

ПЕСНЯ ПТИЦ ВО ВРЕМЕНИ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И СТАБИЛЬНОСТЬ

© 2023 г. В. В. Иваницкий^а, *, И. М. Марова^а

^аБиологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия

*e-mail: vladivanit@yandex.ru

Поступила в редакцию 17.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 07.07.2023 г.

В обзоре приведены сведения о динамике пения птиц во времени, проанализированы темпы изменения индивидуальных и популяционных репертуаров, рассмотрены факторы, влияющие на скорость таких изменений. Имеющиеся данные свидетельствуют о весьма значительных сроках сохранения вокальных моделей (типов песен) в популяциях певчих птиц. Скорость изменения репертуаров выше у видов с неограниченным по времени периодом запечатления песни по сравнению с видами с фиксированным периодом запечатления. Популяционный репертуар типов песен в многочисленных популяциях, населяющих обширные и сплошные местообитания, более стабилен, чем в небольших и изолированных популяциях, занимающих структурно фрагментированные места обитания. При этом наибольшую сохранность из года в год имеют самые распространенные вокальные паттерны, тогда как редкие варианты с течением времени чаще исчезают из популяционного репертуара. Аномальные климатические явления, вызывающие значительные изменения возрастного состава популяций, способствуют быстрой смене диалектов. Подробно рассмотрен феномен быстрых синхронных изменений вокальных репертуаров у особей в составе локальных популяций, а также в популяциях, удаленных друг от друга на большое расстояние. Причины, порождающие этот феномен, нуждаются в дальнейших исследованиях. Наиболее вероятными причинами может быть обмен вокальными моделями на зимовках или одновременное вселения большого числа мигрантов в изучаемые популяции, что у видов с открытым периодом обучения может вызвать изменения в репертуаре и местных особей, заимствующих новые вокальные модели.

Ключевые слова: песня птиц, временная изменчивость, биоакустика

DOI: 10.31857/S0044513423090052, **EDN:** QIZHHN

Непреходящий интерес орнитологов, этологов и биоакустиков к песне птиц обусловлен многими причинами, и в первую очередь ее двойственной природой. У певчих птиц (Oscines) песня имеет врожденную основу, однако для полного ее формирования молодая птица должна слышать адекватные вокальные модели, прежде всего, пение взрослых особей своего вида (Beecher, 2017; Alpin, 2019). Как следствие, структурные особенности песни независимо передаются от поколения к поколению и по генетической линии, и по каналам культурной преемственности, т.е. за счет вокального обучения. Зачастую это ведет к формированию специфических особенностей вокализации (диалектов), распространенных на определенной территории и отсутствующих на прочих территориях, заселенных данным видом. Главным механизмом, порождающим изменчивость песни в пространстве и во времени, принято считать аккумуляцию ошибок копирования в процессе обучения песне. Накапливаясь в ряду поколений, они постепенно изменяют репертуар данной по-

пуляции по сравнению с другими (Kroodsma, 2004; Catchpole, Slater, 2008).

Временная изменчивость птичьего пения привлекает большое внимание исследователей. В частности, обнаружено, что скорость изменения популяционного репертуара с годами значительно варьирует у разных видов (Podos, Warren, 2007) или даже в разных популяциях одного и того же вида (Luther, Baptista, 2010; O’Loughlen et al., 2013). Разные компоненты репертуара (элементы, слоги или типы песен) меняются с разной скоростью: некоторые исполняются на данной территории в течение многих лет, другие значительно изменяются за тот же период, а третьи полностью исключаются из репертуара (Ince et al., 1980; Nelson et al., 2004; Goodale, Podos, 2010; Williams et al., 2013).

Хотя число исследований временной изменчивости песни в последние годы быстро растет, этот тип изменчивости остается пока изученным намного менее детально по сравнению с межпопуляционной изменчивостью. Обилие обзорных

работ на тему пространственной (географической) изменчивости песни (Krebs, Kroodsmas, 1980; Mundinger, 1982; Martens, 1996; Koetz et al., 2007; Podos, Warren, 2007) составляет резкий контраст с полным отсутствием обзоров по ее временной изменчивости.

В этом обзоре мы приведем данные о динамике пения птиц во времени, проанализируем темпы изменения индивидуальных и популяционных репертуаров, рассмотрим факторы, влияющие на скорость таких изменений. Мы будем рассматривать виды с раздельной (дискретной) манерой пения. Вокализации этого типа свойственна четкая ритмическая организация вокальных сессий, т.е. правильное чередование единичных песен и пауз при относительном постоянстве их длительности. Размах вариаций продолжительности отдельных (единичных) песен ограничен, и обычно этот параметр обладает четко выраженной видовой спецификой. У многих видов с раздельной вокализацией единичные песни обладают достаточно сложной и притом универсальной (видоспецифической) структурой. Например, почти в каждой песне зяблика (*Fringilla coelebs*) или пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) имеются особые фразы, исполняемые только в начале песни, только в центральной ее части и только в финале (Иваницкий, Марова, 2022).

У многих видов с раздельной манерой пения песня имеет ярко выраженную типологическую организацию, т.е. практически все единичные песни являются стереотипными конструкциями и могут быть отнесены к определенным типам (типам песен). Типом песен принято называть все множество единичных песен данного вида, сходных по набору составляющих вокальных компонентов (нот, слогов, фраз, трелей) и порядку их взаимного размещения внутри песни. Хотя в пределах типа обычно имеет место определенная изменчивость, ее размах намного уступает различиям между песнями, принадлежащими к разным типам (Podos et al., 1992; Catchpole, Slater, 2008).

