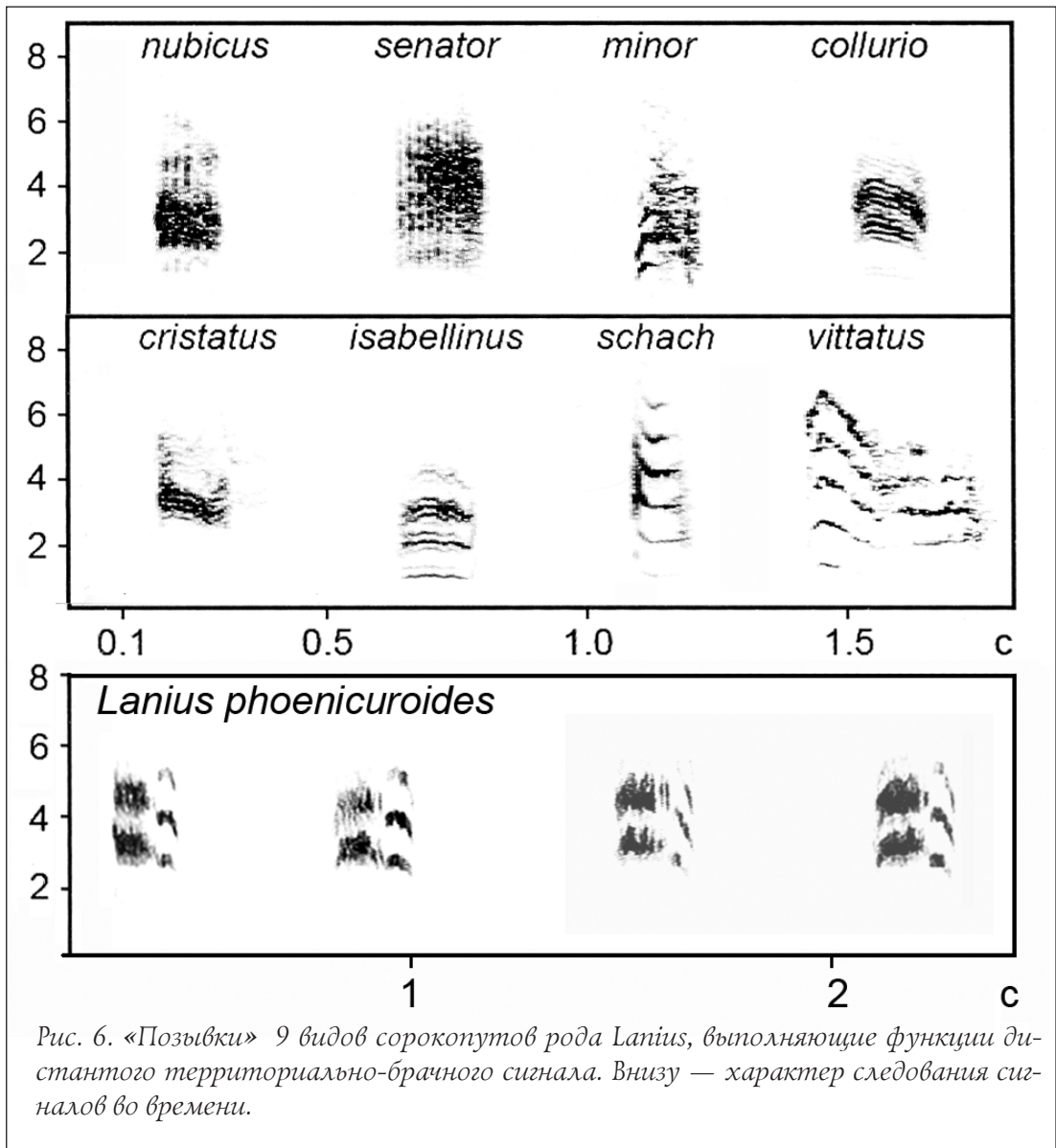


Рис. 6. «Позывки» 9 видов сорокопутов рода *Lanius*, выполняющие функции дистантного территориально-брачного сигнала. Внизу — характер следования сигналов во времени.

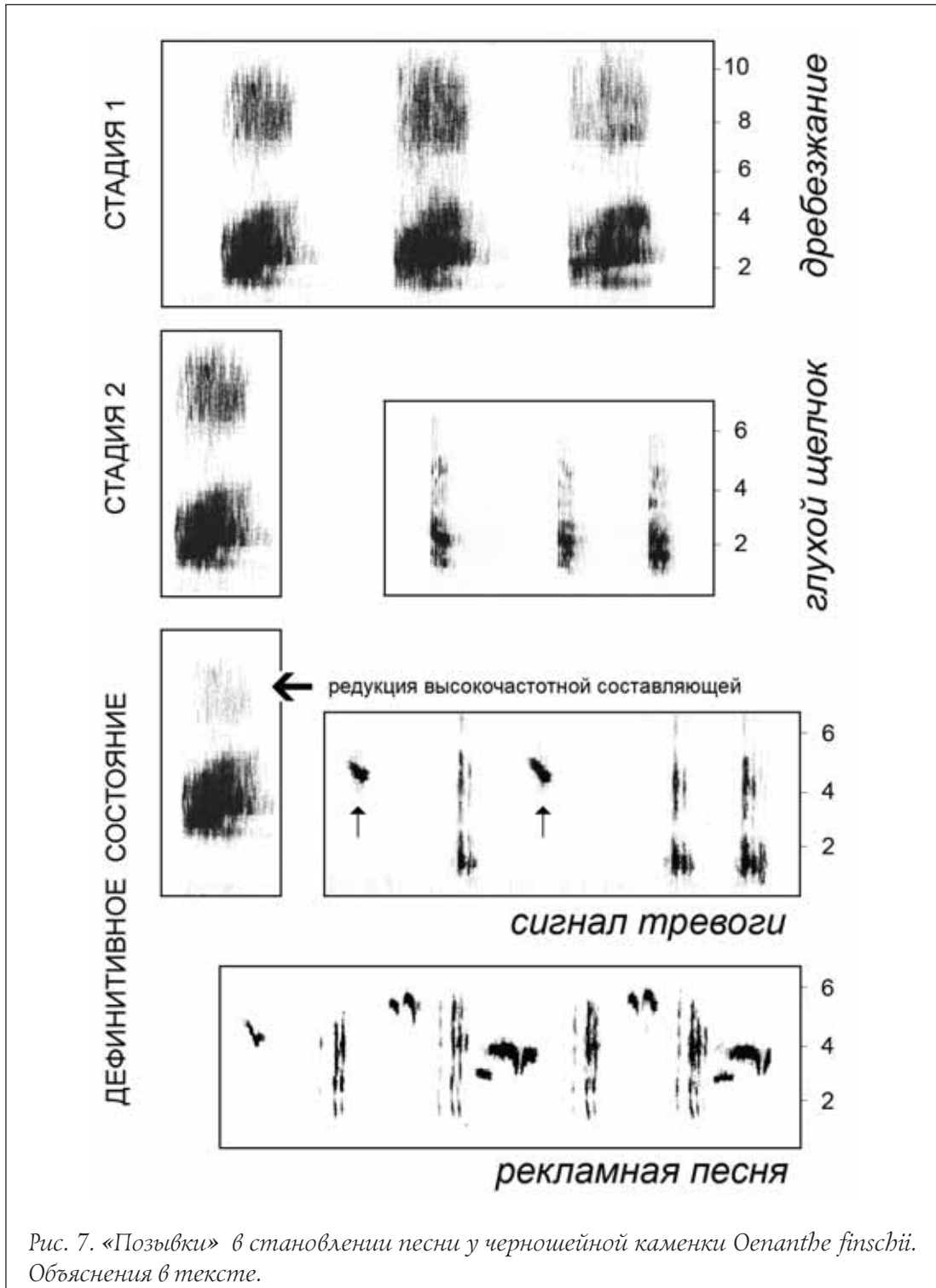


Рис. 7. «Позывки» в становлении песни у черношейной каменки *Oenanthe finschii*. Объяснения в тексте.

