

Российская академия наук
Институт проблем экологии и эволюции им.
А.Н.Северцова

Звонов Б.М.

Акустическое опознавание у птиц

(экспериментальное исследование)

Москва

Russian Academy of Sciences

A.N. Severtzov Institute of Ecology
and Evolution

B.M.Zvonov

**ACOUSTIC RECOGNITION
IN BIRDS**

С о д е р ж а н и е

Введение

I. Исторический очерк

II. Результаты экспериментальных исследований

1. Вызванная электрическая активность периферического отдела слухового анализатора птиц
2. Нейронная активность медуллярных ядер
3. Денервация нижней гортани и структура излучаемых звуков у неворобьиных птиц
4. Денервация нижней гортани и структура излучаемых звуков у воробьиных птиц
5. Акустические характеристики голосов близких видов птиц
6. Механизмы кодирования акустических сигналов у обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*)
7. Цифровой код в передаче акустической информации на примере соловьиной широкохвостки (*Cettia cetti*)
8. Песня гибрида бриллиантовой (*Stagonopleura guttata*) и японской (*Lonchura striata*) амадин
9. Структурная организация и механизм действия «криков бедствия птиц»
10. Структурные и генезисные связи натуральных и синтезированных акустических сигналов птиц (на примере чаек)
11. Полевой эксперимент.....
12. Пусковой механизм акустической ориентации выводковых птиц

III. Заключение

IV. Выводы

V. Литература

ВВЕДЕНИЕ

Проблема опознавания акустической информации птицами является составной частью общей проблемы познания языка животных. Вплотную ею можно было начать заниматься лишь тогда, когда появились объективные возможности фиксировать и запоминать акустические сигналы различных видов животных с последующим тонким анализом их физической структуры. С другой стороны, естественно, необходимо было овладеть методиками работы слухового анализатора, т.к. только в этом случае проблему можно рассматривать на уровне целостного организма. Наиболее важными вопросами, безусловно, необходимо признать вопрос о месте акустической сигнализации в жизни птиц. Имеющееся голосовое разнообразие еще не говорит об уровне необходимости подобного канала общения для поддержания сохранности жизненных форм и его отдельных функций в процессе жизнедеятельности животных, их консолидации, репродуктивной изоляции и т. д.

Естественно, что раз такой канал связи создан и его влияние в поведении животных очевидно (передача информации о тревоге, пищевые сигналы, видовые и т.д.), то возникает вопрос о механизмах передачи акустической информации в звуковых сигналах, формах ее кодирования и декодирования, эволюционного становления этого процесса, генезисных связей и месте акустической сигнализации в поддержании гомеостаза. Выясняя поэтапно эти вопросы можно понять сущность акустического сигнала, выделить его информативные составляющие.

Изучить происхождение коммуникативных сигналов достаточно сложно. Первое направление-изучение становления акустического сигнала в эволюционном процессе, второе - изучение онтогенетического развития отдельных видов, третье-эксперимент. Только комплексный подход может позволить досто-

верно, с различных позиций, определить принципы кодирования акустической информации, понять ее избыточность.

Далее это можно проверять уже на уровне индивидуальной изменчивости в пределах одного вида, кодирование видовой информации в качестве механизма изоляции у близких видов, исследовать возможности слухового анализатора к анализу различных компонент акустических сигналов и их декодированию.

И очень важно полученные представления о механизмах кодирования акустической информации проверить в полевых условиях на естественном поведении, чтобы убедиться в правильности построенных гипотез.

Окончательно убедиться в правильности подходов можно при использовании найденных принципов построения коммуникативных сигналов направленного действия для создания синтезаторов подобных сигналов. В этом случае мы как бы начинаем говорить с птицами на их языке, доказывая, что определенные принципы кодирования их акустической сигнализации поняты.

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Анализ акустических сигналов в связи с их использованием для управления поведением требует знаний о происхождении сигнала, механизме кодирования в нем полезной информации, закреплении этой информации на уровне отдельных видов, особей и популяции, возможности слуховой системы к восприятию и декодированию подобной информации. Выясняя поэтапно эти вопросы можно понять сущность акустического сигнала, выделить его информативные составляющие, которые послужат основой для синтеза с помощью технических устройств.

При изучении становления акустической сигнализации в эволюционном процессе необходимо использовать различные группы животных - насекомых, рыб, амфибий, птиц и млекопитающих. Для генерации акустических сигналов

животные используют различные механизмы. У насекомых - это стридуляция - механическое трение частей тела, у рыб - трение чешуи и звуки плавательного пузыря, у птиц - хлопанье крыльев, стук клюва по дереву, у амфибии, птиц и млекопитающих - звукоиздающий аппарат. Независимо от механизма генерации звуков – мы имеем дело с акустическими сигналами, информация в которых передается с помощью несущей частоты и различного рода ее модуляций.

Не вызывает сомнения, что акустическая коммуникация исходно возникла для дистантной связи, повышающей оперативность. Естественно предположить, что одним из важных сигналов, который необходимо передать как можно быстрее и дальше, является сигнал опасности или тревожный сигнал. Исходно для его формирования возможна любая морфологическая структура, способная генерировать акустический сигнал.

Появившись в первоначальном виде, этот сигнал играет определенную роль в дистантной связи и его значение тем более повышается, чем значительнее сфера влияния. Современная физическая акустика показывает, что для достижения максимально возможного расстояния при передаче акустического сиг-

нала важны его несущая частота и ритмическая структура. Естественно, эволюция «использует» все возможные средства для повышения эффективности акустической коммуникации. Наиболее простая морфологическая структура, пригодная для издавания акустических сигналов у наземных позвоночных – трахея. При резком перепаде давления на ее концах, т.е., при резком выдохе, возникает акустический сигнал, физические параметры которого будут определяться размерами излучателя и величиной давления воздуха. Это простейший механизм генерации звука дыхательной системой. Наиболее вероятные структуры такого сигнала - моно частота, шум или частотно-молуллированная посылка. Если в обычной ситуации, когда сигнал служит как призывный, он излучается эпизо-

дически, то в момент опасности, когда частота дыхания возрастает, подобные сигналы следуют в ритме с дыханием. Такой механизм тревожной сигнализации наглядно проявляется у птенцов выводковых птиц в ситуации дискомфорта (охлаждение, голод и т.д.).

Акустический сигнал на ранних стадиях онтогенетического развития является в определенной степени моделью первоначального сигнала птиц.

Механизмы кодирования акустической информации

В литературе накопилось достаточно данных, показывающих, какие компоненты акустического сигнала являются ведущими в видовом и индивидуальном опознавании у различных животных. Проведенные на рыбах исследования четырех видов семейства *Eupomacentus* (*Pisces Pomacentridae*) показало, что у этих видов важным параметром видового опознавания является число импульсов в секунду и межвидовые интервалы (Spanier, 1979).

Яркая картина использования временных параметров в передаче акустической обнаружена у насекомых (Жантеев, 1981). Например, для большинства призывных сигналов сверчков характерна относительная стабильность параметров и, прежде всего, временной организации, определяющей их временной рисунок. Все сигналы *Tettigonioidea* по комплексу параметров обладают отчетливо выраженной видоспецифичностью. Эта закономерность, характерная для многих сигналов *Eusifera*, особенно отчетливо проявляется в комплексах симпатрических видов. Ее объяснение, по-видимому, следует искать не только в специфике звукового аппарата, но и в адаптивных особенностях временной организации сигналов. Можно, в частности, предполагать, что необходимость различать звуковые сигналы в сложных акустических условиях при наличии интенсивных помех вынуждает насекомых в процессе эволюции изменять свои сигналы так, чтобы они обладали наиболее контрастными временными различиями.

Обращаясь к анализу видовых сигналов симпатрических видов птиц можно заметить, что принципы временной ритмической организации акустиче-

ских сигналов подобные насекомым имеются и у птиц (Ильичев, Звонов, 1976). Близкие виды сверчков *Locustella naevia*, *L. lanceolata* различаются ритмической организацией видовой песни (Звонов, 1976). И хотя голосовой аппарат этих видов птиц позволяет создавать довольно сложные по своей структуре модуляции сигналов, они производят простые, но ритмически организованные последовательности, которые подобно сигналам насекомых с одной стороны обладают повышенной помехоустойчивостью, а с другой - обеспечивают надежное кодирование видовой информации, создавая акустический изолирующий механизм. И в сигналах тревоги можно найти аналогии, как у насекомых, так и у птиц. Сигналы агрессии сверчков *Gryllidae* пустынных районов, четко отличаясь по амплитудно-временной организации от призывных сигналов, не обладают сколько-нибудь заметными видоспецифическими свойствами (Жантиев, 1981). Подобную картину мы наблюдали и при анализе призывных и тревожных сигналов птиц (Звонов, Никольский, 1984).

Видоспецифичность и индивидуальные различия ярко проявляются в акустических сигналах амфибий (Hold, Schaller, Green, 1982). Импульсный характер акустических сигналов амфибий объясняется глубокой (как правило, 100%) амплитудной модуляцией. Амплитудная модуляция является основной временной характеристикой многих вокальных сигналов амфибий.

Важность фактора временного построения акустических сигналов проявляется и у млекопитающих. Например, в предупреждающих об опасности сигналах сурков (Никольский, 1988) ритмическая организация находится под контролем фактора среды; чем сильнее вертикальное расчленение рельефа местности, тем меньше периоды следования звуков, из которых состоит сигнал, и тем сильнее выражена тенденция к образованию серий. Связь ритмической организации сигнала с экологическими особенностями приводит к пестрой мозаике внутривидовой изменчивости и межвидовым параллелизмам. Тенденцию к временной организации можно наблюдать и в ультразвуковых посылках мышей (Elwood, Keeling, 1982). Анализ акустических сигналов атлантической

афапины при эхолоцировании показал, что животные хорошо контролируют частоту следования импульсов и могут произвольно ее менять (Au, Penner, Kadone, 1982).

В отношении птиц, часть работ проведена с тонким анализом диалектных различий (Lemon, 1974; Pellerin, 1982; Slater, Clements, 1984). Все эти работы выполнены на значительном статистическом материале и достоверно выявляют различия в акустических сигналах по тем или иным параметрам.

Другая часть работ выполнена в экспериментальных условиях. Используя возможности звукозаписывающей и звуковоспроизводящей техники или применяя различные электронные устройства, синтезирующие отдельные совокупности сигналов, играющих важную роль в передаче акустической информации, воспроизводили их в природе. Большой материал получен с помощью методики так называемой «звуковой ловушки». В этом случае на территориальном участке гнездящейся пары воспроизводятся рекламные или территориальные сигналы этого вида или отдельные его компоненты. Первые результаты в этом направлении были получены Тильке (Thielcke, 1964) и уже из них стало ясно, какую важную функцию в видовом опознавании играют отдельные элементы песни.

Важные работы в этом направлении проводил Бреммон (Bremond, 1963), и он в эксперименте на зяблике смог показать роль временных параметров в кодировании видовой и индивидуальной информации. Важность первого элемента в видовом опознавании выявлена у черных дроздов (Wolfgramm, Todt, 1982). Причем показана важность сохранения временного интервала между первыми двумя слогами. Столь строгое сохранение временных параметров в общей длительности песни найдена у гаички (Mammen, Nowicki, 1981). Видовые различия найдены у одомашненных и диких зебровых амадин (Sossinka, Bohner, 1980), которые проявляются в различном количестве начальных элементов и скорости исполнения. У кардиналов (Lemon, 1974) показано, что типичная песня имеет строгую длительность слогов.

Четкие индивидуальные и половые различия показаны для голосов императорских пингвинов (Jouventin, 1972). Отсутствие полового диморфизма в окраске и постоянное перемещение в колонии делают звуковую сигнализацию этого вида единственным средством опознавания брачных партнеров, и идентифицировать особь. Их голоса представляют серии коротких посылок, период следования которых у самок вдвое короче, чем у самцов. Каждая особь имеет собственный временной рисунок звукового сигнала, который основан на постоянстве длительности отдельных сегментов песни и временных параметров между ними. Автор отмечает, что кодовая система звуковой сигнализации, основанная на временном кодировании, замечена у других видов пингвинов и многих морских колониальных птицах. Так, для королевского пингвина показано наличие 3-х позывов: контактного, демонстрационного и крика агрессии. Методом статистической обработки выявлен вокальный диморфизм между полами и строгое постоянство структуры позыва у отдельных особей, что позволило предположить возможность индивидуального опознавания по голосу (Derenne, Jouventin, Mougin, 1979). Воспроизведение с помощью магнитофона измененных сигналов позволило установить, что позывы партнеров опознаются только в том случае, если строго сохраняется их временная структура. Всестороннее изучение птенцовых позывов дало сходные результаты.

Работа по выявлению ритмической (временной) организации песни проведена с использованием влияния тестостерона у зебровых вьюрков (Sossinka, Prove, Kalberlah, 1975). Удалось установить, что индуцированное пение отличается от нормального менее зрелым характером ритма.

Бергман (Bergmann, 1973) установил, что у серой славки синтаксический характер песни, включая ее длительность, количество слогов, длительность интервалов внутри и между песнями не изменяется.

При сравнении вокализации черной европейской вороны и обыкновенной американской вороны отмечено (Thompson, 1982), что отдельные сигналы последней объединяются в регулярные серии, в пределах которых постоянными

остаются как физические характеристики самих сигналов (длительность, спектральный состав), так и длительность пауз между сигналами («структурное карканье»). Предполагается, что структурное карканье выполняет основную функцию индивидуализации особи.

Важно отметить, что структура видовой песни птиц практически всегда построена таким образом, что в ее начале имеется ряд элементов или хотя бы два, которые строго фиксированы во времени по длительности и интервалу между ними в пределах видового опознавания. Но могут быть и другие временные построения: если вся песня состоит из простых (однозначных) элементов, то их общая ритмическая структура характеризует видовой сигнал. Так у краснокрылого трупяла (Beletsky, 1983) контактная песня состоит из нескольких (до 20) одинаковых нот, относительно простой структуры, быстро следующих друг за другом.

Экспериментальное изучение видоспецифического песенного опознавания, проведенное на полевом жаворонке (Aubin, Bremond, 1983) показало, что жаворонки придают большое значение ритму и темпу. Синтаксис не играет сколько-нибудь важной роли. При этом допускается большое отклонение в сдвиге частотного диапазона, и они воспринимают песню со значительным сокращением разнообразных элементов. Не исключено, что для опознавания и у этого вида достаточно трех первых элементов песни.

При дуэтном пении временной рисунок также строго упорядочен. Причем, в эволюционном плане это прослеживается достаточно четко: на первой стадии самец и самка поют одновременно сходные песни, при этом тональность песни различна, а согласование временного рисунка слабое; во второй стадии каждая из поющих особей ограничивается исполнением части всего набора вокализации дуэтного пения. На этой стадии развития дуэтного пения временной рисунок дуэта строго упорядочен и согласована тональность фраз (Wickler, Seibt, 1982). Для обеспечения такого пути эволюции дуэтного пения птицы должны обладать способностью к моментальному торможению при на-

чале вокализации, к транспортированию собственной вокализации и рассматривать секвенцию вокальных элементов как набор отдельных единиц и комбинировать эти элементы в фиксированные фразы. Кроме того, распознавать элементы и фразы как часть целого вокального рисунка и заканчивать этот рисунок при восприятии его части.

Венгерский исследователь П. Сёке (Szoke, 1976) сильно замедляя воспроизведение песен и позывов, выявил тонкую временную структуру, что дало ему возможность сделать вывод о важности информации, заложенной во временной структуре сигналов.

Доказательством важности временных характеристик в акустической сигнализации является работа, проведенная на снегирах (Wilkinson, House, 1975). Был проведен анализ пяти типов позывов - контактного, громкого, длительного, локационного и образующего последовательность. Математически обработав результаты измерения - длительности позывов и интервалов между ними - выявлено существование индивидуальной изменчивости временных характеристик у первых трех типов позывов и поэтому они не могут служить для индивидуального опознавания, т.к. степень изменчивости временных характеристик у одной и той же особи может превышать уровень их различия у разных особей. Это связано с тем, что данные категории позывов способствуют консолидации всех членов стаи независимо от того, какой особью позыв издается, т.е. эти позывы не несут признаков индивидуального опознавания. Временные характеристики позывов, образующих последовательности, достаточно стабильны у отдельной особи и отличны у разных особей, следовательно, могут служить для индивидуального опознавания. Подобное разделение позывов по временным параметрам, способствующих с одной стороны для консолидации стаи, а с другой - для индивидуального опознавания, говорит о больших возможностях временного кодирования акустической информации в создании мобильной системы общения, используя такой прием передачи информации.

Акустический репертуар домашнего голубя содержит максимум 10 типов позывов - шесть из них различаются по временным характеристикам, т.е. по своей ритмической организации, и почти не имеют различий по тембровой окраске, частоте заполнения или характеру частотной модуляции (Abs, 1978) .

У пеночки-веснички разброс значений мал или полностью отсутствует для таких параметров песни как максимальное значение частоты, ширина частотного спектра, положение частотного максимума во времени, число элементов в единицу времени, максимальное значение частоты, число элементов во фразе. Эти параметры обладают строгой видоспецифичностью. Средней степенью разброса обладают: длительность строфы, количество фраз в песне, количество элементов в строфе. Большой индивидуальной изменчивостью обладают такие параметры, как временное положение максимальной частоты и амплитудного максимума внутри строфы (Helb, 1978). Таким образом, как и у снегиря, временное кодирование обеспечивает устойчивые видовые признаки - число элементов в единицу времени и число элементов во фразе, которые практически неизменны у различных особей и, с другой стороны, несет информацию об индивидуальных различиях - длительность строфы, количество фраз в песне, количество элементов в строфе.

Строгая зависимость видового опознавания от временных параметров песни показана для *Geothlypis trichas* (Winderle, 1979) - американской земляной славки. Проводились полевые эксперименты с воспроизведением естественной и синтезированной песни на занятой территории, В качестве модельной песни использовалась рекламирующая песня, представляющая собой простой рисунок повторения трех слогов. Синтезированная песня повторяла рисунок оригинальной песни. Устойчивое видовое опознавание песни сохранялось при сохранении частотного диапазона в пределах 2.0-6.0 КГц, т.е. в довольно широком диапазоне, отклоняющемся от основной частоты видового сигнала. Временные интервалы между слогами при этом не превышали отклонения в 0,05 с. Ответная реакция самца на синтезированную песню существенно угасала при увеличе-

нии вдвое временного интервала между нотами. Более того, минимальные необходимые условия опознавания видовой песни обеспечивались простым повторением двух песенных фраз, общий частотный диапазон которых 2.0-6.0 КГц, но при этом возможно было удаление высокочастотных и низкочастотных составляющих. Таким образом, песня несет характерные видовые признаки при *специфическом временном ритме*.

Принципы временного кодирования могут включать в себя и возможность комбинирования отдельных слогов и фраз в последовательности из их числа. У золотистой славки при слабой индивидуальной изменчивости голоса для опознавания достаточно различий в частотном диапазоне и числе слогов в трели (Ficken, Ficken, 1973). При воспроизведении на гнездовом участке естественной и искусственной песен данного вида показаны широкие возможности для передачи мотивационной информации посредством изменения числа трелей, скорости пения, интервалов и количества слогов в отдельных трелях. При анализе вокального репертуара американского вальдшнепа (Samuel, Beightol, 1973) провели сонографический анализ отдельных позывов, которым придается определенное функциональное значение. Сравнение сонограмм двух различных в функциональном отношении позывов показало большое их сходство. Различия установлены только в длительности интервалов и самих импульсов.

Одной из специфических реакций различного рода возбуждении является смена ритма акустического сигнала. Так для желтоголового и красноголового королюков установлено (Becker, 1974), что при возбуждении пением соперника или предъявлением магнитофонной записи видоспецифической песни у самца возрастает «скорость пения» (число стрóf, исполненных в минуту). Временное кодирование, как видно, включает в себя и передачу информации посредством строгого фиксирования пауз. Показано (Wilkinson, House, 1975), что большинство видов птиц может выделять паузы молчания короче нескольких миллисекунд.

Влияют ли внешние стимулы на изменчивость и характеристики песен? По данным, полученным на зебровом ткачике (Bischof, Bohner, Sossinka, 1981) показано, что они поют два типа песни: «направленную», когда самец обращает ее к самке и «ненаправленную». Песни обоих типов имеют сходный в своей основе рисунок, но различаются по количеству вступительных слогов, числу мотивов в строфе, скорости исполнения песни. Вероятно, в основе двух типов песен лежит общий исходный рисунок, а различия между ними являются следствием различных уровней интенсивности исполнения, которые определяются мотивационным состоянием самца. Выдвигается гипотеза, что присутствие самки и высокий уровень тестостерона в крови преобразуют или переключают пение на «направленный» тип. Таким образом, предполагается, что на интенсивность пения влияют и эндогенные и экзогенные факторы. Градуальное изменение таких параметров песни как число вступительных элементов, число мотивов в строфе, скорость исполнения первого мотива - свидетельствуют о плавном увеличении интенсивности исполнения от не спровоцированной песни, через песню, вызванную моделью с плохими релизерными качествами, к песне, вызванной живой самкой. Это подтверждает гипотезу Морриса (Morris, 1954) о том, что «ненаправленная» песня имеет ту же мотивацию, что «направленная», но соответствует более низкому уровню сексуальной мотивации. Таким образом «направленная» песня представляет собой сексуальный поведенческий рисунок с наиболее низким порогом. Повышение мотивационного состояния птицы или ее возбуждение приводят к возрастанию темпа исполнения песни и увеличению количества вступительных слогов, числа мотивов в строфе, скорости исполнения. Но это число конечно и не может быть больше, чем позволяет объем дыхательной системы. Следовательно, можно говорить о прямой зависимости количества песенных элементов от степени возбуждения, а коль скоро это определяется увеличением темпа исполнения, то налицо временное кодирование акустической информации.

Возможно ли отличие в акустических системах одного вида, но изолированных лишь стаями?

Как показала работа, проведенная на виргинских перепелах (Bailey, Baker, 1982) птицы из разных стай имеют значительные различия по трем временным параметрам позыва и лишь по одному частотному. Эти различия касаются наиболее важной части стайного сигнала - длительности 1-го и 2-го слогов позыва, интервала между ними и частотной полосы. Эти различия позволяют четко отделить птиц одной стаи от другой. Хотя все эти отличия не выходят за рамки видового сигнала.

При изучении акустических характеристик позывов японского (*Grus japonensis*) и даурского (*G. vipio*) журавлей, включая пение дуэтом, дневные позывы и вокализацию птенцов обнаружено (Sh Q, Tian X, Yu Y, Zhang D., 2006), что существуют значительные различия в характеристиках сонограмм этих видов журавлей. Так, длительность звука в дуэте у даурского журавля больше, тогда как длительность обычного позыва меньше, чем у японского. Обычные позывы японского журавля более часты, чем у даурского. Позывы птенцов были более часты и длительные у даурского журавля по сравнению с японским.

Современные технические устройства позволяют достаточно тонко синтезировать необходимый акустический сигнал и проводить эксперименты в полевых условиях. Известно, что у просянки, живущей во Франции, имеется три песенных типа (Pellerin, 1982). Для проверки механизмов опознавания диалектов был использован микропроцессор, который управлял синтезатором акустического сигнала, необходимыми для исследователя параметрами песни. Была синтезирована одна из трех естественных песен с последующими модификациями ее параметров. Результаты показали, что опознавание этого диалекта зависит как от временного распределения пауз, так и отдельных элементов. Следовательно, диалектное опознавание, подобно специфическому опознаванию, определяется несколькими, и все они связаны временными отношениями,

Голос играет ведущую роль в дистантной коммуникации птиц, особенно при ограниченном визуальном контакте. Однако даже в таких условиях различные виды по-разному строят свою сигнализацию. Для достижения жизненно важных целей структура сигналов может быть либо очень простой, либо сложной. Ведущую роль здесь, безусловно, играет цель и если она достигается простым, на наш взгляд, акустическим сигналом, значит этого достаточно данному виду. При анализе акустических сигналов коростелей (Грабовский, 1983) не обнаружено ни согласованного, ни чередующегося пения. Временные характеристики пения каждой особи в первую очередь определяются ее собственным эндогенным ритмом, хотя какую-то роль может играть и влияние акустической активности прочих членов группировки. Не обнаружены четко отграниченные друг от друга единицы коммуникации, кроме различающихся по длительности секвенций однотипного (и по существу единственного) звукового сигнала. Как видим, коростель достаточно просто строит свою сигнализацию, ограничиваясь однотипным сигналом, но при этом варьирует длительностью секвенций, чем значительно расширяет разнообразие передаваемой информации. Исследование индивидуальной изменчивости и видоспецифичности у рябчика (Bergmann, Klaus, 1975) показало, что типичная песня состоит из трех фраз. Первая фраза содержит 2 свистовых элемента. Длительность элементов фиксирована (750 и 330 мс). Вторая фраза содержит 4 элемента, причем три первых короче четвертого. Третья фраза содержит 3 коротких элемента. Часть самцов популяции содержат только одну стереотипную строку песни. Точность воспроизведения элементов строфы у них велика - длительность гомологичных элементов и интервалов варьирует в пределах 10-30 мс, т.е. лишь на 3-5%.

