

А.С. ОПАЕВ

Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала»¹ влечет за собой смену его функции?

Песня птиц — это полифункциональный сигнал, который обслуживает одновременно все без исключения популяционные процессы. В работе приведен критический анализ полярной (в методологическом плане) точки зрения, согласно которой разным вариантам песен данного вида приписываются более узкие функции (например, одни типы песен адресованы самцам, а другие — самкам). Речь идет о проявлениях нестационарности в пении, при котором некоторые его характеристики меняются в зависимости от стадии гнездового цикла и/или ситуативно. Эти проявления касаются как структуры отдельных композиций [(1) разный темп трансляции песен разных типов и (2) использование усеченных песен], так и более интегральных параметров песенного цикла [(3) характер вариативности, то есть частота обновления напева, и (4) количество песен в единицу времени]. Нестационарность пения и ее возможные причины обсуждается на примере представителей 8 семейств (Дроздовые, Славковые, Древесницевые, Овсянковые, Кардиналовые, Трупиаловые, Вьюрковые, Ткачиковые). Показано, что во всех случаях такие проявления носят континуальный характер, что не позволяет приписывать принципиально различные функции крайним звеньям континуума (то есть ответ на вынесенный в заглавие вопрос отрицательный). Важно также, что временная организация секвенций может быть не менее (если не более) важным показателем, позволяющим дифференцировать разные типы вокализаций, чем структура отдельных песен («сигналов»). Поэтому скорее именно последовательности (а не единичные вокализации) выполняют коммуникативную функцию.

A.S. Opaev. Bird song: if changes in signal structures always results in transformation in their function? Bird songs are multifunctional signals, and different components of song bouts (episodes of singing) appear to be equal in their function. There a critical analysis is given of the opposite (in methodological approach) point of view, according to which different song types in species' repertoire function in different ways (some of them are addressed to females, while others are translated to males). This concept is based on data showing variations in song structure and/or in organization of song bouts at different stages of the breeding cycle, as well as in different behavioral context. In the first case, the prevalence of the certain song types is observed or unfinished (partial) songs are present. In the second case, variations concern the type of singing (immediate or eventual variety) and rate of singing. Character of these variations were examined by the a number of examples of singing in bird species belongin to the eight families (Turdidae, Sylviidae, Parulidae, Emberizidae, Cardinalidae, Icteridae, Fringillidae, Ploceidae). It is shown that, in all cases analyzed, such variations within a song bout are continuous, not discrete. So that it is improbable that the extremes of this continuum may bear different communication functions. I suggest that the rhythmic parameters of the song sequences as a whole seems to be much more important characteristic permitting receiver to discriminate between different vocalization, as compare to structural characteristics of the individual songs. This conclusion is in agree with an idea that the true communicative units is represented by a whole song sequences, not by a song of the particular structural type.

Акустическое поведение воробьинообразных птиц — это весьма популярный объект этологических исследований. В нем традиционно выделяют два класса компонент. Это, во-первых, относительно простые генетически запрограммированные структуры, наде-

¹ О разных трактовках понятия «сигнал» см. статью Е.Н. Панова в этом номере журнала.

ленные, как принято думать, вполне определенным функциональным значением — так называемые «позывки». Во-вторых, «песни» — более сложные вокальные секвенции, формирующиеся в той или иной степени на основе научения и свойственные почти исключительно певчим воробьиным птицам (подотряд Oscines). В отличие от позывок, эти конструкции полифункциональны, а среди главных их функций называют маркирование и охрана участка и привлечение самки. Однако разделение названных категорий акустического поведения птиц весьма условно и препятствует более глубокому анализу такого поведения в целом (подробнее см.: Панов, Опаев, 2011). Причина этих заблуждений восходит к постулатам классической этологии, в частности, к идее, согласно которой главным носителем содержательной информации служат так называемые «демонстрации», противопоставляемые в этом качестве всем прочим компонентам поведения. Иными словами, из фиксируемого исследователем «поведенческого потока» произвольно выделяются некие акции, каждая из которых уникальна в функциональном отношении.

В настоящей работе я продолжу критический анализ этой точки зрения, избрав в качестве примера ряд исследований песенного поведения некоторых видов воробьинообразных птиц. Традиционно песню рассматривают как полифункциональный сигнал, который обслуживает одновременно все без исключения популяционные процессы. В тоже время в последнее время существует тенденция приписывать разные, более узкие функции тем или иным вариантам песен данного вида, различающимся по своим структурным характеристикам. Идея состоит в том, что отправитель сигнала адресует тот или иной структурный вариант разным категориям конспецификов (например, самцам либо самкам). Таким образом, неявно предполагается способность особи-приемника выборочно реагировать на порции вокализации, различающиеся лишь в частных структурных деталях.

На нескольких примерах исследований, отстаивающих эту точку зрения, я попытаюсь проанализировать, насколько убедительны эмпирические данные, на которых она основывается. Затем будут рассмотрены аргументы в пользу представлений, согласно которым организация песенного цикла в целом, а не отдельных его компонент, может быть определяющим фактором адекватного восприятия транслируемой информации конспецификами и, соответственно, главным детерминантом их ответной реакции на поступающий вокальный сигнал. В заключение будут приведены некоторые соображения методологического характера, которые вытекают, на мой взгляд, из материалов проанализированных литературных источников.

Действительно ли структурно различные варианты песен обладают разными функциями?

В песенных репертуарах самцов некоторых видов выделяют две категории конструкций, одни из которых выполняют функцию привлечение самок, а вторые регулируют территориальные взаимоотношения данного самца с его соседями того же пола. Считают, что эти варианты видоспецифической песни обычно исполняются самцом в разное время, хотя, подчас, на протяжении одного дня или даже внутри единого сеанса пения. В последнем случае элементы, адресуемые самками и самцам и различные по структуре, присутствуют внутри данной песенной последовательности в разных процентных соотношениях.