менок и плешанки. У плясуньи они включаются в песню эпизодически, а некоторые ее варианты у данного вида могут состоять из одних лишь глухих щелчков.

Для обсуждаемой здесь темы очень важно следующее. Ювенильный сигнал (локальный, выпрашивания корма у родителей), послужив на ранней стадии постнатального онтогенеза базой для формирования позывки «глухой щелчок», не исчезает из дефинитивного репертуара особи, но широко используется почти во всех типах социальных взаимодействий, где предполагается повышение уровня мотивации (сексуальной, агрессивной) либо неспецифической активации.

Глухой щелчок, в свою очередь, сохраняется в своем первоначальном виде, функционируя у слетков, а затем и у взрослых особей в качестве повседневной позывки, тревожного сигнала и элемента самых разных социальных взаимодействий. Эти преобразования сигналов в постнатальном онтогенезе схематически показаны на рис. 7.

3. Условность дробления видовой акустической системы на дискретные составляющие

Уже из сказанного становится очевидным, что проведение резкой границы между категориями «позывка» и «песня» не только совершенно условно, но и непродуктивно в плане адекватного понимания структуры акустического репертуара вида и дальнейшего, более глубокого проникновения в сущность его возрастной динамики. Как мы попытаемся показать ниже, то же справедливо, если речь идет о функционировании этой системы в ее дефинитивном состоянии.

У видов группы серых сорокопудов зачаточная песня, формирующаяся на базе ювенильного локального сигнала (см. выше) и обогащенная затем тоновыми элементами (первичная песня), далее постепенно фрагментируется, преобразуясь в функционально значимую, стереотипную «короткую песню». Взрослая особь воспроизводит эти дискретные звуковые послышки в соответствии с модусом периодической вариативности³. При этом ювенильная импровизационная песня все же удерживается в репертуаре взрослой особи в качестве подпесни «для себя», как своеобразный элемент поведения, привязанный к ситуациям отдыха и комфорта.

У серого сорокопуда (*L. excubitor*) стандартный репертуар наиболее употребительных звуков включает в себя 4 типа дефинитивных сигналов. Это (1) по преимуществу тональные и широко варьирующие по структуре звуки, выполняющие функцию короткой песни; (2) амплитудно модулированный сигнал, звучащий как более или менее звонкая трель; (3) ювенильный сигнал; (4) шумовой сигнал тревоги. Первые три сигнала полифункциональны, семантически вырождены. Они не связаны сколько-нибудь жестко с какой-либо определенной ситуацией и зачастую используются в составе единых звуковых рядов (например, во время так называемых «групповых сборищ» (Панов, 2008: 325).

³ Точно так же, как это происходит в онтогенезе песни песенного поведения обыкновенной овсянки (см. выше и Панов, 1973).

Эта точка зрения противоречит тому, что сказано в наиболее полной сводке по данному вопросу (Cramb, Perrins, 1993). Особенно спорны приведенные там трактовки относительно функции тоновых сигналов типа 1, чрезвычайно разнообразных по звучанию. В работе приведены 14 вариантов свистовых звуков, описываемых звукоподражательно («квиеет», «квик-вик», «пррриит», «триет» и т. д.). Эти описания снабжены комментариями, приписывающими разным звукам ту или иную эмоциональную окраску (половой, агрессивный) и/или некую специфическую функцию: «привлечение партнера на короткой дистанции», «позывка при отдыхе» (roosting call) и т. д.

В действительности, ложное впечатление о разнообразии функций тональных сигналов типа 1 возникает в значительной степени из-за широкой вариабельности звуковых посылок в сериях коротких песен (см., например, Bergmann, Helb, 1982). Другая причина недоразумений проистекает из-за того, что эти послышки (ноты) могут использоваться как в составе серий, так и в виде отдельных, изолированных звуков, выступающих тогда в качестве «позывок». Здесь условность разделения звуковых сигналов категории: песни и позывки проявляется особенно ярко и носит явно дезориентирующий характер.

Разнообразие посылок в сериях коротких песен весьма велико. Это может быть короткий свист (по сути дела, чистый тон), либо глубоко модулированный звук с перепадом частот от его начала до окончания порядка 6 кГц. Отдельные послышки в серии могут быть одно-, двух- и многосоставные (типа коротких трелей). Иногда в качестве компонента такой конструкции присутствует широкополосный звук с явной либо неявной гармонической структурой. Длительность посылок обычно находится в диапазоне 240–400 мс, длительность пауз между ними варьирует весьма широко — от 0.4 до 11 с (медианы в разных сериях 1.8–2.4 с).

По данным Опаева (в печ.), в репертуаре каждого самца присутствуют по крайней мере два (скорее всего больше) вариантов коротких песен, воспроизводимых в режиме периодической вариативности. При этом возможно повторение одного типа звуков (прежде чем певец переходит к следующему) до 58 раз.

В сводке по птицам Западной Палеарктики (Cramb, Perrins, 1993) упомянуты несколько звуков, не попадающих в наш перечень четырех основных сигналов. Для установления природы таких эпизодически используемых звуков (их структуры, функции и генетической связи с перечисленными выше четырьмя широкоупотребительными) необходимы специальные исследования с использованием звукозаписывающей техники и грамотного спектроскопического анализа.

4. Континуальный характер позывок в репертуаре вида

Многое из сказанного по поводу трактовки объема вокального репертуара (количество позывок) у серого сорокопуга можно повторить в отношении другого вида сорокопугов, именно, красноголового (*Lanius senator*). В упомянутой выше работе (Cramb, Perrins, 1993) сведены все существующие в литературе упоминания о позывках данного вида. Характер их описан звукоподражательно, и при чтении текста может возникнуть впечатление, что репертуар этих сигналов весьма обширен, также как их функциональные «значения». В статье Улриха (Ullrich, 1971) приведены сонограммы 13 вокальных

сигналов. В действительности многие из них (*a* и *b*, *c* и *d*, *e* и *f*, *k* и *m*, *l* и *n*, *i* и *p* представляют собой, вероятно, пары вариантов одного и того же звука, что снижает общее число «типов» звуков до 6. Развивая эту мысль, можно сказать, что в репертуаре «позывок» вида выделяются на слух несколько звуковых областей (в данном случае 6), каждая из которых представляет собой некий континуум с плавно меняющимися внутри него длительностями сигналов, их частотным заполнением и характером частотной модуляции.

