

УДК 598.81/.84:1475:591.152

ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И МИКРОГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЕСНИ ЗЯБЛИКА (*FRINGILLA COELEBS* L.) В ПОПУЛЯЦИИ КУРШСКОЙ КОСЫ

О.А. Астахова, И.Р. Бёме

(кафедра зоологии позвоночных; e-mail: chaffinch@bk.ru)

Песенный репертуар многих видов воробьиных имеет не один, а несколько типов песен. К песням одного типа мы относили те, которые имели две или все три сходные части. В изученной популяции зяблика (*Fringilla coelebs* L.) нами было выявлено 22 типа песен, 4 из которых оказались редкими (найлены в 1–2 точках) и 5 типов песен были комбинированными (состояли из фраз разных типов песен). Средний размер репертуара зяблика на Куршской косе был представлен 2–3 типами песен (макс. — 6 типов песен, мин. — 1 тип песни). Рассмотренная нами изменчивость песенных типов может свидетельствовать о генетической разнородности.

Ключевые слова: зяблик (*Fringilla coelebs* L.), песня, типы песен, изменчивость типов песен.

Пение для воробьиных птиц — неотъемлемая черта их жизнедеятельности, определяющая и структурирующая подготовку и протекание репродуктивного цикла. Песня птиц выполняет важнейшие биологические функции. Это не только средство привлечения самок, но и средство запугивания соперника, определения границ гнездовой территории и консолидации птиц в популяции [1–3]. Детальное изучение песенного репертуара многих видов показало, что особь может иметь не один, а несколько типов песен [4–9].

Видовые песни птиц различаются у особей, относимых к разным географическим популяциям, также существует индивидуальная изменчивость песен у самцов, относящихся к одной и той же популяции [7, 8].

Зяблик (*Fringilla coelebs* L.) является классическим объектом изучения вокального репертуара [10–12] и географической изменчивости песни [13–15].

Цель настоящей работы — выяснение типологической организации и выявление микрогеографической изменчивости песен зябликов в популяциях Куршской косы. Для этого были выявлены репертуар и типы песен зябликов Куршской косы с использованием качественного и количественного анализа. Отмечены некоторые черты развития песенной культуры вида в популяции.

Материал и методы

Основная работа велась на Куршской косе в районе биостанции “Фрингила”, но песни зяблика были записаны и в других районах биостанции —

пос. Морской, пос. Рыбачий, пос. Лесной, между которыми в среднем по 10 км (рис. 1). К территориальному распределению особей применялся парцеллярный подход [9] и осуществлялось картирование точек записи.

Поющие самцы зяблика (N = 102) были зарегистрированы в период с 15 апреля по 10 мая 2005 г. Для записи песен использовались магнитофон Panasonic RQ-SX95F и конденсаторный микрофон Philips SBC ME570. В разных точках территории (район биостанции “Фрингила”) был записан репертуар самцов зяблика (в среднем от каждого по 20 песен). Всего было изучено около трех с половиной тысяч песен.

В дальнейшем сонограммы песен были проанализированы при помощи программы Avisoft-SaSLab Light. Всего для песни было измерено 7 основных частотно-временных параметров: структура, длительность