Скорость изменений популяционных и индивидуальных репертуаров

Ряд исследований показывает, что индивидуальный и популяционный репертуар певчих птиц может меняться очень быстро, иногда в течение нескольких лет (Williams, 2021). В первую очередь это относится к видам с “открытым” типом обучения, т.е. к тем, кто может выучивать новые песни не только в юности, но и во взрослом возрасте. Например, у желтопоясничного кассика (*Caciculus cela*), склонного к вокальной мимикрии, за год меняется 78% репертуара (Trainer, 1989). Значительная межгодовая ротация типов песен происходит также у боболінка (*Dolichonyx oryzivorus*), и только наиболее распространенные типы песен

сохраняются в популяции из года в год (Avery, Oring, 1977). В Финляндии репертуар типов песен одних и тех же особей восточного соловья (*Luscinia luscinia*) также меняется из года в год. Песня данного самца в данном году может стать более похожей на песню соседей, чем на его собственную песню в предыдущем году (Sorjonen, 1987). Средняя продолжительность жизни каждого типа песен индигового овсянкового кардинала (*Passerina cyanea*) была оценена в 3.8 года (Payne et al., 1981, 1988). Постоянство типов песен красноногдой вдовушки (*Vidua chalybeata*) зависит от того, насколько они распространены. Редкие типы песен в последующие годы не сохраняются. Автор предполагает, что самцы этого вида, практикующего промискуитет и гнездовой паразитизм, копируют типы песен тех самцов, которые привлекают для спаривания наибольшее число самок. Соответственно, именно такие песни сохраняются из года в год. Тем не менее уровень вариабельности в исследуемой популяции был довольно высоким. За 8 лет наблюдений в популяции сохранилась только половина всех типов песен, причем в сильно измененной форме (Payne, 1985).

В популяции желтоголовой древесницы (*Setophaga occidentalis*) диалект полностью сменился спустя 13 лет после первоначального обследования. Новый тип песен не имел ничего общего с песнями, распространенными в соседних популяциях, из чего авторы заключают, что новый диалект сформировался непосредственно внутри популяции и не был привнесен извне (Janes, Ryker, 2013).

В ряде других исследований показано, что диалектные особенности песни сохранялись гораздо дольше. Граница между вокальными диалектами и структура составляющих их типов песен у рыжешейной зонотрихии (*Zonotrichia capensis*) оставалась неизменной в течение 24 лет (Kopuchian et al., 2004; García et al., 2015). Исследование четырех популяций белобровой зонотрихии (*Z. leucophrys*) в Калифорнии показало, что в двух крупных популяциях из мест обитания, имеющих непрерывное распространение на большой площади, типы песен местного диалекта не изменились за 26 лет. В то же время в популяциях, среда обитания которых занимала ограниченную площадь и была в значительной степени фрагментирована, структура типов песен за то же время значительно изменилась (Harbison et al., 1999).

Долговременное сохранение диалекта описано у коровьего трупяла (*Molothrus ater*) (O’Loghlen et al., 2013). В одной из двух изученных популяций постоянство типов песен (свистовые песни в полете) подтверждено на протяжении более чем 30 лет. Однако в другой популяции этот диалект претерпел быстрые изменения, предположительно вызванные тем фактом, что численность попу-

ляции была подорвана несколькими суровыми зимами. В результате в эту популяцию произошло массовое вселение молодых особей, и “ошибки копирования”, обычные при обучении последних, широко распространились в популяции и стали новой “языковой нормой” (O’Loughlen et al., 2013).

У домового чечевицы (*Haemorrhous mexicanus*) за 37 лет все типы песен были полностью утрачены и заменены другими (Ju et al., 2019). Тем не менее половина типов элементов и слогов, входящих в состав песен, все еще присутствовала десятилетия спустя, хотя авторы утверждают, что любые две сходные и притом относительно простые акустические структуры могут быть гомологичными, но могут возникнуть и независимо друг от друга. Слоги, которые сохранились к 2012 г., были наиболее широко распространены в 1975 г., хотя они, как правило, не сохранили своей большой распространенности к 2012 году (Ju et al., 2019).

В течение трех десятилетий общая структура песни саванной овсянки (*Passerculus sandwichensis*) оставалась неизменной, однако три из четырех ее сегментов продемонстрировали существенную культурную эволюцию. Основные элементы вводного сегмента остались без изменений, но тихие элементы, ранее исполнявшиеся в промежутках между основными, с течением времени исчезли. Наиболее существенные частотно-временные и структурные изменения элементов произошли во втором сегменте песни, причем в разные годы эти изменения имели разную направленность. Напротив, сегмент “жужжание” (третий по счету от начала песни) оставался постоянным на протяжении трех десятилетий. Заключительный сегмент песни (трель) также значительно изменился, причем его частотно-временные характеристики на протяжении всего периода наблюдений менялись направленно в сторону уменьшения (Williams et al., 2013). Согласно интерпретации авторов, долгосрочная стабильность сегмента “жужжание” может отражать его роль в определении вида или диалекта певца точно так же, как конечные трели песен белобровый зонотрихий оставались постоянными в популяции в течение 25 лет, в то время как другие части песен менялись (Nelson et al., 2004).

В популяции среднего галапагосского вьюрка (*Geospiza fortis*) многие типы песен сохранились неизменными в течение 37 лет. Полагают, что столь высокая стабильность репертуара в данном случае объясняется специфической системой обучения песне, когда молодые птицы копируют пение исключительно своих отцов (Goodale, Rodos, 2010).