Так, например, сигнал *a* на сонограмме Улриха характеризуется широким спектром заполнения (до 8 кГц) и звучит как «квиквик», а в сигнале *b* отсутствуют верхние гармоники (частотное заполнение до 6 кГц), и звучит он как «питкюир». Сигнал из фонограмм Панова, имеющий ту же самую акустическую структуру, но воспроизводимый более коротко (15 мс вместо 31 мс), звучит как хрипкое «чхакк».

Это сигнал оказывается наиболее употребительным у данного вида. В записи одиночного самца (длительность 3 мин. 40 с) он встречен 32 раза. В этой же записи присутствуют еще, как минимум, 4 типа звуков. Три из них представлены двумя посылками, один — тремя и один — одной. Хотя практически каждая из этих 10 посылок звучит по-своему, при спектрографическом анализе их можно сгруппировать так или иначе, если видеть в них звенья одного либо нескольких континуумов (подробнее см. Панов, 2008: 349-351).

Из сказанного следует, во-первых, что позывки далеко не столь стереотипны, как принято думать. Иными словами, здесь, как и в случае песен, возможна определенная свобода варьирования акустических параметров сигнала и даже комбинаторная импровизация. Во-вторых, некоторые короткие сигналы, встречающиеся в записях редко (иногда — в виде уникальных единичных посылок) могут в действительности представлять собой не «позывки» в строгом смысле, а изолированные фрагменты (ноты) песни.

Дело в том, что воспроизведение позывок и песни часто детерминировано общим характером и уровнем мотивации. У красноголового сорокопуга (как и у большинства, если не у всех видов р. *Lanius*) сеансу пения предшествует, как правило, многократное, к тому же ускоряющееся повторение наиболее употребительной позывки. Так, в записи, помимо уже упоминавшихся 42 коротких звуков присутствуют 4 фрагмента песни длительностью 5.3, 4.4, 3.7 и 6.3 с, разделенные паузами длительностью 2.7, 3.4 и 10.4 с. В последнем из этих перерывов присутствует 5 позывок «чшак», следующих с паузами 1.3, 1.4, 1.0 и 0.8 с. Через 0.8 с после последней из этих позывок самец запел и в сопровождении песни проделал демонстративный полет. Полезно подчеркнуть, что все эти разнообразные звуки менялись в вокализации одиночного самца спонтанно — в ситуации, остававшейся постоянной и в отсутствие какого-либо социального контекста.

5. Дивергенция структуры и функций позывок у каменок рода *Oenanthe*

Предваряя последующий анализ перекрываний в структуре и функциях песен и позывок у каменок, приведем перечень сигналов, попадающих у них под традиционную категорию «позывок» (табл. 1). Она составлена по результатам изучения вокальной сигнализации конкретного вида (черношейной каменки), но приложима в большей или

Таблица 1. Репертуар позывок черношейной каменки *Oenanthe finschii* и их использование в качестве средств коммуникации (из: Панов, 1978, с изменениями).

Номер и название сигнала-позывки		Структурные признаки	Зоны концентрации энергии (кГц)	Длительность одной посылки (мск)	Характер использования	Как элемент песни
1	Глухой щелчок	Шумовой. Одиночный или сериями (также в сериях с сигналом 3)	1.5-5.0	20-50	Территориальные конфликты между самцами и между самками. В вокализации самок при формировании пар. Тревожный сигнал у гнезда (обычно в сочетании с сигналом 3)	да
2	Храпение	Шумовой. Одиночный, реже сериями	1.5-5.0	80-450	Патрулирование границ территории самками. Максимальный уровень тревоги у гнезда с большими птенцами	нет
3	Звонкий щелчок	Тоновый. Обычно сериями (часто попеременно с сигналом 1)	3.3-5.0	50-80	При территориальных конфликтах (самцы). При образовании пар (самцы). После копуляции (самцы). Реакция на хищника. Тревога у гнезда (часто в сочетании с сигналом 1)	нет
4	Треск	Шумовой. Одиночный или короткими сериями	3.5-5.0	120-160	При территориальных конфликтах самок. Предупреждающий сигнал самки, не подпускающей к себе самца при образовании пары и в дальнейшем	нет
5	Циканье	Тоновый. Чаще сериями	6.5-8.0	50-70	Образование пар (самцы). В преддверии и во время копуляции (самцы). Реже — при территориальных конфликтах (самцы, самки)	да
6	Дребезжание	Шумовой. Как правило, сериями	2.0-4.0, до 8.0-11.0	200-300	Основной вокальный сигнал птенцов и слетков. Образование пар (самцы)	Да см. рис. 7, показано стрелками

меньшей степени ко всем детально изученным 9 представителям рода. Заметим для начала, что, как следует из таблицы, у черношейной каменки из 6 позывок половина оказываются стандартными компонентами песен того или иного типа.

У всех видов каменок очень большой (хотя и неодинаковый) вклад в вокальные репертуары осуществляет сигнал № 1. Он представлен либо одним широкополосным импульсом, либо тесной пачкой (2-7) однотипных импульсов. При большем числе импульсов сигнал № 1 преобразуется в храпение (сигнал № 2). Иными словами, сигналы № 1 и 2 (глухой щелчок и храпение) почти у всех видов связаны серией постепенных переходов.

Число импульсов внутри этого континуума увеличивается с увеличением уровня активации. Также и основные видовые различия определяются числом импульсов внутри одиночного сигнала (а также в локализации максимумов энергии). Сигнал № 1 наиболее уклоняется от общего типа у пустынной каменки (*O. deserti*), где он неизменно представлен только одним импульсом. Таким образом, лишь у этого вида глухой щелчок и храпение не связаны серией промежуточных вариантов. Малое число импульсов в сигнале № 1 и, соответственно, его малая длительность характерны также для обыкновенной каменки (*O. oenanthe*). Наибольшее число импульсов, наибольшая длительность сигнала и отсутствие четких границ между глухим щелчком и храпением типичны для златогузой каменки (*O. xanthopygna*). Все прочие виды занимают промежуточное положение между этими крайними вариантами.

Гомотипические серии глухих щелчков (и гетеротипические серии этих сигналов вкупе со звонкими щелчками) у всех видов наблюдаются как реакция на тревожащий стимул около гнезда (на стадии взрослеющих птенцов) и около слетков. При максимальной степени дискомфорта глухие щелчки переходят в храпение («крик бедствия»).

У форм комплекса черных каменок (*O. picata*) функция сигналов № 1 и 2 этим, в общем, почти исчерпывается. У прочих видов спектр использования глухих щелчков более широк. У обыкновенной каменки гомотипические серии этих сигналов изредка включаются в подпесню. У пустынной каменки они являются почти неотъемлемой частью как подпесни, так и коротких рекламных песен. То же справедливо в отношении черношейной каменки, но у этого вида гомотипические серии щелчков используются и в удлиненных песнях агрессивного типа, а также при пограничных конфликтах самцов и самок (табл. 1). У этого вида эти сигналы характерны и при других типах активности самок (образование пары, начало гнездостроения), связанных с повышением уровня активации. Весьма широк спектр использования глухих щелчков у плясуньи, у которой некоторые короткие песни могут быть построены почти исключительно из глухих (и звонких) щелчков, так что от тревожного сигнала такая песня отличается только ритмикой следования элементов.