Рис. 1. Карта Куршской косы

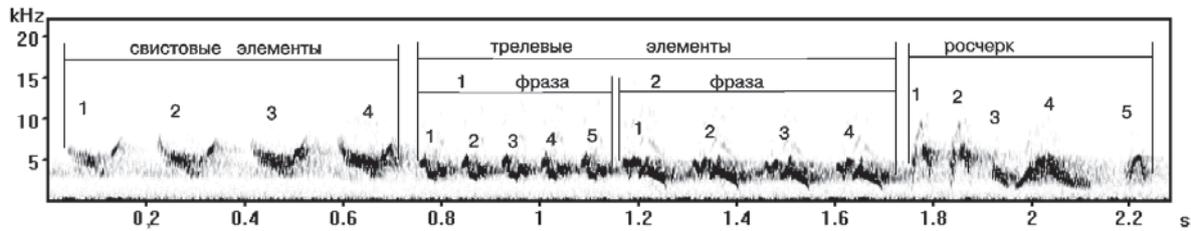


Рис. 2. Структура песни зяблика

ность и число элементов в типе песни, длительность элементов в трели, максимальная, минимальная и средняя частота песни, интервалы между песнями. Традиционно песня зяблика делится на три части: свистовые звуки (запев), трелевые звуки (средняя часть) и росчерк [10, 11]. На сонограммах в пределах каждой части можно выделить отдельные фразы, состоящие из сходных по форме элементов (слов) (рис. 2). Типы песен обозначались латинскими буквами. К песням одного типа мы относили те, которые имели две или все три сходные части.

Например, к типу А относятся песни А1 и А2 (рис. 3.1), а к типу Е — И1 и И2, сходные по двум фразам. Но большинство типов песен были сходны по всем трем фразам (рис. 3.2).

Результаты и обсуждение

В изученной популяции зяблика нами было выявлено 22 типа песен, 4 из которых оказались редкими (найлены в 1—2 точках записи) и 5 типов песен были комбинированными (состояли из фраз разных типов песен). Средний размер репертуара зяблика на Куршской косе был представлен 2—3 типами песен (макс. — 6 типов песен, мин. — 1 тип песни). В качестве примера репертуара и последовательности исполнения типов песен приводим запись песни одного из самцов зяблика, записанного в точке № 14 :

зяблика на Куршской косе был представлен 2—3 типами песен (макс. — 6 типов песен, мин. — 1 тип песни). В качестве примера репертуара и последовательности исполнения типов песен приводим запись песни одного из самцов зяблика, записанного в точке № 14 :

R R E2 R E2 E2 E2 E2
 R R R R R R R R R R
 R R R R R R R R E2
 E2 E2 E2 E2 E2 E2 E2
 E2 E2 E2 E2 E2 R R E2
 R R R R R R E2 E2 E2

В его репертуаре отмечено всего 2 типа песен (R — 29 (56,9%) E2 — 22 (43,14%), n = 51), которые исполняются почти с одинаковой частотой.

Соотношение типов песен в репертуарах разных самцов зяблика отражено в табл. 1.

Индивидуальная изменчивость типов песен

Была выявлена индивидуальная изменчивость типов песен зяблика, которую можно проследить

