

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2009
XVIII**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
483
EXPRESS-ISSUE**



Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Том XVIII

Экспресс-выпуск • Express-issue

2009 № 483

СОДЕРЖАНИЕ

- 779-801 Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц. А. С. МАЛЬЧЕВСКИЙ, Ю. Б. ПУКИНСКИЙ
- 801-802 Звукоподражание у большой синицы *Parus major*. А. В. БАРДИН
- 802 О гнездовании зеленушки *Chloris chloris* в гнезде щегла *Carduelis carduelis*. И. М. ГОРБАНЬ
- 803 Гнездование чаек на крышах домов в Таллине. Е. Э. ШЕРГАЛИН
-

Редактор и издатель А. В. Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XVIII

Express-issue

2009 № 483

CONTENTS

- 779-801 The role of sound induction in vocal behaviour
of birds. A.S.MALCHEVSKY,
Yu.B.PUKINSKY
- 801-802 Vocal mimicry in the great tit *Parus major*.
A.V.BARDIN
- 802 A greenfinch *Chloris chloris* nesting in a nest
of the Goldfinch *Carduelis carduelis*.
I.M.GORBAN
- 803 Nesting of gulls on house roofs in Tallinn.
E.E.SHERGALIN
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц

А.С.Мальчевский, Ю.Б.Пукинский

*Второе издание. Первая публикация в 1980**

Известно, что голос и акустическая ориентация имеют первостепенное значение в жизни птиц. По разнообразию голосовых реакций и типов звукового общения они как класс не имеют себе равных среди животных и могут быть сравнены лишь с некоторыми группами высоко развитых млекопитающих. Исключительное значение голоса в жизни птиц следует, по-видимому, объяснять тем, что изначальной и наиболее общей чертой их биологии, определившей основное направление эволюционного развития всего класса, явился полёт, и как следствие его – большая подвижность. Совместные перелёты, в том числе ночные, в условиях плохой видимости, необходимость поддерживать связь между партнёрами и т.п. – всё это несомненно способствовало развитию голосовой сигнализации у птиц. Немаловажное значение имело и то, что большинство птиц ведёт лесной или кустарниковый образ жизни и вынуждено осуществлять необходимые коммуникации между членами семьи или стаи на расстоянии в условиях, когда исключён зрительный контакт (Промптов, Лукина 1945).

Развитие звукового общения у птиц, несомненно, способствовало повышению уровня их нервно-психической организации и шло неразрывно с совершенствованием звуковоспроизводящей и звуковоспринимающей систем.

Несмотря на то, что птицы сохранили в целом рептильные черты строения слухового аппарата, разрешающая его способность, как известно, весьма высока и вполне согласуется с поведением птиц в природе (Ильичёв 1972). В частности, чрезвычайно характерной чертой биологии птиц является высокая степень восприимчивости их к звукам. Эта черта свойственна птицам с момента вылупления (Tschanz 1968) и связана с другой особенностью поведения – склонностью реагировать голосом на различные звуки, которые они слышат в своём окружении. Это более всего типично для воробьиных птиц и попугаев, хотя отмечается и у представителей других систематических групп.

Наблюдения за птицами в природе и в неволе убеждают в том, что различные звуки – не только голоса своего вида, но и голоса других

* Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1980. Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц // *Звуковая коммуникация, эхолокация и слух*. Л.: 5-22.

видов и даже шумы неживого происхождения, т.е. вся звуковая среда в целом, оказывают стимулирующее действие на голоса птиц. Звуки окружающей среды нередко обогащают или видоизменяют песню, иногда регламентируют её во времени. Во всех этих случаях можно, по всей вероятности, говорить о звуковой индукции, которая выражается в реакции птицы на внешний звук голосом. Формы проявления такой звуковой индукции чрезвычайно разнообразны (рис. 1) и при анализе характера влияния разнообразных звуков на голосовое поведение птиц целесообразно прежде всего различать реакции птиц на невидоспецифические и видоспецифические звуки.



Рис. 1. Формы проявления звуковой индукции у птиц.

Реакция на невидоспецифические звуки

Стимуляция песни звуками окружающей среды

Звуки, которые птицы слышат вокруг себя, часто стимулирующее действуют на их пение. В этом можно убедиться, наблюдая за птицами, содержащимися в неволе. Находясь в состоянии готовности к пению, они часто начинают петь именно тогда, когда услышат человеческий разговор, игру на музыкальном инструменте и другие шумы. Эти звуки побуждают их петь, вызывая спонтанную голосовую реакцию. Особенно восприимчивы птицы к низким продолжительным шумам, а также к жужжащим и свистовым звукам. Стимулирующее действие имеют прежде всего звуки, знакомые птице, не являющиеся для неё неожиданными. Наоборот, резкие и незнакомые шумы оказывают тормозящее действие, заставляют птицу насторожиться и прекратить пение.

Содержавшиеся у нас в неволе канарейка *Serinus canaria canaria*, щегол *Carduelis carduelis*, чиж *Spinus spinus*, щур *Pinicola enucleator*, серый скворец *Spodiopsar cineraceus* обычно сразу же начинали петь в

ответ на шум швейной и пишущей машинок, работу электродрели, игру на рояле, оживлённый разговор. У птиц, содержащихся в звуко-непропускаемом боксе (самые различные виды воробьиных), мы вызывали пение включением вентилятора. С выключением источника шума песня сразу же прекращалась.

В природной обстановке также ощущается влияние звуковой среды на интенсивность пения птиц. Помимо степени половой активности и времени суток, на пение многих птиц оказывают влияние полнота и звучность общего хора птичьих голосов данной местности, равно как и пение соседних особей того же вида. Птицы как бы подзадоривают друг друга, и у них возникает род соревновательного пения. Такое «вокальное» соревнование часто наблюдается между особями разных видов. Так, во время записи голосов птиц в Пушкинских горах в парке Михайловского мы столкнулись с трудностью записать в чистом виде отдельно песню садовой славки *Sylvia borin* и славки-черноголовки *S. atricapilla*, обитавших по соседству. Как только начинала петь садовая славка, незамедлительно подлетала черноголовка и своими звучными посвистами перебивала песнь славки садовой. Такое поведение повторялось много раз до тех пор, пока садовая славка не перестала петь. В Приморье подобные отношения между самцами разных видов отмечались нами для дубровника *Emberiza aureola* и пятнистого сверчка *Locustella lanceolata*.

Известно, что по утрам дневные птицы начинают петь в определённые для каждого вида часы суток, при соответствующих условиях освещения (Palmgren 1932, 1935; Новиков 1949; и др.). Для первой половины лета характерен и вечерний подъём активности (Clark 1949), причём птицы вечером замолкают при бóльшей освещённости, чем начинают петь утром (Dorno 1924). Однако спады и подъёмы звучания хора птиц нетрудно наблюдать и в дневное время, когда освещённость практически не меняется. В этом случае сигналом к включению в пение одного вида может быть песня другого вида, затем третьего и т.д. Таким образом возникает общий хор, каждый член которого, стремясь заявить о себе, поёт с повышенной активностью. По всей видимости, и на начало утренней голосовой активности многих видов птиц помимо степени освещённости, погодных условий и других факторов, влияющих на пение, могут оказывать побеждающее действие голоса других видов птиц. Глухарь *Tetrao urogallus*, например, часто поёт свою первую песню на току после того, как услышит крик белой куропатки *Lagopus lagopus* или серого журавля *Grus grus*, чуфыканье тетерева *Lyrurus tetrrix*, а также в ответ на отдалённый шум проходящего поезда, пролетающего самолёта и т.п. (Пукинский, Роо 1966).

В рассматриваемом плане небезынтересны также указания на слабую активность и примитивность пения птиц, живущих в местах с

обеднённой звуковой средой. Так, по наблюдениям Р.Л.Потапова (1966) на Памире, где звуковая среда чрезвычайно бедна, для многих птиц характерна слабая активность пения. В то же время самцы тех же видов, обитающие на меньших высотах, поют много и хорошо.

Бедность и примитивность птичьих напевов, как указывает на это Д.Лэк (1949), представляет собой черту, характеризующую орнитофауну изолированных океанических островов. Можно предположить, что и в данном случае примитивность пения птиц объясняется бóльшим однообразием звуковой среды на океанических островах, чем на материках.