Репертуар самцов рыжебокой древесницы (*Setophaga pensylvanica*) включает две категории песен: с заключительным звуком и без него. Песни

с заключительным звуком служат исключительно для привлечения самок, песни без него используются в территориальных взаимоотношениях самцов. На протяжении 19 лет репертуар песен без заключительного звука в локальной популяции полностью сменился, тогда как песни со звуком остались практически без изменений. Установлено также, что песни с заключительным звуком практически не подвержены географической изменчивости, тогда как песни без него варьируют в разных популяциях (Byers et al., 2010).

Зяблик, безусловно, является “белой мышью” европейской биоакустики. Его песня детально изучена (Slater et al., 1980, 1984; Lynch, Baker, 1993, 1994; Böhner, Wistel-Wozniak, 1995; Lachlan, Slater, 2003; Lachlan et al., 2013; Cooper, 2020). В частности, зяблик известен как вид с конечным периодом обучения песне продолжительностью около 13 месяцев, что дает возможность молодым птицам обучаться пению только в первую весну жизни (Thorpe, 1958). Песня зяблика стала предметом трех долгосрочных исследований. Вариации песен в популяции островного подвида (*F. c. gengler*) исследовали в Англии в течение 18 лет (Ince et al., 1980). Другое исследование проведено в Германии в популяции континентального подвида (*F. c. coelebs*) также в течение 18 лет (Conrads, 1986). Наконец, на Звенигородской биостанции МГУ (Московская обл.) сравнивали популяционные репертуары песен зяблика, записанные с промежутками в 4 и 38 лет (в 1978, 1982 и 2020 гг.) (Ivanitskii et al., 2023).

В Германии один тип песни был записан в 1963/1964 г., а затем в 1983/1984 г. в нескольких населенных пунктах, разбросанных на площади примерно 15 км². Спустя 18 лет этот тип песен сохранился повсеместно с незначительными вариациями (Conrads, 1986). Другое исследование проведено в популяции зябликов на юге Англии также с интервалом в 18 лет. За этот период количество типов песен в популяции увеличилось с 23 до 35. Из 23 типов песен, записанных в 1960 г., восемь показали определенное сходство с песнями 1978 г., но только три из них сохранились с незначительными изменениями (Ince et al., 1980).

Популяционные репертуары типов песен зяблика, записанные в Московской обл. на Звенигородской биостанции МГУ в 1978 и 1982 годах, лишь незначительно отличались друг от друга, что указывает на их высокую устойчивость за этот период. Между репертуарами, записанными в 1982 и 2020 годах, различий было гораздо больше. В общей сложности восемь из 29 типов песен (28%), идентифицированных в 1982 г., не найдены в 2020 г., а пять из 26 типов песен (19%), обнаруженных в 2020 г., были совершенно новыми по сравнению с 1982 г. Все остальные типы песен, записанные в 2020 г., были идентичны тем, что

были записаны в 1982 г. Частота исполнения этих типов песен в 1982 и 2020 годах также оказалась сходной. К 2020 г. из репертуара популяции исчезли в основном те песни, которые в 1982 г. исполнялись ограниченным числом самцов. Эти данные свидетельствуют о высокой долговременной сохранности репертуара типов песен в песне местной популяции зяблика (Ivanitskii et al., 2023).

Таким образом, “выживаемость” типов песен в Московской обл. оказалась значительно выше, чем в Англии. Это можно объяснить различиями в общей площади местообитаний и численности зябликов в исследуемых популяциях. Стэнмер-Грейт-Вуд (Сассекс, Великобритания), где Инс и его коллеги (Ince et al., 1980) записывали зябликов, представляет собой изолированный парк площадью всего 61 га (<https://www.woodlandtrust.org.uk/visiting-woods/woods/stanmer-great-wood/>). В 1978 г. здесь отметили 42 самца зяблика, и, по мнению авторов, они записали почти всех поющих самцов. Напротив, Звенигородская биологическая станция является частью сплошного лесного массива площадью более 20 км², который ежегодно заселяется по меньшей мере несколькими сотнями зябликов с высокой плотностью. Вероятно, популяционный репертуар типов песен в таких больших популяциях гораздо более стабилен, чем в небольших и изолированных популяциях, таких как, например, островные популяции зяблика (Lachlan et al., 2013). В целом, эти данные свидетельствуют о том, что изменение особенностей песни, передаваемых по культурным каналам, происходит быстрее в небольших популяциях, занимающих структурно фрагментированные места обитания, чем в более многочисленных популяциях, занимающих большие и притом сплошные участки местообитаний (Hargison et al., 1999; Luther, Baptista, 2010).

Быстрые изменения среды обитания могут повлиять на точность филопатрии и, следовательно, на скорость изменения вокальных паттернов у перелетных видов певчих птиц. Паркер с соавторами (Parker et al., 2022) обнаружили высокую среднюю точность филопатрии у овсянкового кардинальчика (*Spiza americana*) на относительно стабильных пастбищах и гораздо более низкую среднюю точность на близлежащих пахотных землях, которые были нарушены методами ведения сельского хозяйства в период размножения птиц. Авторы обнаружили также более высокие уровни среднего сходства песен и более медленные средние изменения в вокальной культуре на лугах по сравнению с пахотными землями. Изменения в землепользовании и пригодности среды обитания были ответственные за массовые изменения за 18-летний период как в размещении, так и в структуре диалектов просьянки (*Miliaria calandra*) в Англии (Holland et al., 1996). Аналогичным образом перемещение границ диалектов у белого-

ловой зонотрихии объясняют изменениями в среде обитания (Trainer, 1983).