Американские славки, или древесницы (сем. Parulidae)

У многих видов этого семейства (роды *Vermivora*, *Parula*, *Dendroica*, *Mniotilta* и *Setophaga*) в вокальном репертуаре самцов выделяют два «типа» песен (I и II, или A и B). Сеанс пения самца — это чередование коротких (длительностью около 2—5 с) стереотипных песен, разделенных четко выраженными паузами. Каждая песня представляет собой секвенцию из одной или немногих (до 3—4) гомотипических серий, образованных чаще всего тоновыми, зачастую частотно-модулированными посылками. Репертуар каждой особи включает в себя несколько вариантов песен (до 10—20), из которых одна (но у некоторых видов — несколько) относится к типу I, а все прочие к типу II.

Структурные различия между песнями разных типов в целом не велики. Они сводятся к двум крайним вариантам.

У американской горихвостки (*Setophaga ruticilla*) песня состоит из одной (редко двух) гомотипической серии, включающей 3—8 частотно-модулированных посылок. В репертуаре каждого самца обычно не более 10 типов песен (Lemon et al., 1985). Песни типа I характеризуются присутствием одной или двух терминальных (неповторяющихся) нот, поэтому такие конструкции именуют также «песнями с окончанием» (accented ending songs). В этом их отличие от песен типа II, не имеющих такового конечного элемента (unaccented ending songs). Характер исполнения названных вокализаций различается в том отношении, что секвенции песен типа I (всего один вариант в репертуаре данного самца) содержат повторения лишь однотипных конструкций (AAAA...), а при исполнении песен типа II самец избегает этого. То есть организация цикла построена по принципу непрерывной вариантивности (ABC...) (Lemon et al., 1985; MacNally, Lemon, 1985).

У древесниц рода *Dendroica* различия между рассматриваемыми типами песен выражены в меньшей степени, поскольку здесь тот или иной вариант не обладает специфической в смысле присутствия либо отсутствия терминальных нот. Так, у желтой древесницы (*D. petechia*) различия между двумя вариантами сводятся к следующему. По сравнению с песнями типа II, конструкции типа I имеют максимум концентрации энергии в более высокочастотной области, что особенно справедливо по отношению к первой гомотипической серии из двух—трех, из которых состоит каждая песня (иногда присутствует и терминальная нота). Кроме того, наблюдается более значительное усиление амплитуды звучания в начале песни, при переходе от первой ноты к последующей (рис. 1). Однако эти различия отнюдь не носят абсолютного характера. Как отмечает сам автор, «значительное перекрытие параметров двух категорий песен в репертуаре как отдельного взятого самца, так и всей популяции в целом, свидетельствует, что дискриминация каждой отдельной песни не всегда возможна» (Spector, 1991, p. 47). Кроме того, песни типа I у некоторых самцов фактически идентичны песням типа II у других, и наоборот.

Сказанное иллюстрирует рис. 1, взятый из обсуждаемой работы. Здесь видно, что песни разных типов, по сути, идентичны, различаясь главным образом, амплитудой звучания и связанными с этим спектральными характеристиками. Поэтому вполне можно предположить, что песни типа I — это не более, чем варианты песен типа II, исполняемые не в полный голос. Таким образом, подробное описание песенного поведения желтой древесницы, приведенное в статье Спектора, не дает, на мой взгляд, оснований для суждения о наличии четко выраженных категорий (I и II) песен у этого вида. Скорее они связаны друг с другом континуальными переходами.

Характер исполнения песен различных типов сходен с тем, который имеет место у американской горихвостки (см. выше). Именно, песни типа I воспроизводятся в моно-