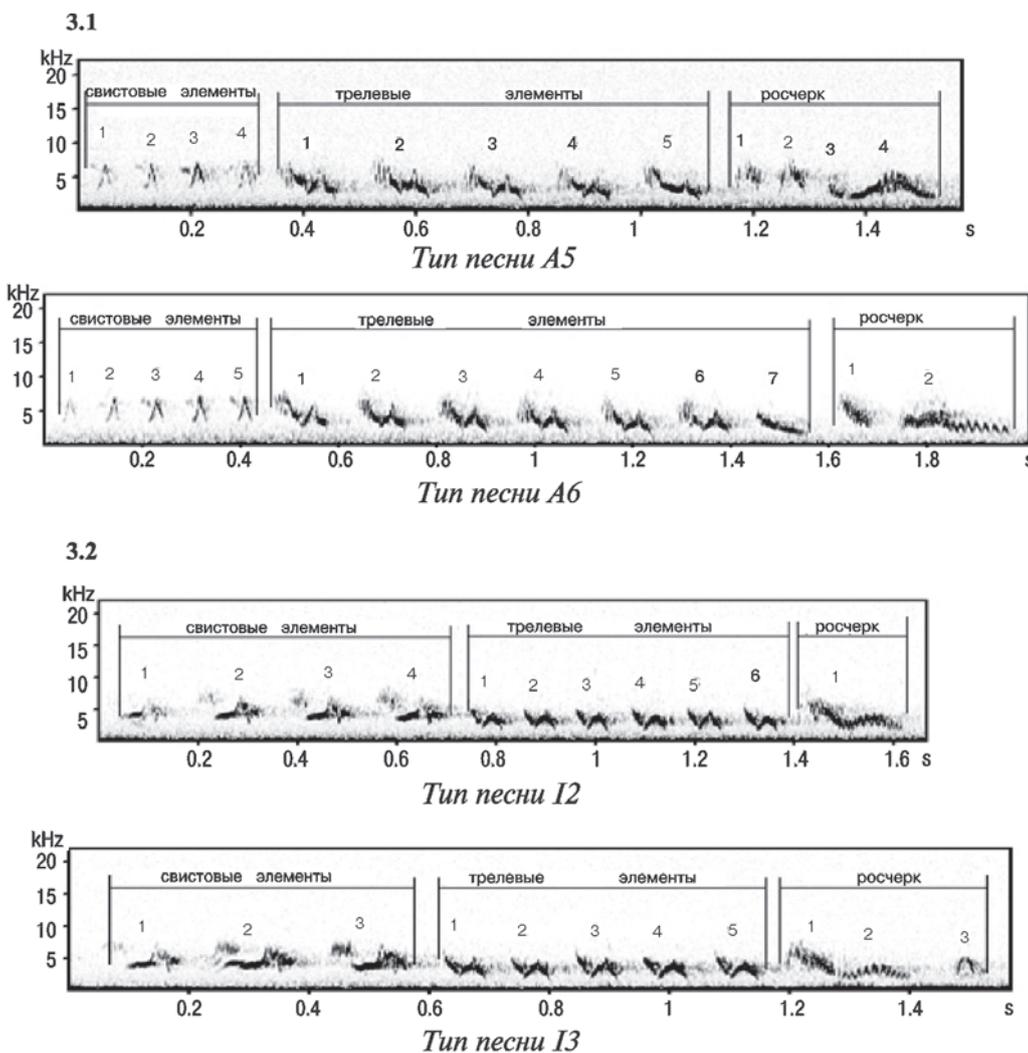


Рис. 3. Принципы выделения песен одного типа, записанных в разных популяциях зяблика. 3.1. Тип песен А (варианты А5 и А6); 3.2 — типы песен I (варианты I2 и I3)

Таблица 1

Соотношение типов песен зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в районе биостанции "Фрингилла"

Номер самца	Количество типов песен в репертуаре	Процентное соотношение типов песен
1	2	C — 35% G — 65%
2	2	C2 — 51% H1 — 49%
3	2	M — 43,5% N — 56,5%
4	1	N1 — 100%
5	2	E1 — 21% O — 79%
6	1	C3 — 100%
7	1	C4 — 100%
8	1	O1 — 100%
9	6	O2 — 18% O3 — 13% P — 5% C5 — 16% I 2 — 45% A4 — 3%
10	5	A5 — 6% A6 — 6% O3* — 35% O4 — 12% I 3 — 41%
11	2	E2 — 56,9% R — 43,14%
12	2	T — 58% S2 — 42%

Примечание. Репертуар песен зяблика учитывался при объеме выборки песен от одного самца в среднем $n > 20$; * — песни одного типа в разных точках записи отмечались числами в порядке возрастания.

при сравнении наиболее распространенных типов песен в популяции этих птиц на Куршской косе (А и С) (табл. 2). Возможно, у других типов песен (их более 20), найденных нами в популяции, индивидуальная изменчивость имеет иной характер.

Для песен обоих типов наибольшие различия обнаруживаются в длительности песни и количестве слогов. Минимальная и максимальная частота песен варьирует незначительно.

Микрогеографическая изменчивость

При анализе песен одного типа из разных поселков оказалось, что имеет место небольшая микрогеографическая изменчивость. Например, песни типа G различались по длине, числу слогов. Обнаружена некоторая разница значений и в максимальной частоте (табл. 2), не выявленная при сравнении песен одного типа внутри поселения.