Места обитания зябликов на Звенигородской биостанции, а также в прилегающих районах Московской обл. претерпели глубокие изменения из-за нашествия короеда-типографа (*Ips typographus*) в 2010–2014 годах. С тех пор здесь погибли почти все старо-возрастные еловые насаждения. К настоящему времени общий облик лесной растительности резко изменился на огромной территории Московской обл. (Комарова, 2015). Однако даже такие масштабные изменения в структуре среды обитания не привели к радикальным изменениям в популяционном репертуаре песен зябликов (Ivanitskii et al., 2023).

Хорошо известная привязанность зябликов к месту обитания как в оседлых, так и в мигрирующих популяциях может быть важной причиной высокой стабильности их популяционного репертуара (Mikkonen, 1983; Browne, 2004). Более 40% окольцованных взрослых зябликов в европейских популяциях возвращаются на свое прежнее место гнездования в следующем году, и по меньшей мере 30% птиц-первогодков следующей весной селятся не далее чем в 30 км от места своего рождения (Соколов, 1986).

Несмотря на явное структурное сходство типов песен зяблика, исполнявшихся в 1982 и 2020 годах, эти типы песен, тем не менее, могут вызывать различную реакцию у территориальных самцов. Тип песни, записанный сегодня, может выглядеть очень похожим на тип песни, записанный 40 лет назад, если смотреть на его спектрографическое изображение (сонограмму), однако птицы могут реагировать на эти типы песен по-разному.

Например, в экспериментах с трансляцией, проведенных Дерриберри (Derryberry, 2011), самцы белобровый зонотрихии сильнее реагировали на актуальные (записанные в год проведения экспериментов) местные песни и в меньшей степени — на структурно сходные местные песни, записанные в этой же популяции 33 года назад. В другой серии экспериментов тем же автором установлено, что реакция самок на трансляцию актуальной песни была выражена ярче, чем на структурно очень сходную песню, записанную 24 года назад (Derryberry, 2007).

В связи с долгосрочной стабильностью типов песен большой интерес представляет недавно опубликованная статья о пении южного соловья (*L. megarhynchos*). Авторы проанализировали 14140 песен, записанных почти по всему ареалу европейского подвида за 90 лет. В этой выборке они выделили 1868 типов песен, которые разделили на 9 категорий. Оказалось, что распределение типов песен по категориям не менялось в течение всего этого времени на всем протяжении

ареала. Что касается собственно типов песен, то один из них сохранился без изменений в течение всего периода наблюдений (с 1930 по 2019 гг.) и еще шесть типов песен сохранились с 1960 по 2019 годы (Jäckel et al., 2022).

Синхронность изменений популяционных и индивидуальных репертуаров

Хотя изменения в птичьем пении на протяжении многих лет привлекали значительное внимание исследователей, данные о одновременной изменчивости пения в нескольких отдаленных популяциях одного и того же вида остаются крайне ограниченными. Между тем немногие доступные наблюдения указывают на поразительно быстрое распространение вокальных инноваций на обширных территориях. Ключевыми вопросами в этом отношении являются: с какой скоростью меняются отдельные элементы, слоги или типы песен в пределах одной популяции и с какой скоростью и на какое расстояние вокальные инновации распространяются от одной популяции к другой?

В литературе есть лишь несколько примеров такого типа распространения песен. Например, просянка в Великобритании образует отчетливые вокальные диалекты, которые подвержены ежегодным изменениям. Удивительно, что эти изменения являются согласованными, т.е. охватывают всех самцов в популяции. Исследование индивидуально помеченных самцов показало, что ни один из них не пел песню предыдущего года, даже если он тогда успешно размножился (McGregor et al., 1995). Наблюдали распространение нового варианта песни белогорлой зонотрихии (*Zonotrichia albicollis*) по всей Канаде с запада на восток; этот вариант заменил существующую песню примерно за четыре десятилетия (Otter et al., 2020). Синхронное увеличение минимальной частоты пения за 30-летний период наблюдали в двух диалектных группах белобровой зонотрихии, обитающих в нескольких километрах друг от друга. Авторы полагают, что эти изменения были адаптивной реакцией на повышение уровня окружающего низкочастотного шума, возникающего от движения автотранспорта (Luther, Baptista, 2010).

В этой связи представляют интерес результаты многолетних исследований динамики пения восточного соловья в городе Москве и Московской обл. Исследование охватывало три популяции, расположенные на расстоянии 50–100 км друг от друга (город Москва, окрестности Звенигорода и Пущина-на-Оке), и продолжалось в общей сложности 11 лет. Изучена межгодовая изменчивость частотно-временных и структурных особенностей гомологичных элементов в типах песен, наблюдаемых во всех трех изученных популяциях на протяжении всего периода наблюдений. Выде-

лено два варианта динамики в вокальном репертуаре соловья. Первый вариант включает резкие изменения, при которых некоторые типы песен исчезали из репертуара популяции, а вместо них появлялись другие. Второй вариант динамики включал постепенные межгодовые изменения в структуре самих типов песен (фразы, слоги, элементы), “выживающих” из года в год на протяжении всего периода наблюдений (рис. 1). Такие изменения происходили на удивление синхронно не только у большинства самцов в каждой данной популяции, но и охватывали большие территории и проявлялись одновременно во всех трех популяциях. Поведенческие механизмы, лежащие в основе столь быстрой передачи вокальных паттернов между отдаленными популяциями, остаются неисследованными. В качестве объяснения выдвинута гипотеза о существовании голосового обмена между соловьями в общих местах зимовки (Ivanitskii et al., 2022).