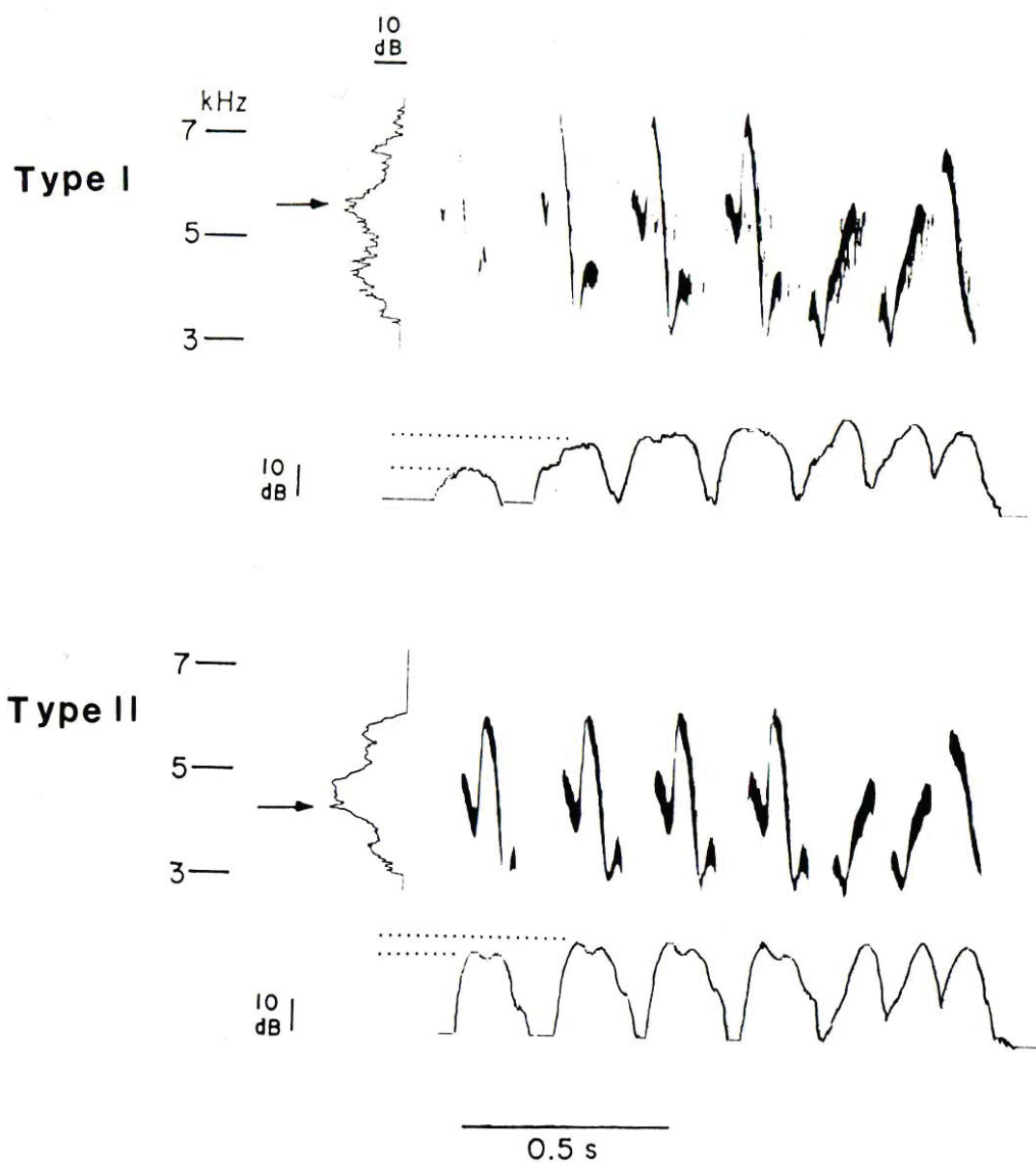


Рис. 1. Сонограммы (показаны частотные характеристики и амплитуда) песни типа I (вверху) и типа II одного самца желтой древесницы. Из: Spector, 1991: 38.

тонном режиме, а для секвенций типа II характерны частые смены напева. Кроме того, песни I следуют с замедленным темпом, так что паузы между последовательными песнями более продолжительны.

Что касается **функциональных** различий между двумя типами песен древесницы, то здесь высказывались две точки зрения. Они начали конкурировать друг с другом сразу

же после того, как рассматриваемый феномен был описан у древесниц впервые (Morse, 1970; Lein, 1972).

Первая из них, принимаемая сейчас большинством орнитологов (см., например, Catchpole, Slater, 2008), обозначена в преамбуле к данному разделу. Она состоит в том, что разным «типам» песен приписывают принципиально различные функции. По мнению других авторов, различия между «типами» (континуальные по своей природе) сводятся к различной интенсивности неспецифической мотивации (= возбуждения) (см., напр., Ficken, Ficken, 1965), причем функциональную роль играют не столько структурные особенности песни как таковой, сколько характер исполнения песенной секвенции — монотонный или же с частыми сменами напевов (см., напр., Staicer, 1989).

Обоснования этих конкурирующих гипотез дают обычно с привлечением двух групп данных. Во-первых — это ситуационная приуроченность. Так, у желтой древесницы при взаимодействиях самцов с самками песни типа I использовались в 77% случаев, а при конфронтациях самцов соответствующее значение для песен типа II — 78% (Spector, 1991). Однако, более детальный анализ (Ficken, Ficken, 1965), выполненный на трех видах семейства Parulidae (в том числе — на желтой древеснице) выявил более интересную картину (табл. 1). Прежде всего, встречаемость песен разных типов зависит от фазы гнездового цикла. В самом его начале, еще до появления самок, абсолютно преобладают секвенции песен I. А после вылупления птенцов самцы всех видов исполняют фактически исключительно песни типа II. Переход между указанными «режимами» осуществляется постепенно и у разных видов на разных фазах гнездового цикла. Так, у американской горихвостки значительное число песен типа II можно услышать уже сразу после появления самки — при формировании пары, а для двух видов древесниц это становится характерным лишь после завершения гнездообразования (табл. 1).

Таблица 1. Частота встречаемости (в %) разных типов песен в зависимости от стадии гнездового цикла (А–В) и контекста (Г) у двух видов древесниц рода *Dendroica* и американской горихвостки (*Setophaga ruticilla*). Из: Ficken, Ficken, 1965, с изменениями.

	А) до появления самок		Б) формирование пары – начало гнездообразования		В) завершение гнездообразования		Г) после территориальных конфронтаций	
	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>D. pensylvanica</i>	95	5	91	9	50	50	3	97
<i>D. petechia</i>	96	4	95	5	58	42	18	82
<i>S. ruticilla</i>	95	5	59	41	50	50	0	100

Если говорить о поведении самцов этих видов при территориальных конфронтациях, то в типичном случае они носят вполне миролюбивый характер и приурочены к границам участков. После их завершения самцы исполняют песни типа II (табл. 1). Иное раз-

витие событий имеет место в тех редких случаях, когда посторонний самец вторгается на участок резидента. Последний немедленно его прогоняет, после чего от него можно услышать песни типа I (Ficken, Ficken, 1965). Таким образом, по мнению этих авторов, тип вокализации связан с мотивационным состоянием их отправителя. Именно, песни типа I отражают более высокую степень возбуждения, которая постепенно снижается по ходу сезона гнездования.