Географические и ландшафтные изменения голоса птиц

Крупный знаток птичьего пения И.К.Шамов (1910) уже давно заметил, что разнообразие и звучность соловьиного пения в известной мере зависят от полноты хора птичьих голосов той местности, где гнездится соловей *Luscinia luscinia*. Эта же идея влияния окружающих звуков на видовые напевы ещё раньше была высказана Ч.Витчеллом (Witchell 1896). Позднее Г.Фрилинг (Frieling 1937) обратил внимание на общность характера голосов многих птиц, обитающих в сходных ландшафтах. Анализ более современных материалов, накопившихся по данному вопросу, был проведён Г.Н.Симкиным и В.Д.Ильичёвым (1965), отметившими значение естественного звукового фона в формировании голоса птиц и механизмов акустической связи. Действительно, все известные нам факты, указывающие на высокую степень восприимчивости птиц к звукам окружающей среды, позволяют предполагать, что последняя, и прежде всего общий хор птичьих голосов, который редко бывает одинаковым в удалённых друг от друга местах, может быть причиной возникновения географической изменчивости песни тех птиц, у которых её видовой рисунок полностью не наследуется. Существуют птицы, голоса которых удобны для воспроизведения, и они часто взаимно влияют друг на друга. Например, в Савальском лесхозе (Воронежская область) зяблики *Fringilla coelebs* и лесные коньки *Anthus trivialis*, которые здесь многочисленны и живут бок о бок, видоизменили песню, переняв отдельные звуки друг у друга (Мальчевский 1959).

В связи с этим интересно привести мнение У.Торпа (Thorpe 1961), который на основании сравнения сонограмм пришёл к заключению, что лесной конёк — почти единственная птица, которой может подражать зяблик в природе. На Дальнем Востоке рыжая овсянка *Emberiza rutila* и пятнистый конёк *Anthus hodgsoni*, живущие в одном биотопе, поют сходно, и это сходство, по всей видимости, — результат влияния песни одного вида на песню другого. Аналогичные изменения в ха-

рактуре песни можно найти у красноухой овсянки *Emberiza cioides* и урагуса *Uragus sibiricus*.

Ландшафтные особенности голосов птиц – результат исторического процесса. Они формируются постепенно, неразрывно с историей видов. Для того чтобы голос имел сигнальное значение, он должен быть слышимым в условиях той звуковой среды, где обитает птица. В связи с этим большое значение приобретает выбор соответствующей «акустической ниши» (Симкин, Ильичёв 1965) или приспособление к ней путём формирования соответствующего голоса, имеющего определённую частоту и интенсивность. Специальные акустические исследования, проведённые в данном плане, показали, что голоса птиц и их частотная характеристика соответствуют условиям слышимости их на максимальном расстоянии в конкретных станциях (Morton 1975). В качестве иллюстрации можно привести хорошо известные примеры: голоса птиц, поселяющихся у шумных рек, отличаются звонкостью и высокой частотой, в то время как родственные им формы, живущие в иных условиях, обладают значительно более низкими голосами. Так, перевозчик *Actitis hypoleucos* имеет голос значительно более высокий (7-8 кГц), нежели другие улиты *Tringinae*. Одна из голосовых реакций рыбного филина *Ketupa blakistoni*, живущего по берегам шумных рек Уссурийского края, – высокий протяжный свист (около 5 кГц); у обыкновенного филина *Bubo bubo* такого свиста нет. У горной трясогузки *Motacilla cinerea* голос самый высокий из всех представителей рода. Чрезвычайно высокие голоса также у зимородка *Alcedo atthis*, оляпок *Cinclus* и других обитателей побережий быстрых рек.

Общеизвестен также факт низкого звучания голоса птиц, активных ночью. Из всех цапель наиболее низкие брачные голоса у ночных видов – у выпей *Botaurus* и волчков *Ixobrychus*. Из сов наиболее высокие голоса у тех, которые активны и днём, например у ястребиной совы *Surnia ulula*.

Таким образом, явление звуковой индукции может выражаться в специальной настройке голоса на звуковую среду и в процессе эволюции видов приводить к формированию голосовых реакций, имеющих ландшафтный оттенок.

Межвидовое общение по сигналу тревоги

Индуктивное влияние звуков окружающей среды может проявиться, естественно, лишь в том случае, когда птица находится в определённом физиологическом состоянии. В период токового демонстративного пения это влияние выражается в степени активности пения или в частичном видоизменении песни. Во время гнездования и вождения выводка, когда всё поведение птиц подчинено инстинкту заботы о потомстве, они более всего восприимчивы к тревожным сигналам.

Особенно это характерно для воробьиных птиц, а также для дятлов, чаек и куликов, которые обычно очень активно реагируют голосом на сигналы тревоги самых различных видов птиц – соседей по участку. Это явление, которое можно назвать явлением «птичьих переполохов», широко известно орнитологам и неоднократно описывалось в литературе (Marler 1955, 1957; Мальчевский 1959; Благосклонов, Ильичёв 1964; Ильичёв 1972). В таком случае если птицы находятся на соседних участках, их ответная реакция на тревогу обычно наступает очень скоро. Так, например, в «Лесу на Ворскле» мы наблюдали случай нападения горностая *Mustela erminea* на гнездо сорокопута-жулана *Lanius collurio*. Каждый раз, когда горностай возвращался к гнезду за очередным птенцом, сорокопуты начинали издавать интенсивный крик тревоги, и каждый раз, почти сразу же, в течение 0.5 мин мы слышали ответные тревожные сигналы двух ястребиных славок *Sylvia nisoria* и соловья, которые затем подлетали и участвовали в общем переполохе (Новиков и др. 1963). В дальнейшем мы использовали метод хождения по лесу с собакой на поводке и таким образом специально вызывали тревогу птиц. В нашей практике при работе в Ленинградской области почти не было случаев, чтобы собака вызывала беспокорство только у одного вида. Как правило, первой подавала голос птица, на гнездовом участке которой находилась собака. Затем на крик вида-стимулятора начинали подавать тревожные сигналы виды-реагенты (по терминологии А.Н.Промптова 1947). В отдельных случаях нам приходилось регистрировать до 8 различных видов мелких птиц, одновременно участвовавших в общей тревоге.

Сигнал «демонстративной тревоги», если птицы находятся у гнезда или у птенцов, как известно, строго видоспецифичен. У разных видов он сильно отличается по структуре и частотной характеристике. Низкое продолжительное трещание дрозда-рябинника *Turdus pilaris* (до 3 кГц) и короткий свист пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita* (до 6 кГц) во время беспокорства имеют мало общих параметров. Тем не менее экологическая связь между ними существует, возможно, через общую ситуацию. Иное дело, когда речь идёт о действительно сходном у ряда видов сигнале «замаскированной тревоги» (Мальчевский и др. 1972), часто издаваемом многими видами при внезапном появлении хищника. Этот сигнал, описанный П.Марлером (Marler 1956), представляет собою высокий (7-9 кГц) протяжный свист с неопределёнными началом и концом и узким диапазоном частот. Этот вид тревожного сигнала издаётся обычно без повторений. Он приводит к затаиванию птиц и ответную голосовую реакцию не вызывает.

Примечательно, что реакция на сигнал вида-стимулятора при «демонстративной тревоге» у разных особей одного вида может быть неодинаковой. Некоторые птицы, услышав тревожный сигнал какого-

либо вида, подлетают, знакомятся с ситуацией и молча улетают. Другие сразу же начинают издавать видовой сигнал тревоги. Отличия в поведении птиц, по всей видимости, зависят от личного опыта особей, от различной персональной возбудимости птиц, а также от степени дальности расположения их гнёзд от места тревоги. Во всех этих случаях, однако, можно говорить о межвидовом или «интерспецифическом» (Ильичёв 1972) общении птиц. Такое общение различных видов птиц возникает на основе сходства их физиологического состояния (беспокойство за гнездо или птенцов) и межвидовой голосовой индукции. При этом, несомненно, большую роль играет и личный опыт птиц, обитающих на смежной территории, в результате которого голосовые реакции представителей различных видов становятся знакомыми птицам, населяющим сходные биотопы, и стимулируют у них ответную реакцию на сложившуюся ситуацию (Ильичёв 1972). Надо только сказать, что этой закономерности подчинены не все виды птиц и не все особи даже тех видов, для которых такое поведение закономерно. Многие особи держатся молчаливо и скрытно даже тогда, когда их гнезду угрожает опасность (Мальчевский 1959).