Но самый впечатляющий пример быстрого распространения вокальных инноваций по огромной территории описан в песне кита-горбача (*Megaptera novaeangliae*). Также как и у певчих птиц, особенности песни этого вида китообразных передаются из поколения в поколение по культурным каналам. Потребовалось всего два года для того, чтобы типы песен из западной Австралии полностью заменили репертуар горбачей к востоку от этого континента, а еще через два года новые типы песен распространились по всей юго-западной части Тихоокеанского бассейна, что дало основание назвать такие быстрые изменения “культурной революцией” (Garland et al., 2011; Noad et al., 2000; Garland, McGregor, 2020). Одной из причин широкого распространения новых вокальных моделей у горбачей называют культурный обмен в местах зимнего нагула, где встречаются киты из разных популяций. Например, у берегов северной Норвегии вместе проводят зиму горбачи, размножающиеся у побережий Западной Африки и в Карибском море. При этом за время пребывания в водах Норвегии у китов формируется общий диалект, с которым они отбывают весной к местам размножения (Tyarks et al., 2022).

Межпопуляционный обмен особями, возможно, является одной из причин быстрых синхронных изменений и возникновения сходства вокализаций тихоокеанских популяций горбача, размножение которых проходит у берегов Японии, возле Гавайских о-вов и побережий Мексики (Cerchio et al., 2001). Тем не менее, по мнению авторов, расстояние между этими популяциями слишком велико для постоянного эффективного трансфера. Авторы предлагают альтернативную гипотезу, согласно которой киты могут быть предрасположены к постепенному изменению определенных особенностей песни независимо от куль-

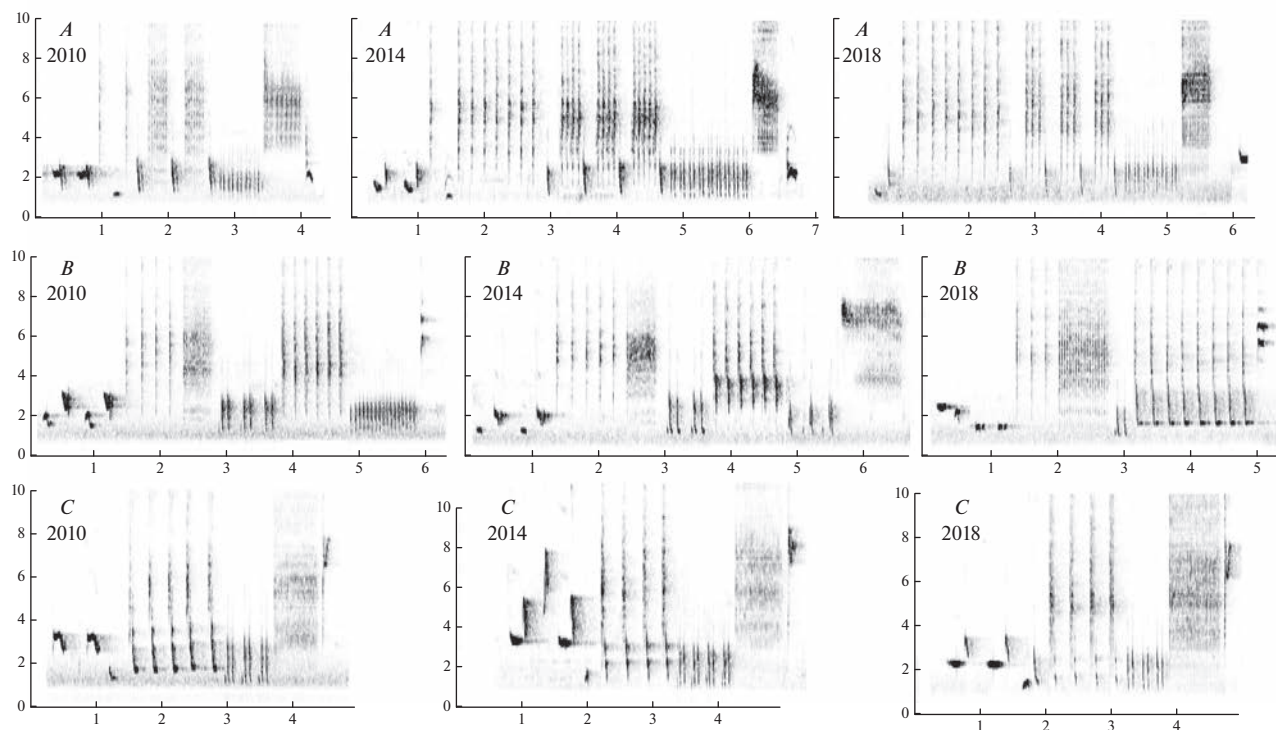


Рис. 1. Межгодовая (2010–2018) изменчивость трех типов песен (*A*, *B*, *C*) восточного соловья. Все эти изменения происходили синхронно в трех изученных популяциях (город Москва, окрестности Звенигорода и Пушкино-на-Оке). По вертикальным осям — частота, кГц; по горизонтальным осям — время, с.

турных влияний; изменение структурных элементов песни может регулироваться набором гипотетических правил или возникать в соответствии с врожденным шаблоном. Следовательно, приемственность песенных паттернов горбачей по всему океанскому бассейну может быть обусловлена сочетанием механизмов, лишь частично связанных с культурной передачей (Cerchio et al., 2001).

Приведенные в обзоре данные свидетельствуют о весьма значительных сроках сохранения вокальных моделей (типов песен) в популяциях певчих птиц. Скорость изменения популяционных и индивидуальных репертуаров выше у видов с неограниченным по времени периодом запечатления песни по сравнению с видами с фиксированным по времени периодом запечатления. Популяционный репертуар типов песен в многочисленных популяциях, населяющих обширные и сплошные местообитания, гораздо более стабилен, чем в небольших и изолированных популяциях, занимающих структурно фрагментированные места обитания. При этом наибольшую сохранность из года в год имеют самые распространенные вокальные паттерны, тогда как редкие варианты чаще исчезают из популяционного репертуара.