Еще более употребителен сигнал № 1 у златогузой каменки, с той только разницей, что у этого вида в тех же ситуациях наравне с глухими щелчками используются их удлиненные варианты (типа храпения, сигнал № 2). Порог восприимчивости этих вокальных сигналов здесь очень низок, и они наблюдаются во многих повседневных ситуациях (на-

пример, в качестве реакции на появление змеи). Эта тенденция доведена до последней степени у чернопегой каменки и, особенно, у плешанки, у которых глухие щелчки (короткие или удлиненные) — это самый обычный повседневный сигнал, используемый

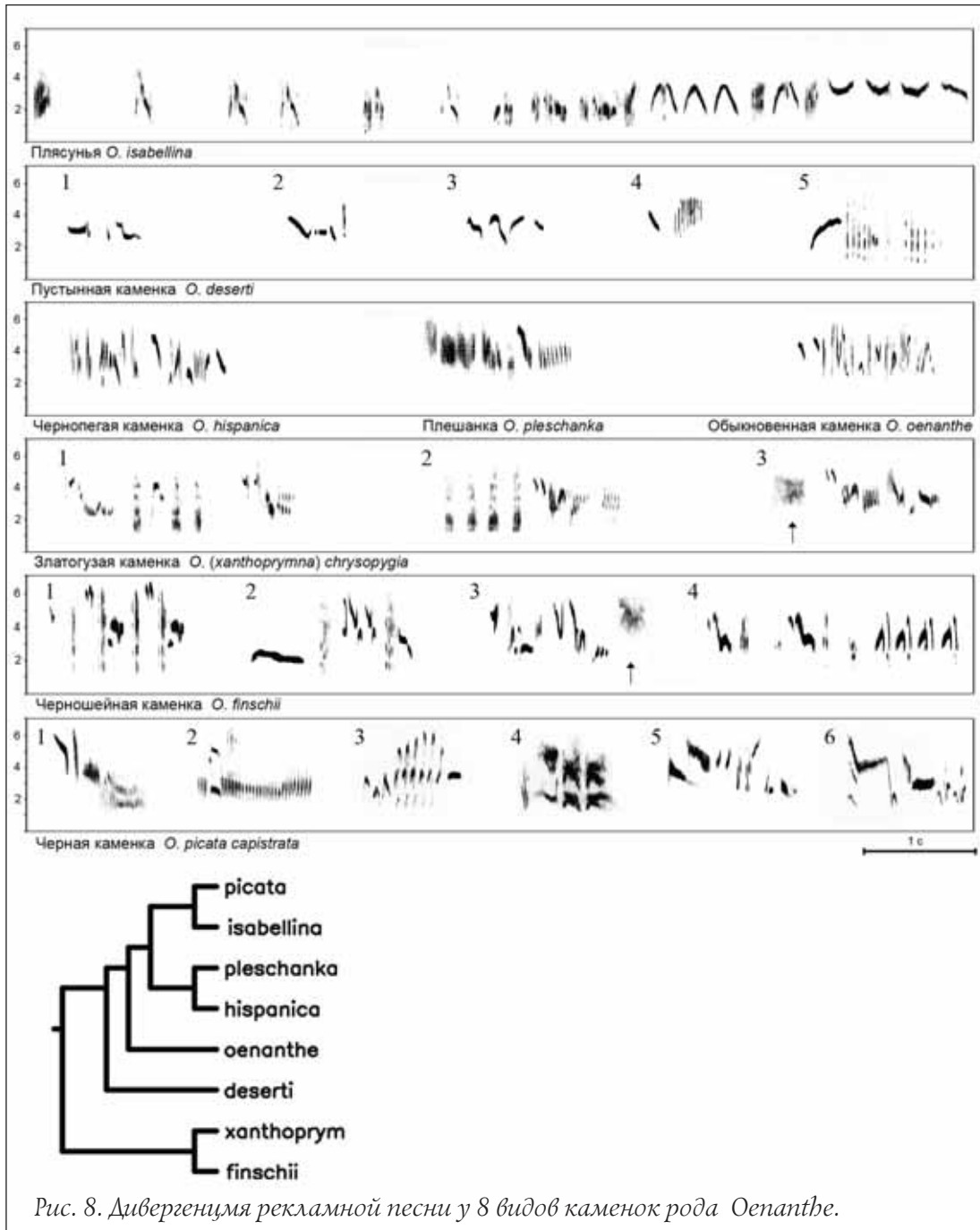


Рис. 8. Дивергенция рекламной песни у 8 видов каменок рода *Oenanthe*.

практически во всех типах социальных взаимодействий. У этих видов глухие щелчки составляют также весьма характерный, неотъемлемый элемент подпесен и брачно-агрессивных песен.

6. Дивергенция структуры рекламной песни у каменок рода *Oenanthe* и представителей некоторых родственных им таксонов

Как уже было сказано в разделе 1, «песня» — это сборное название для большого числа весьма различных феноменов. В этом традиционном понятии неявно подразумевается как своеобразие конструкции сигнала (его длительность, структурная сложность, большие возможности комбинаторики исходных элементов), так и характер функций, выполняемых этим сигналом. В силу этого попытки классификации песен основываются на смешении ряда критериев: характера развития песни в онтогенезе (первичная и вторичная песня; см., в частности, Lister, 1953), функциональной окраски (песня извещающая, брачная, агрессивная), особенности морфологии (стереотипная, ритмичная, «славочьего типа» и т. д.).

Трудности классификации песен, не преодоленные в биоакустике до сих пор, имеют под собой вполне реальную основу. Песня — это сигнал, подверженный весьма широкой индивидуальной и ситуационной изменчивости, ее характеристики меняются плавно и как бы «плывут» во времени, будь то период онтогенетического ее становления или сравнительно короткий этап в жизни взрослой особи (порядка нескольких часов или нескольких дней).

До начала своего первого сезона размножения особь располагает уже хорошо структурированной первичной песней, в которой уже явно прослеживается ее видоспецифический характер. Только в первую весну жизни индивида⁴ он начинает использовать короткий вариант песни, которая в соответствии с ее функцией именуется рекламной (advertising song). При нарастании активации такая песня постепенно (и разными способами у разных видов) переходит в удлиненную песню. Последняя в ходе интенсивных социальных взаимодействий приобретает громкое звучание и ту или иную специфику ритмики и организации и выполняет коммуникативную функцию «брачной» либо «агрессивной» песни.

Максимальной стереотипностью (которая тем не менее весьма далека от какой-либо ригидности) характеризуются рекламные песни. Их видовые особенности можно описать, исходя из сложности их структуры (число и разнообразие слагающих песню элементов), из характера самих этих элементов (показатели частотной модуляции нот, включение в песню сигналов типа позывок), и степени использования имитаций голосов прочих видов животных. Эти данные могут в обобщенном виде могут быть использованы для построения дерева, отражающего уровни дивергенции песенных структур (рис. 8 внизу).