Пересмешничество

При пересмешничестве явление звуковой индукции выступает в весьма определённой, специализированной форме. Птицы-пересмешники формируют свою видовую и индивидуальную песню главным образом на основе не специфичных для данного вида звуков окружающей среды. Поэтому их и называют пересмешниками. В период формирования песни большое значение имеет личный опыт, в связи с чем песня пересмешника приобретает индивидуальную окраску и это, возможно, имеет маркировочное значение. Сильно отличающиеся вариации песни встречаются даже в пределах одной местности. Мы имели возможность сравнить песню трёх самцов варакушек *Cyanosylvia svecica* в окрестностях Ленинграда. Самец № 1 очень удачно воспроизводил песню лесного жаворонка *Lullula arborea*, песня самца № 2 была наполнена звуками тревоги дрозда-рябинника, а самец № 3 отлично имитировал тревожные сигналы луговых чеканов *Saxicola rubetra* и пронзительный визг стрижей *Apus apus*. Несмотря на заимствованный характер звуков и существенные индивидуальные отклонения, видовая специфика песни пересмешника сохраняется, так как в ней всегда присутствуют элементы, свойственные данному виду, а заимствованные звуки исполняются в характерном для вида ритме и темпе. В этом отношении близкие виды могут отличаться очень сильно. Например, садовая камышевка *Acrocephalus dumetorum* поёт неторопливо, издавая 200-250 звуков за 1 мин (подсчитано при четырёхкратном замедлении движения плёнки), болотная же камышевка *A.*

palustris воспроизводит звуки настолько поспешно (400-500 звуков в минуту), что человеческое ухо едва способно расчленить песню на отдельные элементы. Кроме того, у болотной камышевки более чётко выражены периоды ускоренных и замедленных частей песни.

Явление пересмешничества распространено среди птиц широко и наблюдается у представителей самых различных регионов и семейств. Проявляется оно по-разному у разных видов. Наиболее способными к голосовой имитации признаются представители семейств Sturnidae, Mimidae, Maenuridae, Turdidae, Laniidae, Corvidae, Sylviidae и, конечно, Psittacidae. Однако даже в пределах этих семейств различные их представители сильно различаются по степени совершенства копирования звуков; есть среди них и виды, которые совсем не склонны к пересмешничеству. В целом группу птиц-пересмешников принято разделять на постоянных и альтернативных имитаторов (Chisholm 1937).

К первой группе относятся виды, все особи которых имеют заимствованную песню, у представителей второй пересмешничают лишь отдельные особи и то от случая к случаю, иногда очень редко. У многих видов, у которых голосовая имитация в природе не наблюдается, она выявляется при совместном воспитании молодых птиц в комнатных условиях. В литературе имеется много указаний на подобное явление (Промптов 1947; Immelman 1969; Baptista 1972, 1973; Nottebohm 1972; и др.). Даже домовый воробей *Passer domesticus* оказался способным издавать канареечные трели (Промптов 1947) и усваивать позывки щегла (Н.А.Карасёв, устн. сообщ.). Воспитанный нами в обществе чижа седоголовый щегол *Carduelis caniceps parapanisi* постоянно пел песню чижа. В свою очередь, чиж при содержании в клетке с другими птицами, по сообщению Г.А.Носкова, легко имитирует песни щегла, клеста-еловика *Loxia curvirostra* и чечётки *Acanthis flammea*, а японская амадина *Lonchura striata var. domestica* – канарейки, при этом заимствованная песня контактным путём передаётся у этого вида из поколения в поколение. Садовая овсянка *Emberiza hortulana*, по сообщению Т.А.Рымкевич, иногда имитирует песню обыкновенной овсянки *E. citrinella*. Известен также случай голосовой имитации у снегиря *Pyrhula pyrrhula*, содержавшегося в неволе (Шовен 1972). В статье К.Иммельмана (Immelman 1969) приведены факты, указывающие на склонность некоторых представителей семейства Estrildidae к заимствованию голосов других птиц при совместном их содержании и т.д.

Все примеры так называемых «говорящих птиц» также следует отнести к явлению пересмешничества, возникающего при комнатном содержании. Если не считать попугаев Psittacidae, то из птиц нашей фауны научаются «говорить» в основном врановые Corvidae; ворон *Corvus corax*, ворона *C. corone*, галка *C. monedula*, грач *C. frugilegus* и сорока *Pica pica*. Из них наиболее способна к запоминанию многих

слов и целых фраз сорока (мнение А.М.Батуева). Интересно, что все перечисленные выше виды практически никогда не подражают звукам в природной обстановке. Наоборот, сойка *Garrulus glandarius*, которую можно назвать настоящим природным пересмешником, в вольерных условиях, по-видимому, ещё не отмечалась как «говорящая птица». В этом отношении наиболее интересны некоторые представители семейства скворцов *Sturnidae*. Обыкновенный скворец *Sturnus vulgaris*, например, как известно, прекрасно имитирует голоса различных птиц и другие природные звуки и в то же время способен научиться произносить слова и отдельные фразы человеческой речи. Аналогичным образом ведёт себя и индийская майна *Acridotheres tristis*. Точность копировки сложных звуков бывает поразительной: обыкновенный скворец может, например, подражать звуку работающей пишущей машинки (Ю.И.Слонимский, устн. сообщ.), ушастый скворец *Gracula religiosa* – воспитанник А.М.Батуева – мог голосом воспроизводить громкий стук в дверь, чего человек сделать не может; звук пишущей машинки может изображать также и индийская майна. Из птиц, иногда подражающих словам человека, их воспитавшего, можно указать ещё на дроздов, в частности на рябинника. В качестве исключительных уникальных случаев пересмешничества воробьиных птиц в комнатных условиях укажем, наконец, на обыкновенных канареек, иногда демонстрирующих способность вплетать в свою песню фразу человеческой речи (Мальчевский и др. 1972), а также на серую мухоловку *Muscicapa striata*. Известный нам факт имитации серой мухоловкой отдельных слов во время исполнения её «цикающей» песни, по всей видимости, пока единственный. Эта мухоловка с птенцового возраста была воспитана Г.М.Соколовой и содержалась в Доме пионеров Фрунзенского района Ленинграда. Она могла воспроизводить достаточно отчётливо следующие слова: «Гошка» (её имя), «здравствуй», «спой, птичка», «солдат», «спать», «ну что, ну что, что, что», «иди сюда» (А.М.Батуев, устн. сообщ.).

А.-Х.Чизхольм (Chisholm 1937), давая обзор пересмешникам Австралии, пришёл к заключению, что именно на этом континенте явление пересмешничества развито сильнее всего. Им было зарегистрировано 12 видов обязательных и 24 альтернативных имитатора. Аналогичный обзор для фауны птиц СССР ещё не давался. На основании наших собственных наблюдений, анализа литературы и сообщений отдельных орнитологов мы установили, что в настоящее время в фауне птиц СССР известно по крайней мере 14 видов постоянных пересмешников – представителей 5 семейств (*Laniidae*, *Corvidae*, *Turdidae*, *Sylviidae* и *Sturnidae*): сорокопут-жулан, сибирский жулан *Lanius cristatus*, сойка, варакушка, корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus*, пеночка-пересмешка *Hippolais icterina*, болотная камышевка, садовая

камышевка, чернобровая камышевка *Acrocephalus bistrigiceps*, камышевка-барсучок *A. schoenobaenus*, толстоклювая камышевка *Phragmaticola aedon*, индийская майна, обыкновенный скворец и серый скворец.

Альтернативное или случайное пересмешничество в природной обстановке зарегистрировано по крайней мере у 24 видов птиц нашей фауны, а если учитывать случаи, выявленные в неволе, – у 37. Помимо примеров, отмечавшихся выше, укажем на способность юрка *Fringilla montifringilla* иногда «петь зябликом» (Мальчевский 1965), славки-черноголовки – соловьём, горихвостки *Phoenicurus phoenicurus* – теньковкой *Phylloscopus collybita*. В последнем случае поражало, что горихвостка, жившая на территории парка Лесотехнической академии им. Кирова (Ленинград), заимствовала не только звуки другого вида, но и ритм песни, резко отличный от её видового.