Скорость изменений популяционных репертуаров во многом зависит от источника вокальных инноваций. Если в этой роли преобладает “вертикальная составляющая” (ошибки копирования, элементы импровизации), то можно ожидать медленных изменений. Напротив, при “горизонтальном” переносе возможно внедрение в репертуар данной популяции совершенно новых вокальных моделей, которые по тем или иным причинам могут получить широкое распространение на новой территории (Mundinger, 1982; Марова и др., 2015).

Особый интерес, представляет феномен быстрых синхронных изменений вокальных репертуаров у особей в популяциях, удаленных друг от друга на большое расстояние. Причины, порождающие этот феномен, нуждаются в дальнейших исследованиях. Наиболее вероятной причиной, как мы полагаем, может быть обмен вокальными моделями на зимовках — разумеется в тех случаях, когда самцы данного вида поют в зимний период. Менее вероятной, но все же заслуживающей внимания, выглядит гипотеза одновременного вселения большого числа мигрантов в изучаемые популяции, что у видов с открытым периодом обучения может вызвать изменения в репертуаре также и местных особей, заимствующих новые вокальные модели.

Судя по всему, между скоростью изменений песни во времени и в пространстве имеется определенная зависимость. Сравним временную динамику репертуаров и межпопуляционную изменчивость у восточного соловья и зяблика. В популяционном репертуаре соловьев из московской популяции за 11 лет сохранились лишь семь из 21 типа песен, причем за это время с ними произошли весьма значительные изменения. Напротив, у зяблика на протяжении 40 лет почти половина типов песен сохранились практически без изменений. На территории Московской и Тульской областей отмечено пять вокальных диалектов восточного соловья. При этом между северным и южным, а также восточным и западным диалектами не найдено ни одного общего типа песен — при расстоянии между этими территориями около 300 и 200 км, соответственно. Иную картину мы видим на примере зяблика, у которого типы песен имеют намного более широкое распространение. Так, между московской и курской популяциями найдено восемь общих типов песен при расстоянии между соответствующими территориями около 480 км, между популяциями Москвы и Киева найдено 13 общих типов песен при расстоянии между этими городами 750 км (Кисляков, Иваницкий, 2017). О широком распространении типов песен зяблика, некоторые из которых распространены практически по всей лесной и лесостепной зоне Украины, пишут также Яблоновская-Грищенко и Грищенко (2007).

Многие виды певчих птиц копируют песни с удивительной точностью и минимальными ошибками в процессе обучения. Как показывает статистическая модель культурных изменений с течением времени, теоретически это может повлечь за собой сохранение вокальных традиций у певчих птиц в течение многих сотен лет, что вполне сопоставимо с продолжительностью существования традиций в человеческом обществе (Lachlan et al., 2018). Проведенное нами исследование, подтверждающее более чем сорокалетнюю стабильность популяционного репертуара зяблика (Ivanitskii et al., 2023), а также данные, полученные о почти шестидесятилетней сохранности типов песен у южного соловья (Jäckel et al., 2022), по-видимому, указывают на такую возможность.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Обзор подготовлен при финансовом содействии Российского научного фонда (№ 20–14–00058-П).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иваницкий В.В., Марова И.М., 2022. Слитная и раздельная песни в акустической коммуникации птиц и других животных // Зоологический журнал. Т. 101. С. 791–804.

- Кисляков И.В., Иваницкий В.В., 2017. Изменчивость и пространственная дифференциация песни зяблика (*Fringilla coelebs*) в городе Москве // Зоологический журнал. Т. 96. С. 960–972.
- Комарова И.А., 2015. Массовое размножение короёда-типографа в 2010–2014 гг. и защита еловых насаждений // Охрана и защита лесов. Т. 3. С. 22–32.
- Марова И.М., Антипов В.А., Иваницкий В.В., 2015. Аномальные погодные явления и горизонтальный перенос вокальных моделей у восточного соловья (*Luscinia luscinia*) // Доклады Академии Наук. Т. 463. С. 120–123.
- Соколов Л.В., 1986. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 230. 232 с.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н., 2007. Диалекты песни зяблика на территории Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат // Беркут. Т. 16. С. 111–122.
- Aplin L.M., 2019. Culture and cultural evolution in birds: a review of the evidence // Animal Behavior. V. 147. P. 179–187.
- Avery M., Oring L., 1977. Song dialects in the bobolink (*Dolichonyx oryzivorus*) // Condor. V. 79. P. 113–118.
- Beecher M.D., 2017. Birdsong learning as a social process // Animal Behavior. V. 124. P. 233–246.
- Böhner J., Wistel-Wozniak A., 1995. Chaffinch *Fringilla coelebs* song in western and southern Poland: song types, repertoire sizes, and the terminal element “kit” // Acta Ornithologica. V. 30. P. 107–115.
- Browne S.J., 2004. Some aspects of chaffinch *Fringilla coelebs* biology, based on an analysis of individuals ringed during 1991 to 2003 in Norfolk, England // Ringing & Migration. V. 22. P. 75–82.
- Byers B.E., Belinsky K.L., Bentley R.A., 2010. Independent cultural evolution of two song traditions in the chestnut-sided warbler // American Naturalist. V. 176. P. 476–489.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge University Press. 335 p.
- Cerchio S., Jacobsen J.K., Norris Th., 2001. Temporal and geographical variation in songs of humpback whales, *Megaptera novaeangliae*: synchronous change in Hawaiian and Mexican breeding assemblages // Animal Behavior. V. 62. P. 313–329.
- Conrads K., 1986. Stabilität und Veränderungen eines Gesangsdiaktes des Buchfinken (*Fringilla coelebs*) im Zeitraum von 1964/66 bis 1982/83 in Ostwestfalen // Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Bielefeld und Umgegend. Bd. 28. S. 191–212.
- Cooper J.E.J., 2020. On the evolution of vocal development in island chaffinch populations. PhD Thesis. Queen Mary University of London. 229 p.
- Derryberry E.P., 2007. Evolution of bird song affects signal efficacy: an experimental test using historical and current signals // Evolution. V. 61. P. 1938–1945.
- Derryberry E.P., 2011. Male response to historical and geographical variation in bird song // Biology Letters. V. 7. P. 57–59.