Анализируя особенности исполнения одного типа песни в нескольких поселках на примере типа M видно, что один и тот же тип песни может встречаться как у разных особей в одном микропоселении, так и в других популяциях. Причем различия внутри поселения сопоставимы с различиями типа песни между поселениями (индивидуальная и микрогеографическая изменчивость). На слух три

Таблица 2

Основные частотно-временные характеристики типа песни А

Тип песни (обозначен буквой)	Номер места записи	Длина песни, сек	Мин. частота, КГц	Макс. частота, КГц	Средняя частота, КГц	Число слогов в типе песни	Длина слогов (трели), сек	
A1	пробн. точка	2,0114	1,722	7,407	3,962	16	0,136 ± 0,024	
A3	3-я точка	2,36 ± 0,026	1,5 ± 0,1	7,6 ± 0,46	4,2 ± 0,1	18,3 ± 1,15	0,12 ± 0,01	
A4*	11-я точка	1,8605	1,55	7,924	4,306	13	0,099 ± 0,007	
A5*	12-я точка	1,5093	1,894	7,579	4,306	13	0,099 ± 0,007	
A6	13-я точка	2,0511 ± 0,16	1,5 ± 0,1	7,5 ± 0,6	4,306 ± 0,3	15 ± 1	0,11 ± 0,006	
A7*	13-я точка	1,8721	1,722	8,096	4,478	14	0,11 ± 0,003	
C	пробн. точка	2,025 ± 0,11	1,447 ± 0,166	8,01 ± 0,37	4,134 ± 0,215	16,7 ± 1,16	0,084 ± 0,028	0,13 ± 0,007
C*2	2-я точка	1,917 ± 0,11	1,48 ± 0,14	7,88 ± 0,48	4,164 ± 0,213	17,06 ± 1,16	0,05 ± 0,004	0,094 ± 0,009
C3	8-я точка	2,074 ± 0,118	1,627 ± 0,131	9,698 ± 0,41	4,0996 ± 0,173	17,25 ± 0,85	0,068 ± 0,003	0,1155 ± 0,008
C4	9-я точка	2,01 ± 0,21	1,75 ± 0,15	9,25 ± 0,6	4,056 ± 0,22	16,45 ± 1,37	0,066 ± 0,005	0,128 ± 0,01
C5	11-я точка	1,75 ± 0,15	1,7 ± 0,13	7,8 ± 0,5	4,3 ± 0,07	13,7 ± 1,03	0,067 ± 0,004	0,0913 ± 0,05
C6	13-я точка	1,96 ± 0,12	1,55 ± 0	7,522 ± 0,36	4,36 ± 0,2	15 ± 1	0,0632 ± 0,005	0,103 ± 0,003
G1	пос. Рыбачий	2,72 ± 0,18	1,47 ± 0,09	8,65 ± 0,67	3,89 ± 0,125	18,2 ± 0,97	0,076 ± 0,004	0,165 ± 0,008
G2	пос. Лесной	2,3 ± 0,21	1,54 ± 0,14	7,9 ± 0,49	3,76 ± 0,17	16,2 ± 1,8	0,064 ± 0,005	0,156 ± 0,012
G3	биостанция "Фрингилла"	2,46 ± 0,02	1,58 ± 0,077	8,23 ± 0,6	3,72 ± 0,094	17 ± 0	0,067 ± 0,002	0,15 ± 0,004

Примечание. Указаны среднее значение и стандартное отклонение параметров типов песен из статистических расчетов для всех песен одного типа, которые воспроизводились самцами зяблика в данных точках записи; * — типы песен в больших по объему репертуарах были единичны; наиболее сильными отличиями считали разницу параметров $> 0,5$ КГц в частоте и $> 0,02$ сек в длине (выделены шрифтом).