Чрезвычайно интересный факт сообщил нам в своё время А.Н. Формозов. В северной части Липецкой области, в 340 км от Москвы, ему довелось слышать соловья, который великолепно имитировал голос тянущего вальдшнепа *Scolopax rusticola*, вставляя его в свою песню. Голос вальдшнепа изображался так, что можно было слышать птицу, как бы приближающуюся издали, пролетающую над головой и удаляющуюся в сторону. Из других частичных пересмешников нашей фауны укажем на серого сорокопуга *Lanius excubitor*, полевого жаворонка *Alauda arvensis*, кукушку *Perisoreus infaustus*, тихая песня которой состоит из набора разнообразных звуков, и среди них можно узнать голоса различных птиц (Воробьёв 1963); кедровку *Nucifraga caryocatactes*, которая иногда трещит сорокой, мяукает сарычем *Buteo buteo* и т.п., но делает это менее искусно, чем, например, сойка; мухоловку-пеструшку *Ficedula hypoleuca*; желтоспинную мухоловку *F. zanthopygia*, которая в уссурийской тайге имитирует иногда крик ширококрылой кукушки *Hierococcus fugax*; синюю мухоловку *Cyanoptila cyanomelana*, включающую в свою мелодичную песню обрывки песен других птиц (Neufeldt 1968). Частичное Пересмешничество зарегистрировано также у лугового и черноголового *Saxicola torquata* чеканов, каменки-плясуньи *Oenanthe isabellina*, зарянки *Erithacus rubecula*, соловья-красношейки *Calliope calliope*. В районе заповедника «Столбы» красношейка часто имитирует строфы певчего дрозда *Turdus philomelos* и песню большой синицы *Parus major* (сообщение Т.Ю. Хохловой), а в Уссурийском крае – песню большого черноголового дубоноса *Eophona personata*, сизого дрозда *Turdus hortulorum* и других птиц. Очень возможно, что при большем количестве наблюдений красношейка может быть переведён в разряд постоянных пересмешников. Изредка имитируют голоса других птиц также чёрный *Turdus merula*, сизый и певчий дрозды. Известны случаи имитации голосов других

птиц также у зеленушки *Chloris chloris* и серой славки *Sylvia communis*. В Уссурийском крае отмечены случаи пересмешничества у буробочкой белоглазки *Zosterops erythropleura*, которая имеет склонность подражать крику ширококрылой кукушки и голубой сороки *Cyanopisca cyanus*. Интересно, что имитация в данном случае часто возникает «по свежей памяти», т.е. в ответ на слышимый звук. Крик ширококрылой кукушки белоглазки воспроизводят тише, чем свою песню. При этом характер построения песни сильно меняется.

Для настоящих пересмешников гораздо типичнее надолго задерживать в памяти воспринятые звуки. Однажды услышав звук, они могут потом повторять его в течение всей жизни. В практике воспитания птиц в комнатных условиях это явление хорошо известно. Услышав звук в раннем возрасте, птица после долгого молчания может начать регулярно его воспроизводить в половозрелом состоянии (Heinroth 1911). Иногда звуки усваиваются в области зимовки или на пролёте, а воспроизводятся потом на гнездовом участке. Скворцы и варакушки под Ленинградом ранней весной вплетают в свои песни звуки, которые могли слышать лишь прошлым летом, т.е. почти год тому назад, или ещё раньше (Мальчевский 1965). В парке Старого Петергофа чрезвычайно специфичный местный напев дроздов-белобровиков *Turdus iliacus*, существовавший там в 1040-1060-е годы, первыми начинали высвистывать скворцы, прилетающие раньше белобровиков, которых они могли слышать не раньше прошлого лета.

Характерной чертой пересмешничества является избирательное отношение к звукам. Это выражается в том, что у каждого вида пересмешника имеются звуки, которым он отдаёт явное предпочтение и практически всегда включает в свою песню. Например, скворцы в Ленинградской области почти всегда имитируют песню чечевицы *Carpodacus erythrinus* и иволги *Oriolus oriolus*; садовые камышевки – сигналы тревоги самцов и самок зяблика; пеночки-пересмешки – сигнал тревоги, ориентировочный сигнал и призывный крик дрозда-белобровика, а также крик беспокойства кулика-черныша *Tringa ochropus* и т.д. Анализ 10 песен разных самцов пеночки-пересмешки, гнездящихся в Ленинградской области, в том числе и в черте Ленинграда, показал, что наибольшее предпочтение отдаётся различным сигналам дрозда-белобровика, которые изображали все 10 особей, а также голосу кулика-черныша (отмечен в песне 9 самцов).

Многочисленные факты свидетельствуют о том, что в песне пересмешников голоса определённых видов птиц встречаются с удивительным постоянством. Они послужили основой для возникновения оригинальной точки зрения, предполагающей, что такие звуки в процессе истории вида и эволюции песни стали уже наследственными (Кистяковский 1958; Симкин, Ильичёв 1965). Например, практически

все скворцы вплетают в свою песню посвист иволги (Кистяковский 1958). Если бы этот элемент в песне скворца был наследственным, то птицы, воспитанные в неволе, должны были бы включать его в свою песню. Этого, однако, не наблюдается. Постоянство заимствованных колен может достигаться контактным путём и выборочным отношением пересмешников к звукам. Одни и те же элементы, заимствованные отдельными птицами, могут, передаваясь от одной особи к другой, от поколения к поколению, получить широкое распространение и стать обязательными элементами видовой песни пересмешника в течение длительного периода времени.

Избирательное отношение пересмешников к звукам окружающей среды, по мнению У.Торпа (1961), следует объяснять соответствием физических качеств заимствуемых звуков голосовому аппарату того или иного вида пересмешников. Имеет, очевидно, значение и степень воздействия звука на нервную систему пересмешника. Примечательно, что среди заимствованных звуков в песне пересмешников преобладают тревожные или призывные сигналы других птиц, а не их пение, как это часто полагают. Например, у пеночек-пересмешек, гнездящихся в окрестностях Ленинграда, нами было зарегистрировано 28 различных сигналов 20 видов птиц. При этом преобладающую часть (25 сигналов из 28) составляли крики тревоги, беспокойства и призывные сигналы и лишь 3 звука можно было отнести к категории песни (Мальчевский и др. 1972).

Склонность повторять услышанный звук, т.е. пересмешничать, по видимому, характерна для очень многих представителей отряда воробьиных птиц *Passeriformes*. Часто эта особенность голосового поведения бывает представлена в скрытом виде и выявляется в экспериментальных условиях при соответствующем воспитании. Приведённый выше список пересмешников, по всей видимости, вскоре пополнится и прежде всего видами, относящимися к родам *Oenanthe*, *Phoenicurus* и *Lanius*, представители которых вообще склонны к альтернативному пересмешничанью.

Реакция на видоспецифичные звуки

Поддержание видовой специфики песни

Явление пересмешничества (копирование звуков, не свойственных виду) следует отличать от явления голосовой имитации, которое имеет более общее эволюционное значение, распространено шире и может рассматриваться как специфическое свойство высшей нервной деятельности воробьиных птиц (Промптов 1944). Помимо пересмешничества оно выражается в стремлении молодых подражать пению старых птиц своего вида. Как это было выяснено путём многочисленных экс-

периментов (Heinroth 1911; Промптов 1944; Poulsen 1951; Thorpe 1961; Immelman 1969; и др.), у большинства воробьиных птиц со сложной песней наследуются лишь самые общие её черты – продолжительность, темп и общая манера исполнения. Характерные же для вида конкретные звуки – определённые посвисты, росчерки и тому подобные элементы песни, по которым мы, собственно, и узнаём вид в природе, – молодые птицы не в состоянии самостоятельно воспроизвести. Чтобы видовая специфика песни сохранялась и передавалась от поколения к поколению, необходим голосовой контакт между молодыми и взрослыми птицами. Существует определённый критический период, после которого птица, если она не слышала голос своего вида, уже не в состоянии выработать типичную видовую песню. У разных видов он может иметь различную продолжительность. У зяблика, по данным Торпа (Thorpe 1961), этот период продолжается до 13-месячного возраста. Отдельные элементы видовой песни могут быть «запечатлены» ещё в гнездовой период, когда птенцы слушают пение своего отца, однако окончательная кристаллизация типичной для вида песни происходит в большинстве случаев в первую весну размножения. При этом большое значение имеет групповая практика пения, в процессе которой молодые птицы совершенствуются в исполнении видового напева (Thorpe 1961).