У самцов найдена изменчивость песни, которая обуславливается путем присоединения дополнительных элементов, выпадением ряда элементов, слиянием, возникновением прерывистости в ранее непрерывных элементах. Изменчивость строф в репертуаре одного и того же самца не затрагивает первую фразу песни и встречается только во второй. Сравнение песен из четырех географи-

ческих популяций показало наличие некоторой географической изменчивости. Ей подвержены как раз вторая и третья фразы песни, но чаще всего обнаруживаются различия в длительности последнего элемента третьей фразы. Как видим, *индивидуальные различия строятся на различии в длительности отдельных элементов*, так же как и изменчивость песни отдельной особи. Видоспецифичность обеспечивается строгой последовательностью элементов, которые расположены в определенном диапазоне частот.

Исследования акустической дифференциации в вокализациях «куу» кольчатой горлицы *Streptopelia decaocto* (Ballintijn, Cate, 1999) показали, что лучше всего типы криков «куу» дискриминировались на основе временных параметров. Сравнение индивидуальной изменчивости этих криков выявило четкие различия между акустическими параметрами. Основная частота, которая преимущественно определяется структурами сирикса, была очень стабильным параметром.

Барабанная дробь дятлов играет большую роль во взаимоотношениях соперничающих самцов, определении видовой принадлежности и синхронизации поведения членов пары (Tembrock, 1977). Установлено, что у среднего пестрого дятла (Wallschlagel, 1980) интервалы между отдельными ударами строго постоянны. У этого вида дятлов постоянна и частота повторения ударов в течение всей дроби, что является видовым признаком (интервал равен около 57 мс). А для малого пестрого дятла этот интервал составляет 49 мс. Для некоторых видов дятлов (например, малого) известно, что информация о виде может кодироваться также через расстояние между отдельными дробями в секвенции. У других видов дятлов - сирийского, большого пестрого, белоспинного - видоспецифические признаки кодируются посредством увеличения частоты ударов к концу дроби. У всех видов европейских дятлов временная структура барабанной дроби видоспецифична и, вероятно, генетически детерминирована (Zabka, 1980). В пределах видовых границ изменчивости временного рисунка барабанной дроби общая длительность дроби, и число ударов в ней варьируют у раз-

ных особей. Возможно, что различия в длительности и временной структуре барабанной дроби служат для индивидуального опознавания особи. У трех видов - *D.major*, *D.syracus*, *P. Tridactylus* - длительность барабанной дроби указывает на пол: у первых двух видов барабанная дробь более длительна у самцов, а у третьего - у самок. Видоспецифической характеристикой, кроме временной структуры отдельной барабанной дроби, вероятно, является также и временной рисунок секвенций. Таким образом, барабанная дробь может нести информацию, позволяющую осуществлять индивидуальное опознавание особи, ее пол и вид.

Существование межвидовой территориальной конкуренции, вероятно, является причиной того, что в экспериментах по типу «звуковой ловушки» на предъявление магнитофонной записи барабанной дроби одного вида реагируют особи различных видов. Барабанная дробь любой временной структуры, по-видимому, служит для дятла указанием на наличие в данном месте конкурента. С другой стороны, это говорит о большом запасе слуховой системы в распознавании тонких временных различий, которые возможны у различных видов дятлов.

Существенное значение в видоспецифическом опознавании может играть длительность только одного или нескольких элементов достаточно сложной песни. Песня краснокрылого трупяла состоит из нескольких начальных нот и завершающей трели (Beletsky, Chao, Smith, 1980).

Экспериментальное изучение с помощью перестановок отдельных элементов песни показало, что порядок следования частей друг за другом не влияет на интенсивность агонистических реакций и таким образом, не несет видоспецифической информации. Первые две части также не используются для видоспецифического опознавания. Максимальной эффективностью в качестве стимулятора агрессивного поведения обладает заключительная часть песни - трель. Для того, чтобы она могла выполнять функцию видоспецифического сигнала, ее продолжительность должна быть больше, или равна 180 мс. Только

такие жесткие условия обеспечивают надежное видовое опознавание по акустическому сигналу. Однако, если перестановка элементов не нарушает видоспецифического опознавания, то она может нести информацию об изменившейся ситуации в поведении. При исследовании голоса в поведении золотистого щурка (Никольский, 1979) удалось выяснить, что крики, употребляемые в различных поведенческих ситуациях, составлены из повторяющихся по структуре элементов.

Осуществляемый посредством позывов обмен информацией у чужей, характеризуется несколькими различными принципами и ведущий принцип показывает, что один из позывов может иметь различное сигнальное значение в зависимости от числа повторений одинаковых образующих его элементов (Jochen, 1978).

На вопрос о значении частотной полосы при видовом опознавании было обращено внимание еще при проведении первых работ, используемых методикой звуковой ловушки (Bremond 1968, Thielcke, 1961). В голосе совместно гнездящихся толстоклювых и тонкоклювых кайр, близких экологически и систематически (Tschanz, 1972) на основе сонографического анализа удалось наряду со сходными звуками выявить видоспецифические, которые «используются» только партнерами своего вида. Видоспецифические сигналы и позы, сопровождающие их, служат основным механизмом изоляции. Различия в сигналах касались временного рисунка, тогда как частотный диапазон был сходен.

В видовой песне зонотрихии (Pleszozynska, 1980) наиболее значимым элементом является начальная нота, которая может смещаться в диапазоне частот от 2 до 5 КГц, т.е. в диапазоне оптимального слуха данного вида. Интенсивность реакции прямо коррелирует с длительностью этой ноты.

Видоспецифический характер сигнала обнаружился в отдельных элементах тревожных ПОЗЫВОВ четырех видов славков (Bergmann, 1972). Видоспецифический характер позывам придавался изменением длительности отдельных слогов и компоновкой длинных и коротких элементов в отдельные серии.

Перестановкой отдельных слогов, их комбинацией, изменением временных параметров, сдвигом частотной полосы Бремону (Bremond, 1968) удалось установить информативное значение элементов песни у зарянки. Важным оказался порядок чередования отдельных нот или мотивов в песне. Перестановка гомологичных элементов песни и смещение в небольших пределах частотного диапазона не снижала ее информативного значения.

Этот метод применили для выявления видовых опознавательных признаков в голосе индиговой овсянки (Emlen, 1972). Признаком, определяющим видоспецифичность сигнала, оказался порядок нот. Изменение ритмической структуры песни удлинением или укорочением интервалов между следующими одна за другой нотами вызывало ослабление ответной реакции. Существенным признаком оказалась структура отдельных нот, характеризующаяся глубокой частотой модуляцией (4,0 КГц за 0,18 с.).

Выявляя видоспецифические признаки в сигналах овсянок с помощью анализа индивидуальной изменчивости Эмлин (Emlen, 1972) отметил, что видовое опознавание обеспечивается небольшим количеством слогов, имеющимся в репертуаре данного вида. На фоне других, не опознавательных сообщения, птица извлекает необходимую информацию с большой степенью точности. Видовое опознавание зависит от параметров песни, которые наиболее ПОСТОЯННЫ в песенном репертуаре. Песенные характеристики, постоянные в репертуаре отдельной особи, но изменяющиеся в пределах популяции - используются КАК опознавательные признаки особи. Признаки территориальной песни, переменные в индивидуальном репертуаре, передают информацию о мотивационном состоянии особи.

Таким образом, известное противоречие между видовым и индивидуальным опознаванием разрешается в том плане, что песня в индивидуальных отклонениях не выходит за рамки определенного стереотипа (Marler, 1960).

Обучение или наследственность?

Чтобы проверить, насколько закреплены наследственно видовые признаки песни, были проведены эксперименты с выращиванием отдельных особей в акустической изоляции с последующим анализом их сигналов.

Так, для бронзовокрылых амадин установлено (Guttinger, Achermann, 1972), что в песне самцов, живущих в естественных условиях, присутствуют два обязательных элемента, последовательность которых может варьировать. Птицы, изолированные от взрослых особей своего вида, во многих чертах повторяют песню, которую поют дикие птицы. Они включают в свой репертуар два врожденных элемента, последовательность которых неизменна для особей, воспитанных в изоляции. Видоспецифическим признаком в этом случае является наличие двух слогов определенной длительности, независимо от порядка их следования. В подтверждение этого проводилась работа на *Pipilo erythrophthalmus*, выращенной в акустической изоляции с эмбрионального периода (Ewert, 1979). В полной песне этого вида выделено 8 слогов. Такое количество слогов в репертуаре полной песни изолированного самца было сходно с количеством слогов в песне диких самцов. Основные отличия песни изолированного самца заключались в том, что последовательность слогов его песни была менее стереотипной, а темп медленнее, чем в норме. Кроме того, у изолированного самца полностью отсутствовала трель, которая характерна для песни диких самцов. Т.е. наследуется количественный состав слогов, а их перестановка, по видимому, проявляется в период обучения. Обучению подвластна и эмиссия быстрых последовательностей, каковыми являются трели. Подобные результаты получены и на американской земляной славке (Wunderly, 1976), и в других работах (Falls, 1963; Brenowitz, 1982).

Гюттингер (Guttinger, 1972) исследовал 9 видов рода *Erythrura*, у которых в естественных условиях обнаружен единообразный характер построения фраз, укладывающихся в диапазон частот 7,6-8,0 КГц. Для определения врожденного характера песни птенцы выращивались в акустической изоляции от взрослых особей своего вида, но в присутствии ткачиков *Lonchura striata*. Песня

последних не имеет ритмического характера. Изолированные птенцы издавали фразы, похожие на фразы диких особей с единообразной ритмической организацией, совершенно отсутствующей у приемных родителей. Для этих видов определяющим видовым признаком оказалась ритмическая организация песни, которая укладывается в узкий диапазон частот.

Насколько прочно закрепляется ритм видно из работы, проведенной на *Copsychus malabaricus* (Tretzel, 1970). При воспроизведении каких-либо сигналов птица подбирает из своего репертуара такой ритм, который соответствовал воспроизводимому. Мотивы и позывы при этом не изменяются, за исключением редких случаев, когда «растягивание» мотива во времени дает другой ритм.

При анализе песен нескольких видов ткачиков рода *Lonchura* (Estrildae) (Gutttinger, 1973) отмечены индивидуальные различия в таких характеристиках песни, как конструкция элементов, их последовательность, количество воспроизводимых элементов и ритм фраз. У птенцов *Lonchura flaviprymna*, взятых от разных родителей, но содержащихся вместе, развивалась однотипная песня, а птенцы *L. Punctulata*, содержащиеся с родителями, моделировали свою песню по типу песни отца. Они выучивали все элементы в точной последовательности. В пене отца и сына не обнаруживаются статистически значимые отличия в количестве повторяющихся элементов и длительности пауз между элементами. Т.е. обучение на ранних этапах становления песни жестко фиксирует количество элементов, их длительность и паузы между элементами. Вполне закономерно ожидать, что в случае гибридов мы также обнаружим тенденцию к сохранению ритма одного из родителей или близкое приближение к нему. Строение песни гибрида чижа и канарейки показало (Gutttinger, Clauss, 1982), что в признаках, по которым между родительскими видами наблюдается количественные различия, - у гибридов либо промежуточное число и длительность строк, либо близкое к одному из родителей. Т.е. ритмическое (времен-

ное) построение закладывается генетически, т.к. далее авторы отмечают, что гибриды не отличались способностью к научению.

Но, может быть, это происходит только у гибрида чижа и канарейки? Анализ песен гибридов показал (Wolffgramm, Guttinger, 1980), что песни всех видов построены из трелей - быстрых ритмических построений однородных слогов. Их структурные характеристики сходны. В последовательностях трелей, организованных в песню, также выделяется сходство между зеленушкой и канарейкой. У них найдены повторения трелей одного класса. Исполнение последовательностей, относящихся к одному классу у всех трех различна по длительности входящих в них трелей и пауз между ними.

Насколько строго временные параметры фиксируются генетически показано также в работе, проведенной на вьюрковых и их гибридах (Guttinger, 1978). У *Carduelinae* посредством индивидуального обучения может изменяться только точная форма звука (отдельной ноты песни) и порядка их следования в песне. Временные принципы организации песни: длительность группы звуков (фраз) и паузы между ними - видоспецифичны и обладают очень малой изменчивостью. Родственные виды вьюрковых обладают такими чертами (наличием трелевых структур в песне) и видоспецифическими различиями песен по характеру соотношений длительности фраз и пауз между ними. У канареек длительность паузы очень сильно зависит от длительности предыдущей фразы, в то время как у зеленушек не существует связи между длительностью фразы и следующей за ней паузы. Чтобы проверить, как взаимодействуют программы песен у родственных видов вьюрковых, были скрещены зеленушки и канарейки, сильно отличающиеся организацией песни. Установлено, что организация строф и соотношения длительности фраз с длительностью паузы, следующей за ними, свойственные песням канареек, у гибридов отсутствуют. Максимальная частота и тембровая окраска слогов - промежуточны. Ритмическая организация фразы - черта, по которой канарейки и зеленушки очень сходны - у гибридов имеет строение, соответствующее таковому у родительских видов. Отсутствие

характерной для канареек организации строф связи между длительностью фразы и следующей за ней паузы у гибридов, которые выучили основную часть своих вокализаций от канареек, свидетельствует, что временная картина построения песни определяется генетически и не может быть изменена в процессе индивидуального обучения.

Таким образом, характерные видовые признаки биологически важных сигналов в большинстве случаев оказались врожденными.

Однако ни одно исследование звукопередачи и механизмов его действия не может полностью дать ответ о работе всего канала акустической связи. Необходимо обратиться к работе слухового анализатора птиц .

Слуховая система

Известно, что общая настройка слуховой системы птиц на определенную часть спектра носит адаптивный характер и является важной биологической адаптацией, такой же, как голос и звуковая ориентация, частью которой он является (Ильичев,1968,1971,1973). Существенную роль в этой настройке играют периферические отделы слухового анализатора, играющие роль частотных фильтров (Ильичев,1960,1964; Ильичев и Извекова,1961; Наумов и др.1965). Ранние представления о примитивности строения слуховой системы птиц по сравнению с таковой млекопитающих в настоящее время изменились в связи с применением сложных морфофункциональных методик, биоакустических и электрофизиологических исследований. Показано, что относительная простота строения слухового анализатора птиц носит адаптивный характер (Ильичев,1961,1964,1966; Ильичев, Симкин, Васильев,1965). Электрофизиологические исследования кохлеарного и микрофонного потенциалов птиц позволили оценить функциональные возможности слухового анализатора (Schwartzkopff, 1955; Бару,1962; Heise,1953) В отношении спектра воспринимаемых частот и абсолютного значения порогов слышимости система оказалась сравнимой с таковой млекопитающих, а по некоторым параметрам и превосходящей.

Первые работы по морфологии центральных отделов и проводящих путей слухового анализатора птиц были проведены еще в конце прошлого и начале нашего столетия (Brandis, 1894; Cajal s Ramon, 1896; Wallenberg, 1898,1900). Применение экспериментальных, морфологических и количественных гистологических методик выявило очень важные связи отдельных ядер медуллярного комплекса и вышестоящих отделов слухового анализатора птиц (Winter, Schwartzkopff,1961; Winter,1963; Boord, Rasmussen,1962,1963; Ильичев, Барсова,Такса,1969; Барсова,1971). Исследователи пришли к заключению, что волокна кохлеарной ветви восьмого нерва проецируются на первичные кохлеарные ядра *n. angularis* и *n. magnocellularis*. Этот феномен был доказан также электрофизиологическими работами Кониши (Konishi, 1970). Подобная многократная проекция слухового нерва на отдельные ядра оправдана малой длиной базилярной мембраны птиц.

Способность птиц к частотному анализу исследовалась Памфреем и Маршаллом (Pumphrey, Marshall, 1961) и показана работами Торпа (Thorpe, 1963) и т. д.

Для дальнейших рассуждений немаловажно несколько разобраться в морфологических тонкостях строения и связях первичных слуховых ядер акустического анализатора птиц.

Ангулярное ядро делится на вентральную и латеральную части. Магноцеллюлярное ядро делится на медиальную, латеральную и вентральные части (рис. 1).

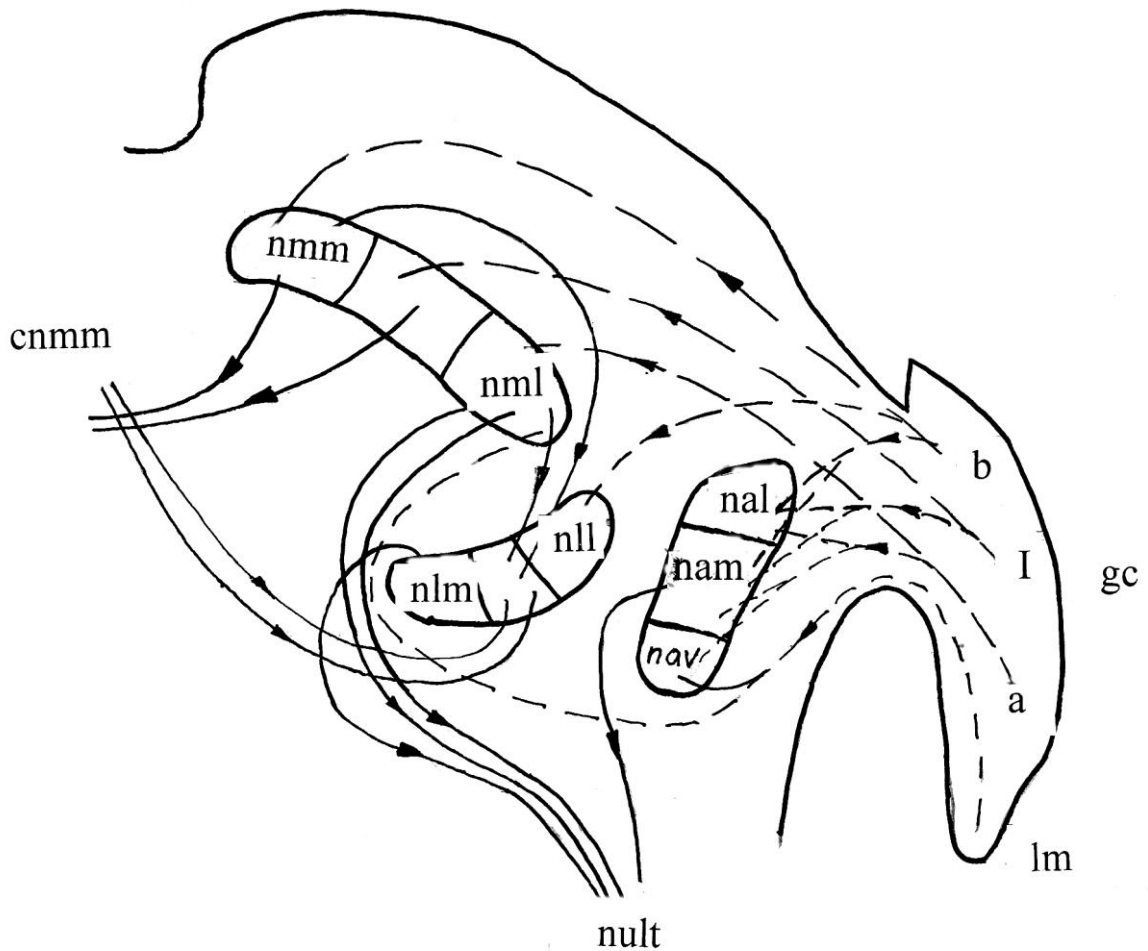


Рис. 1 Схема связей центров продолговатого мозга птиц (Барсова, 1973)
gc - кохлеарный ганглий, а - апикальная часть улитки, i - интермедиальная часть улитки, в - базальная часть улитки, nmm - медиальный отдел магноцеллюлярного ядра, nml - латеральный отдел магноцеллюлярного ядра, nal - латеральный отдел ангулярного ядра, nam - медиальный отдел ангулярного ядра, nav - ventральный отдел ангулярного ядра, nll - латеральный отдел ламинарного ядра, nlm - медиальный отдел ламинарного ядра, nult - ядра латерального лемниска, cnmm - контралатеральное магноцеллюлярное ядро, медиальный отдел, lm - macula lagenaе.

Афферентные окончания от macula lagenaе приходят на ventральную часть ангулярного ядра и ventральную часть магноцеллюлярного. Волокна кохлеарного ганглия оканчиваются на остальных частях первичных акустических ядер. Перерезкой кохлеарного нерва на различных уровнях в улитке голубя установлено, что на магноцеллюлярном ядре волокна распределяются в сле-

дующем порядке: медиальная часть - от базального конца улитки и ее средней части; латеральная часть - от апикального конца. Медиальная же часть и латеральная ангулярного ядра получает волокна от всей улитки.

Основным трактом, идущим от магноцеллюлярного ядра, является дорсальная комиссура, связывающая это ядро с ламинарным ядром своей и противоположной стороны продолговатого мозга. Клетки медиальной части магноцеллюлярного ядра отсылают свои аксоны в дорсальную комиссуру, большая часть которых оканчивается на ламинарном ядре противоположной стороны (Boord, 1965, 1968). Кроме ламинарного ядра, часть волокон дорсальной комиссуры оканчивается в латеральном лемниске. Ламинарное же ядро, кроме связей с магноцеллюлярным ядром своей и противоположной стороны, ни с какими другими эфферентных связей не имеют. Все три акустических ядра продолговатого мозга посылают свои волокна в составе вентральной комиссуры на вышестоящие отделы слухового анализатора птиц (Kappers, 1920).

Общие характеристики медуллярных ядер установлены в ряде электрофизиологических работ. Первая из них принадлежит Эрулкарю (Erulkar, 1955). Используя метод вызванных потенциалов, он зарегистрировал вызванные потенциалы всех акустических ядер продолговатого мозга.

В дальнейших работах (Schwartzkopff, 1957, 1963; Гражданкин, Ильичев, 1968; Ильичев, Голубева и Анисимов, 1970) были установлены латентные периоды отдельных ядер, топография вызванных потенциалов и их характеристики. Было обнаружено последовательное увеличение латентного периода от ангулярного ядра к ламинарному (от 1,8 до 2,0 мс).

Первые работы по нейронной активности медуллярных ядер птиц (Schwartzkopff, 1957; Stopp and Whitfield, 1960, 1961, 1964) были посвящены выяснению уровня спонтанной активности отдельных нейронов, чувствительности нейронов ламинарного ядра к полярности щелчка, выяснению характеристических кривых отдельных нейронов и их реакции на частотные стимулы.

Детальное исследование нейронной активности медуллярных ядер было сделано Кониши (Konichi, 1969, 1970). Ему удалось электрофизиологически установить тонотопическую организацию магноцеллюлярного ядра и ангулярного. В ангулярном ядре тонотопическая организация была прослежена в трех проекциях, тогда как в магноцеллюлярном - в одной.

Кониши отметил высокий уровень частотного анализа (разрешения) в медуллярных ядрах. Стимулируя птицу акустическим щелчком, он определил, что обратная величина постстимуляционных разрядов нейронов ангулярного ядра совпадает с частотой тона, к которой нейрон наиболее чувствителен. При этом отдельные нейроны синхронно разряжались при частоте следования щелчков 1300 и более. Такие способности птиц намного превосходят возможности аналогичных ядер млекопитающих, Исключение составляют лишь летучие мыши (Grinnell, 1962, 1963 а, б).

В исследованиях Хотта (Hotta, 1971), проведенных на ангулярных ядрах голубей, отмечается тонотопическая организация в дорзовентральном направлении. Показан также различный характер ответной реакции нейрона на частотно-модулированный тон в зависимости от нарастания или спада частоты.

При анализе временной и спектральной чувствительности сложных слуховых нейронов ядра VHC самцов зебровой амадины (Theunissen, Doupe, 1998) показано, что для слуховой системы более важными являются не спектральные, а временные характеристики сигнала. Полное совпадение с реакцией на собственную песню достигалось только тогда, когда амплитудная огибающая воспроизводилась с точностью 98 %. На синтетических сонограммах такая точность временного кодирования достигалась только при очень плохом частотном разрешении. Эти данные свидетельствуют о существовании специализированных механизмов тонкого временного анализа в нейронных сетях слухового анализатора птиц.

1. Вызванная электрическая активность периферического отдела слухового анализатора птиц

В экспериментах было использовано 15 японских перепелов и 12 обыкновенных. Частотная настройка периферического отдела слухового анализатора определялась по изменению амплитуды первого нервного компонента (N_1) и микрофонного компонента МК (рис. 2,3).