Другой подход ориентирован на результаты экспериментов с трансляцией звукозаписей. Действительно, на ряде видов древесниц показана дифференцированная реакция на трансляцию песен разных типов — самцы более активно реагируют на песни типа I, выполняющие как считаются, территориальную функцию. Однако в некоторых случаях данные противоречивы. Так, в одном исследовании (Ficken, Ficken, 1970) самцы американской горихвостки реагировали на проигрывание песен в соответствии с предсказаниями, высказанными в более ранней статье тех же авторов. В другом исследовании никаких различий между использованием двух типов песен обнаружить не удалось (MacNally, Lemon, 1985).

Все сказанное заставляет принять вторую из озвученных выше точек зрения на функциональное значение типов песен у американских славков. Именно, структура песен и организация образуемых ими секвенций может сигнализировать о мотивационном состоянии особи, их издающей, отчасти характеризуюсь также определенной контекстной приуроченностью. Но говорить о четком функциональном значении такого поведения, и в особенности отдельных его компонент (единичных песен), не правильно.

*Камышевки рода *Acrocephalus* (сем. *Sylviidae*)*

Рекламная вокализация некоторых камышевок рода *Acrocephalus* является хорошим примером континуальности в структурах вокализаций, которым нередко пытаются приписать разные функции.

Так, в репертуаре песен дроздовидной камышевки (*A. arundinaceus*) выделяют две **структурные** категории: песни длинные и короткие. Термин «короткие песни» (short song) был введен при анализе песен этих птиц Кэтчполом, который противопоставил их типичным рекламным «длинным песням» (long song — Catchpole, 1983). В действительности, короткие песни представляют собой не что иное как длинные, «редуцированные» до их вступительной части. При этом в ряде случаев первые состоят всего лишь из одного звука и потому их легко можно рассматриваться в качестве той категории структур, которые традиционно именуется «позывками» (подробности см.: Опаев, в печ.). В названной работе показано, в частности, что короткие песни являются структурным связующим звеном между «типичными» длинными песнями, с одной стороны, и позывками, с другой.

Сейчас для нас важно то, что между типичными рекламными (= длинными) и короткими песнями можно найти всю гамму постепенных переходов (рис. 2). Длинные и короткие конструкции встречается подчас даже в одном сеансе вокализации, разделенные интервалом менее минуты. Можно полагать, что степень «редукции» длинных песен (вплоть до единичного звука) связана с уровнем мотивации самца, наибольшим в присутствии самки. Подтверждением этому служит то обстоятельство, что именно короткими песнями самцы чаще всего обмениваются при территориальных конфликтах, то есть в ситуациях, которые также, по-видимому, характеризуются высоким эмоциональным напряжением.

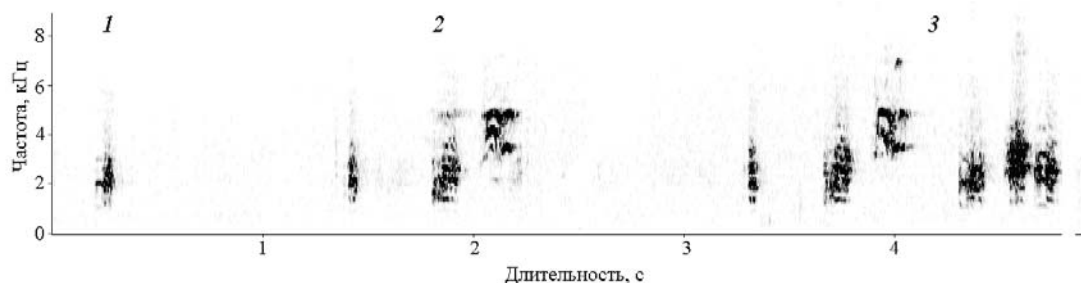


Рис. 2. Типичная короткая песня (1) и различные варианты «укороченных» рекламных (длинных) песен (2–3), демонстрирующие переходы между названными категориями. Из непрерывной фонограммы туркестанской камышевки.

Кэтчпол предполагает, что **функция** длинных песен состоит в привлечении самки, тогда как короткие служат преимущественно регулированию взаимоотношений между самцами (Catchpole, 1983). Кажущееся подтверждение этому можно усмотреть в динамике соотношения длинных и коротких песен на разных стадиях гнездового цикла. Однако, на мой взгляд, причинно следственные связи здесь имеют иной характер. Длинные песни исполняют преимущественно холостые самцы, у которых общий уровень неспецифической активации наиболее высок, а интенсивная вокализация адресована в равной мере самкам и потенциальным территориальным конкурентам. После формирования пары песенная активность резко падает, и наиболее характерными становятся короткие песни. Дроздовидной камышевке свойственна факультативная полигиния. После того, как самка приступает к насиживанию кладки, большинство самцов возобновляет активное пение (пытаясь привлечь вторую самку) — и длинные песни опять начинают преобладать. В это время самцы активно поют чаще во вторичном центре активности, в стороне от гнезда первой самки. Но если самец возвращается к своей партнерше, превалирующим типом их вокальных сигналов снова становятся короткие песни (мои данные).