Эксперименты, проведённые нами с гнездовыми птенцами дрозда-белобровика, содержащимися в изоляции до годовалого возраста, показали, что характерную для вида песню они, как и другие виды воробьиных, самостоятельно выработать не могут. Тем более оказались неспособными сформировать локальный напев той местности, откуда были взяты из гнёзд (Мальчевский 1968). Как известно, песня у этого вида состоит из двух частей – свистовой (демонстративной) и скрипучей («подпесни»). Именно свистовая часть песни, сильно варьирующая по мотиву, отличает дроздов-белобровиков, населяющих отдельные парки, рощи, лесные массивы (Мальчевский 1958). В течение осени и зимы молодые дрозды исполняли лишь «подпесню». Весной (март-апрель) они начинали издавать перед «подпесней» ряд более громких звуков. Такое поведение можно было расценить как попытку выработать первую, демонстративную часть песни. Однако эти звуки были трескучими и походили скорее на короткий сигнал беспокойства. Столь характерную для вида демонстративную, свистовую часть песни дрозды стали издавать лишь после того, как получили свободу и смогли услышать пение взрослых птиц своего вида. При этом они сразу же усвоили напев той местности, куда они были выпущены. Интересно отметить, что на магнитофонную запись весенней песни белобровика, которую выкормыши имели возможность постоянно слышать в вольере, они почти не обращали внимания, а если имитировали, то очень

тихо. По-видимому, молодому дрозду для окончательного формирования своей песни необходим живой контакт с взрослыми птицами своего вида.

Подвержены индуктивному влиянию и некоторые позывки птиц. Например, так называемый «дождевой» сигнал самца зяблика (сигнал беспокойства) очень сильно, как и песня, варьирует локально и географически (Sick 1939; Poulsen 1951, 1958; Thielke 1969). Поскольку в переходных зонах встречаются особи, издающие два совершенно различных по звучанию варианта сигнала («рюм» и «фюить»), как это наблюдается на севере Карельского перешейка (Мальчевский 1959), можно заключить, что характер звучания данного сигнала, как и песни, также усваивается зябликом от других особей того же вида.

Локальные напевы

Под локальным диалектом мы понимаем заметную вариацию видовой песни, характерную для птиц, населяющих сравнительно ограниченную территорию. Размеры её определяются иногда всего десятками гектаров. В этом отношении локальный диалект существенно отличается от географической вариации песни, имеющей несравненно более широкое распространение и, по-видимому, иное происхождение.

Если территория, маркированная каким-либо определённым диалектальным напевом, не имеет резких биотопических границ, то обычно нет границ и между диалектами. Наоборот, при мозаичности экологических условий, когда распространение вида в той или иной местности носит характер изолированных групповых поселений, диалектальная особенность песни имеет чёткие и резкие границы. Локальные диалекты у певчих птиц известны давно. На местные уклонения песни обыкновенного соловья обращали внимание ещё в XIX столетии русские птицеловы (Шамов 1910). В Лужском районе Ленинградской области соловьи поют иначе, чем в Волосовском, но и в пределах последнего встречаются места, населённые соловьями, имеющими различные диалектальные уклонения. Известны также локальные диалекты у каменки-плясуньи, жёлчной овсянки *Emberiza bruniceps* (Варшавский 1959), однако наиболее яркий пример в этом отношении даёт нам дрозд-белобровик (Мальчевский 1958). На территории Ленинградской области у этого вида можно насчитать десятки локальных напевов. По существу, в каждом пригородном парке белобровики имеют свою песню. Некоторые из вариаций настолько самобытны, что даже специалист-орнитолог, впервые слушая их, иногда принимает напев за песню другого вида.

Несмотря на малые размеры территории, локальные диалекты у дрозда-белобровика отличаются удивительным постоянством и существуют десятилетиями, хотя с течением времени они могут видоизме-

няться или смещаться по территории. Мы уже неоднократно указывали на то, что локальные напевы у дроздов-белобровиков – явление фенотипическое и что сходно поющих птиц нельзя понимать как группу близкородственных семей (Мальчевский 1959, 1968 и др.). Самостоятельного эволюционного значения такие группы не имеют. Кольцевание дроздов показало, что молодые птицы практически не возвращаются в район своего локального напева. Их место восполняется молодыми из соседних районов. Унификация напева устанавливается заново каждый год путём звуковой индукции. Молодые птицы усваивают типичный для данной местности напев от старых особей – носителей местной традиции, поющих с наибольшей частотой и уверенностью. Данное явление особенно характерно для парков, где белобровики гнездятся изолированными группами в большом количестве (около 30 пар на 100 га) и слышат друг друга, когда поют. Наоборот, в лесах с малой плотностью населения этих птиц бросаются в глаза резкие индивидуальные отличия в песне.

По всей видимости, локальные напевы возникают на основе индивидуальной изменчивости песни. К такому же мнению склоняется и Д.Кейт (Keith 1969), изучавший вариации видовой песни у американских видов синиц. Наиболее заметная и влиятельная вариация песни, передаваясь от одной птицы к другой, может постепенно распространиться и приобрести значение местного напева. Чрезвычайно интересные результаты в данном плане были получены У.Торпом (1961). Оказалось, что если воспитывать выкормышей зябликов отдельными группами в изоляции от взрослых, то каждая группа вырабатывает свой напев. При этом отдельные члены группы поют настолько сходно, что их песни нельзя отличить даже с помощью осциллографа (Thorpe 1961). По всей видимости, в каждой группе была своя лидирующая особь, которая и определила характер пения остальных. Нечто подобное происходит и в природе.

Дуэтирование и антифональное пение

На основе явления звуковой индукции у некоторых птиц возникли особые формы голосового поведения, выражающиеся в различного рода дуэтах – в поочередном или совместном пении двух птиц.

Дуэтирование возможно как при исполнении песни, так и при воспроизведении сигналов иного значения. Обычно в дуэте участвуют самец и самка, реже два самца. При этом крики птиц, как правило, не накладываются один на другой, а чередуются. В наиболее простом случае «дуэта-переключки» строгой согласованности в пении может не быть. Лишь в отдельные моменты сильного возбуждения особей возникает ритмичность звучания. Однако в противоположность так называемой «антифональной» песне при простом дуэте единого видового

рисунка песни не возникает и всегда слышно, что поют две птицы.

Парное ритуальное «пение» характерно для многих чаек *Larus*, а также для белых аистов *Ciconia ciconia*, когда они, стоя на гнезде друг перед другом, трещат клювами, закидывая шеи на спину. В данных случаях ответное поведение партнёра вызывается, правда, не только звуком, но и принимаемыми позами. К дуэтированию склонны многие совы Strigidae. В Уссурийском крае мы наблюдали, в частности, это явление у иглоногой совы *Ninox scutulata*. Самец этого вида начинает первым издавать серию криков. К нему обычно сразу же присоединяется самка, которая исполняет свою независимую партию, состоящую из ряда более низких стонущих звуков.

В брачную пору у некоторых сов можно слышать дуэты двух самцов. Например, когда начинает петь самец уссурийской совки *Otus sunia*, к нему присоединяет свой голос второй самец, если он есть поблизости. В результате возникает достаточно ритмическая переключка. При этом голос одного из участников дуэта часто меняется на полтона выше или ниже. Таким образом птица, вступающая в дуэтное пение, как бы противопоставляет свой голос голосу соседа. Склонность к дуэтам или даже к трио у сов наблюдается с раннего возраста. Когда птенцы-слётки, например, ушастой совы *Asio otus*, покинув гнездо, подзывают к себе родителей, они один вслед за другим издают достаточно согласованные во времени призывные свисты, тональность которых тоже может быть различной в пределах полутона. Значение призывных криков совят двоякое: каждый заявляет о себе и тем самым поддерживает целостность выводка.

Наиболее специализированная форма дуэта – антифональное пение, при котором самец и самка поют поочередно и в высшей степени согласованно, с удивительной точностью распределения звуков во времени. В результате возникает строгий рисунок единой видовой песни и кажется, что исполняет её одна птица, а не две.