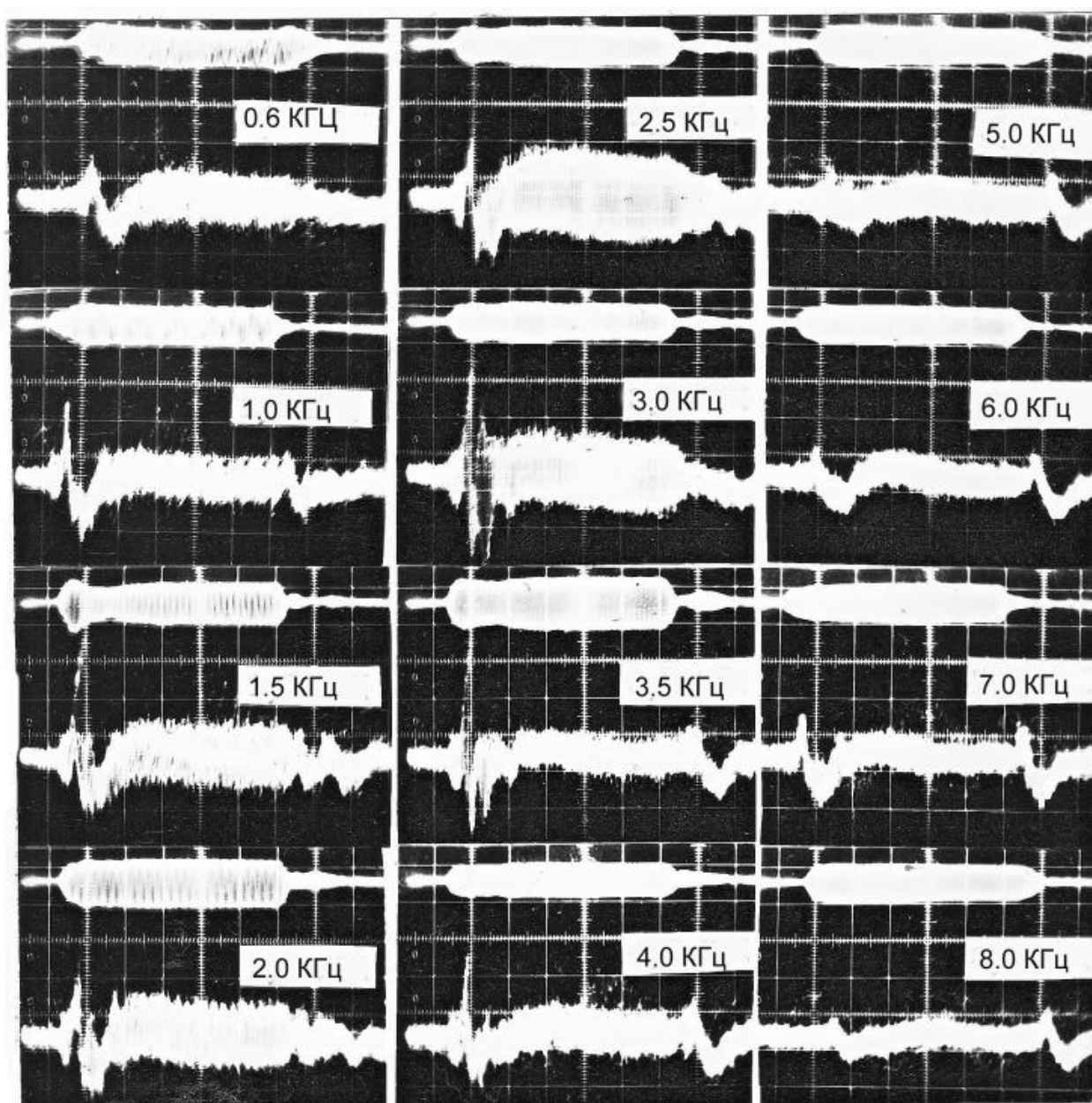


Рис.2 Осциллограммы зависимости N_1 и МК от изменения частоты звуковой посылки у обыкновенного перепела (*Coturnix coturnix*). Калибровка по длительности: 1 клетка – 2 мс.

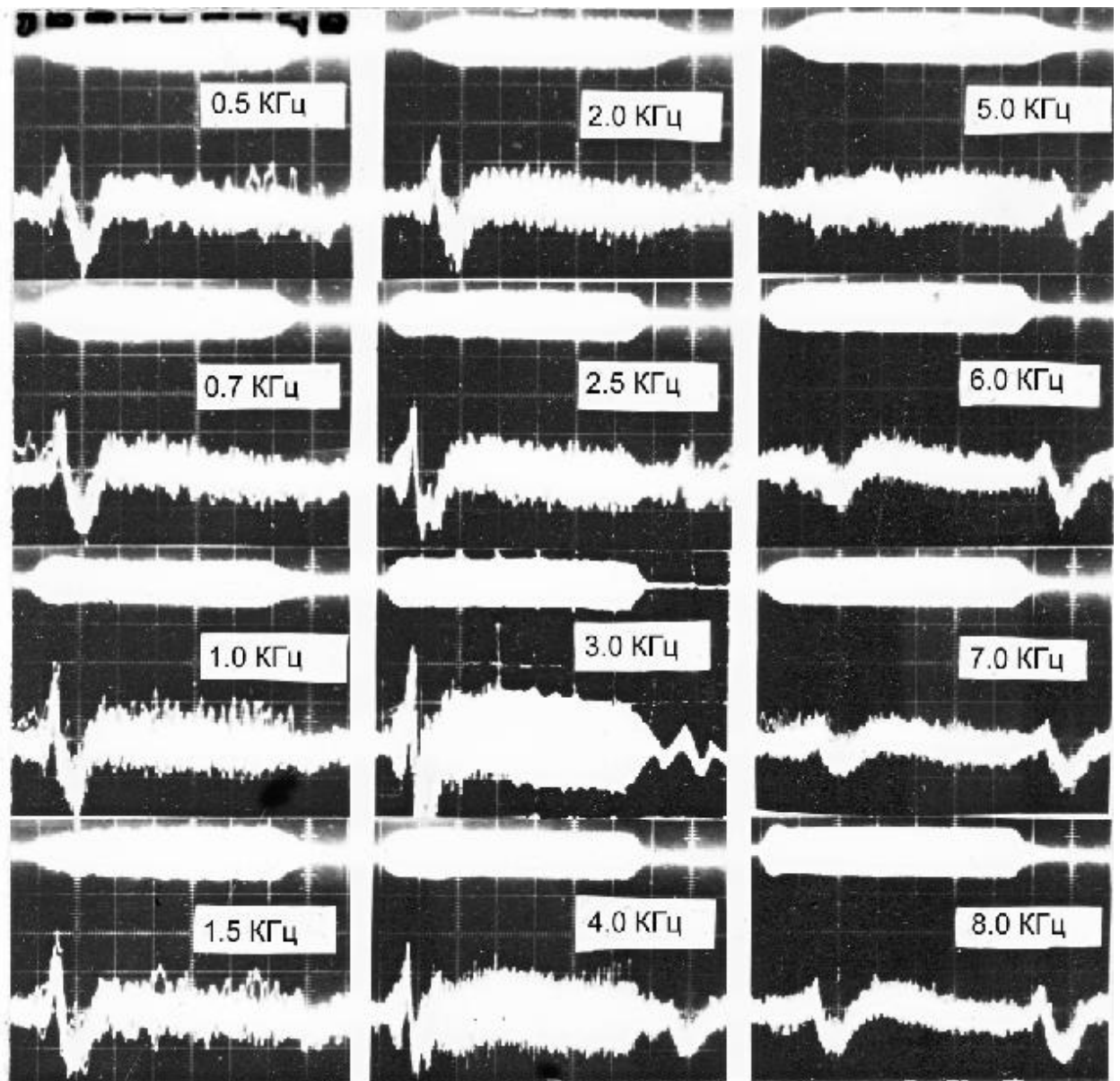


Рис.3 Осциллограммы зависимости N 1 и МК от изменения частоты звуковой посылки у японского перепела (*Coturnix c. japonicus*). Калибровка по длительности: 1 клетка – 2 мс.

В данной серии экспериментов использовались тональные посылки длительностью 30-40 мс с фронтом нарастания 5 мс. Интенсивность звуковой посылки при исследовании зависимости амплитуды потенциала от частоты заполнения составляла обычно 75-80 дБ. За пороговую величину при определении частотно-пороговой характеристики принималась такая интенсивность, при которой ответ переставал выделяться из фона.

Амплитудно-частотная характеристика МК и N_1 обыкновенного перепела (рис. 4) характеризуется повышенной чувствительностью к частотам, лежащим в диапазоне от 1.0 до 3.5 КГц. Верхний предел слышимых частот для этого вида, определяемый по N_1 составляет 7.0-8.0 КГц.

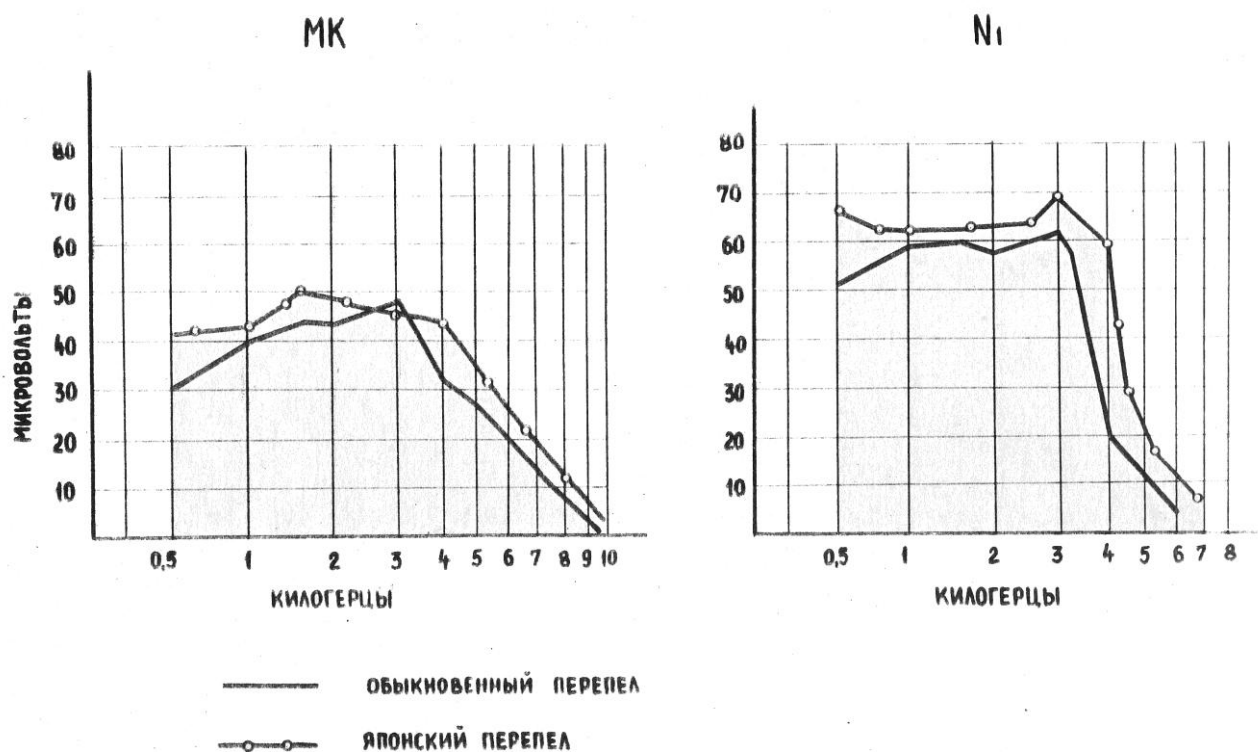


Рис.4 Амплитудно-частотные характеристики периферического отдела слухового анализатора двух видов перепелов

Аналогичная зависимость, полученная для японского перепела, показывает повышенную чувствительность к более широкому диапазону частот (0.2-4.5 КГц) с наилучшей настройкой на низкие частоты (до 0.8 КГц) и на частоты в диапазоне от 1.5 до 4.0 КГц. У японского перепела по показаниям N_1 расширяется и общий диапазон слышимых частот, достигающий до 9.0-10.0 КГц. Перепад амплитуд от оптимальной частоты в 3.0 КГц до пессимальной в 7.0 КГц составляет 60 мкВ при наибольшей амплитуде ответа 70 мкВ.

Амплитудно-частотные характеристики, снятые по микрофонному компоненту, подтверждают общий ход кривых слышимости, снятых по пер-

вому нервному компоненту. Наибольшая чувствительность слуха японского перепела также располагается в большем диапазоне частот (от 0,2 до 4,0 КГц), в то время как у обыкновенного перепела этот диапазон приходится на частоты 1,0-3,0 КГц.

Более объективными характеристиками возможностей частотного восприятия являются частотно-пороговые характеристики, представленные на рис.5.

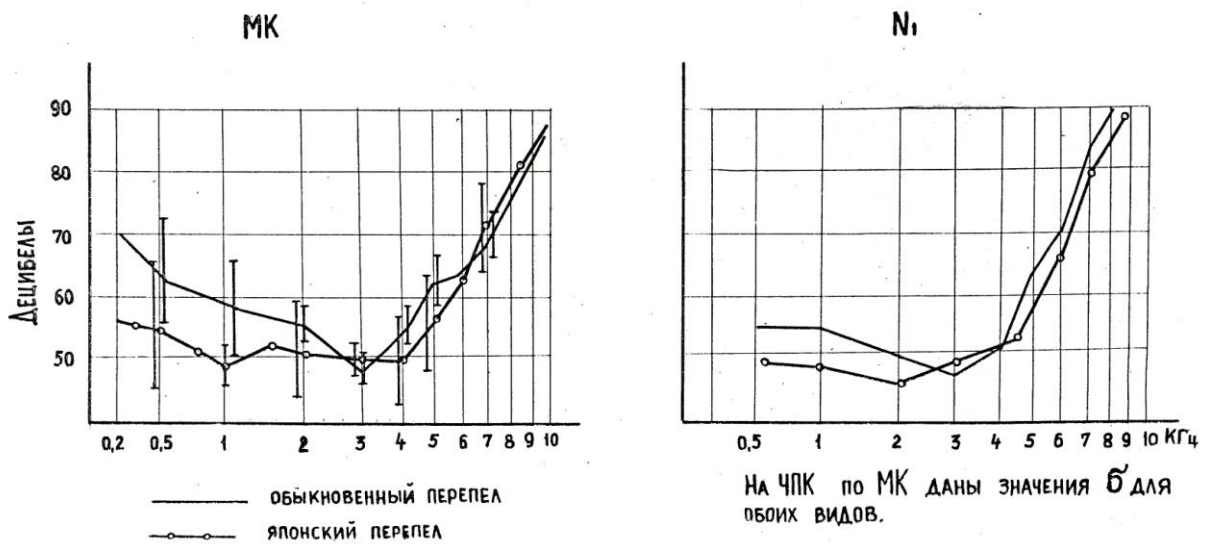


Рис. 5 Частотно-пороговые кривые (ЧПК) слуха периферического отдела слухового анализатора двух видов перепелов

Наибольшую чувствительность слуха для обыкновенного перепела частотно-пороговая характеристика, снятая по микрофонному компоненту, показывает для частоты 3.0 КГц. Общий ход этих характеристик совпадает с ходом кривых, отражаемым амплитудно-частотными характеристиками, снятыми по этому же компоненту. Обращают на себя внимание значительные различия пороговых интенсивностей на оптимальной частоте (3.0 КГц) по отношению к близлежащим областям (1.0 и 5.0 КГц). Эта разница составляет 20 дБ. Значение абсолютной чувствительности слуха на оптимальной частоте составляет 48 дБ над порогом $0.0002 \text{ дин / см}^2$.

Частотный диапазон слуха японского перепела, определяемый по изменению микрофонного компонента, лежит в тех же пределах, что и у обыкновенного перепела. Наибольшая чувствительность слуха (48-52 дБ) приходится на ряд частот, лежащих в диапазоне от 0.6 до 4.5 КГц.

Частотно - пороговые характеристики, снятые по N_1 , обнаруживают наибольшую чувствительность слуха обыкновенного перепела в том же диапазоне частот (около 3.0 КГц). Абсолютная чувствительность слуха при этом составляет 45 дБ, что близко к соответствующему значению, снятому по микрофонному компоненту. Диапазон наибольшей чувствительности слуха японского перепела также шире и лежит в пределах от 0.5 до 3.0 КГц. Ход кривых от трёх килогерц и выше почти одинаков для обоих видов.

Сопоставление кривых слуха, снятых по различным компонентам кохлеарного потенциала и подсчёт достоверности различий отдельных значений частотно-пороговых характеристик МК, не показал достоверных различий в кривых слышимости для обоих видов перепелов. Единственное, что можно констатировать, это наличие некоторой тенденции к большей чувствительности слуха в области низких частот (до 1.0 КГц) у японского перепела, хотя различия и здесь не достоверны. Таблица № 1 показывает значение коэффициента достоверности (t_a), определённого по критерию Стьюдента и значение выборочных средних для японского (M_1) и обыкновенного (M_2) перепелов.

Таблица № 1

Частота в КГц	0,5	1,0	2,0	3,0	4,0	5,0
7,0						
t_a	1,1	1,3	0,52	0,33	0,07	1,36
1,15						
M_1	2,8	3,3	4,2	4,1	3,1	2,3

1,06							
	M_2	2,03	2,9	3,89	4,26	3,06	1,48
1,23							

Значения M даны в неперах

При подсчёте использовались пороговые значения слышимости на различных частотах. Подсчёт проводился по малой выборке для 6 особей каждого вида. Зависимость изменения амплитуды кохлеарного потенциала двух видов перепелов от крутизны фронта нарастания сигнала исследовалась при предъявлении звуковой посылки длительностью 15-20 мс. Частотное заполнение посылок располагалось в диапазоне частот, входящих в спектр голоса данного вида и соответственно приходящихся на зону их оптимального слуха. Обыкновенному перепелу были предъявлены также частоты, лежащие выше зоны оптимального слуха и не входящих в частотный диапазон голоса. На рис. 6 представлены зависимости амплитуды N_1 от времени нарастания фронта сигнала, снятых для трёх частот: 1.0; 3.0 и 5.0 КГц.

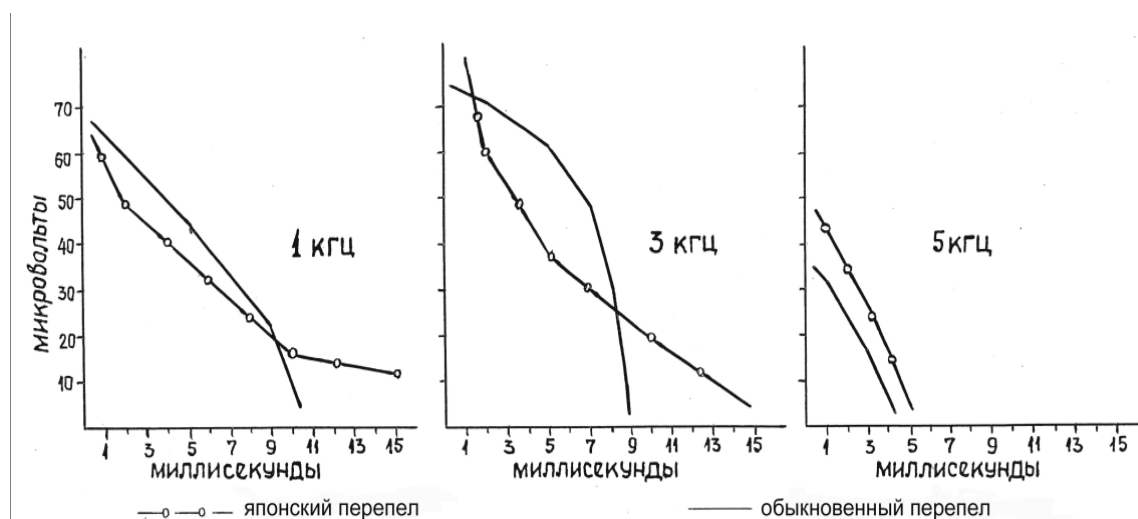


Рис.6 Зависимость амплитуды N_1 от времени нарастания фронта сигнала

Интенсивность стимула задавалась равной 80 дБ над порогом слуха. Приведённые усреднённые кривые показывают, что время полного исчезновения ответов при увеличении длительности фронта сигнала тем меньше, чем

выше частота стимулирующего сигнала. Для обыкновенного перепела эта величина на частоте 1.0 КГц составляет 11 мс, на частоте 5.0 КГц – 4 мс. Для японского перепела соответственно около 15 мс и 5 мс.

Если ход кривых на частоте 5.0 КГц очень близок для обоих видов перепелов, то на оптимальных частотах 1.0 и 3.0 КГц он несколько расходится: у японского перепела удавалось регистрировать ответ при длительности фронта нарастания в 15 и более миллисекунд, в то время как у обыкновенного перепела при длительности фронта более 11 мс ответ не регистрировался.

Таким образом, существенных различий в характеристиках зависимости изменения амплитуды первого нервного компонента от времени нарастания фронта сигнала для двух видов перепелов не обнаружено.

В отношении анализа длительности сигнала, ранее в литературе (Гершуни, 1965, 1967; Радионова, 1971) было показано отсутствие чувствительности периферического отдела слухового анализатора к длительности сигнала. Предполагают, что это связано с отсутствием быстро суммирующих физических нейронов на уровне улитки. Наши данные, полученные для двух видов перепелов, подтверждают это предположение. Специфических моментов в вопросе кодирования информации о длительности сигнала на уровне первого нервного компонента не было найдено (Рис.7).

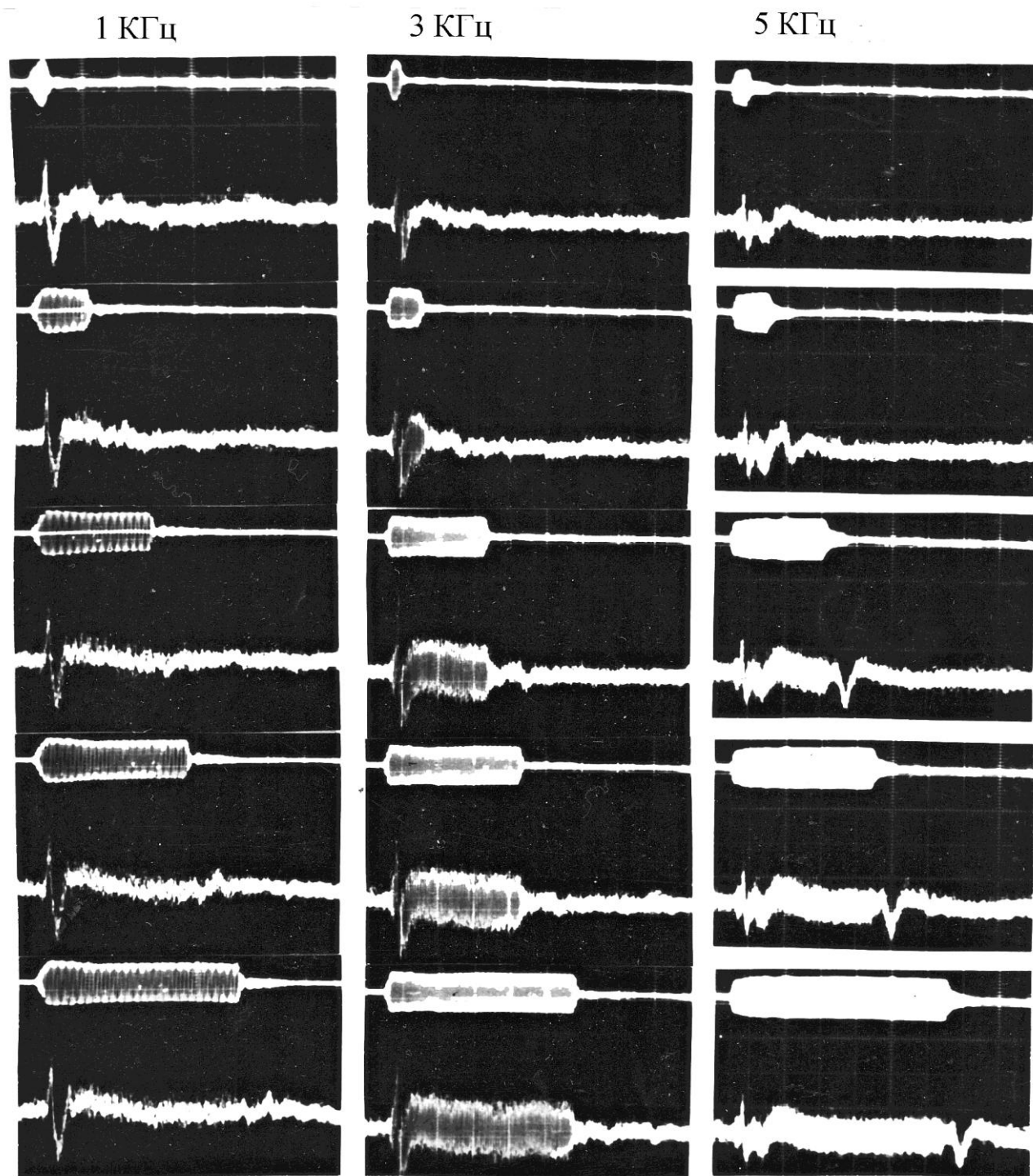


Рис.7 Осциллограммы зависимости амплитуды МК и N1 от длительности стимула на различных частотах у японского перепела

2. Нейронная активность медуллярных ядер

В опытах использовали более 100 птиц обоих видов перепелов. Была отведена активность 121 нейрона – 54 у обыкновенного перепела и 67 у японского. В течение одного опыта могла регистрироваться активность 3-5 нейро-

нов. Исследовалась активность отдельных нейронов в зависимости от изменения физических параметров акустического стимула в пределах их возможных отклонений в биологически важных сигналах обоих видов перепелов. При исследовании частотной настройки отдельных нейронов длительность стимула задавалась в пределах от 15 до 60 мс при фронте нарастания 1-2 мс.

В трёх из исследованных медуллярных акустических ядрах - *n. magnocellularis*, *n. angularis*, *n. laminaris*-проявляется преобладание нейронов с тоническим типом разряда. Полярность потенциала была всегда положительной (положительная часть превосходила отрицательную в 3-5 и более раз). Амплитуда ответа отдельных нейронов колебалась от 70 мкВ до 1.0 мВ.