⁴ В онтогенезе первичная песня развивается у самок всех видов, наравне с самцами. Взрослые самки изредка используют короткий вариант песни в момент образования пар (у черношейной, черной и чернопегой каменок). Как у тех видов, для которых пение самок при образовании пар является типичным, так и у тех, для которых оно не отмечено, самки могут петь при тревоге у гнезда. Самки черношейной каменки изредка поют и в других ситуациях. Самки этого вида и черной каменки (вероятно, и некоторых других видов) поют песню слитного типа при конфликтах друг с другом.

Как видно из этого рисунка, максимальный уровень дивергенции отражен в рекламных песнях плясуньи и пустынной каменки. У первого из этих видов короткие рекламные песни наиболее разнообразны, содержат максимальное число элементов и в силу этого отличаются наибольшей длительностью. Для них особенно типичны многократные ритмические повторения длинных свистовых нот с прямой или колоколообразной огибающей.

Свисты сходного типа характерны и для песен пустынной каменки, но у этого вида песня наиболее коротка (не более пяти тоновых элементов) и стереотипна. Она включает в качестве почти постоянного элемента серии глухих щелчков, которые скоррелированы с резкими пике во время демонстративного полета. Эта песня полностью лишена имитаций. Помимо небольшого числа тоновых элементов, она в большинстве случаев включает в себя также своеобразное короткое потрескивание. Этот звук развивается в онтогенезе за счет преобразований ювенильной локаторной позывки. Каждый самец имеет в своем репертуаре до 7-10 вариантов такой короткой песни, которые на протяжении сеанса пения чередуются без какой-либо очевидной регулярности.

Наиболее сходными по структурным особенностям оказываются, как и следовало ожидать, песни двух сестринских видов — черношейной каменки и плешанки. Интересны различия, выявленные при сравнении двух видов, относящихся к филогенетически компактной группе каменок-петрофилов. Это каменки черношейная (*O. finschii*) и черная (*O. picata*). Две важнейшие черты рекламных песен первого вида очевидным образом связаны с другими особенностями его вокализации и отсутствующими у черной каменки. Это, во-первых, присутствие глухих щелчков почти в каждой песне черношейной каменки и, во-вторых, более низкая граница верхних частот в песнях этого вида. Из других очевидных различий назовем следующие. Внутри песен черношейной каменки обычно выделяются пачки однотипных нот (фигуры) которые, следуя непосредственно друг за другом образуют конструкции, именуемые фразами. Эти фигуры и фразы свободно комбинируются между собой в разных песнях (тип 6, рис. 9). Для черной каменки это явление менее характерно, и у них автономной единицей служит обычно песня в целом. Иными словами, в песнях черношейной каменки выделяются 4 ранга иерархии (нота, фигура, фраза, песня в целом), тогда как у черных — только две (нота и песня — тип 4).

Вероятно, в связи с более сложной структурой песен у черношейной каменки стоит и большая, в среднем, длительность песен этого вида. С этими же различиями связан и неодинаковый характер чередования песен внутри одного сеанса вокализации. У черношейной каменки при чередовании песен постепенно сменяют друг друга определенные фигуры и фразы (рис. 9), а у черных — типы песен в целом. Далее, для черных каменок (особенно, формы *capistrata*) характерны ноты с интенсивной частотной модуляцией типа «вибрато» («трели») и значительно большее, чем у черношейной каменки, использование точных имитаций голосов других животных. Если имитируется однократный сигнал, то в песнях черных каменок он часто выступает у в виде очень короткой песни, включающей только одну «ноту». Такие «одномерные» песни совершенно нехарактерны для черношейной каменки.

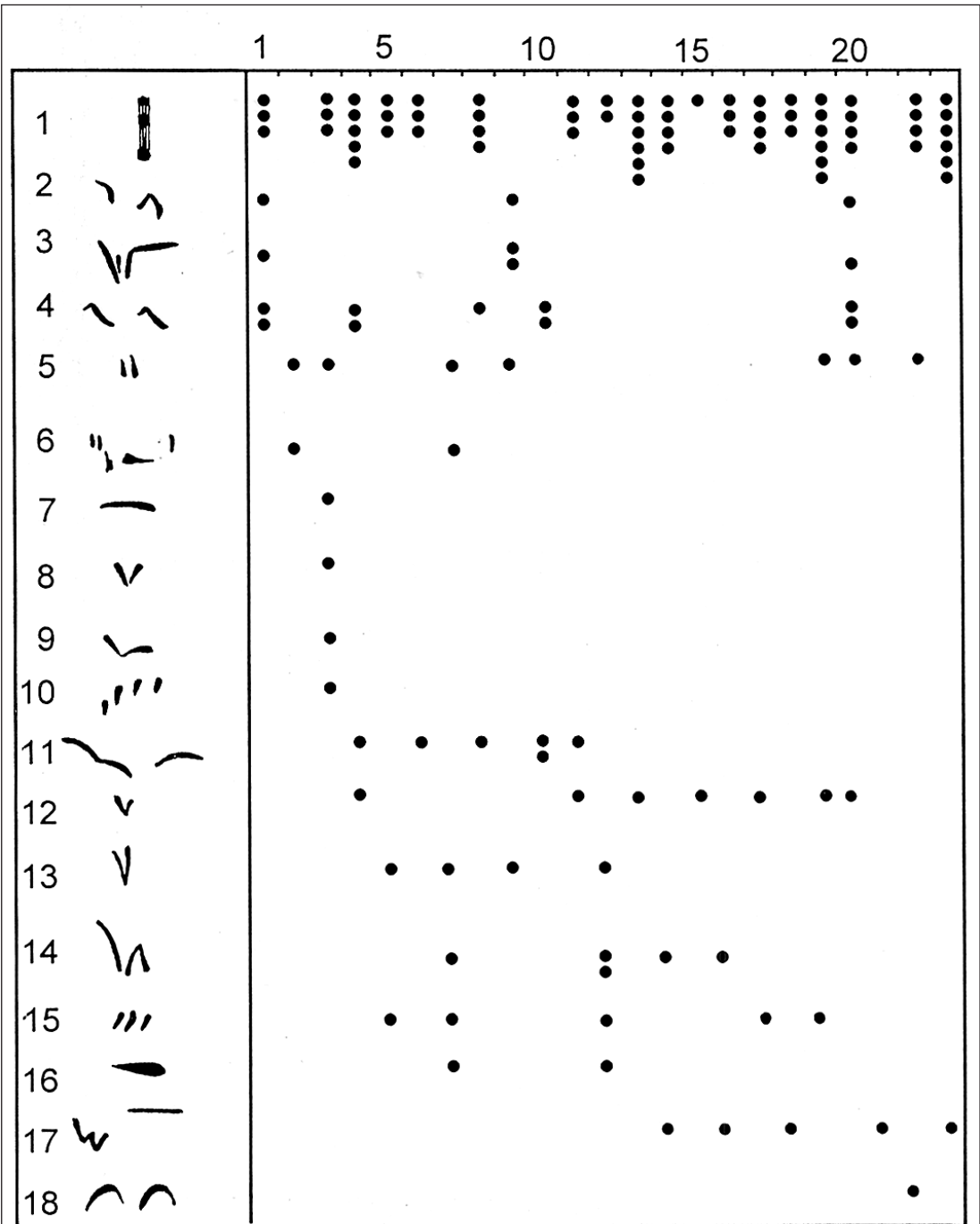


Рис. 9. Комбинаторика в песенном поведении черношейной каменки *Oenanthe finschii*. Слева 17 слогов и «позывка» глухой щелчок (№ 1). Вверху номера 24 последовательных песен.