- García N.C., Arrieta R.S., Kopuchian C., Tubaro P.L., 2015. Stability and change through time in the dialects of a Neotropical songbird, the rufous-collared sparrow // *Emu*. V. 115. P. 309–316.
- Garland E.C., Goldizen A.W., Rekdahl M.L., Constantine R., Garrigue C., Daeschler N., Hauser N.D., Poole M.M., Robbins J., Noad M.J., 2011. Dynamic horizontal cultural transmission of humpback whale song at the ocean basin scale // *Current Biology*. V. 21. P. 687–691.
- Garland E.C., McGregor P.K., 2020. Cultural transmission, evolution, and revolution in vocal displays: insights from bird and whale song // *Frontiers in Psychology* 11: | <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.544929>
- Goodale E., Podos J., 2010. Persistence of song types in Darwin's finches, *Geospiza fortis*, over four decades // *Biology Letters*. V. 6. P. 589–592.
- Harbison H., Nelson D., Hahn T., 1999. Long-term persistence of song dialects in the mountain white-crowned sparrow // *Condor*. V. 101. P. 133–148.
- Holland J., McGregor P.K., Rowe C.L., 1996. Changes in microgeographic song variation of the corn bunting *Miliaria calandra* // *Journal of Avian Biology*. V. 27. P. 47–55.
- Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C., 1980. Changes with time in the songs of a population of chaffinches // *Condor*. V. 82. P. 285–290.
- Ivanitskii V., Marova I., Antipov V.A., 2022. Parallel cultural change in thrush nightingale song in distant populations // *Journal of Ornithology*. V. 164. P. 407–415.
- Ivanitskii V., Marova I., Samsonova I., Volodin I., Volodina E., 2023. Four decades later: the highly conserved repertoire of song types in chaffinch // *Behavioral Processes*. V. 205 <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2023.104821>
- Jäckel D., Mortega K.G., Brockmeyer U., Gerlind U.C., Lehmann G.U.C., Silke L., Voigt-Heucke S.L., 2022. Unravelling the stability of nightingale song over time and space using open, citizen science and shared data // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.778610>
- Janes S.W., Ryker L., 2013. Rapid changes in a Type 1 song dialect of hermit warbler (*Setophaga occidentalis*) // *Auk*. V. 130. P. 30–35.
- Ju C., Frances C., Geller F.C., Munding P.C., Lahti D.C., 2019. Four decades of cultural evolution in house finch songs // *Auk*. V. 136. P. 1–18.
- Koetz A.H., Westcottand D.A., Congdon B.C., 2007. Geographical variation in song frequency and structure: The effects of vicariant isolation, habitat type and body size // *Animal Behaviour*. V. 74. P. 1573–1583.
- Kopuchian C., Lijtmaer D.A., Tubaro P.L., Handford P., 2004. Temporal stability and change in a microgeographical pattern of song variation in the rufous-collared sparrow // *Animal Behavior*. V. 68. P. 551–559.
- Krebs J.R., Kroodsma D.E., 1980. Repertoires and geographical variation in bird song // *Advanced in the Study of Behavior*. V. 11. P. 143–177.
- Kroodsma D., 2004. The diversity and plasticity of birdsong // *In Nature's Music. The Science of Birdsong*. London: Elsevier Academic Press. (eds P. Marler and H. Slabbe-coorn). P. 108–131.
- Lachlan R.F., Ratmann O., Nowicki S., 2018. Cultural conformity generates extremely stable traditions in bird song // *Nature Communications*. V. 9. 2417. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-04728-1>
- Lachlan R.F., Slater P.J.B., 2003. Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? // *Animal Behavior*. V. 65. P. 957–969.
- Lachlan R.F., Verzijden M.N., Bernard C.S., Jonker P.-P., Koese B., Jaarsma S., Spoor W., Slater P.J.B., ten Cate C., 2013. The progressive loss of syntactical structure in bird song along an island colonization chain // *Current Biology*. V. 23. P. 1896–1901.
- Lynch A., Baker A.J., 1993. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song: meme diversity within populations // *American Naturalist*. V. 141. P. 597–620.
- Lynch A., Baker A.J., 1994. A population memetics approach to cultural evolution in chaffinch song: differentiation among populations // *Evolution*. V. 48. P. 351–359.
- Luther D.A., Baptista L., 2010. Urban noise and the cultural evolution of bird songs // *Proceeding of the Royal Society B Biological Sciences*. V. 277. P. 469–473.
- Martens J. 1996. Vocalizations and speciation in Palearctic birds. In *Ecology and evolution of acoustic communication in birds*. Eds D.E. Kroodsma, E.H. Miller. Ithaca, N.Y.: Cornell University Press. P. 221–240.
- McGregor P.K., Holland J., Shepherd M., 1995. The ecology of corn bunting *Miliaria calandra* song dialects and their potential use in conservation. The ecology and conservation of corn bunting *Miliaria calandra* // *Proceedings of a conference held at Fordingbridge, Hampshire, 2–3 March 1995*. Eds P.F. Donald, N.J. Aebischer. P. 76–87.
- Mikkonen A., 1983. Breeding site tenacity of the chaffinch *Fringilla coelebs* and the brambling *F. montifringilla* in Northern Finland // *Ornis Scandinavica*. V. 14. P. 36–47.
- Munding P.C., 1982. Microgeographic and macro-geographic variation in the acquired vocalizations in birds. In: *Kroodsma D.E., Miller E.H. (Eds). Acoustic Communication in Birds*. V. 2. New York: Plenum Press. P. 147–208.
- Nelson D.A., Hallberg K.I., Soha J.A., 2004. Cultural evolution of puget sound white-crowned sparrow song dialects // *Ethology*. V. 110. P. 879–908.
- Noad M., Cato D.H., Bryden M.M., Jenner M., Jenner K.C.S., 2000. Cultural revolution in whale songs // *Nature*. V. 408. P. 537.
- Otter K.A., Mckenna A., LaZerte S.E., Ramsay S.M., 2020. Continent-wide shifts in song dialects of white-throated sparrows // *Current Biology*. V. 30. P. 3231–3235.
- O'Loughlen A.L., Ellis V.A., Zaratziar D., Merril L., Rothstein S.I., 2013. Fidelity of song imitation and stability of dialect songs in brown-headed cowbirds // *Condor*. V. 115. P. 677–686.
- Parker T.H., Sousa B., Leu S.T., Edmondson S., Foo C., Strauss A.V., Kahl H., Ballinger K., Ross E., Große Ruse M., Sandsten M., Verheijen B.H.F., Jensen W., 2022. Cultural conformity and persistence in dickcissel song are higher in locations in which males show high site fidelity // *Ornithology*. V. 139. ukab061. <https://doi.org/10.1093/ornithology/ukab061>
- Payne R.B., 1985. Behavioral continuity and change in local song populations of village indigobirds *Vidua chalybeate* // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. V. 70. P. 1–44.