Последовательное погружение электрода в различные участки акустических ядер продолговатого мозга позволило выявить определённые закономерности в частотном распределении *n. magnocellularis* и *n. angularis*. Это можно было наблюдать как при анализе асинхронной активности, так и при регистрации разрядов отдельных нейронов.

Изучение асинхронной активности *n. magnocellularis* показало, что диапазон его активности у обыкновенного перепела находится между 0.4 и 5.5 КГц. Такое постепенное повышение частот прослежено при движении кончика электрода от каудальной части ядра к ростральной, по его дорсальной поверхности (рис. 8).

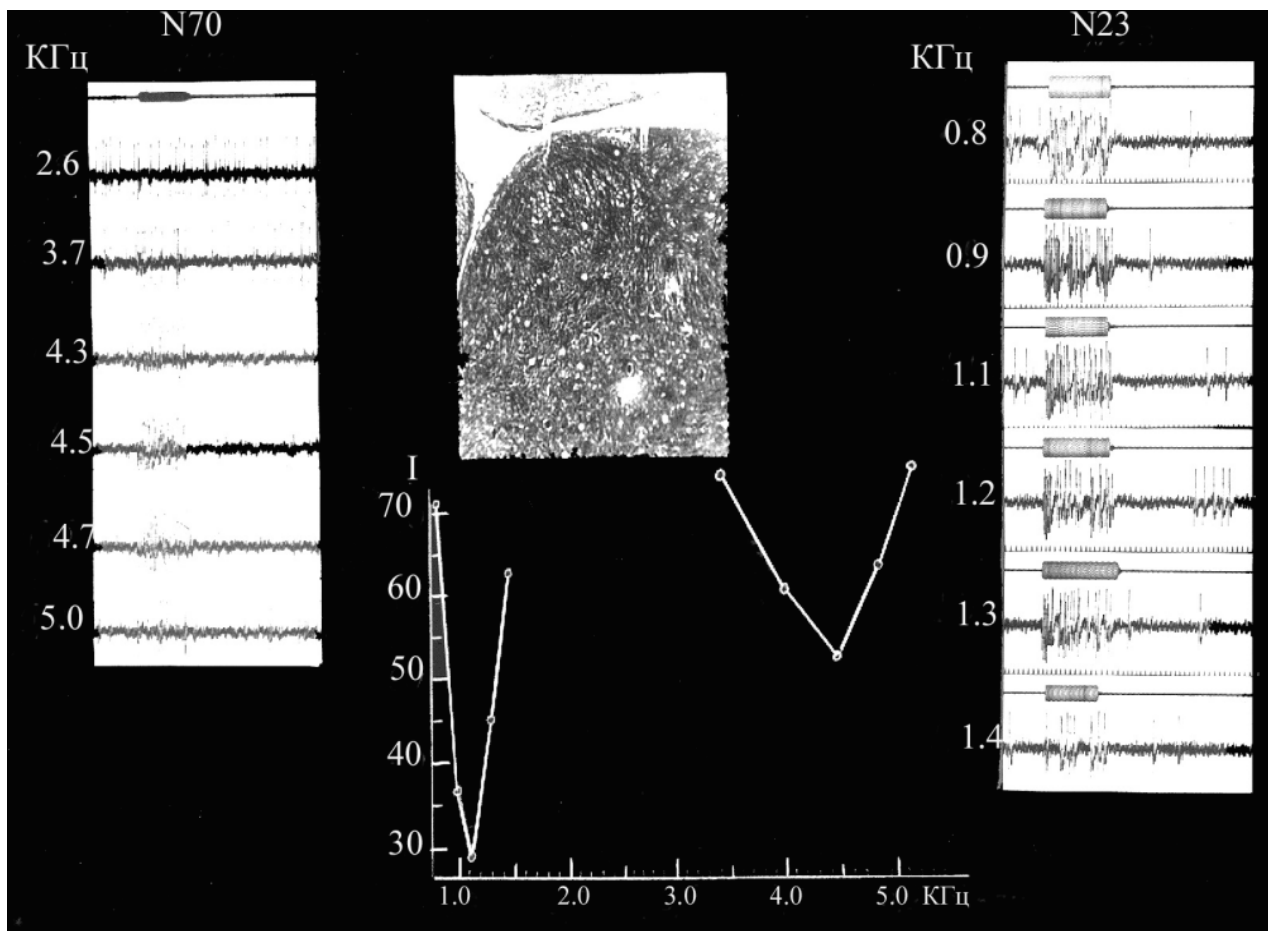


Рис.8 Осциллограммы разряда и частотные характеристики нейронов N70 и 23. На срезе морфоконтроля видны следы микроэлектрода

При погружении электрода в дорсо-вентральном направлении в каудальной части магноцеллюлярного ядра зарегистрирована активность отдельных нейронов на частоты, лежащие на 100-700 Гц ниже, чем характеристические частоты нейронов, лежащих на поверхности ядра. В ростральной части этого ядра перепад характеристических частот составляет 1,0-2,0 КГц.

Таким образом, в магноцеллюлярном ядре чётко прослеживается топотопическая организация в двух проекциях: росто-каудальной и дорсо-вентральной. Это проявилось при регистрации нейронной активности медуллярных ядер как японского, так и обыкновенного перепела.

У обоих видов активация магноцеллюлярного ядра происходила приблизительно в одинаковом диапазоне частот – от 0.4-5.5 у обыкновенного перепела и 0.2-6.0 КГц у японского.

В ангулярном ядре прослежена тонотопическая организация в трёх проекциях, что хорошо согласуется с подобными результатами, полученными Ко-ниши (Konishi, 1970) на ряде воробьиных птиц. Диапазон активации этого ядра для двух видов перепелов аналогичен диапазону частот магноцеллюлярного ядра.

Сводные данные характеристических частот отдельных нейронов двух ядер приведены на рис. 9 и 10.

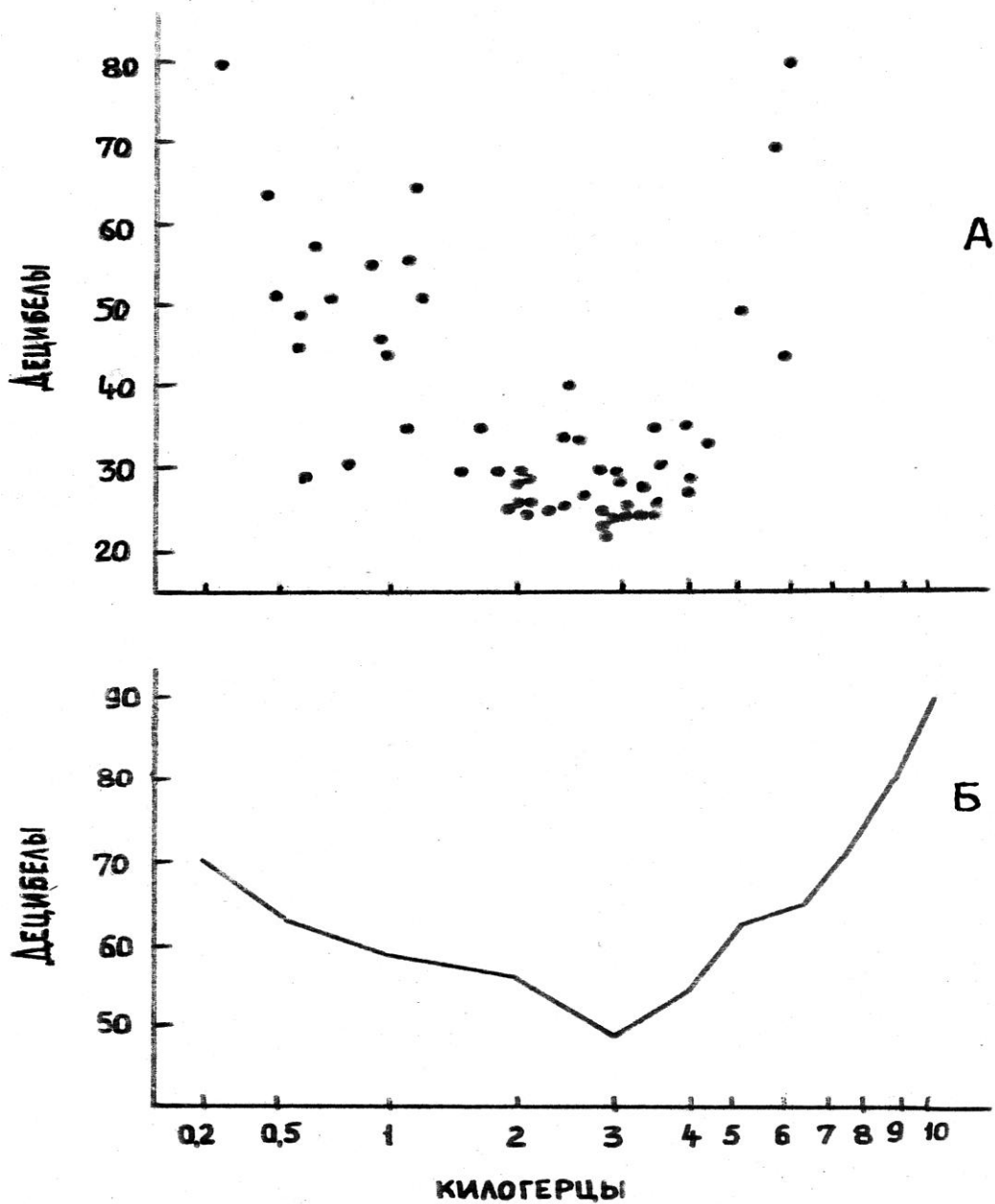


Рис.9 А - суммарная картина пороговых значений отдельных нейронов ме-дуллярных ядер обыкновенного перепела. Б-частотно-пороговая ха-рактеристика слуха по МК

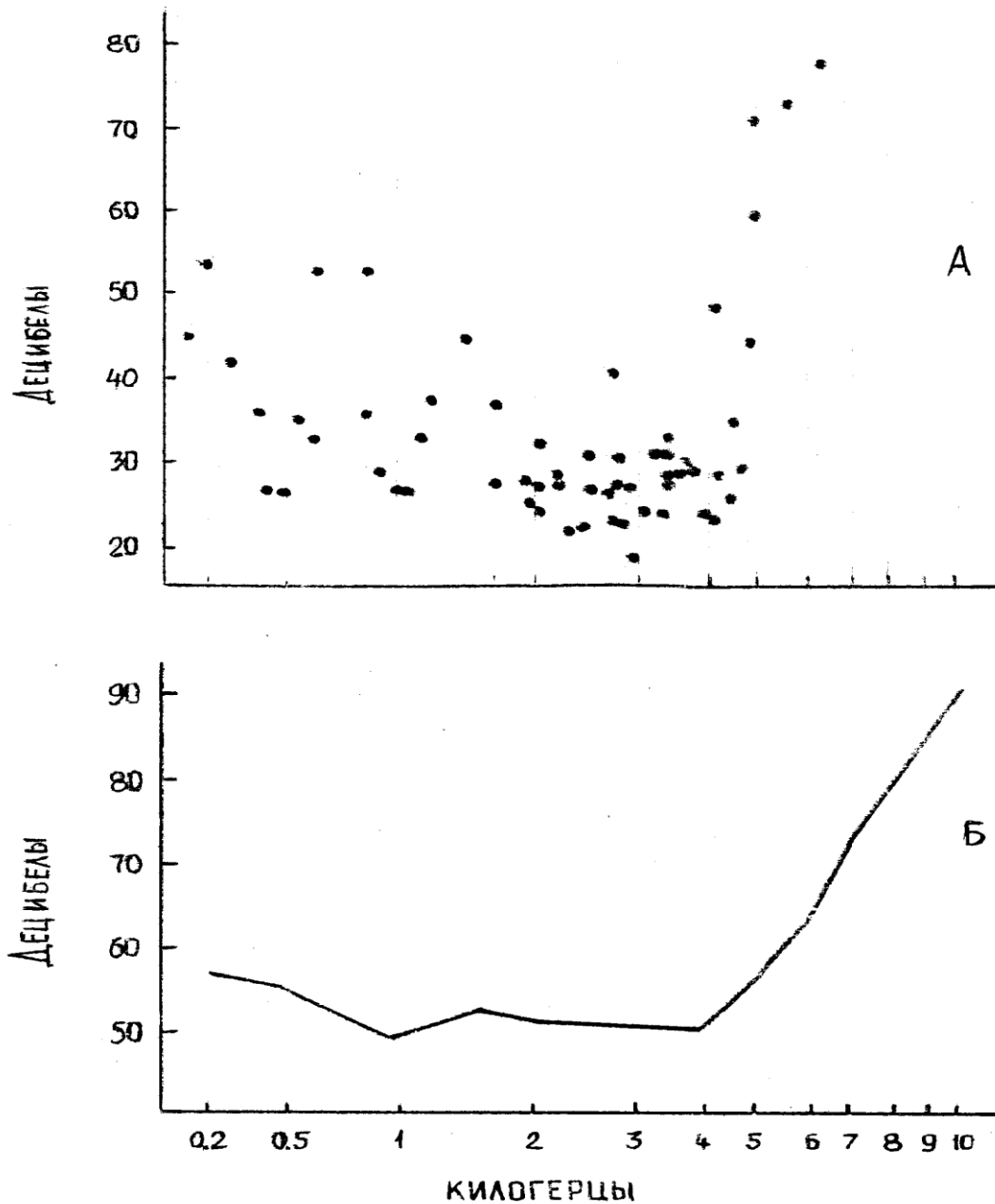


Рис.10 А-Суммарная картина пороговых значений отдельных нейронов медуллярных ядер продолговатого мозга японского перепела. Б-частотно-пороговая характеристика слуха по МК.

Нейроны с наименьшими порогами у обыкновенного перепела отмечены в диапазоне частот от 1,5 до 4,0 КГц. Такой же диапазон характерен и для низкпороговых нейронов японского перепела. При этом величина абсолютного значения наименьшего порога для обоих видов составляет примерно 20 дБ над уровнем $0,0002 \text{ дн/см}^2$.

Такое распределение зон наибольшей чувствительности отдельных нейронов медуллярных акустических ядер коррелирует с характеристиками слуха, снятыми по микрофонному компоненту для обыкновенного и японского перепелов.

Тенденция к несколько лучшей слышимости низких частот японским перепелом, отмеченная при анализе характеристик слуха, снятых по кохлеарному потенциалу, подтверждается большим количеством зарегистрированных низкопороговых нейронов медуллярных ядер этого вида. Однако, по абсолютному значению порога, эти нейроны близки к отдельным нейронам, зарегистрированным в медуллярных ядрах обыкновенного перепела. Возможно, что при большем количестве отведённых нейронов у обоих видов они будут подобны и по этому показателю.

Нам кажется очень важной высокая способность анализа отдельными нейронами звуков низкой частоты (до 200 Гц).

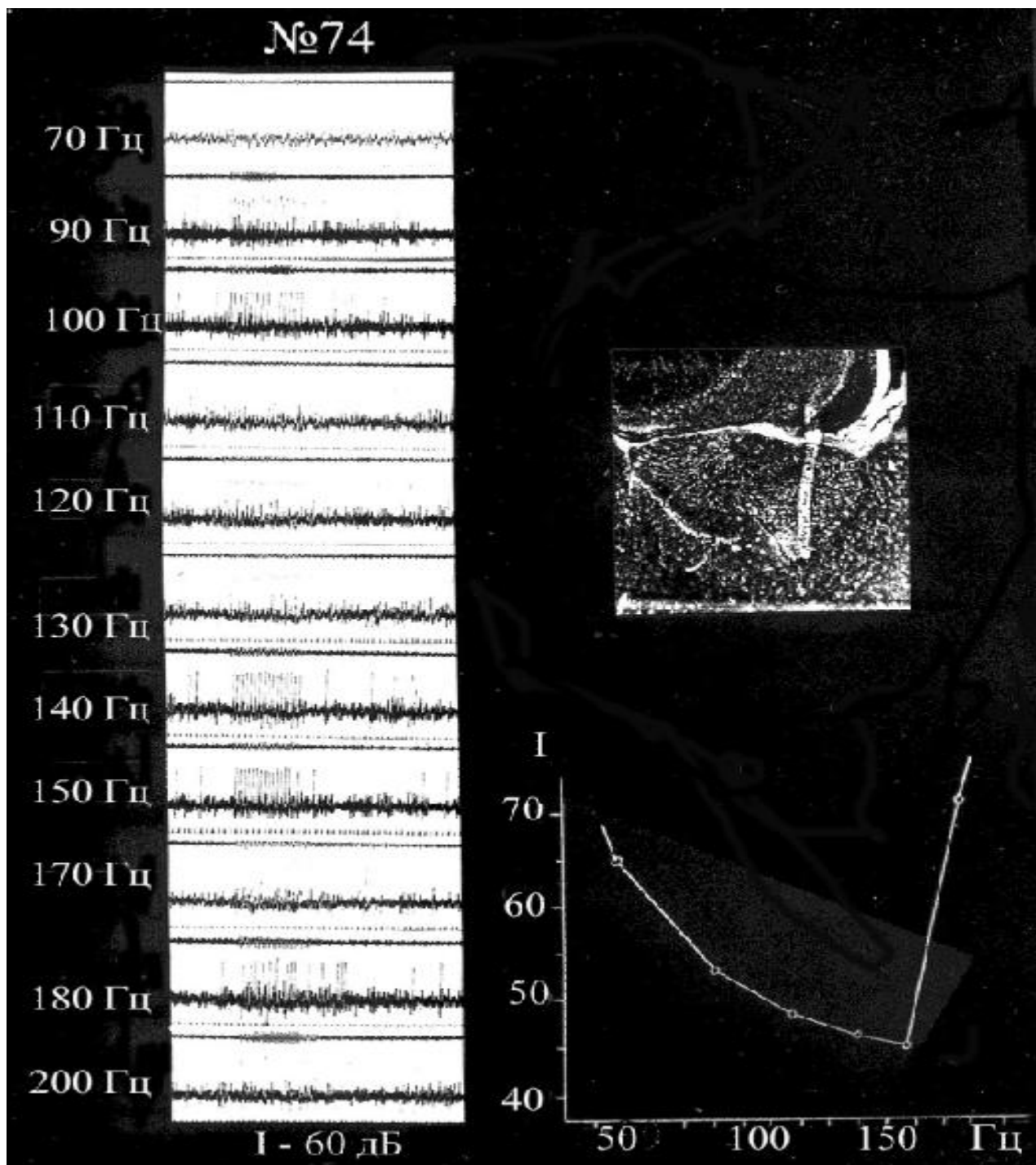


Рис. 11 Осциллограммы разряда и частотно-пороговая характеристика низкочастотного нейрона N74 магноцеллюлярного ядра. На срезе морфоконтроля- локализация кончика микроэлектрода.

Представленный на рис. 11 отдельный нейрон магноцеллюлярного ядра демонстрирует порог в 45 дБ на частоте 160 Гц; на частоте же 70 Гц его чувствительность – 60 дБ, что соответствует добротности около 13 дБ на октаву. Столь тонкий анализ низких частот затруднительно объяснить, исходя из классической теории места Бекешы (Bekeshy, 1969), тем более что перепел имеет

очень короткую улитку. Вполне вероятно, что здесь участвует нервный механизм обострения, функционирующий уже на первичных этапах обработки акустической информации.

Наличие подобных нейронов показывает, что анализу такого признака, как частота сигнала, отводится первостепенная роль на первичных этапах обработки акустической информации.

Многokратная частотная проекция улитки на ангулярном и магноцеллюлярном ядре подтверждает это предположение.

Нейроны медуллярных ядер обладают различной добротностью. Одни реагируют в широком диапазоне частот, охватывающем до 3.0 КГц, а другие в более узком диапазоне частот – 1.0 КГц или 120 Гц (нейрон № 74 на рис.11). Причём нейроны с большей добротностью всегда располагаются в низкочастотной области. Это проявляется при анализе пороговых характеристик отдельных нейронов медуллярных ядер обоих видов перепелов.

Отдельные нейроны меняют тип реакции при изменении частоты заполнения стимула. Нами обнаружен нейрон (№ 32), который, отвечая тонически на оптимальную частоту 2,0 КГц, менял тип реакции на фазический при расстройке $\pm 0.5-1.0$ КГц. Другие нейроны при изменении частоты заполнения стимула меняли возбуждение на торможение (нейрон № 7). Такая инверсия реакции отдельных нейронов на изменение параметров акустического стимула отмечена как в магноцеллюлярном, так и в ангулярном ядрах обоих видов перепелов.

Как мы уже указывали, разряд нейрона почти всегда имеет тонический характер без последствий даже при высоких интенсивностях стимула (примерно 80-90 дБ).

Для некоторых нейронов характерно наличие тормозной паузы, наступающей после обычного тонического разряда.

При понижении интенсивности стимула все тонические нейроны обоих видов перепелов продемонстрировали уменьшение частоты разряда. Кодирование интенсивности различными нейронами происходит по определённому за-

кону (рис. 12), характерному для каждого нейрона. Для нейронов № 35 и № 67 показана различная скорость уменьшения количества импульсов в разряде при понижении интенсивности стимула.

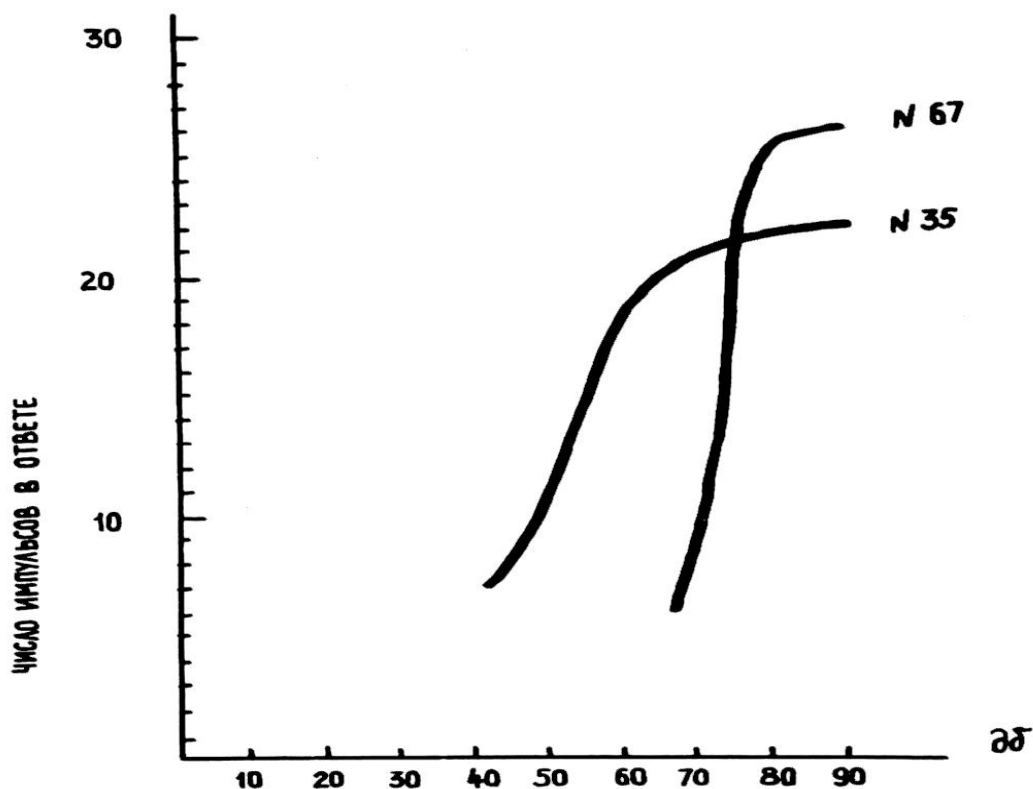


Рис.12 Зависимость числа импульсов в ответе от интенсивности стимула

Уменьшение интенсивности стимула, предъявляемого фазическому нейрону, вызывает сначала исчезновение «on»-ответа, а при последующем снижении интенсивности и «off»-ответа. У отдельных нейронов с фазическим типом разряда при определённой интенсивности стимула одновременно исчезает и «on» и «off»-ответ.

Длительность стимула тоническими нейронами кодируется импульсацией: в течение действия стимула следует синхронный с ним разряд (рис. 13), заканчивающийся по окончании стимула.