Антифональное пение описывалось в литературе неоднократно, ему посвящено несколько обзорных статей (Thorpe 1964, 1974; Нооскер, Нооскер 1969; Ильичёв 1972). Оно известно у представителей 10 семейств птиц, распространённых главным образом в тропиках и субтропиках (Thorpe 1963; Нооскер, Нооскер 1969). У.Торп, первым детально изучивший этот тип песни на примере некоторых западноафриканских видов, пришёл к заключению, что антифональное пение характерно для птиц, живущих в густых тропических зарослях, где зрительная связь между партнёрами затруднена. В таких условиях антифональное пение надёжнее всего способствует сохранению единства образовавшейся пары на возможно длительное время. При оседлости птиц и сохранении ими за собой территории на весь год это тем более важно. Хотя антифональная песня и возникла независимо в

пределах различных семейств птиц, тем не менее склонность к дуэтированию может служить известным показателем родства между видами. Например, все 15 видов африканских сорокопутов *Laniarius* имеют антифональную песню (Thorpe 1974). Таким образом, признак этот в какой-то степени не только экологический, но и систематический.

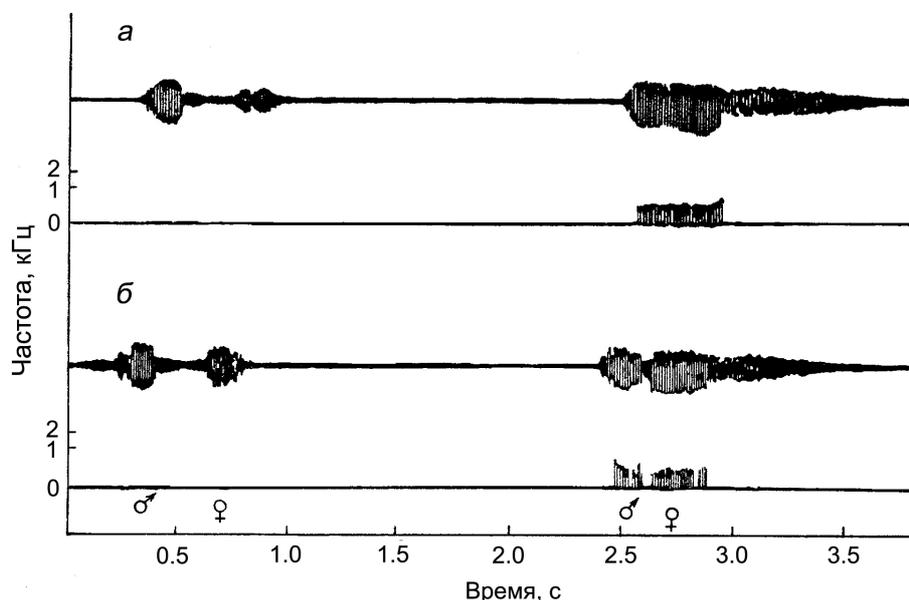


Рис. 2. Частотно-временная характеристика антифонального пения самца и самки рыбного филина *Ketupa blakistoni*. а, б – варианты дуэтирования.

Среди птиц фауны СССР антифональное пение до последнего времени не было известно. Впервые оно было описано у рыбного филина *Ketupa blakistoni*, обитающего в Уссурийском крае (Пукинский 1974). У этого вида пары образуются на длительный период, и песня-дуэт, несомненно, способствует поддержанию единства пары. В этом отношении с мнением У.Торпа нельзя не согласиться. Во время исполнения песни каждый член пары издаёт призывный крик, двойной по структуре. При дуэтировании одна из птиц по частям вставляет свой призывный крик между отдельными звуками крика партнёра. Начинает обычно самец, вторит ему самка, и таким образом создаётся общий рисунок видовой песни, в целом состоящей из четырёх элементов, точно согласованных во времени (рис. 2). Если сов не видеть, может показаться, что поёт одна птица, а не две. Промежуток между началом крика самца и самки составляет 300-350 мс. Быстрота ответной голосовой реакции самки на голос самца особенно значительна и определённа при воспроизведении второй пары звуков, завершающих песню (около 200 мс). Во время исполнения песни птицы часто не видят друг друга, так как сидят спиной друг к другу. Тем не менее временная согласованность песни не нарушается.

Антифональный сигнал характерен и для журавлей *Gruidae*. Мы наблюдали его у серого *Grus grus*, а также у чёрного *G. monacha* жу-

равлей. Одиночный крик серого журавля в природе приходится реже слышать, чем двойной. Его издаёт обычно птица, не имеющая пары. Однако как только пара образовалась, постоянно слышится так называемое «курлыканье», которое есть не что иное, как следующие один за другим (через 400-625 мс) призывные крики двух птиц, причём всегда самца и самки (рис. 3). При этом журавли издают звуки, имеющие правильный музыкальный интервал, — увеличенную кварту или уменьшенную квинту.

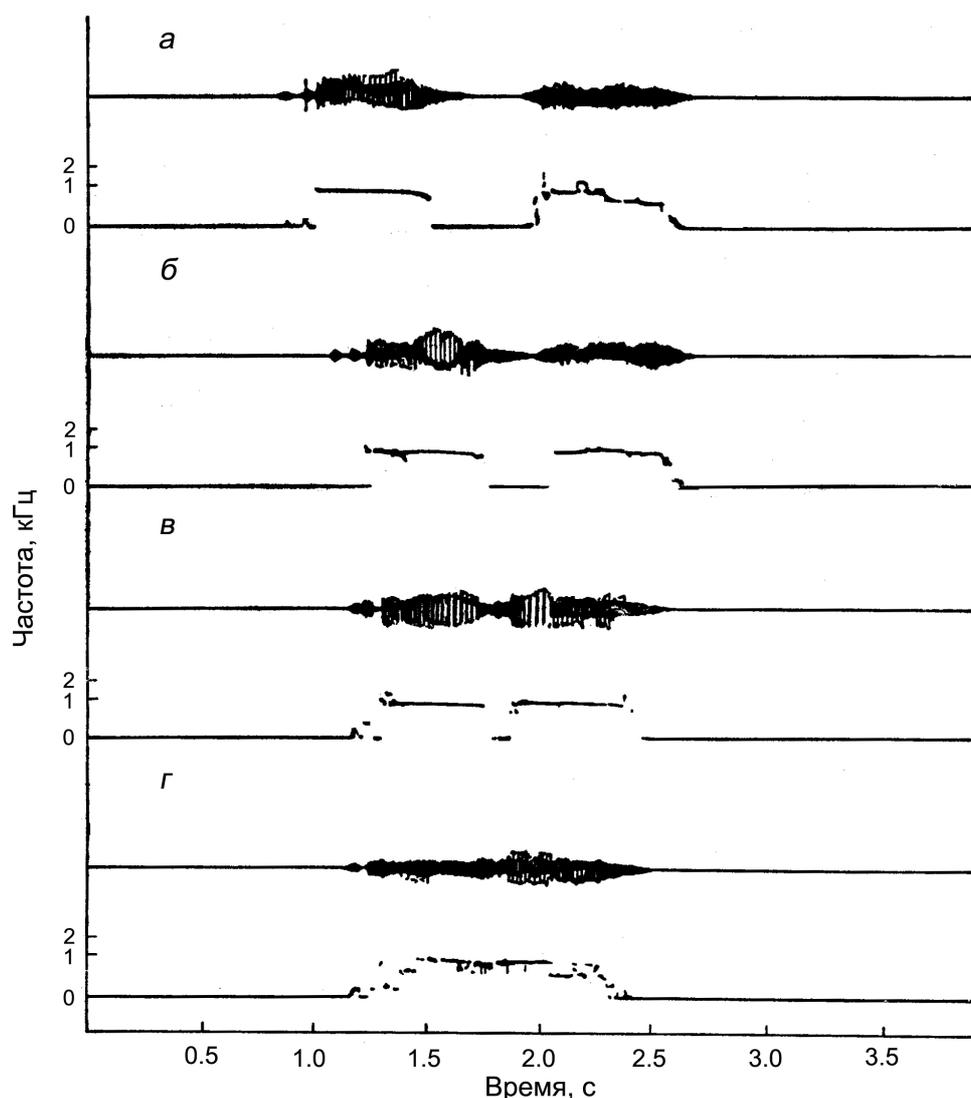


Рис. 3. Частотно-временная характеристика антифонального сигнала самца и самки серого журавля *Grus grus*. а, б, в, г – варианты дуэтирования.