Похожая дифференциация репертуара описана и у вертлявой камышевки (*A. paludicola*). У этого вида выделяют три типа песен: А, В и С (Catchpole, Leisler, 1989). Последнее — наиболее сложные и исполняют их самцы чаще во время токовых взлетов. Что касается двух других вариантов, то они построены много проще. Песни типа А состоят всего из одной гомотипической серии звуков, а песни типа В — из двух (причем первая из них идентична целой песне типа А). Показано, что в ходе сеансов активной вокализации преобладают песни В и С. Но если резиденту проиграть через динамик видоспецифичную песню (имитируя, таким образом, вторжение посторонней особи), преобладающим типом вокализации становится песни типа А — то есть усеченный вариант песен В. Таким образом, песня типа А выполняет (по мнению авторов рассматриваемой работы) территориальную функцию. А песни типа С направлены на привлечение самки. Это заключение было подтверждено и экспериментально (Catchpole, Leisler, 1996). Так, в авиарии самки вертлявой камышевки активнее реагируют на песню С, в сравнении с А и В.

Таким образом, в обоих рассмотренных выше случаях вокализации, наделяемые разными функциями, объединены в единый континуум, структурно обусловленный степенью «редукции» наиболее полного варианта песни.

Красноногая вдовушка (Vidua chalybeata — сем. Ploceidae)

Индивидуальные песенные репертуары самцов вдовушек распадаются на несколько четко ограниченных типов песен, каждая длительностью несколько секунд. Один тип песни аналогичен таковому у вида-воспитателя вдовушек (астрильдов Estrildidae), а прочие — видоспецифичны. Последние при этом характеризуются выраженной диалектной изменчивостью, будучи одинаковыми у птиц каждой данной популяции. Так, в изученном Пейном поселении красноногих вдовушек в Замбии каждый самец обладал (за незначительными исключениями) четырнадцатью вариантами видоспецифических песен, идентичными у всех самцов. Кроме того, имелся один вариант песни, заимствованный у вида-воспитателя (Raupе, 1979).

Поющий самец вдовушки, сидя на своем песенном посту, исполняет все без исключения варианты песен из репертуара, используя при этом режим периодической вариативности. Но некоторые типы песен исполняются «в паре», то есть нередко наблюдается ситуация, когда серии их чередуются (по принципу АААВВВВВВВ...).

Оказалось, что некоторые типы песен неслучайно ассоциированы с тем или иным вариантом поведения самца до или после пения (всего выделено 10 вариантов). Но число таких связей в целом не велико. Так из 42^2 возможных комбинаций «тип песни/ поведение самца после пения» неслучайная связь выявлена в только в 5 случаях³.

Таким образом, здесь можно говорить о некоторой нестационарности пения. Суть ее в том, что процентное соотношения некоторых типов песен из репертуара меняется от случая к случаю.

Рисовый трупил, или боболинк (Dolichonyx oryzivorus — сем. Icteridae)

Рекламная вокализация каждого самца рисового трупила включает два типа песен — альфа и бета (Wittenberger, 1983). Каждая из них имеет разные вступления и идентичную основную часть. Последняя включает в себя два условных компонента — «свистовой» и «щебечущий». Альфа-песни отличаются более длинным вступлением (около 2 с при общей длительности песни около 6 с), а для бета-песен эти показатели составляют, соответственно, около 1 и 4 с. Оба типа могут исполняться также в виде неоконченных, оборванных композиций (partial song). Кроме того, имеются также составные песни (compound song), каждая из которых может начинаться с альфа- или бета-песни, за которой следуют (без паузы) альфа-песни, целые или фрагментированные.

Контекстуальные различия между альфа- и бета-песнями очень слабы. Речь идет о соотношении тех и других в различных поведенческих контекстах: анализ показал, что чаще это отношение равно примерно 1 : 1, лишь иногда незначительно отклоняясь. Единственное яркое различие между песнями разных типов касается токового полета: оказалось, что, взлетая⁴, самцы исполняют альфа-песню в 94% случаев. Что касается использования усеченных песен, то данные здесь более показательны. Выяснилось,

² Рассматриваются только те варианты поведения, для которых общее число записанных песен не меньше 28.

³ Однако в работе Пейна имеется статистическая неточность. Выявляя связь между (1) типом песни и (2) контекстом, он использовал уровень значимости $p < 0.05$, не делая поправку на множественные сравнения. Поэтому не исключено, что достоверных связей будет еще меньше. К сожалению, я не могу это проверить, поскольку в работе не указаны полученные для каждого теста значения p .

⁴ Вокализацию собственно во время токового полета автор рассматриваемой работы не анализировал из-за трудностей в получении репрезентативных фонограмм.

что «песни⁵ редуцированы в наименьшей степени в ситуациях, когда неприкосновенность территорий самцов подвергается максимальной угрозе со стороны конкурентов, а в наибольшей — в противоположной ситуации, либо когда самцы ухаживают за самками» (Wittenberger, 1983: p. 178). На основе этих данных автор предположил, что заключительная, «щебечущая» часть песни выражает агрессию. Мне же хочется видеть здесь аналогию с приведенными выше материалами, касающимися камышевок. Именно, степень редукции песни связана с неким мотивационным состоянием отравителя (но, в противоположность камышевкам, у боболинка при территориальных конфронтациях песня укорочена в наименьшей степени).

По моему мнению, приведенные выше данные свидетельствуют, что нет никаких оснований считать, что структура песни *per se* выступает в качестве некой информационной структуры. Действительно, как я попытался показать, различия между секвенциями песен разных типов имеют (1) континуальный характер и/или (2) касаются не только структуры конкретной песни, но всей их последовательности. Дело в том (и это очень важно), что в одной последовательности могут присутствовать песни, *a priori* относимые к разным типам, так что разные секвенции различаются скорее частотой встречаемости различных вариантов.

Существует ли функциональная неоднородность разных фрагментов песни?

До сих пор речь шла преимущественно о песнях, взятой как единое целое. Рассмотрим теперь примеры функциональной неоднородности на более низких уровнях интеграции песенных конструкций. Именно, на уровне нот или их простых комбинаций (слов). В фокусе здесь будут те материалы, на основании которых некоторые авторы высказывают мнению о различном функциональном значении разных типов нот или слов в составе песни.