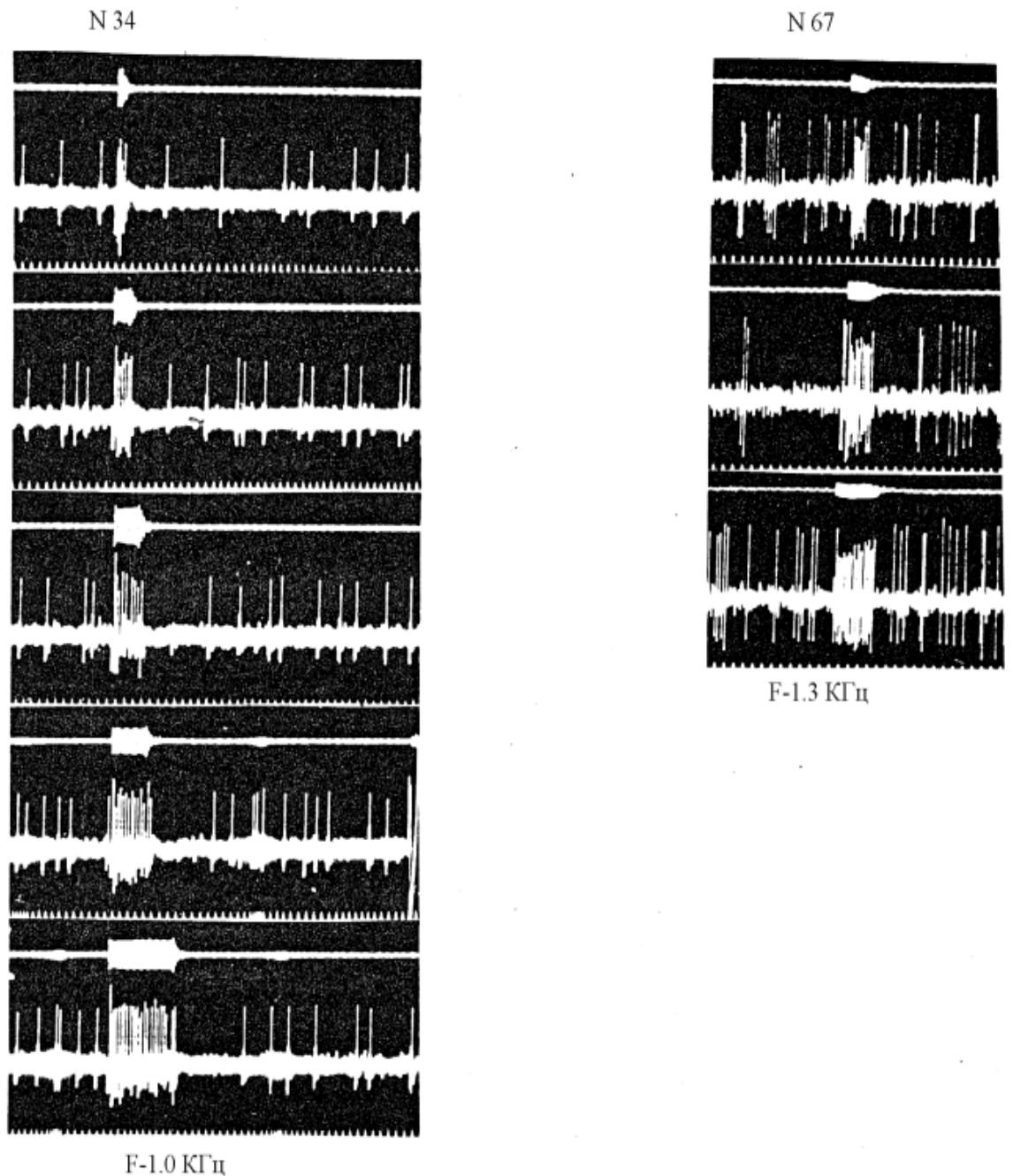


Рис.13 Реакция нейронов N34 и 67 с тоническим типом разряда на изменение длительности стимула. Калибровочная частота на осциллограммах-100 Гц

Нейроны с фазическим типом разряда начало и окончание стимула отмечают «on» и «off»- разрядами (нейрон № 31 на рис. 14).

Изменение крутизны фронта нарастания сигнала в медуллярных ядрах перепелов фиксируется как фазическими, так и тоническими нейронами. Реакция фазического нейрона № 31 (рис. 14) показывает, что изменение длительно-

сти фронта сигнала в пределах от 5 до 7 мс приводит к полному исчезновению «on» и «off»-ответов.

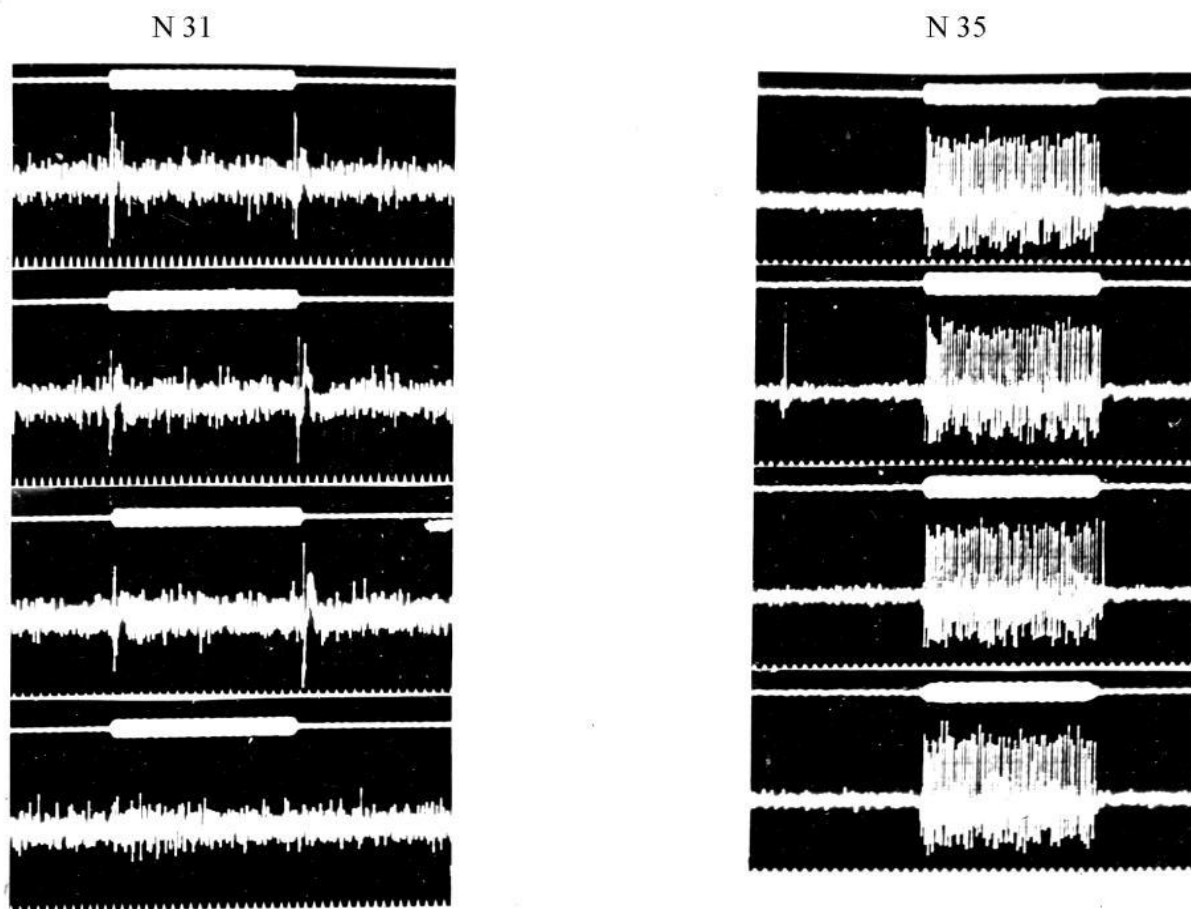


Рис. 14 Реакция фазического (N31) и тонического (N35) нейронов на изменение крутизны фронта нарастания стимула. Подробности – в тексте.

Нейроны с тоническим типом разряда не демонстрируют столь надёжного кодирования информации о крутизне фронта нарастания сигнала. Вероятно, как в случае реакции фазического нейрона на различную крутизну фронта нарастания сигнала, так и в случае реакции тонического нейрона вопрос о различении крутизны фронта сводится к анализу интенсивности сигнала. В таком случае более тонкий анализ изменений крутизны фронта нарастания возможен набором нейронов с фазическим типом разряда, имеющих различное время исчезновения «on» и «off»-ответов. Такой вариант вполне допустим, т.к. анализ пороговых значений нейронов на различных частотах (рис. 9, 10) показал значительный их разброс по шкале интенсивности (20-80 дБ).

Проведённые исследования возможных путей кодирования информации о длительности сигнала, интенсивности и крутизне фронта нарастания сигнала нейронами медуллярных ядер, не продемонстрировали каких-либо специфических черт в анализе отдельных параметров акустического сигнала каждого из видов перепелов. Наоборот, мы отмечаем полную аналогию этих механизмов у обоих видов.

Важной характеристикой периферического отдела слухового анализатора является способность выделять полезный сигнал из шума. В природных условиях при ветреной погоде была зафиксирована интенсивность шума от 50 до 90 дБ. Именно в таких пределах задавалась интенсивность шума в лабораторных условиях, где источником шума служил шумовой генератор. Спектр шумового сигнала располагался в диапазоне от 40 Гц до 16 КГц, что соответствует спектру шума в естественных условиях.

Смещение шума с полезным сигналом производилась на электронном стимуляторе, на один канал которого подавался шумовой сигнал, на другой - полезный. При предъявлении полезного сигнала на фоне шума длительность шумовой посылки составляла 300 мс. С отставанием на 60-70 мс от её начала накладывался полезный сигнал длительностью 70-90 мс.

Опыты показали высокую способность нейронов медуллярных ядер перепелов выделять полезный сигнал из шума. При этом полезный сигнал мог быть в 30 раз слабее по интенсивности шумового сигнала. Такие значения были получены в диапазоне частот, используемых перепелами в своём общении (2.0-4.0 КГц). На рис. 15 приведены осциллограммы, демонстрирующие разряд тонических нейронов в ответ на полезный сигнал на фоне шума.

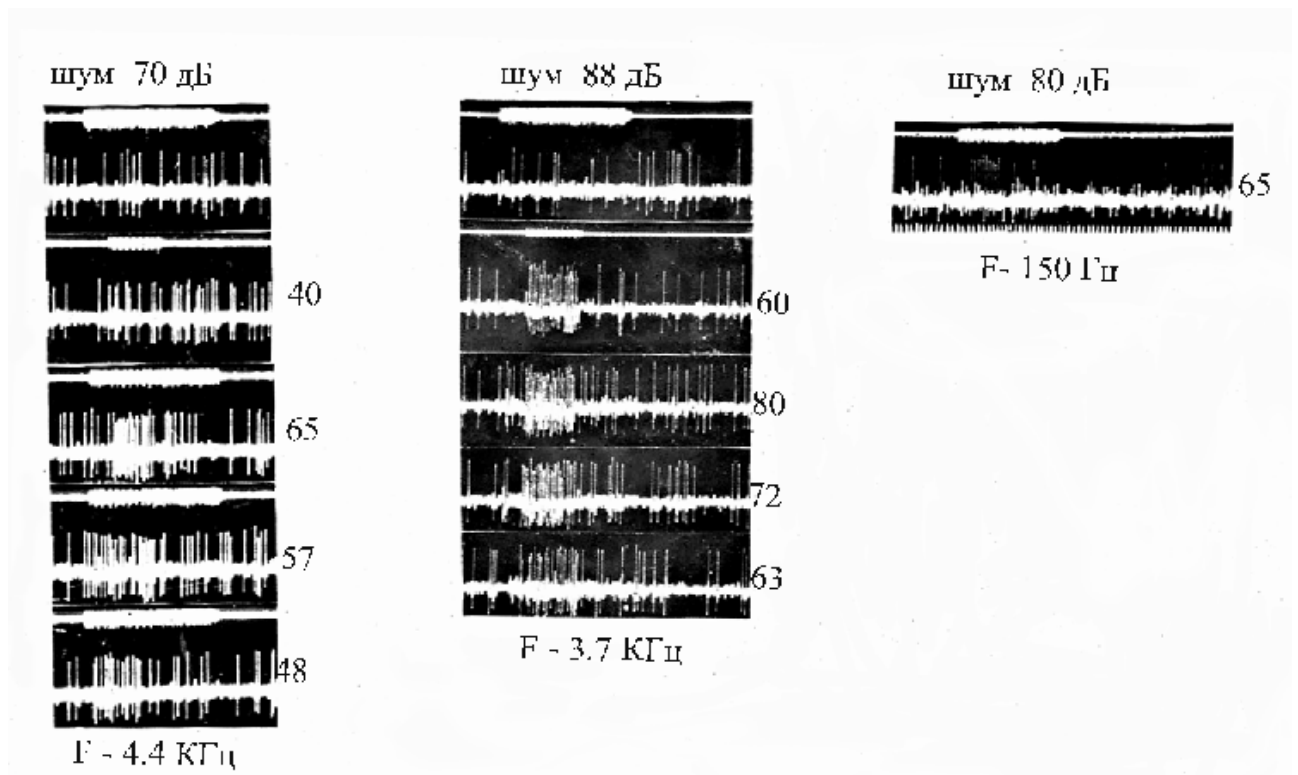


Рис. 15 Разряд тонических нейронов на моночастотный сигнал, подаваемый на фоне шума. Цифры справа от осциллограмм – интенсивность полезного сигнала. Осциллограммы без обозначения интенсивности полезного сигнала – разряд нейрона на шумовую посылку, следующие осциллограммы – разряд на чистый тон. Остальные – сигнал на фоне шума.

В ламинарном ядре были зарегистрированы как спонтанно активные, так и молчащие нейроны. Разряд этих нейронов происходил в диапазоне частот, соответствующем зоне оптимального слуха обоих видов перепелов.

Особенностью ламинарного ядра является присутствие в нём нейронов, частотно-пороговая характеристика, которых имеет две или три характеристические частоты.

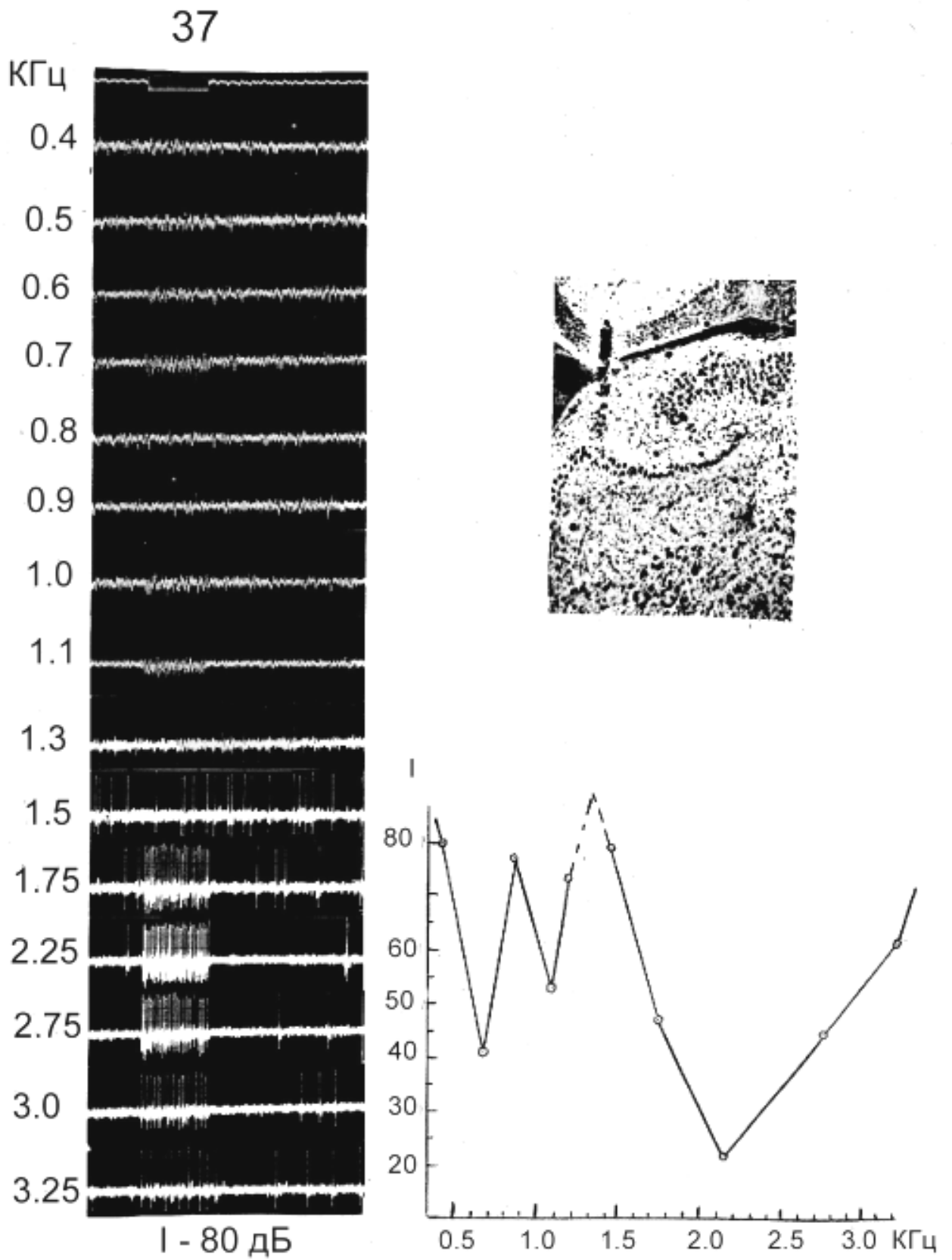


Рис. 16 Осциллограммы разряда и частотно-пороговая характеристика нейрона N 37 ламинарного ядра. На срезе морфоконтроля – трек микроэлектрода.

Для таких нейронов характерна более острая настройка в области низких частот (рис. 16-19). Частотный диапазон этих нейронов может охватывать частотные границы слуха данного вида (рис. 17, 19), в то время как однопороговые нейроны вырезают в нём узкое частотное «окно». Величина абсолютного значения порога всегда меньше на высоких частотах (20-30 дБ) нежели на низких (50-70 дБ).

Столь своеобразный тип реакции некоторых нейронов ламинарного ядра обоих видов перепелов вероятнее всего связан с суммацией активности нескольких нейронов с различными характеристическими частотами. Этому способствует множественность иннервации ламинарного ядра различными отделами слухового анализатора птиц. Кроме того, здесь может происходить сравнение информации, поступающей из магноцеллюлярного ядер билатерально.

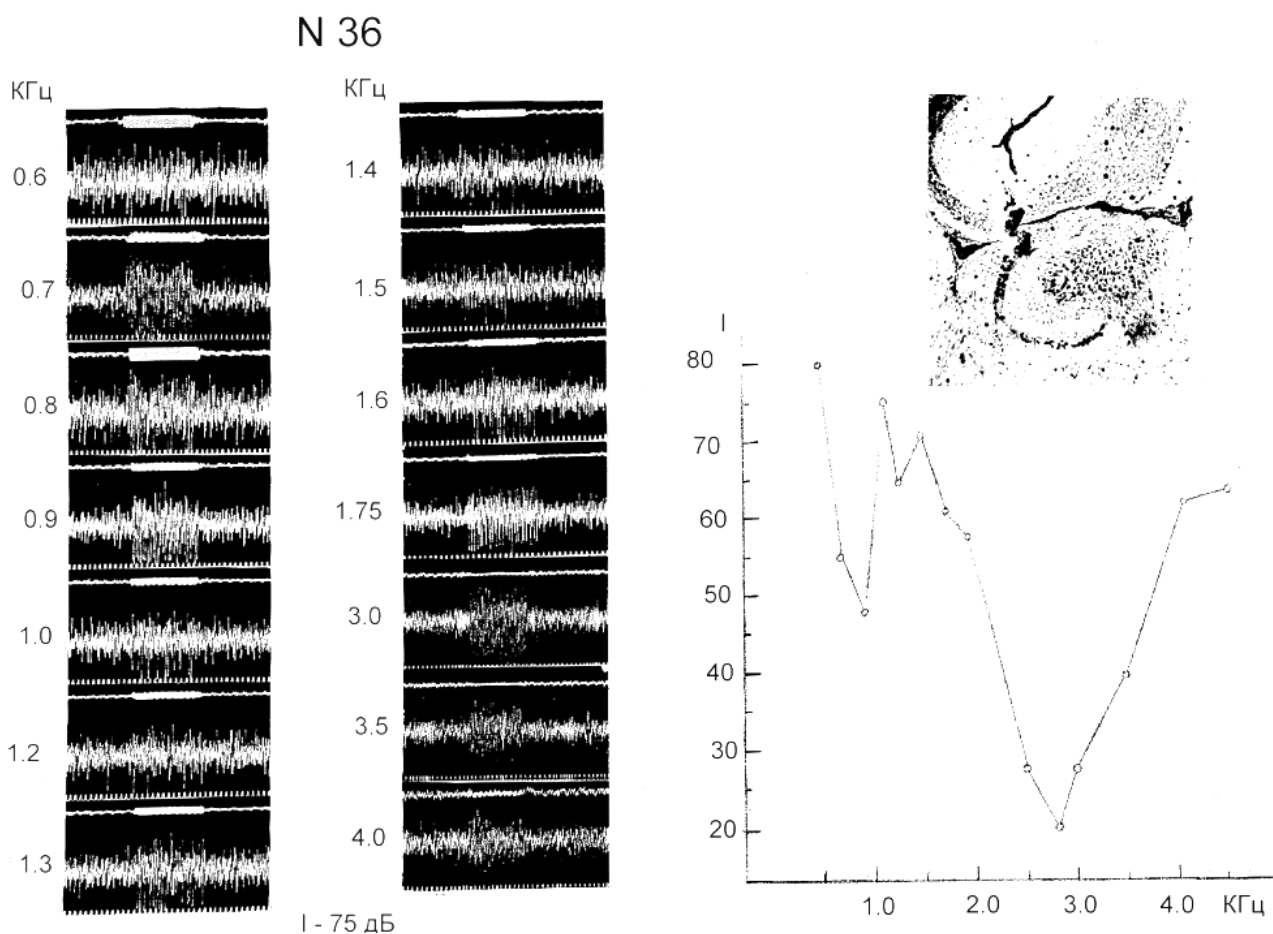


Рис. 17 Осциллограммы разряда и частотно-пороговая характеристика нейрона N 36 ламинарного ядра

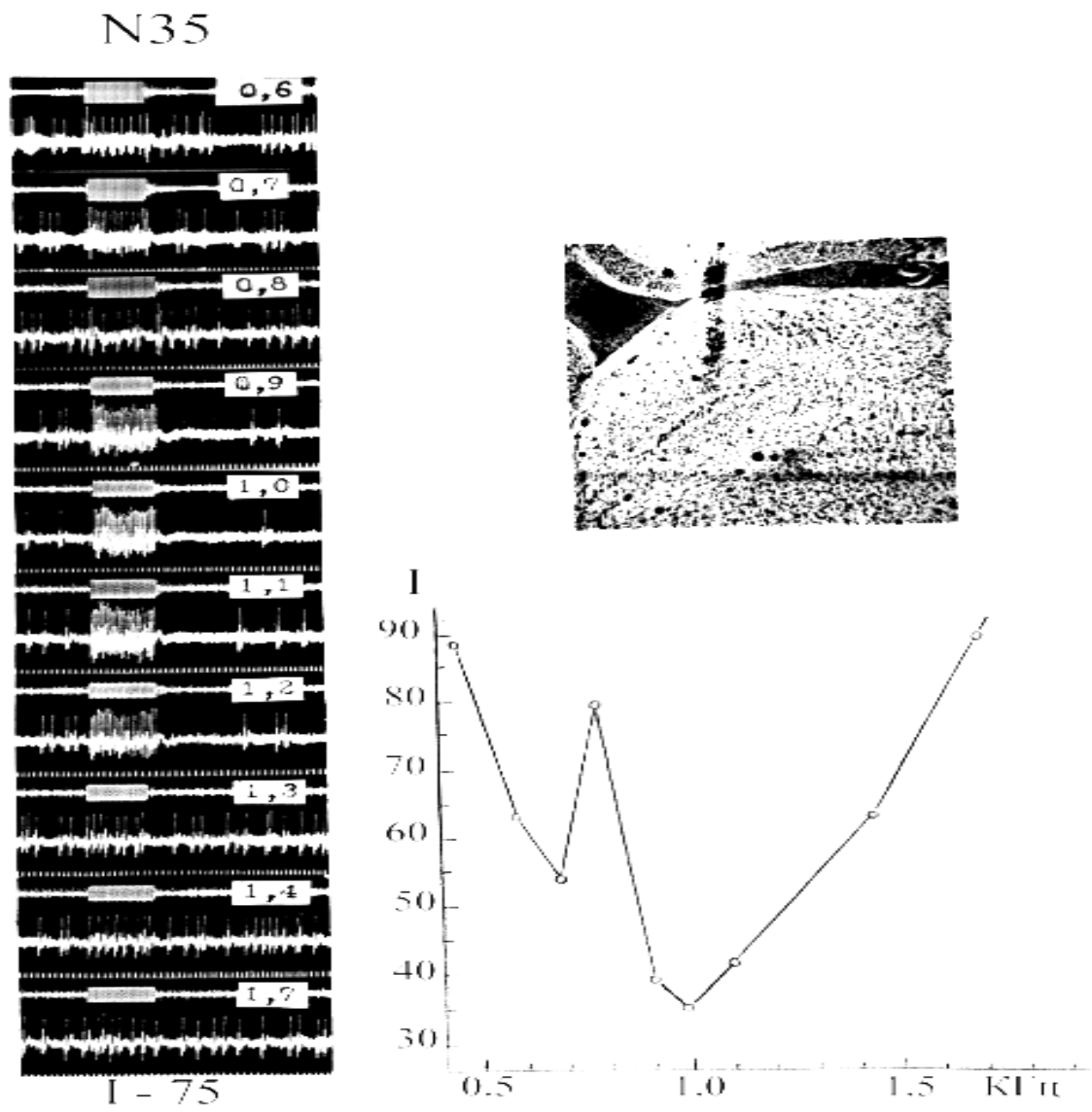


Рис. 18 Осциллограммы разряда и частотно-пороговая характеристика нейрона N 35 ламинарного ядра.