- Payne R.B., Payne L.L., Doeblert S.M., 1988. Biological and cultural success of song memes in indigo buntings // Ecology. V. 69. P. 104–117.
- Payne R.B., Thompson W.L., Fiala K.L., Sweany L.L., 1981. Local song traditions in indigo buntings: cultural transmission of behavior patterns across generations // Behaviour. V. 77. P. 199–221.
- Podos J., Peters S., Rudnicki T., Marler P., Nowicki S., 1992. The organization of song repertoires in song sparrows: themes and variations // Ethology. V. 90. P. 89–106.
- Podos J., Warren P.S., 2007. The evolution of geographic variation in birdsong // Advances in the Study of Behavior. V. 37. P. 403–458.
- Slater P.J.B., Clements F.A., Goodfellow D.J., 1984. Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects // Behaviour. V. 88. P. 76–97.
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P., 1980. Chaffinch song types: their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals // Behaviour. V. 75. P. 207–218.
- Sorjonen J., 1987. Temporal and spatial differences in traditions and repertoires in the song of the thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) birds // Behaviour. V. 102. P. 196–212.
- Thorpe W.H., 1958. The learning of song patterns by birds, with especial reference of the song of the chaffinch *Frin-gilla coelebs* // Ibis. V. 100. P. 535–570.
- Trainer J.M., 1983. Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of white-crowned sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttallz*) // Auk. V. 100. P. 568–582.
- Trainer J.M., 1989. Cultural evolution in song dialects of yellow-rumped caciques in Panama // Ethology. V. 80. P. 190–204.
- Tyarks S.C., Aniceto A.S., Ahonen H., Pedersen G., Lindström U., 2022. Changes in humpback whale song structure and complexity reveal a rapid evolution on a feeding ground in Northern Norway // Frontiers Marine Sciences. V. 9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.862794>
- Williams H., 2021. Mechanisms of cultural evolution in the songs of wild bird populations // Frontiers in Psychology. V. 12. 643343. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2021.643343>
- Williams H., Levin I.I., Norris D.R., Newman A.E., Wheelwright N.T., 2013. Three decades of cultural evolution in savannah sparrow songs // Animal Behavior. V. 85. P. 213–223.

THE AVIAN SONG OVER TIME: VARIABILITY AND STABILITY

V. V. Ivanitskii¹*, I. M. Marova¹

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: vladivanit@yandex.ru

Information is reviewed on the dynamics of bird singing over time, analyzing the rate of change in individual and population repertoires, and considering the factors affecting the rate of such changes. The available data indicate very significant periods of persistence of vocal patterns (song types) in songbird populations. The rate of change in population and individual repertoires is higher in species with an unlimited period of imprinting a song compared to species with a fixed period. The population repertoire of song types in numerous populations inhabiting vast and continuous habitats is more stable than in small and isolated populations occupying structurally fragmented habitats. The most common vocal patterns are the most conserved from year to year, while rare variants often disappear from the population repertoire over time. Abnormal climatic phenomena that cause significant changes in the age composition of populations contribute to rapid changes of dialects. The cases of rapid synchronous changes in vocal repertoires in individuals in local populations, as well as in populations separated from each other by a great distance, are considered in detail. The causes that give rise to this need further research. The most likely reasons may be an exchange of vocal models at wintering grounds or the simultaneous introduction of a large number of migrants into the study populations, which in species with an open training period may cause changes in the repertoire of local individuals also borrowing new vocal models.

Keywords: bird vocalization, temporal variations, bioacoustics