Начальная часть песни («зачин»)

В рекламной песне ряда видов птиц эта вводная ее часть довольно отчетливо выделяется по структурным характеристикам. У таких видов, как варакушка (*Luscinia svecica*), соловьи (*L. luscinia*, *L. megarhynchos*) и тонкоклювая камышевка (*Acrocephalus melanopogon*) запевка (или зачин) представляет собой серию длинных свистовых нот, за которой следует конструкция, состоящая из серий коротких, часто широкополосных звуков с малым количеством повторов (принцип непрерывной вариативности). Структурное своеобразие *начального фрагмента песни* натолкнуло некоторых орнитологов на мысль о том, что его функция отлична от той, которую выполняет все то, что за ним следует. Для обоснования этой идеи указывают на то обстоятельство, что зачин присутствует не во всех песнях. Так, у тонкоклювой камышевки, она отмечена только в 48% проанализированных песен (Иваницкий, Бочкарева, 2008). В то же время, нередки и песни, состоящие только из зачина.

Оказалось, что у тонкоклювой камышевки доля песен, состоящих исключительно из зачина, сокращается после формирования пары. Особенно это характерно для периода копуляции, после чего доля песен, включающих основную часть или состоящих только из нее, несколько возрастает. Эксперименты с трансляцией показали, что самцы реже пытаются атаковать динамик в том случае, если им транслировать песни, в которых ам-

⁵ Речь идет об обоих типах песен, но указывается, что при прочих равных условиях усеченные бета-песни удастся услышать реже.

плитуда звучания зачина искусственно усилена (Fessl, Hoi, 1996). По мнению этих авторов, полученные ими данные свидетельствуют о том, что (1) основная часть песни направлена на привлечение самки, а (2) зачин выполняет функцию «отпугивания» конкурентов.

Эти выводы выглядят преждевременными, поскольку возможны и другие интерпретации. Так, совершенно не исключено, что после формирования пары и особенно в период фертильности самки, рекламная вокализация самца редуцируется (как это имеет место у дроздовидной камышевки — см. выше), чем и объясняются полученные различия. Но если у дроздовидной камышевки редуцируется основная часть песни (вплоть до короткой песни, каковую можно рассматривать в качестве зачина), то у тонкоклювой имеет место обратная картина.

Из всего сказанного можно заключить, что на некоторых стадиях гнездового цикла и/или в тех ситуациях, для которых характерны изменения общего мотивационного состояния, в пении самца более характерными становятся усеченные варианты «типичных» песен. Конкретный способ такой редукции (начальная или заключительная части песни), ровно как и временная/контекстуальная динамика могут быть различны у разных видов, как это было показано выше.

Изменчивость характера песенных циклов в зависимости от контекста

Перейдем теперь от рассмотрения изменчивости структуры отдельных песен к анализу направлений изменчивости в организации песенного поведения на более высоких уровнях интеграции.

Характер вариативности

Одно из главных проявлений изменчивости песенных последовательностей — это характер вариативности в чередовании разных вариантов дискретных песен. При этом принцип периодической вариативности (AAAABVCC...) противопоставляется другому, именуемому непрерывной вариативностью (ABCD...). Как упоминалось выше, оба типа секвенции могут быть свойственны песенному поведению самцов одного и того же вида. Так, у американских славков (Parulidae) песни типа I исполняются в виде монотонных серий (AAAA...), а для песен типа II характерна скорее непрерывная вариативность.

У большинства же прочих видов певчих птиц изменения характера вариативности касаются песенных последовательностей, построенных из одних и тех же типов песен. При этом очевидно, что вариативность меняется континуально, хотя в большинстве работ это явление специально не обсуждается. Чаще всего сокращение числа последовательных повторов однотипных песен связывают с увеличением «агрессивности» или с нарастанием общего возбуждения (например, при взаимодействии с самкой).

Например, репертуар каждого самца кардинала *Cardinalis cardinalis* включает 8—12 типов песен, исполняемых в режиме периодической вариативности. Было показано, что во время конфронтаций с соседними самцами частота смены напева несколько возрастает: сокращается число повторений однотипных песен (Ritchison, 1988).

Песня обыкновенной завирушки (*Prunella modularis*) — это композиция длительностью около 2—5 с, состоящая из 1—5 стереотипных фраз (всего в репертуаре каждого самца их 10—15). В процессе пения различные фразы могут комбинироваться в целые песни с определенной степенью свободы. Социальная организация завирушки в Англии (где ее интенсивно изучали) необычна (Davies, 1990). Территориальное поведение вы-

ражено у птиц обоих полов. Весной на участке самки поселяется самец, который затем также участвуя в охране этой территории. Соответственно, пение при формировании пары играет здесь подчиненную роль. В случае полигинии участок самца покрывает территории двух самок. В противоположной ситуации наблюдается полиандрия. Но нередки и случаи полигинандрии, когда брачные взаимодействия связывают группу, в которой присутствуют по две (реже 3—4) особи каждого пола.

Для завирушки показано, что частота обновления фраз в песне зависит от социального контекста (Langmore, 1997). В период фертильности самки значение этого параметра возрастает по сравнению с другими периодами: в это время самцы меняют напев в среднем через каждые две песни (а в другие периоды в среднем через каждые 20 песен). При этом во время взаимодействий самцов из одной группы вариативность не меняется.