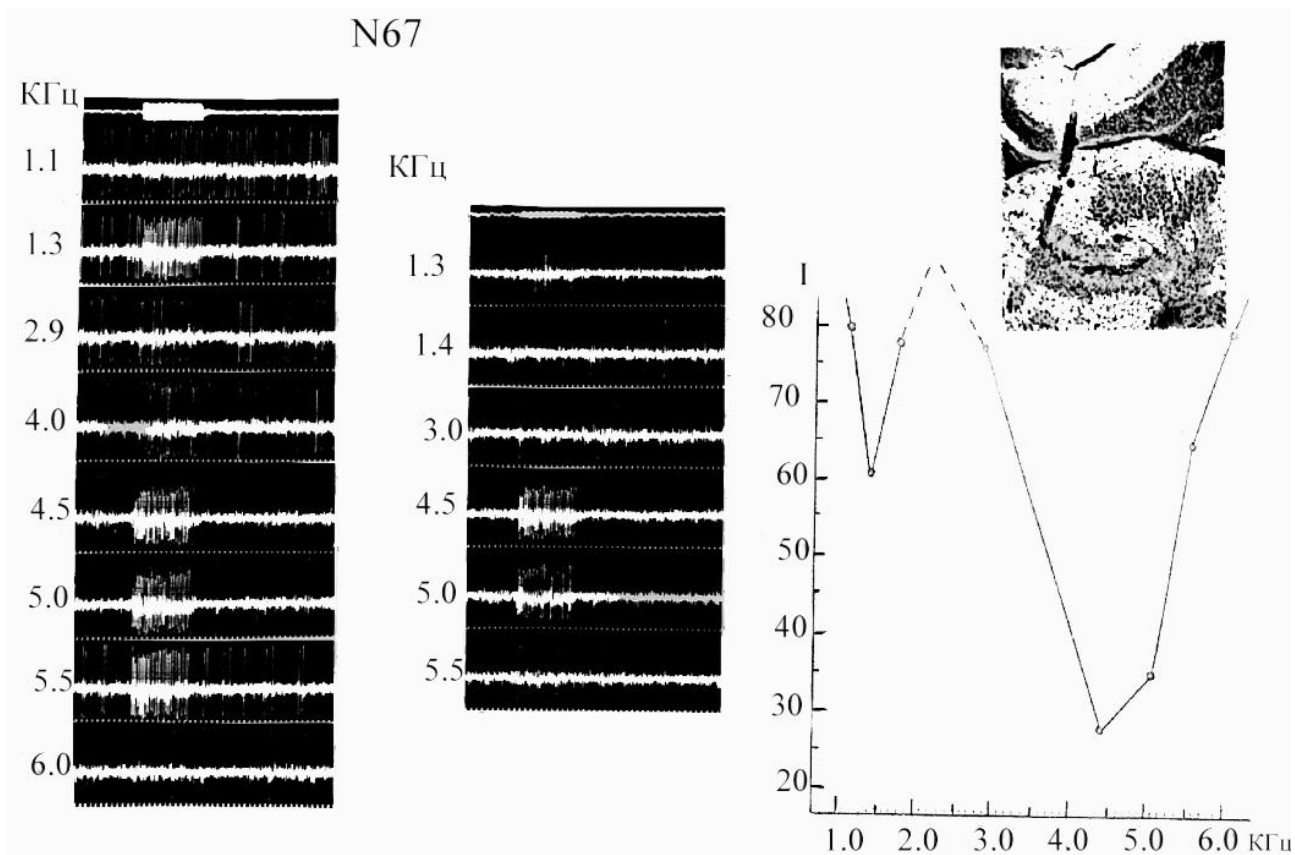


Рис. 19 Осциллограммы разряда и частотно-пороговая характеристика нейрона N 67 ламинарного ядра.

Таким образом, уже на уровне медуллярных ядер осуществляется кодирование временных параметров сигнала с высокой степенью точности. В этом процессе участвуют как фазические, так и тонические нейроны. Это является определяющим для цифрового кодирования биологически важных сигналов.

3. ДЕНЕРВАЦИЯ НИЖНЕЙ ГОРТАНИ И СТРУКТУРА ИЗЛУЧАЕМЫХ ЗВУКОВ У НЕВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

В изучении механизмов коммуникации у птиц и управлении их поведением определяющее значение имеют принципы кодирования и передачи биологической информации в акустических сигналах. Отправными звеньями в исследованиях подобного рода могут служить общие механизмы звукоизлучения в

нижней гортани птиц и связанная с ними спектрально-временная структура излучаемых сигналов. Анализ акустической структуры сигналов и строения гортани применительно к раннему онтогенезу позволил выявить некоторые закономерности голосообразования у птиц в этот период и перейти к рассмотрению их возрастных изменений (Тихонов, 1977, 1980а). Установлено, что независимо от систематической принадлежности и типа индивидуального развития частотная модуляция в акустических сигналах, свойственных для раннего онтогенеза птиц, имеет форму, которая при сонографическом анализе близка к колоколообразной. Дальнейшие изменения формы модуляции следует рассматривать как результат включения нервного управления сирингиальной мускулатурой. У воробьиных птиц нервное управление сиринксом осуществляется посредством левой ветви подъязычного нерва (n. hypoglossus). Правосторонняя денервация гортани приводит лишь к нарушению дыхательных функций (Nottebohm, 1971; Lemon, 1976). Многообразие морфологических типов сиринкса, представленных в различных систематических группах птиц (Тереза, 1930), предполагает наличие различных уровней нервного управления вокализацией у этих групп. Особый интерес представляют группы, имеющие небольшое число голосовых мышц. У разных групп птиц оно колеблется довольно значительно и обнаруживает в самой общей форме корреляцию с развитием голоса (Ильичев, 1972). Примитивный сиринкс представлен трахеей с преобладанием хрящевых колец, со слабой полулунной складкой или без нее. Число сирингиальных мышц не превышает одной-двух либо они подвержены значительной редукции (Тереза, 1930). Можно предположить, что систематические группы птиц с данным примитивным типом сиринкса сохраняют «птенцовый» тип излучения звуков, т. е. без значительного нервного контроля за натяжением сирингиальной мускулатуры. В настоящей работе мы и попытались рассмотреть эти вопросы, используя методику денервации сиринкса.

Использовали три варианта денервации нижней гортани: левостороннюю, правостороннюю и двустороннюю. Эксперименты по денервации сиринкса

проводили на следующих видах птиц: отряд Gaviiformes — чернозобая гагара (*Gavia arctica*); отряд Podicipitiformes—чомга (*Podiceps cristatus* L.); отряд Pelecaniformes—большой баклан (*Phalacrocorax carbo* (L.)); отряд Ciconiiformes — кваква (*Nycticorax nycticorax* (L.)); отряд Gruiformes—лысуха (*Fulica atra* (L.)); отряд Anseriformes—кряква (*Anas platyrhynchos* (L.)), гага-гребенушка (*Somateria spectabilis* (L.)); отряд Galliformes—японский перепел (*Coturnix c. japonicus* Temm et Schlag); отряд Charadriiformes—кулик-сорока (*Naemotopus ostralegus* (L.)); большой улит (*Tringa nebularia*-Gunn); перевозчик (*Actitis hypoleucis* L); длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus* Uicill); серебристая чайка (*Larus argentatus*); речная крачка (*Sterna hirundo* (L.)); полярная крачка (*Sterna paradisaea* Pontopp).

Денервацию сиринкса проводили на 1—3-дневных птенцах и на взрослых особях данного вида. Для птенцов в качестве тест - сигналов (как в норме, так и после денервации сиринкса) использовались сигналы «дискомфорта». Тест-сигналами взрослых птиц служили видовые сигналы и сигналы бедствия.

Левосторонняя денервация нижней гортани у птенцов гагар и поганок не приводила к значительным изменениям в спектрально-временной структуре излучаемых сигналов (рис. 20).

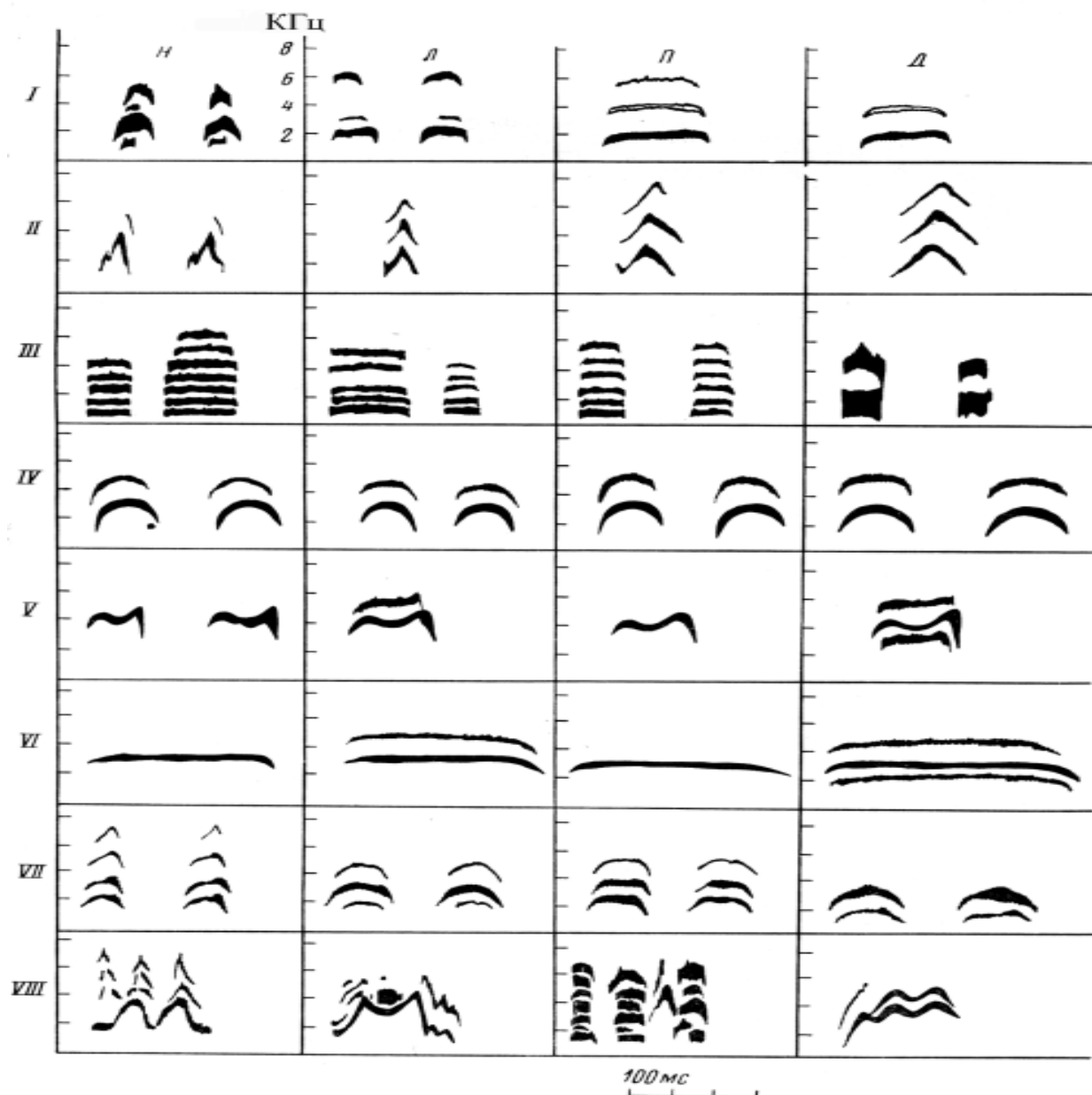


Рис.20 Влияние денервации нижней гортани на структуру сигнала «дискомфорта», излучаемых 1-3 дневными птенцами : Н- норма; Л- левосторонняя денервация нижней гортани; П- правосторонняя денервация нижней гортани; Д- двусторонняя денервация; I- чернозобая гагара; II- чомга; III- кваква; IV- японский перепел; V- кряква; VI- большой улит; VII- длиннохвостый поморник; VIII- серебристая чайка.

Сохранялась исходная *длительность* импульсов и форма частотной модуляции, близкая к колоколообразной. При одновременной перерезке левой и правой ветвей подъязычного нерва резко возрастала длительность импульсов, сопровождающаяся плавным изменением частоты в сигнале. Происходило как бы «спрямление» колоколообразной формы частотной модуляции. Аналогич-

ный эффект наблюдался и при проведении только правосторонней денервации сиринкса. Денервация сиринкса во всех вариантах, проведенная на взрослых птицах этих систематических групп, практически не влияла на спектральную структуру излучаемых сигналов. Следует лишь отметить, что правосторонняя денервация нижней гортани у поганок вызывала хаотические изменения длительности сигналов при сохранении исходной спектральной структуры — амплитудно-модулированных звуков «шумового» характера. У птенцов веслоногих и голенастых птиц перерезка левой ветви подъязычного нерва приводила к некоторому понижению основной частотной полосы в сигналах и сокращению числа верхних гармонических составляющих (рис. 21).

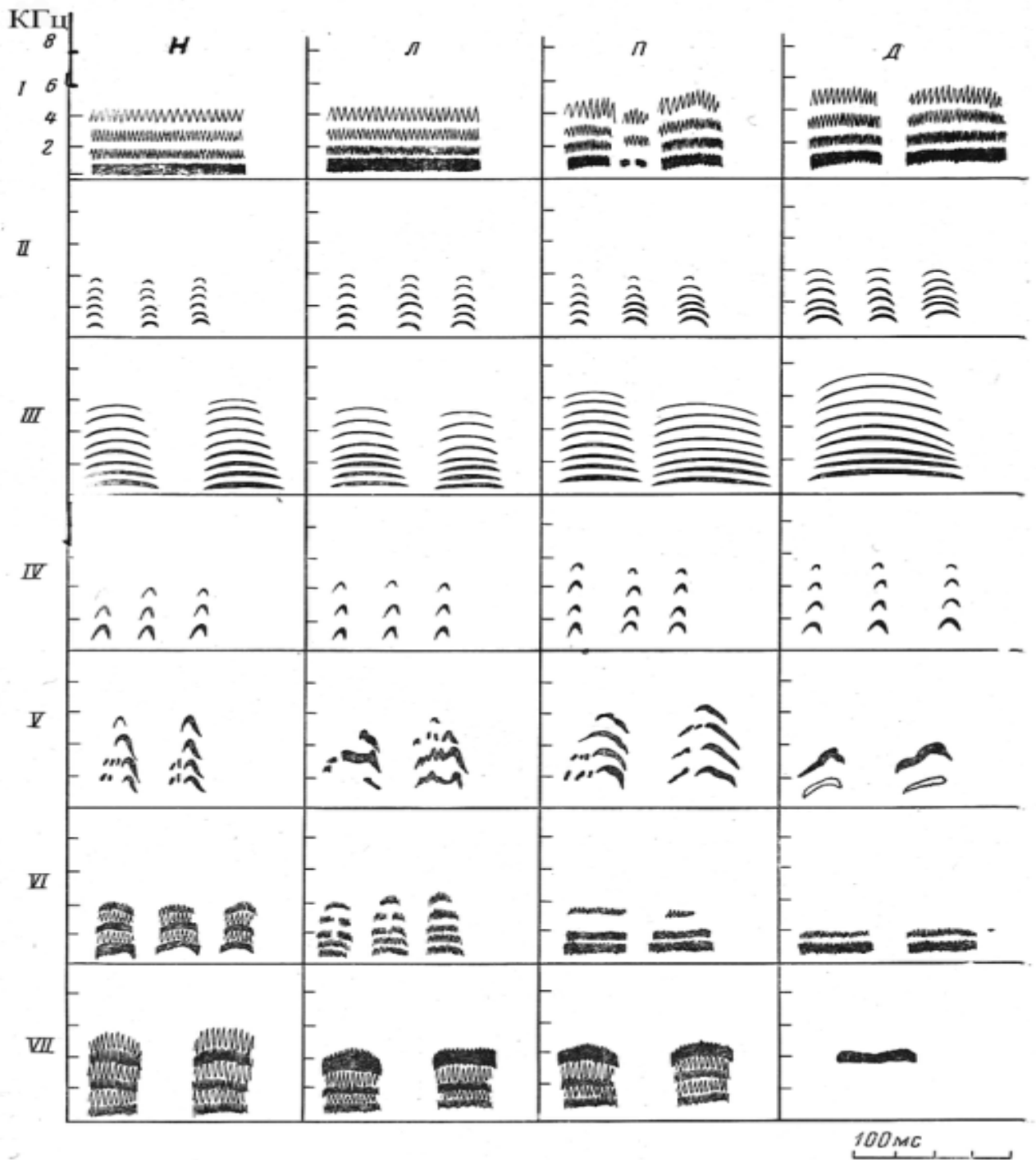


Рис. 21 Влияние денервации сиринкса на структуру видовых позывов и сигналов бедствия, излучаемых взрослыми птицами; Н-норма; Л-левосторонняя денервация; П-правосторонняя денервация; Д-двусторонняя денервация. I-серая цапля (сигнал бедствия); II-японский перепел (пищевые сигналы самца); III-кряква (брачные сигналы самки); IV-большой улит; V-длиннохвостый поморник (сигналы бедствия); VI-серебристая чайка (сигналы бедствия); VII-полярная крачка (сигналы бедствия)

Правосторонняя или двусторонняя денервация сиринкса не вносила изменений в спектральную структуру излучаемых звуков, но вызывала незако-

номерные изменения их длительности. Длительность сигналов начинала резко варьировать, достигая в некоторых случаях двукратного увеличения или уменьшения по сравнению с нормой. Аналогичные закономерности были свойственны и для звукоизлучения у взрослых особей этих групп птиц при денервации сиринкса (рис. 21).

Не было отмечено значительных изменений в спектральной структуре сигналов у птенцов пластинчатоклювых и куриных птиц при левосторонней денервации гортани (рис. 21). Правосторонняя и двусторонняя перерезка нервных ветвей сопровождались в некоторых случаях хаотическим изменением длительности импульсов при сохранении исходной формы частотной модуляции. Спектральная структура сигналов — амплитудно-модулированных, широкополосных трелей — сохранялась и у взрослых птиц независимо от варианта денервации сиринкса (рис. 21).

Не изменялась исходная форма частотной модуляции при денервации сиринкса и у птенцов журавлеобразных птиц (лысуха). Изменения затрагивали лишь временные параметры сигналов: длительность импульсов увеличивалась в 5—6 раз по сравнению с нормой. Менее значительный эффект на длительность излучаемых сигналов оказывала денервация сиринкса у взрослых птиц. Денервация нижней гортани в различных вариантах не вносила существенных изменений в спектрально-временную структуру звуковых сигналов, как у птенцов, так и у взрослых особей куликов и чистиковых птиц (рис. 21). У некоторых видов куликов (кулик-сорока) при перерезке левой ветви подъязычного нерва наблюдалось излучение тонального сигнала на фоне «шумового» заполнения при сохранении исходной формы частотной модуляции. Наибольшие изменения в спектрально-временной структуре сигналов при денервации сиринкса были свойственны для чайковых птиц. У длиннохвостого поморника левосторонняя денервация гортани приводила к увеличению длительности излучаемых звуков и ослаблению (вплоть до полного исчезновения) верхних и нижних формант. Сигналы приобретали высокочастотное звучание за счет контрастно

выделенной основной частотной полосы. Двусторонняя перерезка ветвей подъязычного нерва вызывала дальнейшее «очищение» сигнала от верхних и нижних частотных составляющих и резкое выделение основной частотной полосы (рис. 20). Аналогичные закономерности в изменении структуры излучаемых сигналов при денервации сирикса имели место и у других видов чайковых птиц: серебристой чайки, речной и полярной крачек (рис. 21).

Таким образом, анализ спектральной структуры излучаемых звуков в раннем онтогенезе птиц показал, что независимо от систематической принадлежности и типа индивидуального развития частотная модуляция в сигналах эмбрионов и маленьких птенцов на сонограммах имеет форму, близкую к колоколообразной. Рассмотрим в связи с этим общую схему звукоизлучения в нижней гортани птиц, которая в настоящее время известна (Gross, 1964; Stein, 1968, 1973). Воздушный поток, проходящий через нижнюю гортань, возбуждает внутренние тимпанальные мембраны. Натяжение мембран обеспечивается внутренними и наружными голосовыми мышцами. Косвенное влияние на нижнюю гортань оказывают *m. tracheolateralis* и *in. sternotrachealis* (Тереза, 1930). Они достигают стадии функциональной зрелости к моменту вылупления и могут обеспечивать постоянный уровень натяжения внутренних тимпанальных мембран. При равных и одновременных натяжениях тимпанальных мембран (каждая из которых может служить генератором звука) частота излучаемого сигнала в обоих генераторах окажется равной. В результате этого частотная модуляция на сонограммах приобретает колоколообразную или близкую к ней форму. Степень выраженности подобной формы модуляции может определяться скоростью прохождения воздушного потока, а также изменениями в натяжении мембран в процессе звукоизлучения. Колоколообразная форма частотной модуляции свойственна для ранних сигналов эмбрионов и маленьких птенцов практически у всех групп птиц, включая и воробьиных, и сохраняется в definitivo-сигналах многих групп неворобьиных птиц (Тихонов, 1980б; Тихонов, Фокин, 1981). У ряда групп птиц проклёв скорлуповой оболочки яйца и

стабилизация легочного дыхания эмбрионов приводят к резким изменениям в спектральной структуре излучаемых сигналов (Тихонов, 1980а). Переход к излучению шумовых или широкополосных сигналов, практически не имеющих частотной модуляции, свойствен для птиц с «примитивным» типом строения нижней гортани. При сохранении исходного типа частотной модуляции у большинства видов *Anseriformes*, *Limicolae*, *Leridae*, *Rallidae* появляются новые формы модуляции, выражающиеся преимущественно в последовательном нарастании и падении частоты при общем расширении спектральных границ сигналов. «Шумовое» звучание сигналов в большинстве случаев связано с наличием амплитудной модуляции и большого числа гармонических составляющих. Источниками амплитудной модуляции могут служить вибрация голосовых губ, минимальное натяжение тимпанальных мембран; источником формант-резонансные явления в трахее и придаточных полостях (Stein, 1968). Однако необходимым условием является и наличие дыхательных актов определенной интенсивности. Так, появление амплитудно-модулированных сигналов у эмбрионов птиц имеет прямую связь со стабилизацией легочного дыхания (Тихонов, Фокин, 1979). Увеличение числа гармонических составляющих в сигналах обеспечивается высокой интенсивностью звукоизлучения (Johnsgard, 1971).

Таким образом, рассмотрев основные изменения в спектрально-временной структуре излучаемых сигналов, которые имеют место в раннем онтогенезе птиц, проанализируем результаты наших экспериментов по денервации сиринкса. Денервация сиринкса у птенцов рассмотренных нами групп не вносила существенных изменений в спектральную структуру излучаемых сигналов (за исключением чайковых птиц). Все отмеченные отклонения от нормы касались в основном временных параметров сигналов, т. е. были связаны с процессом дыхания. К настоящему времени известно, что мышцы дыхательной и голосовой систем у птиц функционируют синхронно (Peek et al., 1975), а механизм регуляции дыхания и звукоизлучения связан с ядром (*n. intermedius*) подъязычного нерва (Phillips, Joungren, 1976). Таким образом, результаты наших экспе-

риментов свидетельствуют, что денервация сиринкса у птенцов указанных групп, не сказываясь на процессах нервного управления натяжением тимпанных мембран, оказывает определенное влияние на процесс дыхания. Учитывая тот факт, что подобная закономерность имела место и при денервации сиринкса у взрослых птиц, правомерно рассматривать роль нервной регуляции натяжения мембран как ограниченную. Это говорит о примитивности процесса звукообразования у рассмотренной группы птиц. Связаны ли изменения в спектральной структуре излучаемых сигналов при денервации сиринкса у чайковых птиц с нарушением нервного контроля за натяжением мембран? Характер наблюдаемых изменений - «очищение» сигналов от верхних и нижних гармоник и от амплитудной модуляции - позволяет отнести это с большей вероятностью за счет отклонений в процессе дыхания, чем объяснить нарушением нервного контроля за голосовыми мышцами. Действительно, «образец» излучаемого птенцом сигнала при денервации сиринкса очень близок по своему спектрально-временному рисунку к сигналу эмбрионов ранних стадий развития, не имеющих достаточно стабилизированного процесса дыхания. Спектрально-временная структура сигналов, излучаемых взрослыми особями при рассечении иннервации нижней гортани, практически аналогична структуре звуков, излучаемых птицами при введении им наркотических веществ, блокирующих дыхательные центры. Все это ясно свидетельствует о том, что изменения, в спектральной структуре звуков при денервации сиринкса и у чайковых птиц являются результатом нарушения процесса дыхания. Данные нарушения связаны, по-видимому, с резким уменьшением интенсивности дыхательных актов, т. е. изменением скорости прохождения воздушного потока. В этом случае исходный «образец» сигнала «очищается» от верхних и нижних гармоник, значительно падает уровень амплитудной модуляции.