Для журавлей характерно жить парами, и их взаимосвязанные голосовые реакции, несомненно, способствуют поддержанию постоянства пар и нормального нервно-психического состояния каждой из птиц. Дуэтный призывный крик журавлей многофункционален: в зависимости от обстоятельств он выполняет призывную или предостерегающую функцию, выражает также тревогу, является сигналом, указывающим на направление движения, и т.п. И несмотря на то, что из-

дают его две птицы, он во всех случаях выступает как единый видовой сигнал. Весенние брачные крики журавлей, которые мы обычно слышим на зорях в районе их гнездования,— это, по существу, тоже дуэтная «песня», исполняемая двумя птицами. Продолжительность её различна, но чередование звуков вполне определённое. Дуэтные весенние крики журавли издают, иногда находясь на большом расстоянии друг от друга, тем не менее рисунок песни сохраняется. Антифональные согласованные сигналы известны и у лебедей (Hall-Craggs 1974), в частности у лебедя-кликуну *Cygnus cygnus*. Мы неоднократно отмечали дуэтирование кликунов не только весной, но и осенью в Барабинской степи и даже на зимовке в Черноморском заповеднике.

Таким образом, дуэтирование и, в частности, антифональное пение характерно не только для тропических птиц, живущих среди густых зарослей. Оно может возникать в различных условиях, даже в вольере (Thorpe, North 1965). При специальном обучении антифональным типом могут самцы даже разных видов. Известен пример со снегирём и канарейкой, которые были выучены высвистывать общий мотив. Снегирь всегда запевал, но останавливался в определённом месте, а канарейка доводила мотив до конца (Шовен 1972). Как и при дуэтном пении самца и самки в природе, здесь также имеет место звуковая индукция: знакомый звук из песни одной птицы вызывает у другой совершенно определённую голосовую реакцию, строго регламентированную во времени.

Групповое пение

Групповое пение — явление довольно распространённое среди птиц. Оно наблюдается чаще всего в местах скопления птиц во время общественных токов, в колониях, на местах кормёжки, отдыха или ночёвки. Эта форма голосового поведения возникает у птиц благодаря возбуждающему действию голосов одних особей на других. В качестве простейшего примера можно привести зависимое одно от другого, хотя и не строго согласованное во времени, поочерёдное пение петухов в деревне. Сходная переключка характерна и для самцов фазана *Phasianus colchicus* весенней ночью. Воздействием голосов одних особей на других нетрудно объяснить и дружное запевание дроздов-белобровиков по утрам. Групповое пение можно наблюдать у многих видов овсянок, в частности у обыкновенной и таёжной *Emberiza tristrami*. Чаще всего оно возникает весной на остановках во время пролёта. Летом, на местах кормёжек, как бы соревнуясь друг с другом, поют группами самцы дубровника.

Осеннее групповое пение, имеющее смысл сбора стаи, характерно для деревенской *Hirundo rustica* и рыжепоясничной *H. daurica* ласточек, полевых воробьёв *Passer montanus* и скворцов. Скворцы поют

группами также на зимовках, обычно в местах ночлега. Эта же черта характерна для дроздов-белобровиков, исполняющих зимой и на пролёте лишь «подпесню».

Во всех перечисленных выше случаях нельзя уловить какой-либо закономерной согласованности в пении отдельных особей за исключением того, что окончание песни обычно бывает единовременным. Согласованного пения практически не возникает даже в случаях специализированного группового токования, например, у тетерева. Наибольшей слаженностью, с нашей точки зрения, отличается общественное токование дупелей *Gallinago media*.

В целом, однако, степень временной согласованности пения отдельных особей в группах ещё недостаточно хорошо изучена и требует специального внимания.

Временная смена рисунка песни

Известно, что у многих певчих птиц весенняя демонстративная песня бывает подвержена индивидуальной изменчивости. У зяблика, дрозда-белобровика, серой славки и некоторых других птиц один и тот же самец может воспроизводить разные варианты песни. Однако у каждого самца есть своя, наиболее характерная для него вариация, которую он чаще всего и исполняет. Считается, что подобного рода индивидуальная изменчивость песни служит целью маркировки отдельных особей (Marler 1960) и помогает птицам распознавать своих соседей по участку, а также узнавать «чужих» птиц, прилетевших со стороны (Goldman 1973).

Особенно сильно варьирует индивидуальная песня у синиц рода *Parus*. Так, у пепельной синицы *P. inornatus*, обитающей на западе Северной Америки, в группе из 12 самцов спектрографическим методом было выделено 17 типов видовой песни, причём каждая особь оказалась в состоянии высвистывать до 10 различных мотивов (Keith 1969). Не менее разнообразна песня и у большой синицы. Среди птиц, обитающих под Ленинградом, встречаются синицы, которые поют трёх-, двух- и даже однотонные песни. Интервал между первой и последней нотой может варьировать от полутона до трёх тонов. Песня одного и того же самца может отличаться по количеству нот, тону и ритму. Некоторые синицы поют настолько музыкально, что лучший способ изображения их песни – нотная запись.

Проигрывая на магнитофоне самцам большой синицы основной вариант их песни, мы заметили, что самец, услышав свою песню, иногда сразу же меняет ритм и тональность напева. Он как бы противопоставляет новую песню той, которую слышит. Смысл такого противопоставления, очевидно, заключается в утверждении своей индивидуальности.

Реакция серой славки на её же песню, воспроизведённую на гнездовом участке, была поразительной. После первого же проигрывания наиболее обычного варианта самец сразу же появлялся в непосредственной близости (2-5 м) и начинал интенсивно петь. Причём песня его уже была иной: более продолжительной и эмоциональной. Она включала мяукающие (заимствованные) звуки, которые раньше в пении этой особи не отмечались. Такое необычное для данного самца пение явилось следствием его сильного возбуждения и стремления заявить о себе наиболее заметно.

Заключение

Итак, мы видим, что звуки окружающей среды заметно влияют на голосовое поведение птиц. Они стимулируют пение, видоизменяют и обогащают видовую песню и, иногда, регламентируют её во времени. Влияние могут оказывать как видоспецифичные, так и невидоспецифичные звуки. Стимулирующее и видоизменяющее действие звуков на голоса птиц мы называем явлением звуковой индукции.

У певчих птиц, склонных к голосовой имитации, звуки окружающей среды определяют характер формирования песни в онтогенезе и являются причиной возникновения индивидуальной, локальной и географической её изменчивости. Ландшафтные особенности птичьих голосов, формирующиеся в процессе истории видов, тоже нередко складываются в зависимости от общего звукового фона ландшафта или биотопа.

Широко распространённые в природе явления пересмешничества, «птичьих переполохов», группового, дуэтного и антифонального пения возникли на основе высокой восприимчивости птиц к звукам и присущей им склонности реагировать на посторонний звук голосом, т.е. на основе звуковой индукции.

Таким образом, «звуковая среда» выступает как существенный фактор, определяющий особенности голосового поведения и эволюции голоса птиц.

Литература

- Благосклонов К.Н., Ильичёв В.Д. 1964 // *Зоол. журн.* 43, 2: 292-293.
Варшавский С.Н. 1959 // *Тез. докл. 2-й Всесоюз. орнитол. конф.* М.: 8.
Воробьёв К.А. 1963. *Птицы Якутии.* М.: 1-359.
Ильичёв В.Д. 1968 // *Итого науки. Сер. биол.* М.: 113-131.
Ильичёв В.Д. 1972. *Биоакустика птиц.* М.: 1-286.
Кистяковский А.Б. 1958. *Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц.* Киев: 1-196.
Лэк Д. 1949. *Дарвиновы вьюрки.* М.: 1-198.
Мальчевский А.С. 1958 // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 110-119.

- Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц*. Л.: 1-282.
- Мальчевский А.С. 1965 // *Сложные формы поведения*. М.; Л.: 139-144.
- Мальчевский А.С. 1968 // *Зоол. журн.* **47**, 6: 833-842.
- Мальчевский А.С., Голованова Э.Н., Пукинский Ю.Б. 1972. *Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом*. Л.: 1-203.
- Новиков Г.А. 1949 // *Зоол. журн.* **28**, 5: 461-470.
- Новиков Г.А., Мальчевский А.С., Овчинникова Н.П., Иванова Н.И. 1963 // *Вопросы экологии и биоценологии* **8**: 9-118.
- Потапов Р.Л. 1966 // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **39**: 3-119.
- Промптов А.Н. 1944 // *Докл. АН СССР* **45**, 6: 278-281.
- Промптов А.Н. 1947 // *Физиол. журн.* **33**, 5: 595-601.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. 1945 // *Докл. АН СССР* **46**, 9: 422-424.
- Пукинский Ю.Б. 1974 // *Вестн. Ленингр. ун-та* **3**: 35-39.
- Пукинский Ю.Б., Роо С.С. 1966 // *Вестн. Ленингр. ун-та* **21**: 22-28.
- Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д. 1965 // *Зоол. журн.* **44**, 4: 483-493.
- Шамов И.К. 1910. *Наши певчие птицы*. 3-е изд. М.: 1-160.
- Шовен Р. 1972. *Поведение животных*. М.: 1-437.
- Vartista L.F. 1972 // *Z. Tierpsychol.* **30**: 266-270.
- Vartista L.F. 1973 // *Auk* **90**, 4: 891-894.
- Chisholm A.H. 1937 // *Ibis* **26**: 703-721.
- Clark R.B. 1949 // *Brith. Birds* **42**, 11: 239-243.
- Dorno C. 1924 // *Pflüg.—Arch. Ges. Physiol.* **204**: 645-659.
- Frieling H. 1937 // *Die Stimme der Landschaft*. Münchjen; Berlin: 1-140.
- Goldman P. 1973 // *Auk* **90**: 106-113.
- Hall-Craggs J. 1974 // *Ibis* **116**: 228-231.
- Heinroth O. 1911 // *Verch. 5th Inter. Ornithol. Kongr.* Berlin: 703-764.
- Hoocker T., Hoocker J. 1969 // *Bird Vocalization*. Cambridge: 185-205.
- Immelman K. 1969 // *Bird Vocalization*. Cambridge: 61-74.
- Keith D. 1969 // *Condor* **71**, 2: 94-101.
- Marler P. 1955 // *Nature* **176**: 6-7.
- Marler P. 1956 // *Ibis* **98**: 231-261.
- Marler P. 1957 // *Behaviour* **11**: 13-29.
- Morton E.S. 1975 // *Amer Naturalist* **109**: 17-34.
- Neufeldt I. 1968 // *Falke* **2**: 36-37.
- Nottebohm F. 1972 // *Amer. Naturalist* **106**: 116-140.
- Palmgren P. 1932 // *Ornis fenn.* **3**: 68-74.
- Palmgren P. 1935 // *Ibis* **19**: 35-42.
- Poulsen H. 1951 // *Proc. Inter. Ornithol. Congr.* Uppsala: 380-382.
- Poulsen H. 1958 // *Dansk. Ornithol. Foren. Tidsskr.* **52**: 89-105.
- Sick H. 1939 // *J. Ornithol.* **87**: 568-592.
- Thielke G. 1969 // *Bird Vocalization*. Cambridge: 311-339.
- Thorpe W.H. 1961. *Bird song: the biology of vocal communication and expression in birds*. Cambridge: 10143.
- Thorpe W.H. 1963 // *Nature* **197**: 774-776.
- Thorpe W.H. 1964 // *A New Dictionary of Birds*. London; Edinburg: 739-750.
- Thorpe W.H. 1974 // *Nature* **208**: 70-79.

Thorpe W.H., North M.E.W. 1965 // *Nature* **199**: 219-222.

Tschanz B. 1968. *Trottellummen. Die Entstehung der persönlichen Beziehungen zwischen Jung*. Bern: 1-103.

Witchell Ch. 1896. The evolution of bird-song with observations on the influence of heredity and imitation. London: 1-467.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 483: 801-802

Звукоподражание у большой синицы *Parus major*

А.В.Бардин

Второе издание. Первая публикация в 1990*

Большую синицу *Parus major* обычно не причисляют к видам, для которых характерен имитационный тип звукового общения. При значительной изменчивости её весенней демонстративной песни не наблюдается включение в неё звуковых сигналов других птиц. В то же время многолетние наблюдения в Псковской области показали, что большие синицы широко используют голосовые сигналы других видов в качестве криков призывного значения. Очень часто они имитируют видовые призывные крики пухляка *Parus montanus* и болотной гаички *Parus palustris*, часто московки *Parus ater*, редко лазоревки *Parus caeruleus*, хохлатой синицы *Parus cristatus*, поползня *Sitta europaea*, очень редко ополовника *Aegithalos caudatus*, теньковки *Phylloscopus collybita*, полевого *Passer montanus* и домового *Passer domesticus* воробьёв, обыкновенной овсянки *Emberiza citrinella*, щура *Pinicola enuncleator*, юрка *Fringilla montifringilla*.

Сам факт, что эта форма звуковой имитации ещё не была описана, свидетельствует о точности копирования сигналов – у наблюдателя даже не возникает подозрения, что слышимые им крики других птиц может издавать большая синица. Чаще всего копируются сигналы видов, принимающих участие в образовании смешанных синичьих стай.

По данным наблюдений за индивидуально мечеными особями, явление звукоподражания у большой синицы характеризуется следующими особенностями: 1) чужие сигналы имеют в своём репертуаре только некоторые особи; 2) большие синицы, научившиеся имитировать какой-либо чужой сигнал, постоянно сохраняют его в репертуаре; 3) заимствованный сигнал не заменяет функционально соответствующую

* Бардин А.В. 1990. Звукоподражание у большой синицы // *Орнитология* **24**: 119-120.

щего видового сигнала, а используется наряду с последним; 4) большие синицы издают заимствованные сигналы в тех же ситуациях, что и виды, которым они подражают; 5) как правило, но не всегда, большие синицы используют заимствованные сигналы в присутствии вида, голос которого они копируют (поэтому можно предположить, что имитация специально используется для межвидового общения); 6) у всех видов синиц высокоинтенсивный призывный крик переходит в сигнал демонстративной тревоги путём усиления и многократного повторения. Однако большие синицы, подражая видовому призывному крику других синиц, никогда не используют его для выражения демонстративной тревоги.

Кроме большой синицы, звукоподражание удалось зарегистрировать ещё у двух видов синиц. У пухляка дважды (один раз в неволе, другой – в природе) отмечено подражание «пиньканью» большой синицы. На Сахалине в 1976 году мне неоднократно приходилось наблюдать, как болотные гайчки точно имитировали призывные крики пухляка и восточной синицы *Parus minor*.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2009, Том 18, Экспресс-выпуск 483: 802

О гнездовании зеленушки *Chloris chloris* в гнезде щегла *Carduelis carduelis*

И.М.Горбань

Второе издание. Первая публикация в 1990*

В 1977 году на старом кладбище в городе Нестерове Львовской области на свисающих ветвях конского каштана располагалось гнездо щегла *Carduelis carduelis*. 4 июня в нём была полная кладка из 5 яиц. 24 июня из гнезда вылетели 4 птенца, на следующий день его покинул пятый, последний птенец. Самка зеленушки *Chloris chloris* появилась у опустевшего гнезда 8 июля и, не ремонтируя и не очищая гнездо от помёта птенцов щегла, снесла 10 июля первое яйцо. Спустя 5 дней кладка была закончена. 11 августа все 5 птенцов зеленушки успешно вылетели из гнезда.



* Горбань И.М. 1990. О гнездовании зеленушки в гнезде щегла // *Орнитология* 24: 123.

Гнездование чаек на крышах домов в Таллине

Е.Э.Шергалин

Второе издание. Первая публикация в 1990*

Первое гнездование чаек на крышах домов в Таллине зарегистрировано в 1981 году. 27 июня 1981 Теэт Рандла и Хейки Лане обнаружили в городском районе Лиллекюла на крыше 9-этажного дома 4 гнезда сизой чайки *Larus canus* и 1 гнездо клуши *Larus fuscus*. В 3 гнёздах сизых чаек находилось по 1 тухлому яйцу, в 1 – 2. Рядом с гнёздами были обнаружены 2 птенца сизой чайки, почти способных к полёту. В гнезде клуши сидел птенец.

В 1984-1986 годах в городском портовом районе Копли на крышах одноэтажных складских построек и гаражей зарегистрировано в общей сложности 13 случаев гнездования чаек: 10 случаев – сизой чайки, 3 случая – серебристой *Larus argentatus*. Гнёзда их располагались на расстоянии 50-250 м от берега Финского залива.



* Шергалин Е.Э. 1990. Гнездование чаек на крышах домов в г. Таллинне // *Орнитология* 24: 166.