Таким образом, на примере этих двух видов можно видеть, что межвидовые различия в их вокализации носят не типологический, а *системный* характер. Дивергируют акустические комплексы в целом, но отнюдь не отдельные дискретные сигналы.

Тот же принцип, возможно, в еще более выпуклой форме, прослеживается при анализе дивергенции других типов песен, выполняющих функцию угрозы при территориальных конфликтах или сигнала, обслуживающего контакт половых партнеров перед копуляцией. Функциональное использование разных типов песен, по существу, уникально у каждого вида, причем один и тот же вариант может быть приурочен преимущественно к какому-либо одному типу взаимодействий или же ко многим, совершенно различным. Пара сестринских видов чернопегая каменка и плешанка отличаются от всех прочих детально изученных видов рода присутствием у них весьма своеобразной песенной конструкции, попадающей в категорию «слитных» песен. По характеру звучания этот сигнал можно уподобить стуку пишущей машинки — из-за присутствия в ней многократно повторяющихся серий все тех же глухих щелчков. Анализ сонограмм этих песен позволяет предположить, что здесь одновременно работают два генератора звука, причем один из них воспроизводит серии щелчков, а другой — тоновые элементы песни. Явное отсутствие какой-либо ситуационной специфичности у этого сигнала поразительно, если принять во внимание сложность его акустической структуры.

При анализе дивергентных различий между двумя видами рода каменных дроздов (синего *Monticola solitarius* и пестрого *M. saxatilis*) выявляется картина, весьма сходная с той, какую мы видим у каменок. Мы имеем в виду системный характер наблюдаемых различий, не сводимых к несходству структур, из которых строится песня. Интересно, что короткие рекламные песни в целом гораздо более сходны, нежели гомологичные друг другу ювенильные и тревожные позывки. Характерной особенностью коротких песен пестрого каменного дрозда является их более четко выраженная ритмическая организация.

Гораздо значительнее межвидовые различия в песнях, произносимых самцами в состоянии повышенной социальной активации и отличающихся от рекламной большей длительностью. К числу таких конструкций у синего каменного дрозда относятся удлиненная рекламная песня (сходная по структурным характеристикам с короткой рекламной) и агрессивная песня, которая резко отличается от нее по звучанию. Эта песня воспроизводится как самцами, так и самками в напряженных социальных взаимодействиях при распределениях и защите территорий. Для нее характерна более широкая, чем в рекламной песне, полоса частотного заполнения, уменьшение числа простых тоновых элементов, преобладание звуков типа коротких трелей и вибрато, обилие обертонов. В агрессивной песне выделяются устойчивые по структуре фразы длительностью до 1.7 с, повторяющиеся по много раз кряду в чередовании с другими, более изменчивыми конструкциями. Хотя песня дробится на фрагменты короткими паузами, в целом она воспринимается как слитная и может звучать почти без перерыва до получаса и более.

У пестрого каменного дрозда мы не имели возможности наблюдать что-либо подобное песенным дуэлям у синего, и полагаем, что у этого вида тип агрессивной песни во-

обще отсутствует. У холостых самцов пестрого каменного дрозда, активно рекламирующих территорию, короткая песня часто переходит в удлиненную (особенно во время длительных демонстративных полетов). Этот вариант вокализации по некоторым признакам отдаленно напоминает агрессивную песню синего каменного дрозда. Среди основных особенностей удлиненной песни пестрого каменного дрозда можно отметить следующие: обилие очень коротких нот с мгновенным перепадом частоты (до 3 кГц и более за время порядка 0,01 мс); использование амплитудно модулированных свистовых элементов; явно выраженная «машинная» ритмика. В этом типе песни нередко ритмически повторяются компактные фигуры или достаточно длинные фразы. Кроме того, индивидуальная изменчивость удлиненной песни более выражена, нежели короткой рекламной.

Песни, структурно соответствующие типу рекламных, у обоих видов используются не только при рекламировании территории холостыми самцами, но и в самых разных вариантах взаимодействий самцов с самками. У синего каменного дрозда эти песни иногда воспроизводят и самки, например, в момент осмотра территории при формировании пары (подробности см. Панов, 1990).

7. О причинах различий в степени сходства/несходства видоспецифических систем вокализации.

Сравнительный анализ разнообразия видоспецифических вокализаций в пределах трех таксонов (семейства Сорокопутовые и Овсянковые, подсемейство Дроздовые семейства Мухоловковых) заставляет придти к заключению, что уровень различий в степени сходства/несходства этих поведенческих систем коррелирует очевидным образом только со степенью филогенетической близости сравниваемых видов.

При сравнении рекламных песен шести видов соловьев, уровень обнаруженных различий оказался явно несопоставимым с тем, что мы видим в пределах родов *Oenanthe* и *Monticola*. У соловьев эти конструкции попадают в разные отделы предлагаемой нами классификации. Это тип 6 для соловьев обыкновенного, южного и варакушки, тип 4 для соловья красношейки, подтип 2Б для синего соловья и подтип 3Б для соловья свистуна (рис. 10).

Это обстоятельство заставило предположить, что объединение названных видов в составе единого рода *Luscinia* (Dickinson, 2003; Коблик и др., 2006) не соответствует степени их генеалогической близости. Это предположение нашло подтверждение в недавней работе Сангстера с соавторами (Sangster et al., 2010) по молекулярно систематике семейства Muscicapidae. На основе анализа дивергенции митохондриальной ДНК и нескольких ядерных генов эти авторы предлагают оставить в роде *Luscinia* только три вида (соловьев обыкновенного *L. luscinia*, южного *L. megarhynchos* и варакушку *L. svecica*), вернув первоначальные родовые названия *Calliope* соловью красношейке (*C. calliope*) и *Larvivora* — синему соловью (*L. cyane*) и соловью свистуну (*L. sibilans*). Однако объединение последних двух видов в составе одного рода, по словам самих авторов, не обеспечено надежной поддержкой. Это аргумент в пользу нашего мнения, что по уровню различий в акустическом поведении (а также в окраске) эти два вида скорее диверги-

ровали в большей степени, чем это свойственно конгенеричным видам в других исследованных нами таксонах.

У таксонов, филогенетически удаленных друг от друга, дивергентные различия затрагивают практически все компоненты вокализации. Хорошим примером сказанному может служить пустынная каменка. У этого вида различия затрагивают не только все элементы дефинитивной вокализации (песня и позывки, одна из которых в модифицированном виде оказывается почти постоянным элементом песни — см. выше, б), но также ювенильные сигналы — локаторный и выпрашивания корма у родителей.