Рис. 4. Сонограммы комбинированных типов песен, записанных в разных районах Куршской косы. Некомбинированные типы песен (запись в районе биостанции “Фрингилла”): тип песни E2, тип песни M1; смешанный тип песни EM (пос. Лесной)

части песен этого типа воспринимаются по-разному: первые две фразы M1, M2, M4 (рис. 4, а, д, е) звучат как запев (ряд свистовых звуков), в то время как в типах песни M5, M11, M16 (рис. 4, в, б, з) эти элементы находятся в середине песни и слышатся как трель. Интересно отметить, что в типе песни M16 (рис. 4, з) запев (свистовые звуки) дублирован двумя одинаковыми фразами, причем последний элемент этих фраз звучит не как тонкий свистовой звук, а, скорее, как резкий скрежет. Тем не менее он входит в первую часть песни, которая у большинства типов представлена звуками более высокого тона (запев). Также трелевые элементы песен этого типа различаются по форме и в некоторой степени по мотиву (фраза, находящаяся перед росчерком): у некоторых типов при пении акцент идет на верхний изгиб элементов трели (M2, M5, M11), у других — на нижний изгиб (M1, M4, M16).

При сравнении песен одного типа из удаленных друг от друга районов можно выявить различия в их частотно-временных параметрах. Подобные различия мы отнесли к микрогеографической изменчивости песни. Географическая вариация песни разных видов воробьиных и образование “диалектов”, которые на слух воспринимаются как “местные напевы”, обсуждались во многих работах [14, 16–18].

Микрогеографическую изменчивость мы определили как существование вариантов (разновидности) песен одного типа, зафиксированных на разных территориях, расстояние между которыми в среднем по 10 км (рис. 1). Микрогеографическая изменчивость типов песен выражена слабо. Возможно, это можно объяснить тем, что на Куршской косе высокая плотность популяции зяблика и самцы хорошо (без сильных отклонений в частотно-временных параметрах) выучивали песни в своих “коммуникативных” группах. Несмотря на сходст-

во сонограмм песен одного типа, все же были выявлены некоторые отличия в частотно-временных параметрах. Результаты отражены в табл. 2.

Смешанный тип песни

Были отмечены случаи составления новых типов песен из комбинации фраз разных самцов, записанных в разных районах Куршской косы (рис. 4). Ранее для зябликов подобные случаи были описаны только для птиц, выращенных в экспериментальных условиях, когда пойманному самцу в чувствительный период ежедневно проигрывали разные песни двух диких самцов. В результате через некоторое время подопытная птица сформировала песню, объединяющую фразы двух диких самцов [12]. Возможно, и нами отмеченные случаи являются свидетельством нестандартного заучивания типов песен в период их кристаллизации.

Как было показано в работах М. Бишера [19], формирование песни у птиц, воспитанных в лаборатории и в поле, имеет целый ряд различий. У певчего воробья (*Melospiza melodia*) репертуар самцов состоит из 5–10 типов песен. Птенцы, воспитанные в естественных условиях, заучивают песню только одного самца (чаще всего своего отца), хотя слышат и других поющих птиц, а в условиях эксперимента птенцы мешают в своей песне напевы многих самцов. Подобное смешение типов песен было отмечено у одного самца зяблика на Куршской косе. У этого самца территория была расположена на краю популяции, а в его репертуаре было выявлено максимальное количество типов песен — 6.

Заключение

При изучении песен в популяции зяблика на Куршской косе была выявлена их типологическая

организация, а также незначительная микрогеографическая изменчивость песен одного типа. Известно, что у зябликов песня имеет генетическую основу, но путем обучения, импровизации, ошибок копирования разнообразие типов песен в популяции постоянно пополняется. Обнаруженная нами изменчивость песенных типов может свидетельствовать о генетической разнородности популяции и микроэволюционных процессах, которые в ней происходят. Данная статья представляет предварительный анализ типологической организации песни зябликов, обитающих на Куршской косе. Более подробное описание структуры каждой фразы песен,

их частотная и временная организация будут представлены в последующих работах.

Авторы выражают глубокую признательность сотрудникам биостанции “Рыбачий” ЗИН РАН на Куршской косе за помощь и поддержку в работе, благодарность проф. Г.Н. Симкину за ценные советы при анализе материала.