Структурные отношения между последовательными песнями (характер вариативности) могут варьировать и более тонко, что было показано, например, для певчей овсянки (*Melospiza melodia*). Каждый самец этого вида обладает репертуаром из 5—16 типов песен, исполняемых в режиме периодической вариативности. Каждый такой «тип песни» подвержен собственной изменчивости, так что внутри него выделяются разные песенные варианты. Подразделения на типы и варианты таковы, что чем больше размер репертуара данного самца, тем более сходны между собой различные типы, некоторые из которых вполне можно обозначить и в качестве вариантов. Иными словами типы и варианты связаны континуально (Podos et al., 1992). Во время территориальных конфликтов частота смены напевов (типов песен) увеличивается (Kramer, Lemon, 1983). Оказалось, что то же можно сказать о вариантах песен. Так, в ходе экспериментов с трансляцией (имитирующих вторжение постороннего самца на участок резидента) наблюдается увеличение частоты смены вариантов внутри секвенции песен одного типа (Searcy et al., 2000).

Приведенный пример хорошо иллюстрирует, на мой взгляд, то обстоятельство, что изменения вариативности (судя по всему, плавного характера), детерминированные изменениями контекста и/или мотивации, могут одновременно затрагивать организацию песенного цикла на разных уровнях его интеграции. В частности, у певчей овсянки это (1) характер чередования целых песен (типов) и (2) характер изменчивости секвенций, сформированных песнями одного типа (вариантов).

У некоторых других видов изменчивость касается и более низких уровней интеграции, в частности — длительности гомотипических серий, как составной части песни. Так, у диких канареек *Serinus canaria* на острове Мадейра в гнездовой период максимальное число повторов одинаковых нот в таких секвенциях составляет 40, а во внегнездовой — только 25 (Leitner et al., 2001). В приведенном примере направления изменчивости вариативности выглядят прямо противоположными тому, что описано выше. Действительно, здесь в ситуациях «большого возбуждения» (которые, видимо, более характерны для гнездового периода) наблюдается возрастание (а не сокращение) числа повторов. Не исключено, что это характерно для тех видов птиц, которые в норме практикуют режим непрерывной вариативности.

Так, для южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) показано увеличение повторов однотипных песен при территориальном конфликте самцов — по сравнению с пением на песенном посту (Hultsch, Todt, 1982). В типичном же случае птицы этого вида, имеющие богатейший репертуар (до 200 типов песен), меняют напев при переходе от каждой данной песни к последующей. Нечто подобное характерно, по моим фрагментарным наблюдениям, и для камышевок восточной *A. orientalis* и дроздовидной.

Темп пения и усеченные песни

Темп пения (число песен в единицу времени) и степень «редукции» песни нередко положительно связаны между собой. Типичный пример, — это изменения в песенном поведении ряда видов при тревоге. Так, самцы многих овсянок рода *Emberiza* в таких ситуациях снижают темп пения (количество песен в единицу времени), а многие песни не допеваются до конца (усеченные песни). Рассмотрим некоторые другие примеры, часть которых взяты из работ, обсуждавшихся в предыдущем подразделе.

Каждая песня кардинала представляет собой две гомотипические серии, из которых первая обычно короче и в некоторых случаях включает только один звук. В среднем число звуков в песне 6,7, но эта величина варьирует в зависимости от характера общей песенной активности. Когда она минимальна (по количеству песен в единицу времени), и сами песни наиболее коротки. Эта динамика связана и с социальным контекстом: число нот в песнях увеличивается при взаимодействиях самцов (Ritchison, 1988). У обыкновенной завирушки темп пения (число песен в минуту) зависит от стадии гнездового цикла, будучи максимальным в период фертильности самки.

Более сложная зависимость характера пения от контекста показана для зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*). В лабораторных условиях изучали взаимосвязи между темпом пения (количество фраз в час) и конкретными ситуациями. В присутствии поблизости самки темп пения сокращается в большей степени, чем в тех случаях, когда поблизости находятся посторонние самцы. Второй фактор — это степень знакомства птиц друг с другом. Самец постепенно увеличивает песенную активность по мере привыкания к партнерше. Напротив, если рядом с самцом находится другой, незнакомый ему, то темп пения больше, чем в присутствии знакомого самца. Однако после формирования пары влияние других самцов на темп пения уменьшается. В это время, по мнению авторов, преобладает мотивация «петь для самки» (Dunn, Zann, 1996).

Заключение

Задача настоящего сообщения состояла в том, чтобы на некоторых примерах обсудить проявления нестационарности в песенном поведении воробьиных птиц. Суть ее в том, что ряд характеристик песенного цикла меняется в зависимости от стадии гнездового цикла. Если говорить о ситуативных изменениях, влияющих на характер пения, то они представляются нам зависящими в большей степени от напряженности социального контекста (и, соответственно, от уровня общей активации певца), нежели от того, к какой половозрастной категории принадлежит второй коммуникант.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что нестационарность затрагивает как структурные параметры (главным образом, частоту встречаемости различных компонент репертуара в данной секвенции), так и особенности организации вокальных конструкций на более высоких уровнях интеграции исходных элементов (характер вариативности и темп пения). Коль скоро сами смены мотивационных состояний особи-отправителя континуальны по своей природе, тот же характер изменчивости следует, скорее всего, ожидать и в вариациях общего характера песенного поведения. С этой точки зрения вокальным фрагментом, информативно значимым для особи приемника, оказывается скорее характер песенного цикла в целом, нежели структурные особенности отдельных песен или, тем более, неких их фрагментов (см. Панов, 1978). Совершенно очевиден резкий контраст этой позиции с той, согласно которой изменчивость пе-

ния, *априорно принимаемая в качестве дискретной*, интерпретируется в плане ее «информативности» для других особей.