Ранее было высказано предположение (Панов, 1999), что пустынная каменка стоит ближе всех прочих представителей рода *Oenanthe* к родственному ему роду *Cercomela rebcbd* (скромные чеканы). Эта мысль находит известное подтверждение при сравнении особенностей поведения пустынной каменки с данными по некоторым представителям скромных чеканов. К сожалению, сведения об их вокализации существуют лишь для двух видов: чернохвостки (*C. melanura* — Cramp, Perrins, 1993; наши данные) и индийского скромного чекана (*C. fusca* — Sethi, Bhatt, 2008).

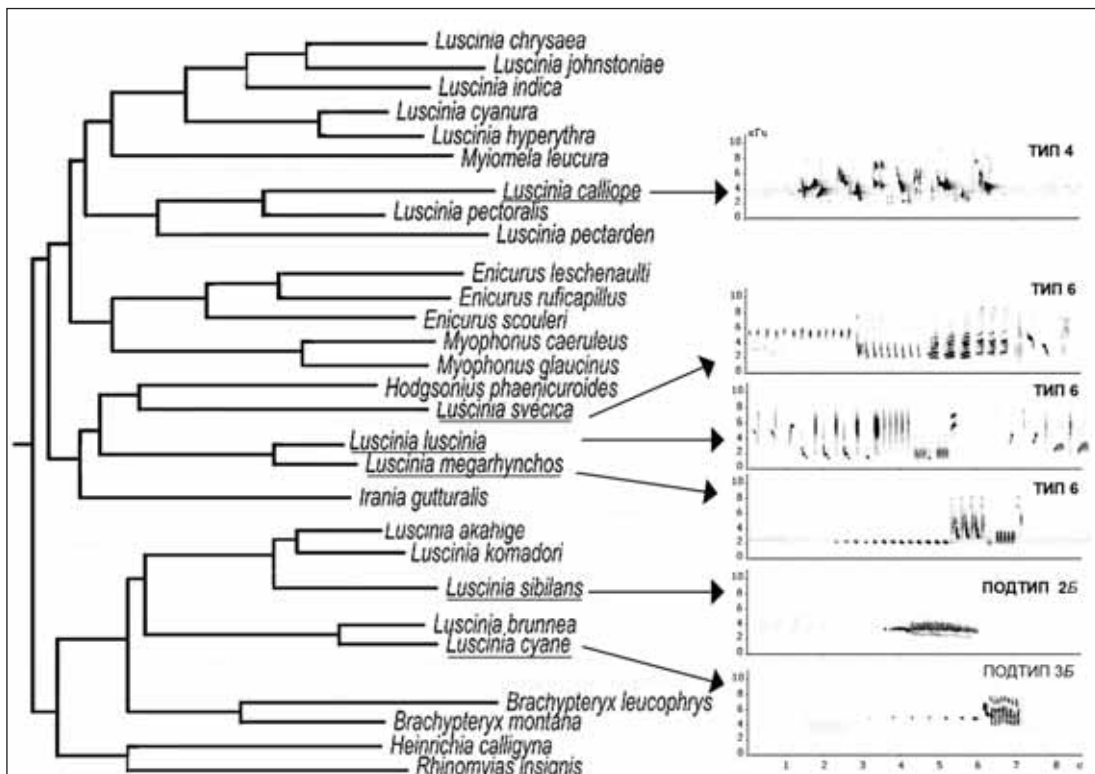


Рис. 10. Позиции 6 видов «соловьев» на филогенетическом дереве, построенном по данным молекулярного анализа (Sangster et al., 2010). Уровни дивергенции в структуре рекламных песен соответствуют степени филогенетической близости видов.

У чернохвостки структура песни еще проще, чем у пустынной каменки. Аналогичный по форме звук, именуемый Сетти и Бхатом «территориальным сигналом», присущ также индийскому скромному чекану. Сходный характер имеют также удлинённые песни пустынной каменки и чернохвостки. У первого из этих видов удлинённая песня самца приурочена к его взаимодействиям с самкой на стадии гнездостроения. В это время можно слышать иной тип песни. Она слитная и включает в себя звуки с разными частотными параметрами, однако самый характерный ее элемент — это та же трескучая трелька, которая присутствует в короткой рекламной песне. В целом эта песня резко уступает в разнообразии удлинённым песням всех прочих видов каменок — как и короткая рекламная песня данного вида в сравнении с теми же у других представителей рода *Oenanthe* (рис. 8).

Аналогичным образом выглядит и удлинённая песня чернохвостки. По существу, это монотонное повторение без пауз короткой рекламной песни, с эпизодическим включением в эти секвенции звуков широкополосного сигнала угрозы. Последний совершенно подобен по структуре звуку с той же функцией у индийского скромного чекана.

Суть этого примера в том, что виды с рекламной песней простой структуры располагаю и малым ресурсом для импровизаций. Здесь мы вновь сталкиваемся с принципом системности в организации акустического репертуара вида.

Устойчивое сохранение в процессе дивергенции таксона общего (системного) характера организации вокальных репертуаров можно проиллюстрировать на примере двух филогенетических линий у сорокопутов рода *Lanius*. Четыре вида, относящиеся к группе серых сорокопутов населяют Северную Африку, большую часть Евразии и Северную Америку, сохраняют полный изоморфизм в структуре видовых акустических систем. Для них, в отличие от всех прочих палеарктических сорокопутов, характерно, в частности, использование в качестве дистантных территориально брачных сигналов так называемой «короткой песни», воспроизводимой в режиме периодической вариативности. У всех четырех видов сохраняется общий тип сигнала тревоги, отличного по акустической структуре от наблюдаемого у видов иных филогенетических линий.

Недавно было показано, что обе эти особенности вокализации унаследованы серыми сорокопутами Голарктики от их предков, населяющих Центральную Африку. Факт генетической преемственности этих двух групп видов, выявленный на основе сравнительных биоакустических исследований (Панов, 2008), подтвержден затем молекулярными данными (Olsson et al., 2010). Он свидетельствует о том, что характер организации акустического репертуара может сохранять черты принципиальной общности на протяжении миллионов лет. При этом, разумеется, частные элементы репертуаров могут претерпевать более или менее заметные преобразования. В данном случае, исходя из имеющихся данных, можно констатировать упрощение структуры коротких песен у более молодых голарктических видов по сравнению с анцестральными африканскими.

Заключение

Задача этой статьи состоит в том, чтобы показать всю условность проведение резкой границы между категориями «позывка» и «песня», а также непродуктивность такого подхода, препятствующего более глубокому проникновению в сущность функционирования видовых акустических систем. При анализе разнообразия вокальных структур мы показали, насколько неработоспособна оппозиция «простота»-«сложность» сигнала. Еще менее убедительны попытки противопоставления «позывок» и «песен» путем разграничения приписываемых им функций.