* * *

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 05-04-49173-а и 07-04-00609-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Симкин Г.Н. О биологическом значении пения птиц // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 1972. № 1. С. 34—43.
2. Банин Д.А., Бёме И.Р., Бёме Р.Л. Сезонная изменчивость функциональной нагрузки песни птиц // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 1994. № 3. С. 40—42.
3. Catchpole C.K., Slater P.J.B. Birdsong. Biological themes and variation. Cambridge, 2008. 348 p.
4. Marler P. Variation in the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs* // Ibis. 1952. Vol. 98. P. 458—472.
5. Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C. Changes with time in the song of a populations Chaffinches // Condor. 1980. Vol. 82. P. 285—290.
6. Krebs J.R., Kroodsma D.F. Repertoires and geographical variation in bird song // Adv. In Study Behav. 1980. Vol. 11. P. 143—177.
7. McGregor P.K., Krebs J.R. Song types in a population of great tits (*Parus major*): their distribution, abundance and acquisition by individuals // Behaviour. 1982. Vol. 79. P. 126—152.
8. Slater P.J., Ince S.A., Colgan P.W. Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals // Behaviour. 1980. Vol. 75. P. 207—218.
9. Симкин Г.Н. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 1. С. 15—27.
10. Marler P. The voice of the chaffinch and its function as a language // Ibis. 1956. Vol. 98. P. 231—261.
11. Thorpe W.E. Bird song: the biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1961. 143 p.
12. Nottebohm F. Asymmetries in neural control of vocalization in the canary // Lateralization in the Nervous System / Eds. S. Harnad, R.W. Doty, L. Goldstein, J. Jaynes, G. Karauthamer. N.Y.: Academic Press, 1977. P. 295—344.
13. Промитов А.Н. Географическая изменчивость песни зяблика в связи с общими вопросами сезонных перелетов птиц // Зоол. журн. 1930. Т. 10. № 3. С. 17—40.
14. Thielcke G. Geographic variation in bird vocalizations // Bird Vocalizations / Ed. R.A. Hinde. L.; N.Y., 1969. P. 311—340.
15. Slater P.J.B., Clement F.A., Goodfellow D.J. Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects // Behaviour. 1984. Vol. 88. P. 76—97.
16. Lemon L.E. How birds develop song dialect // Condor. 1975. Vol. 77. P. 385—406.
17. McGregor P.K. Song dialects in the corn bunting (*Emberiza calandra*) // Z. Tierpsychol. 1980. Vol. 54. P. 285—297.
18. Mundinger P.C. Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations of birds // Acoustic communication in birds. Vol. 2 / Eds. D.E. Kroodsma, E.H. Miller. N.Y., 1982. P. 147—208.
19. Burt J.M., Beecher M.D. Social influences during song development in the song sparrow: a laboratory experiment simulating field conditions // Animal Behav. 2000. Vol. 59. P. 1187—1197.

Поступила в редакцию
25.12.07

TYOLOGICAL ORGANIZATION AND MICROGEOGRAPHICAL VARIABILITY OF CHAFFINCH SONG (*FRINGILLA COELEBS* L.) IN POPULATION OF CURONIAN SPIT

O.A. Astakhova, I.R. Beme

Song repertoire of many species sparrow (Passeriformes) has not one, and some types of songs. We carried what two or had all three similar parts to songs of one type. In the investigated population of chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) us it has been revealed 22 types of songs, 4 of which appeared rare (are found in 1—2 points) and 5 types of songs were combined (have consisted of phrases of different types of songs). The average size of chaffinch repertoire on Curonian spit has been submitted by 2—3 types of songs (max — 6 types of songs, min — 1 type

of song). The can testify to genetic heterogeneity of a population and microevolutionary processes which in it occur.

Key words: *chaffinch* (*Fringilla coelebs* L.), *song*, *songs types*, *songs types variability*.

Сведения об авторах

Астахова Олеся Анатольевна — аспирантка кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-44-24; e-mail: chaffinch@bk.ru

Бёме Ирина Рюриковна — докт. биол. наук, проф. кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Тел. (495) 939-44-24; e-mail: irbeme@mail.ru