Стремление некоторых исследователей приписывать разные коммуникативные функции вокальным структурам, различающимся частными деталями акустических параметров, проистекает из нацеленности на скрупулезный анализ неких «индивидуальных сигналов» в ущерб рассмотрению процесса вокальной коммуникации на больших временах. Это тот самый случай, о котором можно сказать, что «за деревьями не удаётся увидеть леса».

Причину этих недоразумений я вижу в том, что в современной поведенческой литературе приверженность к функциональным объяснениям явным образом доминирует над теми, которые апеллируют к строению объекта (объяснения субстанциальные, атрибутивные и структурные⁶). Под «объектом» в нашем случае следует понимать всю систему песенного поведения индивида в ее саморазвитии и преобразованиях на протяжении полного репродуктивного цикла. Я полагаю, что наиболее интересной задачей может служить расшифровка внутренней логики этого процесса и того, как и в какой степени трансформации мотивационных состояний особи находят внешнее отражение в изменениях структурных особенностей песен по ходу времени. Что касается попыток увидеть в любой такой особенности признак того, что обладающие ею песни выполняют некую особую, специфическую функцию, то здесь можно ожидать лишь неоправданного умножения сущностей — вопреки известному принципу «бритвы Оккама».

Литература

- Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н. 2008. Рекламная песня восточной тонкоклювой камышевки (*Acrocephalus melanorogon mimica*, Sylviidae): структурно-функциональные и филогенетические аспекты. Зоол. журн. 87(3): 319—330.
- Никитин Е.Н. 1970. Объяснение — функция науки. М.: Наука. 278 с.
- Опаев А.С. В печ. Позывки в вокализации «дроздовидных камышевок» (*Acrocephalus arundinaceus* — complex; Sylviidae): проявления структурной континуальности. Зоол. журн.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 304 с.
- Панов Е.Н., Опаев А.С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). Этология и зоопсихология 1(3): 1—31с.
- Catchpole C.K. 1983. Variation in the song of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defense. Anim. Behav. 31: 1217—1225.
- Catchpole C.K., Leisler B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structure. Behaviour 108(1-2): 125—138.
- Catchpole C.K., Leisler B. 1996. Female aquatic warblers (*Acrocephalus paludicola*) are attracted by playback of longer and more complicated songs Behaviour, 133 (15—16): 1153—1164.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird song. Biological themes and variations. Second edition. Cambridge. 335p.
- Dunn A.M., Zann R.A. 1996. Effects of pair bond and presence of conspecifics on singing in captive zebra finches Behaviour 134 (1—2): 127—142.
- Davies N.B. 1990. Dunnock: cooperation and conflict among males and females in a variable mating system. P. 455—485 in Cooperative breeding in birds. Long term studies of ecology and behaviour (ed. P.B. Stacey, W.D. Koenig). Cambridge.

⁶ Об этом подробнее см.: Никитин, 1970.

- Hultsch H., Todt D. 1982. Temporal performance roles during vocal interaction in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B.). Behav. Ecol. Sociobiol. 11: 253—269.
- Ficken M.S., Ficken R.W. 1965. Comparative ethology of the Chestnut-sided Warbler, Yellow Warbler, and American Redstart. Wilson Bull. 77(4): 363—375.
- Ficken M.S., Ficken R.W. 1970. Responses of four warbler species to playback of their two song types. Auk 87: 296—304.
- Fessl B., Hoi H. 1996. The significance of a two part song in the moustached warbler (*Acrocephalus melanopogon*). Ethol. Ecol. Evol. 8(3): 265—278.
- Kramer H.G., Lemon R.E. 1983. Dynamics of territorial singing between neighboring song sparrows (*Melospiza melodia*). Behaviour 85: 198—223.
- Langmore N.E. 1997. Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks, *Prunella modularis*. Anim. Behav. 53: 757—766.
- Lein M.R. 1972. Territorial and courtship songs of birds. Nature 237: 48—49.
- Leitner S., Voigt C., Gahr M. 2001. Seasonal changes in the song pattern of the non-domesticated island canary (*Serinus canaria*), a field study. Behaviour 138: 885—904.
- Lemon R.E., Cotter R., MacNally R.C., Monette S. 1985. Song repertoires and song sharing by American Redstarts. Condor 87(4): 457—470.
- MacNally R.C., Lemon R.E. 1985. Repeat and serial singing modes in American Redstarts (*Setophaga ruticilla*): a test of functional hypotheses. Zeitschrift Tierpsychol. 69(3): 191—202.
- Morse D.H. 1970. Territorial and courtship songs of birds. Nature 226: 659—661.
- Searcy W.A., Nowicki S., Hogan C. 2000. Song type variants and aggressive context. Behav. Ecol. Sociobiol. 48: 358—363.
- Spector D.A. 1991. The singing behaviour of yellow warblers. Behaviour 117(1-2): 23—53.
- Staicer C.A. 1989. Characteristics, use, and significance of two singing behaviors in Grace's warbler (*Dendroica graciae*). Auk 106: 49—63.
- Payne R.B. 1979. Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of Village Indigobirds, *Vidua chalybeate*. Anim. Behav. 27(4): 997—1013.
- Podos J., Peters S., Rudnický T., Marler P., Nowicki S. 1992. The organization of song repertoires in song sparrows: theme and variation. Ethology 90: 89—106.
- Ritchison G. 1988. Song repertoires and the singing behavior of male northern cardinals. Wilson Bull. 100(4): 583—603.
- Wittenberger J.F. 1983. A contextual analysis of two song variants in the bobolink. Condor 85: 172—184.

Опаев Алексей Сергеевич,
 аспирант лаборатории сравнительной
 этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН
 opaev@rambler.ru