Морфологическое строение нижней гортани рассмотренных нами групп птиц относительно «примитивно» (Тереза, 1930; Ames, 1971). Контроль нервной регуляции за натяжением слабо развитой сирингиальной мускулатурой по

этим причинам сведен до минимума. Напротив, у воробьиных она имеет решающее значение как средство контроля за многомускульным управлением сиринкса (Lemon, 1973; Nottebohn, 1971, 1972; Nottebohn F., Nottebohm M., 1976; Seller, 1975). У неворобьиных птиц со слабо развитой мускулатурой нижней гортани определенную роль при звукоизлучении играет вытягивание шеи, ведущее к изменению положения трахеи и бронхов и обеспечивающее относительно стабильный уровень натяжения тимпанальных мембран (Тихонов, Фокин, 1979). Хотя воробьиные птицы имеют многомускульную нижнюю гортань, стабилизация контроля за натяжением тимпанальных мембран осуществляется в онтогенезе, по-видимому, поэтапно. Звуковые сигналы эмбрионов и маленьких птенцов имеют типичную колоколообразную форму частотной модуляции, а затем осуществляется переход к более сложным ее формам. Это достигается, очевидно, на основе стабилизации дыхания, созревания внутренних голосовых мышц и включения механизмов нервной регуляции. Однако анализ спектральной структуры некоторых позывов воробьиных птиц, в частности сигналов бедствия (Тихонов, 1980 в), позволяет предполагать отсутствие в этих ситуациях контролируемого процесса звукоизлучения. Спектрально-временная структура сигналов бедствия воробьиных птиц — амплитудно-модулированных, широкополосных трелей — достигается излучением звуков на максимальном выдохе. Увеличение скорости прохождения воздушного потока и его объема вызывает увеличение длительности сигнала и трелевой характер звучания (Sasvari, 1971). Защитные реакции птиц, особенно в ситуациях бедствия, являются наиболее примитивной, врожденной формой поведения. Сигналы бедствия относятся к наиболее древней группе позывов, и механизм их излучения сохранился, по-видимому, в процессе эволюции без изменений у птиц в целом, независимо от систематической принадлежности.

4. ДЕНЕРВАЦИЯ НИЖНЕЙ ГОРТАНИ И СТРУКТУРА ИЗЛУЧАЕМЫХ ЗВУКОВ У ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

На неворобьиных птицах показано, что рассечение правой и левой ветвей подъязычного нерва (*n. hypoglossus*) как у 1—3-дневных птенцов, так и у взрослых особей приводит к изменениям преимущественно временной структуры издаваемых звуков. Установлено, что подобное изменение структуры является результатом нарушения дыхательной функций.

У воробьиных птиц нервная регуляция сирикса осуществляется посредством левой ветви подъязычного нерва, рассечение же правой ветви нарушает лишь функции дыхания и практически не изменяет общий рисунок песни (Nottebohm et al., 1979; Звонов, 1980). На пренатальных и ранних постнатальных стадиях развития механизмы звукоиздания у птиц опосредованы развитием и становлением легочного дыхания (Тихонов, 1977, 1979; Корбут, 1980). По мере роста птенцов происходит «включение» нервной регуляции звуковым потоком (натяжения тимпанальных мембран), что приводит к появлению в сигналах сложных форм частотной модуляции и широкой вариации временных параметров. Видовые спектральные границы вокализации при этом остаются, как правило, неизменными.

Обращение к широкому набору видов воробьиных птиц обусловлено многообразием морфологических типов нижней гортани, представленных в их различных систематических группах (Тереза, 1930), что предполагает наличие различных уровней нервной регуляции вокализацией. Проверка этих предположений потребовала привлечения экспериментальных методик и, в частности, использования денервации сирикса, что позволяет полностью или частично исключить влияние нервной регуляции на процесс звукоиздания у птиц.

Денервацию сирикса у птиц проводили в трех вариантах (левосторонняя, правосторонняя и билатеральная). Проведению операции предшествовала магнитная запись звуковых сигналов, издаваемых птицей в руках оператора (сигналы бедствия). В аналогичной ситуации записывали сигналы и оперированных

птиц. Эксперименты по денервации сиринкса проводили на следующих видах воробьиных птиц: деревенская ласточка (*Hirundo rustica* L.), певчий дрозд (*Turdus philomelos* Brehm.), зарянка (*Erithacus rubecula* L.), желтоголовый королек (*Regulus regulus* L.), большая синица (*Parus major* L.), обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* L.), снегирь (*Pyrrhula pyrrhula* L.), юрок (*Fringilla montifringilla* L.), зяблик (*Fringilla coelebs* L.), обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris* L.), майна (*Acridotheres tristis* L.), грач (*Corvus frugilegus* L.). Эксперименты по денервации сиринкса и запись акустических сигналов птиц проводились в Калининградской, Одесской и Астраханской областях в весенний и осенний период.

Сигнал бедствия, издаваемый зарянкой, представляет собой частотно-модулированную посылку в диапазоне частот 5.8—8.8 КГц с присутствием ряда низкочастотных (3.0—3.8 КГц) гармоник (рис. 22, I, А).

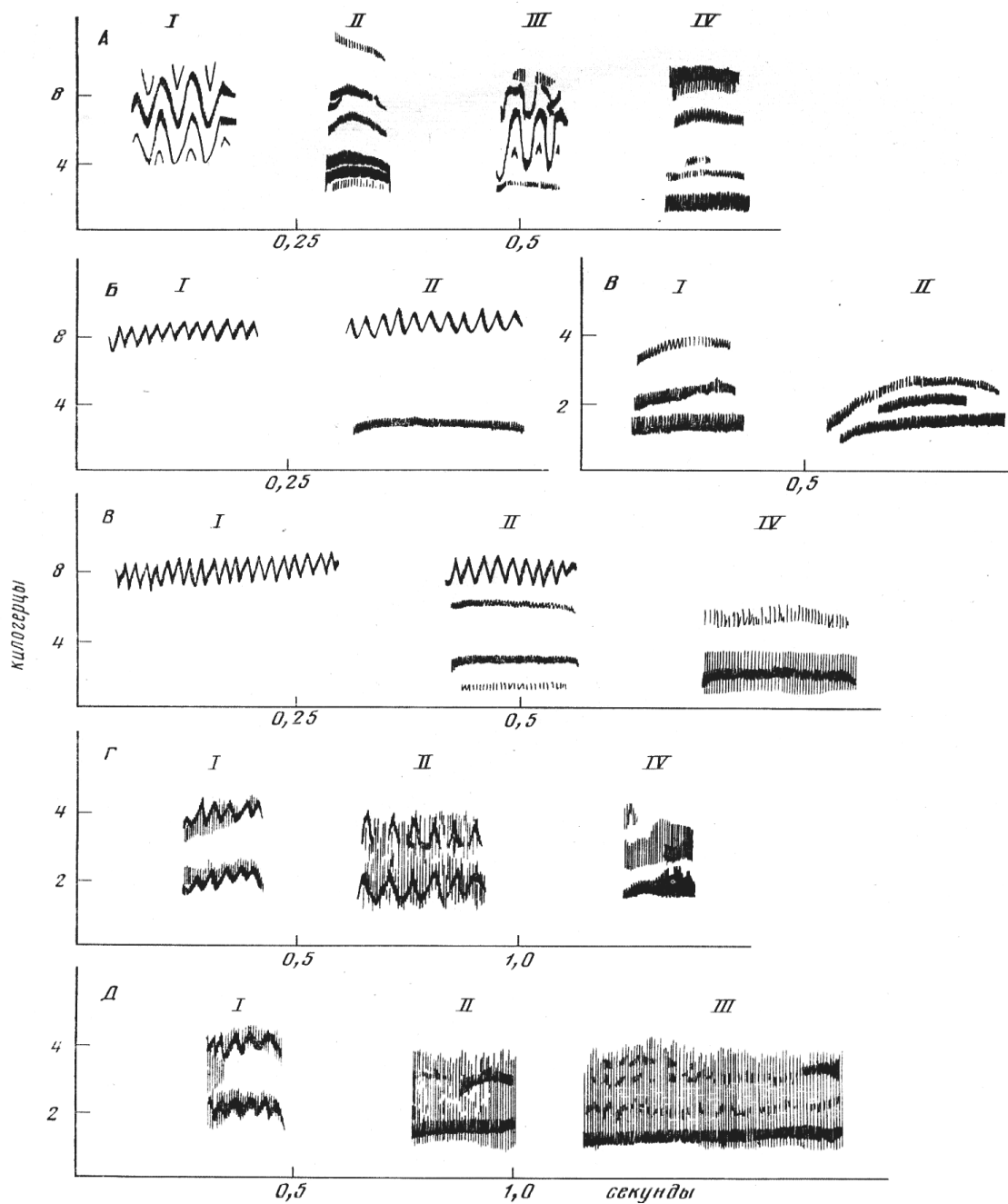


Рис.22 Сигнал бедствия: I- издаваемый птицей в руках; II-при левосторонней денервации; III-при правосторонней денервации; IV- при билатеральной денервации сиринакса. А - зарянка, Б - самка королька, В-снегирь, Г-самец королька, Д-самец большой синицы, Е- самка большой синицы

Звуковые сигналы издаются птицей непрерывно с интервалами от 0.2 до 0.5с. При левосторонней денервации сиринакса (II) «рисунок» позыва резко изменяется. Длительность посылок сокращается почти вдвое и составляет 0.2 с, а частота их повторения вдвое возрастает. Сигнал приобретает шумовое звучание

с основной полосой частот в 3.0 КГц при расширении общих спектральных границ от 2.0 до 9.1 КГц. При правосторонней денервации (III) временные параметры сигнала отклоняются от нормы незначительно, но основная гармоника свойственна для более низкочастотной области (2.5-5.0 КГц). Верхняя гармоническая составляющая сохраняет исходный закон частотной модуляции, однако, приобретает оттенки шумового характера. Двусторонняя денервация сиринкса приводит к выделению основной резонансной частоты звукоиздающего аппарата зарядки (1.5-2.0 КГц) и подавлению гармонических составляющих.

Таким образом, при рассечении подъязычного нерва билатерально происходит полная денервация нижней гортани и наблюдается эффект «обнажения» основной частотной полосы сигнала, которая определяется спецификой морфологических структур звукоиздающего аппарата: объемом воздушных мешков, типом нижней гортани, линейными размерами трахеи и т. д. Последующий анализ результатов экспериментов, проведенных на других видах воробьиных птиц, подтверждает эту закономерность.

Так, сигнал бедствия обыкновенной овсянки (рис. 23, Г) имеет спектральные составляющие в пределах 6.5-8.0 КГц. При левосторонней денервации спектральный состав сохраняется, хотя и исчезает верхняя гармоника. Двусторонняя денервация нижней гортани у обыкновенной овсянки приводит к изменению спектрального состава сигнала, при котором основная полоса частот лежит в диапазоне 3.0 КГц. Это является, по-видимому, следствием работы звукоиздающего аппарата в отсутствие нервной регуляции, когда данная полоса частот обеспечивается исходным («примитивным») механизмом звукоизлучения.

Однако эффект «обнажения» основной частоты может возникать и при левосторонней денервации нижней гортани. Например, сигнал бедствия обыкновенного скворца имеет спектральные границы 1.5-4.2 КГц, а при денервации наблюдается лишь шумовая компонента (рис. 24, Б). Выявляет основную частоту сигнала левосторонняя денервация и у снегиря (рис. 22, В), хотя сигнал бед-

ствия в норме носит «шумовой» характер и при денервации практически не изменяется. К шумовому исходному характеру звучания, но уже при билатеральной денервации приходит сигнал бедствия у деревенской ласточки (рис. 23, Д), грача (рис. 24, В) самки большой синицы (рис. 22, Е).

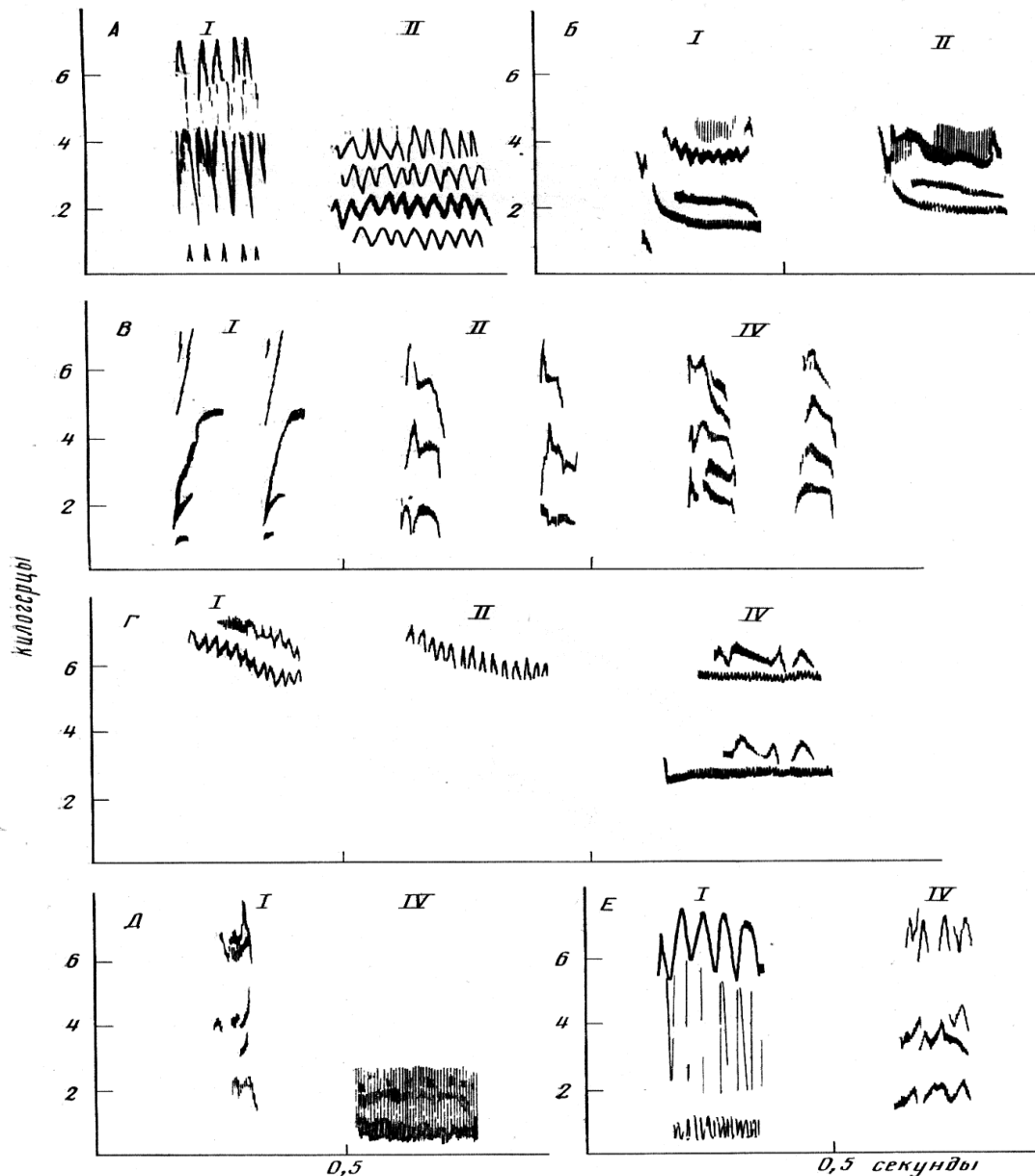


Рис. 23 Сигналы бедствия: А- самец юрка, Б- самка юрка, В- тревожный сигнал зяблика, Г- обыкновенная овсянка, Д- деревенская ласточка, Е- певчий дрозд I- издаваемый птицей в руках; II-при левосторонней денервации; III-при правосторонней денервации; IV- при билатеральной денервации сиринкса.

Практически отсутствие нервной регуляции в процессе воспроизводства сигнала бедствия характерно для самцов большой синицы (рис. 22, Д). Изменения, наблюдаемые при денервации, касаются лишь частотной модуляции, ко-

торая исходно выражена во второй гармонике сигнала. Аналогичные закономерности обнаружены и при билатеральной денервации нижней гортани у майны (рис. 24, А, IV). Следует отметить, что у некоторых видов воробьиных (зяблик, юрок, певчий дрозд) сигналы бедствия по своей структуре идентичны звукам, издаваемым птицами при отсутствии нервной регуляции нижней гортани. Однако денервация сирикса и в этих случаях приводит к «обнажению» основной частоты, продуцируемой звукоиздающей системой.

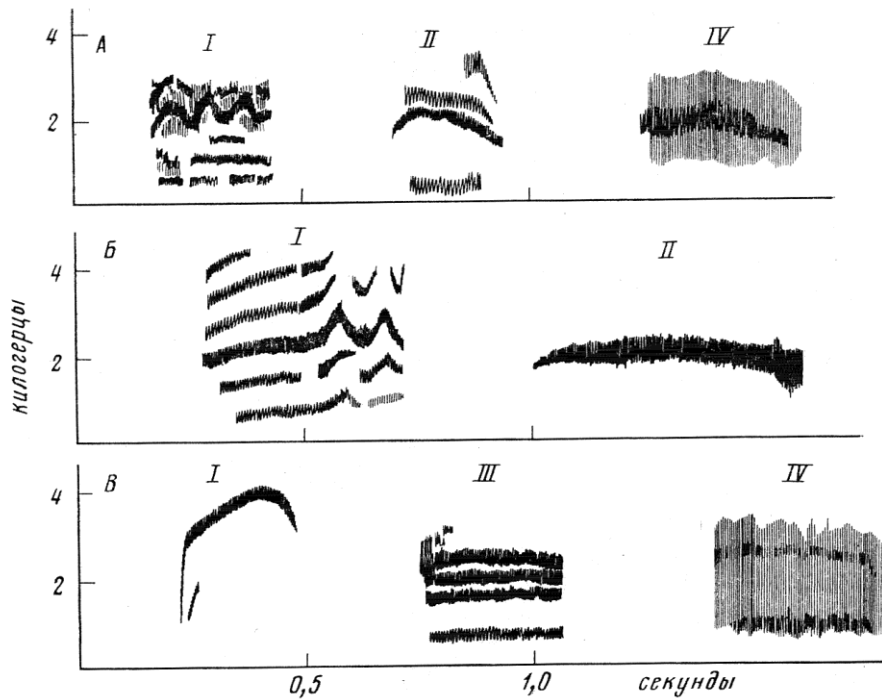


Рис.24 Сигналы бедствия: А – майна, Б – самка скворца, В – пищевой сигнал двухнедельного грача до и после денервации сирикса. I- издаваемый птицей в руках; II-при левосторонней денервации; III-при правосторонней денервации; IV- при билатеральной денервации сирикса.

Влияние нервной регуляции на процесс звукоиздания у птиц выражается прежде всего в изменениях физических параметров резонансной системы, что вызывает в свою очередь усиление одной или нескольких гармонических составляющих звукового сигнала. Картина усложняется одновременным наложением частотной модуляции, вызванной изменениями в натяжении внутренних тимпанальных мембран. Поскольку каждая из двух внутренних тимпанальных мембран регулируется независимо (Gross, 1979; Seller, 1975, 1979; Warner, 1972), то возможно возникновение сложной частотной модуляции, которая ха-

рактерна для сигналов бедствия (например, у майны, овсянки, скворца, юрка и т. д.). У воробьиных птиц, как и у неворобьиных, двусторонняя денервация нижней гортани не приводит к существенным изменениям в структуре сигналов бедствия. Кроме того, обнаруживаются признаки образования сигналов с хаотическим (ненаправленным) характером модуляции основного звукового потока, выраженного либо моночастотной либо «шумовой» посылкой. При подобном механизме звукоизлучения происходит вибрация внутренних тимпанальных мембран, вызванная сильным потоком воздушной струи. Частотная модуляция при этом приобретает пилообразную форму (например, сигналы бедствия королька, зарянки, большой синицы, овсянки, певчего дрозда). Длительность сигналов бедствия при денервации сиринкса, как правило, возрастает, что обусловлено нарушением дыхательной функции. Как было установлено на неворобьиных птицах, денервация сиринкса, не сказываясь на процессе нервного управления натяжением тимпанальных мембран, оказывает определенное влияние на процесс дыхания.

Все изменения в спектральной структуре акустических сигналов при денервации сиринкса у неворобьиных птиц являются результатом нарушения процесса дыхания. Хотя воробьиные птицы имеют многомускульную нижнюю гортань, стабилизация контроля за натяжением тимпанальных мембран осуществляется в онтогенезе, по-видимому, поэтапно (Тихонов, Фокин, 1979; Тихонов, 1979). Отсутствие существенных изменений при денервации сиринкса в сигналах бедствия воробьиных птиц позволяет предположить и отсутствие в этих случаях жестко контролируемого процесса звукоиздавания по сравнению с песней и некоторыми позывными (Nottebohm et al., 1979). Подобное явление характерно для звуковой сигнализации воробьиных птиц на ранних стадиях онтогенеза. Звуковые сигналы их эмбрионов и маленьких птенцов имеют колокообразную форму частотной модуляции (Тихонов, 1979; Корбут, 1980). Механизм звукопроизводства этих сигналов, как это показано на примере неворобьиных птиц, не требует нервного контроля за натяжением тимпанальных мем-

бран. Таким образом, у воробьиных птиц при издавании сигналов бедствия, как и у неворобьиных, сохраняется исходный, «птенцовый» тип звукопроизводства. При таком типе звукопроизводства все изменения спектральной структуры сигналов при денервации сиринкса легко объяснимы с точки зрения нарушения дыхательной функции, нежели нарушением нервной регуляции (Звонов, Тихонов, 1981). Анализируя акустические сигнальные системы воробьиных птиц в целом (Симкин, 1977), следует отметить чрезвычайное разнообразие сложных форм частотной модуляции в некоторых позывах и песнях. Это, несомненно, является результатом функционирования развитой сирингиальной мускулатуры и ее нервной регуляции. Итак, «примитивный» тип звукопроизводства, осуществляемый без достаточного нервного контроля сирингиальной мускулатуры, представлен у воробьиных птиц на ранних стадиях онтогенеза и сохраняется практически без изменений в некоторых специализированных позывах (например, в сигналах бедствия). Акустические сигнальные системы неворобьиных птиц с «примитивным» типом нижней гортани имеют два типа структурной организации сигналов — тональные пiski с колоколообразной формой частотной модуляции на ранних стадиях онтогенеза и «шумовые», широкополосные звуки в дефинитивных системах (Тихонов, 1979). Переход от первого типа структурной организации к ее второму типу у *Podicipediformes*, *Pelecaniformes*, *Ciconiiformes*, *Rallidae* и других осуществляется с момента стабилизации легочного дыхания. Следует отметить, что сходные закономерности свойственны для акустических сигнальных систем некоторых рептилий, в частности крокодилов (Lanyon, Tavorga, 1960). Пiski детенышей по своей структурной организации очень близки к звукам эмбрионов и маленьких птенцов, а звуки взрослых крокодилов — к акустическим сигналам птиц, имеющих «примитивный» тип нижней гортани. У крокодилов имеются отдельные черты сходства нижней части трахеи с сиринксом птиц (Тереза, 1930). По современным представлениям (Карташов, 1974), предками птиц были рептилии группы *Archosauria*, господствовавшие в мезозое и включавшие различных динозавров, крокодилов, ле-

тающих ящеров. Непосредственных предков птиц предполагают среди наиболее древней и примитивной группы архозавров - псевдозухий (*Pseudosuchia*). Вполне вероятно, что предки птиц имели звукоиздающие системы, по своему типу близкие к системе звукоиздания у крокодилов. «Рептильный» тип звукоиздания в какой-то степени унаследован и птицами. Предковый, исходный тип звукоиздания характерен для всех птиц на ранних стадиях онтогенеза независимо от их систематической принадлежности и особенностей индивидуального развития. Сохраняется он и в дефинитивных сигнальных системах большинства групп неворобьиных птиц с «примитивным» типом нижней гортани, а также в наиболее древних формах позывов (сигналы бедствия) и у воробьиных.

«Примитивная» нижняя гортань у птиц представлена трахеей с преобладающими хрящевыми кольцами, не сливающимися между собой, с неразвитыми тимпанальными мембранами и часто без голосовой мускулатуры. В процессе эволюции первичной дифференцировке подверглись трахея и бронхи путем модификации колец и появления мембран, затем дифференцировалась голосовая мускулатура (Тереза, 1930). Подобный тип сирикса-трахеобронхиальный - преобладает среди различных групп птиц.

На генеральной линии эволюции птиц, ведущей к воробьиным, голос и слух развивались параллельно и во многих отношениях взаимозависимо (Ильичев, 1972). Специфической чертой эволюции слуховой системы птиц является существование большого числа адаптивных параллелизмов (Ильичев, 1965). Важной особенностью параллелизмов (Ильичев, 1968) служит то обстоятельство, что адаптивная изменчивость слухового анализатора внутри отдельных групп может «формально» повторять этапы эволюции слуховой системы класса птиц в целом. Акустические сигнальные системы птиц в своем развитии на ранних стадиях онтогенеза как бы повторяют этапы звукоизлучения, свойственные для эволюционно древних, предковых форм. Становление голоса в раннем онтогенезе, так или иначе, опосредовано стабилизацией легочного ды-

хания (Тихонов, 1977; Тихонов, Фокин, 1973), имеющей общие закономерности для класса птиц в целом (Тихонов, Фокин, 1981). Включение комплекса голосовой мускулатуры и ее нервного контроля осуществляется в онтогенезе воробьиных, по-видимому, поэтапно и отражает коррелятивную связь с развитием дыхательных функций, поскольку мышцы голосовой системы функционируют синхронно (Peek et al., 1975), а механизмы регуляции дыхания и звукоизлучения связаны с ядром (n. intermedius) подъязычного нерва (Phillips, Joun- gren, 1976). Необходимо подчеркнуть, что увеличение скорости прохождения воздушного потока и его объема, достигаемое при издании звуков на полном «выдохе» в условиях отсутствия или слабого нервного контроля (сигналы «дискомфорта» и пищевые сигналы в максимальной фазе пищевой реакции птенцов), обуславливает их широкополосную, амплитудно - или частотно-модулированную структуру. Подобный тип звукоиздавания сохраняется у взрослых воробьиных птиц в древней форме позывов - сигналов бедствия. В связи с этим их спектрально-временная структура очень близка к структуре указанных выше птенцовых сигналов.