Причина этих заблуждений, как мы полагаем, лежит в проведении знака равенства между онтологией явления и обозначением его в качестве понятия. Дело тут вот в чем. Процесс познания реальности по необходимости включает в себя в качестве первого этапа анализ явлений, который естественным образом ведет к расчленению исследуемой сущности, однородной на первый взгляд, на некие отдельные. Каждой из них приписывают собственное имя, которое в науке приобретает статус понятия (описываемого этикеткой-термином).

В науках о поведении с их несовершенной методологической базой (пренебрежение исследователями важностью рефлексии) процесс познания часто останавливается на этих результатах анализа, так что термин отождествляется с фрагментом реальности, и мыслится в дальнейшем как некая объективная категория. Именно так формируются парадигмы сознания, которые чрезвычайно устойчиво противостоят любой попытке их переосмысления.

В этологии такой парадигмой оказывается противопоставление «демонстрации» как главного носителя значимой информации всем прочим компонентам «повседневного» поведения (см. критику этой господствующей точки зрения в работе: Панов и др., 2010). Вариант этой парадигмы — противопоставление «танца» пчел, как носителя содержательной информации, всем прочим компонентам их социального поведения (Wenner, Wells, 1990).

К тому же классу явлений приходится отнести и устойчиво удерживающееся в сознании орнитологов противопоставление категорий «песня» и «позывка» (в качестве примера см. Marler, 2004). Мы расцениваем это как свидетельство того, что исследования в этой области этологии остановились на стадии поверхностного анализа и никак не продвинулись на пути к синтезу. А тот должен по необходимости вести к уничтожению резких границ между устойчивыми мысленными конструкциями. Эти последние есть порождения языка описания, который по необходимости дискретен, и продвижения в сторону адекватного понимания реальности, континуальной по своей сути.

Литература

Вепринцев Б.М., Вепринцева О.Д., Рябицев В.К. и др. 2007. Голоса птиц России. Ч.1.: Европейская Россия, Урал и Западная Сибирь: Звуковой справочник определитель. Сопроводительный буклет и mp3-диск. Екатеринбург.

- Иваницкий В.В. 2007. Принципы организации и направления эволюции рекламной вокализации у птиц с нерегламентированной длительностью песни. С. 9–10 в: IV Всероссийская конф. по поведению животных. Сб. тезисов. М.: Тов-во научных изданий КМК.
- Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М. 2008. На рубеже между слитной и раздельной песней: рекламная вокализация чернобрововой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*, Sylviidae). Зоол. журн. 87(9): 1348–1360.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Бочкарева Е.Н. 2009. Структура рекламной вокализации садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Sylviidae): существует ли очередность разных песен у видов с богатым репертуаром? Зоол. журн. 88(3): 326–338.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. Список птиц Российской Федерации. М.: Тов-во научных изданий КМК. 281 с.
- Опаев А.С. 2010. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка»). Автореф. дис. канд. биол. наук. М. 24 с.
- Панов Е.Н. 1973. Взаимоотношения двух близких видов овсянок *Emberiza citrinella* L., *E. leucocephalos* Gm. в области их совместного обитания. С. 261–294 в: *Проблемы эволюции*. Т. 3. Новосибирск: Наука.
- Панов Е.Н. 1990. Сравнительный анализ поведения синего каменного и пестрого каменного дроздов (*Monticola solitarius*, *M. saxatilis*). Зоол. журн. 69(4): 65–77.
- Панов Е.Н. 2008. *Сорокопуты мировой фауны. Экология, поведение, эволюция*. М.: КМК. 650 с.
- Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae). Зоол. журн. 83(4): 464–479.
- Панов, Е.Н., Павлова, Е.Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 1. Моторные компоненты. Зоол. журн. 86 (6): 709–738.
- Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., Непомнящих В.А. 2010. Сигнальное поведение журавлей (стерх *Sarcogeranus leucogeranus*, даурский *Grus vipio*, японский *Grus japonensis*) в свете гипотезы ритуализации. Зоол. журн. 89(8): 1–29
- Bergmann H.-H. Helb H.-W. 1982. *Stimmen der Vugel Europas*. München Wien Zürich: BLV Verlagsgesellschaft, 416 S.
- Bhattacharya H., Cirillo J., Todt D. 2008. Universal features in the singing of birds uncovered by comparative research. *Our Nature*, 6: 1–14.
- Catchpole C.K. 1976. Temporal and sequential organization of song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*). *Behaviour* 59(3–4): 226–246.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. *Bird songs. Biological themes and variations*. Cambridge. 335 p.
- Cramp, S. (ed.) *Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic*. V. 5. Oxford, New York: Oxford University Press.
- Dickinson, E. C. (Ed.), 2003. *The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world*. 3rd edition. London: Christopher Helm. 1039 p.
- Hultsch H., Todt D. 1998. Hierarchical learning and development of song. P. 275–303 in: *Animal cognition in nature*. Eds Pepperberg I., Balda R., Kamil E. N.Y.
- Lemon R.E., Cotter R., MacNally R.C., Monette S. 1985. Song repertoires and song sharing by American Redstarts. *Condor* 87(4): 457–470.
- Lister M. D. 1953. Secondary song: a tentative classification. *British Birds* 46(4): 139–143.
- Marler, 2004. Bird calls: their potential for behavioral neurobiology. Pp. 31–44 in *Birdsong*. Ann. NY Acad. Sci. 1016.
- Marler P., Tamura M. 1962. Song «dialects» in three populations of white-crowned sparrows. *Condor* 64: 368–377.

- Olsson U., Alström P., Svensson L., Mansour A., Sundberg P., 2010. The *Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum—taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories. *Mol. Phylogenet. Evol.* 55: 347–357.
- Podos J., Peters S., Rudnický T., Marler P., Nowicki S. 1992. The organization of song repertoires in song sparrow: theme and variation. *Ethology* 90: 89–106.
- Panov E.N. 2005. Wheatears of the Palearctic. *Ecology, behaviour and evolution of the genus Oenanthe*. Moscow-Sofia: Pensoft. Pensoft. 439 p.
- Sangster G., Alström P., Forsmark E., Olsson U., 2010. Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 57: 380–392.
- Sethi, V.K. and Bhatt, D. 2008. Call repertoire of an endemic avian species, the Indian Chat *Cercomela fusca*. *Current Science*. 94(9): 1173-1179.
- Shiovitz, K.A. (1975) The process of species-specific song recognition by the Indigo bunting *Passerina cyanea*, and its relationship to the organization of avian acoustical behaviour. *Behaviour* 55(1-2): 128-179.
- Todt D., Hutch H. 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory. *Biol. Cybern.* 79: 487–500.
- Ullrich, B. (1971) Untersuchungen zur Ethologie und Ökologie des Rotkopfwurgers (*Lanius senator*) in Südwestdeutschland im Vergleich zu Raubwürger (*L. excubitor*), Schwarzstirnwürger (*L. minor*) und Neuntoter (*L. collurio*). *Vogelwarte* 26: 1–77.

Панов Евгений Николаевич
 Профессор, доктор биологических наук
 Институт проблем экологии и эволюции РАН
 panoven@mail.ru

Опаев Алексей Сергеевич,
 научный сотрудник лаборатории сравнительной
 этологии и биокоммуникации ИПЭЭ РАН
 opaev@rambler.ru