пути развития акустических сигналов у птиц

Первоначально структура акустического сигнала у птиц определяется морфологическими структурами, формирующими его. Это относится к сигналам, генерируемым дыхательной системой птиц, а не механическим, образуемыми, например, ударами клювом о посторонние предметы или трением отдельных частей тела друг о друга. Для всех видов птиц первоначальные языки были схожими. По мере эволюционного развития изменялись внешние условия существования видов и, в связи с этим, изменялась структура акустического сигнала, который обеспечивает не только идентификацию вида, но и несет информацию индивидуального характера. Как известно, идентификация вида

обеспечивает необходимый изолирующий механизм, ответственный за выживание вида. Индивидуальные отличия обеспечивают поддержание устойчивости репродуктивной пары, защищающей свой территориальный и кормовой участок.

В условиях конкуренции каждый вид имеет набор сигналов, отражающих эмоциональное состояние, вызываемое тревожной и катастрофической ситуацией. Такие сигналы должны быть понятны любому виду-соседу и, следовательно, похожи. Их структура должна быть такой, чтобы обеспечить дальность передачи, что диктует определенные физические параметры сигнала.

Для того чтобы понять развитие акустического сигнала у птиц мы обратились к анализу структуры сигналов птиц еще в яйце, особенно у неворобьиных птиц, как первоначального сигнала в развитии особи и, вероятно, отражающего его начальное развитие. Важное значение в становлении сигнала играет первоначальная регуляция звукоиздающего аппарата - сиринкса. Методами денервации сиринкса мы попытались восстановить структуру сигнала без нервной регуляции. Получен некоторый материал при декапитации птиц, когда структуру сигнала определяют лишь механические параметры трахеи. Наконец, очень важно проследить за физической структурой сигналов тревоги и бедствия у различных видов, т.к. есть вероятность, что это наиболее древние сигналы, которые не подвергались значительным изменениям, а их структура идентична у различных видов.

Из истории развития акустических сигналов у птиц

Обратимся к сигналам эмбрионов двух видов гагар – чернозобой и краснозобой, представленным на рис. 25. На рис. (а) мы видим структуру акустического сигнала эмбриона краснозобой гагары, записанного за три дня до вылупления. В комфортных условиях частота дыхания эмбриона нормальная и образуемые при этом сигналы соответствуют возможностям морфологической структуры звукоиздающей системы биологического объекта. В данном случае

эти сигналы располагаются в диапазоне частот 1.5 – 5.0 КГц и представлены двумя гармониками. Длительность отдельной посылки составляет 0.3 секунды, причем основная гармоника нарастает по частоте от 1.5 КГц до 2.7 КГц за 0.25 с и спадает до 1.7 КГц за 0.05 с.

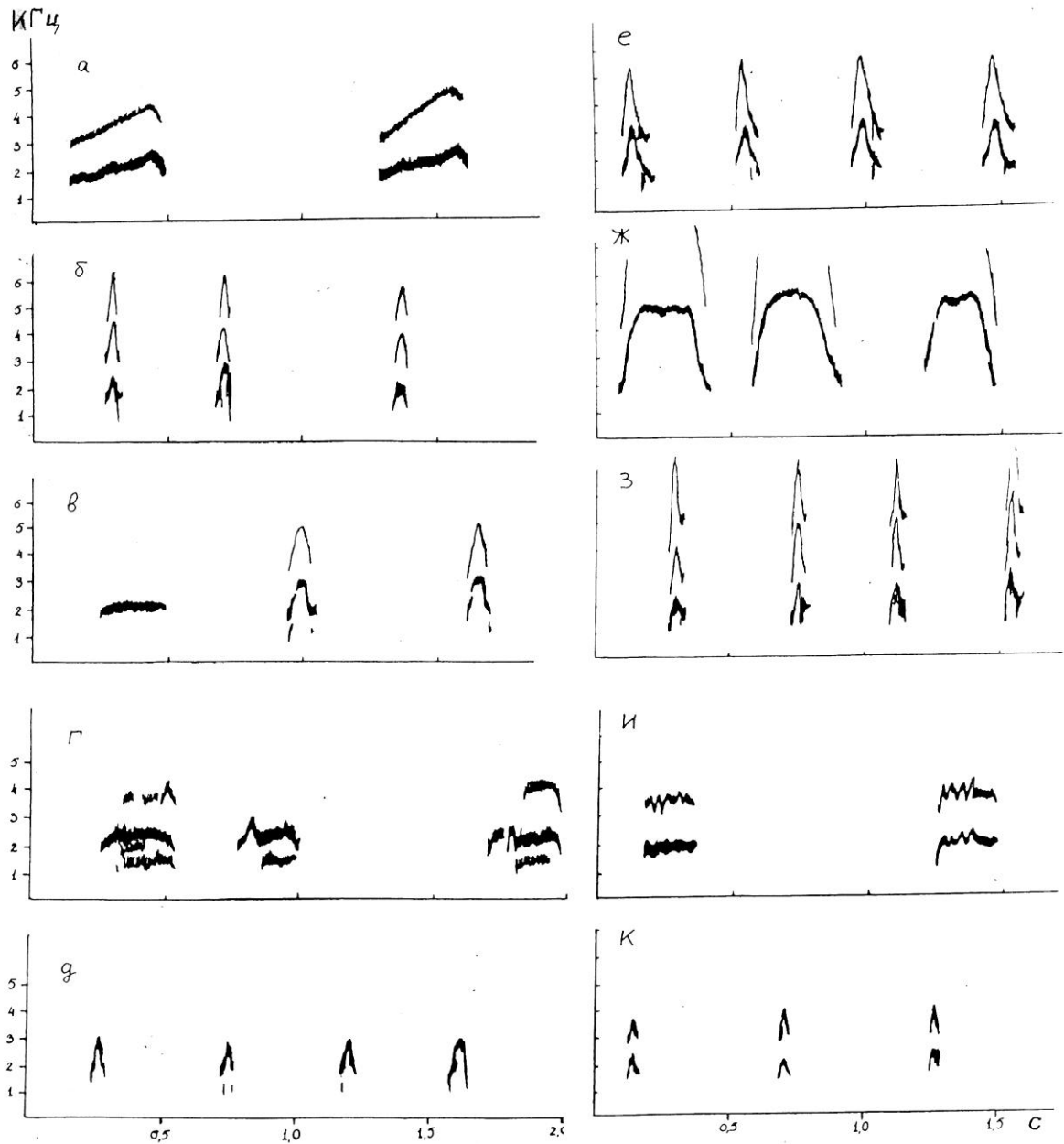


Рис.25 Сонограммы акустических сигналов *чернозобой гагары*: (а)- сигнал эмбриона в покое, (б) – дискомфортный сигнал эмбриона, (в) – сигнал во время проклева, (г) – стонущий сигнал двухдневного птенца, (г) – пищевой сигнал двухдневного птенца; *краснозобой гагары*: (е) – дискомфортный сигнал эмбриона, (ж) – сигнал эмбриона в покое, (з) – сигнал во время проклева, (и) – стонущий сигнал двухдневного птенца, (к) – пищевой сигнал двухдневного птенца

Такая структура акустического сигнала соответствует простому продуванию воздуха с определенным давлением через трубку, которое в данном случае возникает во время дыхания эмбриона. Подобный сигнал эмбриона краснозобой гагары рис.25 (ж) отличается частотным диапазоном первой гармоники, который располагается в пределах 1.3 – 5.5 КГц и своей колоколообразной формой. Эти отличия говорят о возможном разнообразии эмбриональных сигналов в комфортных условиях и пластичности звукоиздающей системы, хотя эти отличия лишь подчеркивают принципиальное сходство подобных сигналов, которые имеют одинаковую длительность и простоту построения.

В условиях, когда эмбрионы обеих видов птиц попадают в дискомфортное состояние, а в нашем случае при охлаждении, характер структуры сигналов меняется вполне закономерно (рис. 25 б, ж). Происходит укорочение каждой посылки до 0.1 с и резкое учащение их производства. Частотный диапазон возрастает и располагается в пределах 0.8 – 6.1 КГц. Подобное изменение структурной динамики сигнала вызывается необходимостью повышения его информативности и дальнобойности, что связано с условиями выживания. Однако структура этих сигналов остается предельно примитивной – колоколообразная форма, возникающая при простом продувании воздуха через трубку, но значительно чаще, чем в комфортных условиях.

Подобная структура сохраняется у обоих видов и в момент, когда происходит наклевывание яйца рис. 25 (в) и (з). На рис. (з) видно, что степень дискомфорта выражается в повышении ритмики сигналов, а на рис. (в) в начале виден сигнал, который искажается при прохождении через отверстие в скорлупе. Это подтверждается структурой сигналов, которые записаны излученными у обоих видов непосредственно через отверстие в скорлупе (г) и (и).

Характерными по своей структуре являются пищевые сигналы 2-х - 3-х суточных птенцов. На рисунках (д) и (к) видно, что эти сигналы имеют характерную колоколообразную форму с повышенной ритмичностью следования

по сравнению с сигналами комфорта, но частотный диапазон составляет от 1.2 до 3.0 кГц, что значительно уже по сравнению с сигналами дискомфорта.

Рассмотрим сравнительные характеристики голосов серебристой чайки (*Larus argentatus*) взрослых птиц в различных функциональных состояниях (Рис. 26).

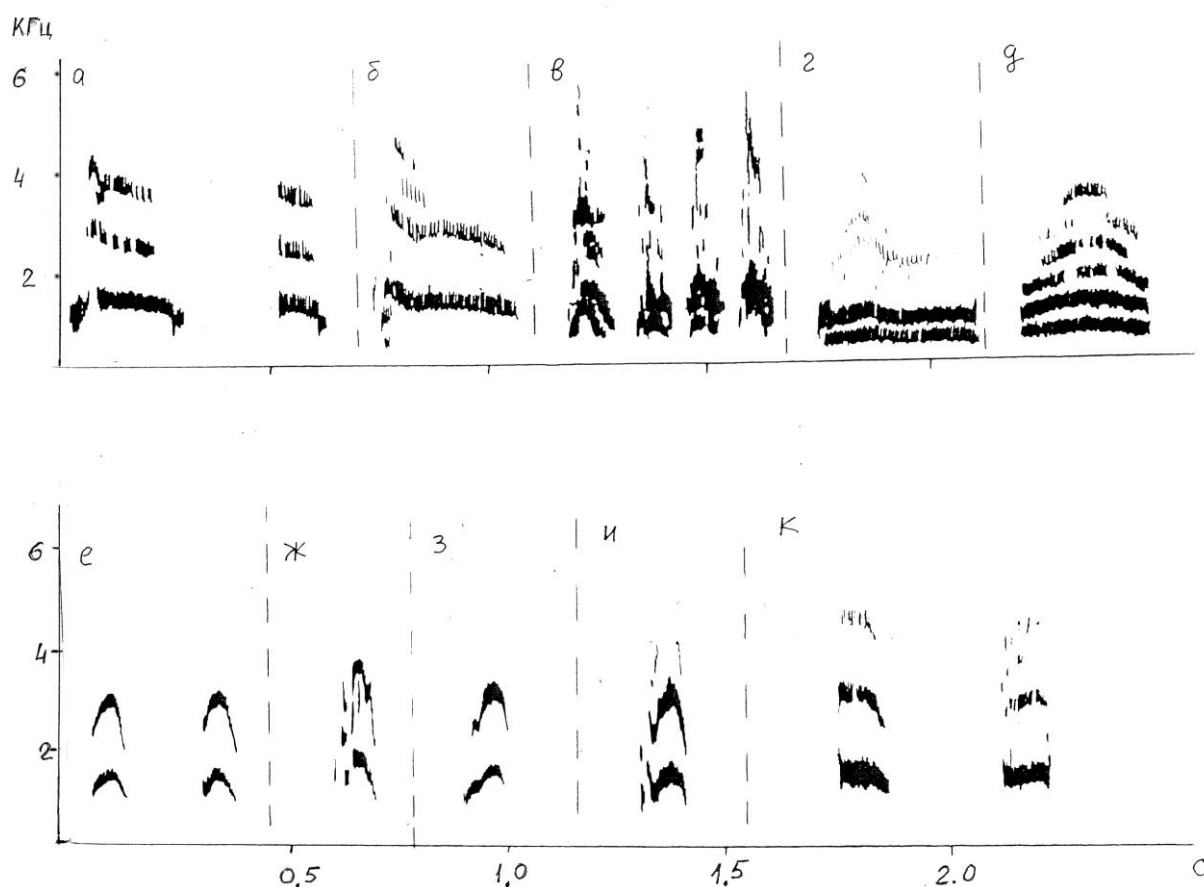


Рис. 26 Сонограммы акустических сигналов *серебристой чайки*: (а) – сигналы двух особей в полете, (б) – сигнал тревоги в полете, (в) – сигнал агрессии в полете, (г) - сигнал при двусторонней денервации сирикса, (д) – сигнал декапитированной птицы; *длиннохвостого поморника*: (е) – сигнал в полете, (ж) – тревожный сигнал в полете, (з) – сигнал при двусторонней денервации сирикса, (и) – сигнал декапитированной птицы

На рис. 25 (а) представлены сигналы переключки пары серебристой чайка в полете. Сигналы распадаются на три гармоники, основная частота первой гармоники располагается в районе 1.5 КГц. Сигналы самца и самки отличаются по длительности, сохраняя общую структуру построения сигнала. Обнаружив опасность, одна из особей издает тревожные сигналы, один из кото-

рых представлен на рис.26 (б). Его структура отличается от видового сигнала увеличением длительности и, самое главное, временной дискриминацией, по форме напоминающей «пилообразную» форму. Такая структура тревожного сигнала универсальна для многих видов птиц, что позволяет птицам осуществлять межвидовое общение, что в тревожной ситуации очень важно. А «пилообразная» форма, кроме того, позволяет распространяться сигналу на значительное расстояние.

Обнаружив источник опасности, чайка издает сигнал агрессии, представленный на рис. 26 (в). Его структура принципиально отличается от предыдущих сигналов. По форме отдельная посылка представляет собой сдвоенный сигнал колоколообразной формы с множеством гармоник, причем основная расположена в том же диапазоне частот, что и видовые сигналы птиц. А функцию агрессивности обеспечивает частое построение этой структуры во времени. Все это показывает, что основу подобных сигналов составляет простейший по своей структуре сигнал, похожий на сигнал эмбриона.

Важно проследить за сигналом этого вида при двусторонней денервации сиринкса рис.26 (г). В этом случае мы освобождаем сигнал от нервной регуляции, которая ярко выражена в видовых сигналах и сигнале тревоги. Поскольку этот сигнал записывался в руках, то этот сигнал является сигналом тревоги по ситуации, и его длительность и внутренняя структура подобна сигналу тревоги в естественных условиях. Отличия явно выражены в основной частоте сигнала. Это частота значительно ниже той, которая фиксируется в видовых сигналах чаек и она расположена в районе 0.5 КГц. Соответственно ей и вторая гармоника, причем явно отсутствует модуляция, и она практически выглядит как моночастота. Особый интерес представляет сигнал, который образуется при нажатии руками на воздушные мешки при декапитации птиц (рис. 26 д). В этом случае длительность сигнала определяется длительностью нажатия на воздушные мешки, а частотный диапазон морфологическими структурами, в частности, длиной и диаметром трахеи. И здесь мы видим, что основная частота

та остается практически такой же, как и при двусторонней денервации, но увеличивается количество дополнительных гармоник, которые являются результатом сильного нажатия на воздушные мешки и, следовательно, более мощным продувания воздушного потока через трахею.

Несколько иная картина наблюдается в строении акустических сигналов у длиннохвостого поморника (*Stercorarius longicaudus*), которые представлены на рис. 26 (е - к). Видовой сигнал длиннохвостого поморника в полете представляет собой примитивный сигнал колоколообразной формы, состоящий из двух гармоник. Тревожный сигнал (ж) – лишь в принципе подобен видовому сигналу, но по всем законам тревожных сигналов разорван во времени, чем и соответствует своему функциональному назначению. При двусторонней денервации сиринкса (з) структура сигнала практически не отличается от структуры видового сигнала (е). Это говорит о том, что видовой сигнала данного вида сохраняется на уровне построения простейших сигналов, которые характерны для сигналов птенцов. При простом повреждении трахеи в виде ее надреза (и) сигнал практически повторяет структуру сигнала тревоги (ж). Наконец, при декапитации длиннохвостого поморника (к), мы наблюдаем естественный физический процесс продувания воздуха по трахее в одном направлении, при котором исчезает колоколообразная структура сигнала. При этом сигнал становится моночастотным, как и в рассмотренном выше сигнале декапитированной серебристой чайки (д). Отличие в длительности сигналов объясняется разной продолжительностью нажатия на воздушные мешки.

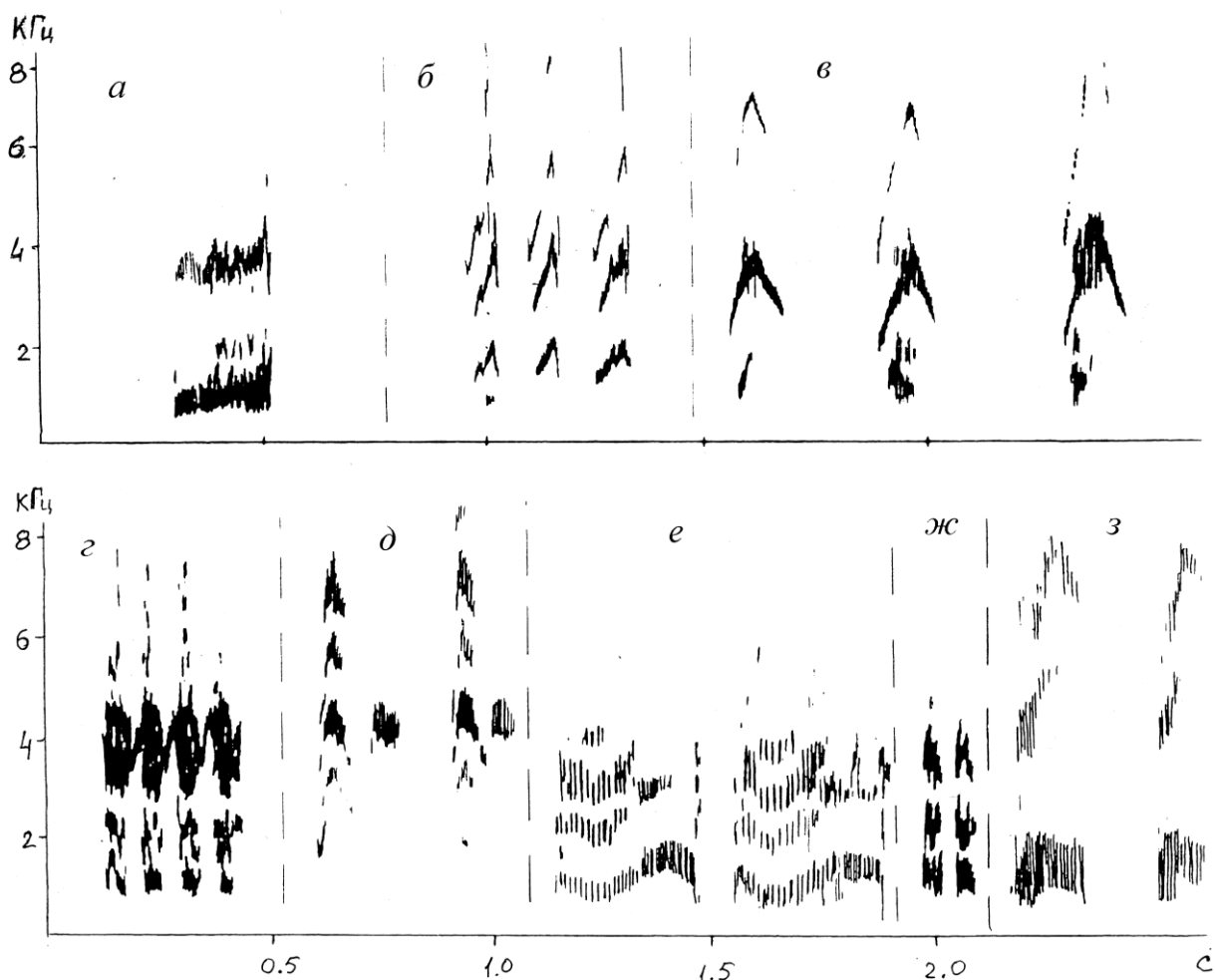


Рис. 27 Сонограммы акустических сигналов кулика-краснозобика: (а) – призывный сигнал, (б) – сигнал тревоги, (в) – сигнал декапитированной птицы; *вилохвостой чайки*: (г) – сигнал двухнедельного птенца, (д) – видовой сигнал взрослой птицы в полете, (е) – сигнал тревоги в полете, (ж) – сигнал агрессии в полете, (з) – сигнал декапитированной птицы

Рассмотрим некоторые сигналы кулика - краснозобика (*Calidris ferruginea*) рис.27 (а - в), чтобы сравнить с подобными сигналами серебристой чайки (*Larus argentatus*) и длиннохвостого поморника (*Stercorarius longicaudus*). На рис. (а) представлен видовой призывный сигнал, которым самец приманивает самку. Отмечаем, что основная частота первой гармоники располагается в диапазоне от 0.5 до 2.0 кГц и имеется вторая гармоника. Длительность сигнала 0,2 с. По своей структуре сигнал напоминает «пилообразную» форму с подъемом основной частоты от начала сигнала к его окончанию. Совершенно иная структура у тревожного сигнала (б). Его форма характерна для тревожных сигналов большинства видов птиц – короткие (около 0.05 с) посылки в широком

диапазоне частот (от 1.0 до 8.0 КГц) с частотой повторения, равной длине посылки. Как мы уже отмечали, именно широкополосность и частое повторение посылок обеспечивают дальнобойность сигнала и межвидовое общение. Их подобие у различных видов объясняется простотой воспроизведения такого сигнала для любой звукоизлучающей морфологической структуры, а, следовательно, и древностью их происхождения. Подтверждением этому являются сигналы декапитированной птицы (в). Поскольку частота повторения посылок в данном случае определяется частотой нажима на воздушные мешки, то этот параметр мы не рассматриваем. А вот структура самой посылки требует особого рассмотрения. Если у серебристой чайки и длиннохвостого поморника структура посылки была моночастотной, то у кулика – краснозобика ее форма колоколообразная, что дополняет картину исходного сигнала у различных видов птиц и, видимо, можно говорить о многообразии происхождения первоначального сигнала птиц.

Расширяя круг исследованных видов, рассмотрим отдельные сигналы вилохвостой чайки (*Xema sabini*), представленных на рис. 27 (г – з). На рис. (г) характерный сигнал бедствия 2-х недельного птенца. Ярко выраженная широкополосность (от 0.8 до 7.5 КГц) в сочетании с плотной, неразрывной последовательностью отдельных посылок, продолжительностью 0.05 с, является характерной по структуре не только различных видов во взрослом состоянии, но и для птенцов.

Видовой сигнал вилохвостой чайки построен из двух различных посылок – широкополосной, в диапазоне 1.5 – 8.0 КГц и моночастотой – 4.0 КГц. Именно такая структура, по-видимому, является характерной для данного вида, несущей индивидуальные признаки. Как только птица заметила опасность, слышны тревожные сигналы (е), издаваемые в полете. Здесь мы видим характерную для подобных сигналов структуру («пилообразная» форма), которая часто повторяется с интервалом в 0.1с и повторяющуюся у различных видов птиц. И, наконец, рассмотрим сигнал агрессии или бедствия (ж). Мы наблюда-

ем такую же, характерную для подобных сигналов структуру, как у большинства видов птиц. Особо следует остановиться на сигнале декапитированной птицы (з). Как и ранее, не будем останавливаться на длительности отдельных посылок и интервалов между ними. Они определяются искусственным давлением на воздушные мешки. По своей структуре этот сигнал представляет собой нечто среднее между подобным сигналом серебристой чайки и кулика – красношейки. В основе лежит первая гармоника, с частотой 1.5 КГц и три верхние гармоники. Отличия заключаются в том, что этот сигнал имеет временную дискриминацию, которой не было у предыдущих видов и его форма нечто среднее между монотонным сигналом, как у серебристой чайки и колоколообразной структурой, как у кулика – краснозобика. Это можно назвать третьей формой возможной генерации акустического сигнала, возникающего при свободном продувании воздуха через трахею. Такое разнообразие может возникать при различной динамике прохождения воздушного потока через морфологическую структуру, которой является трахея птиц.

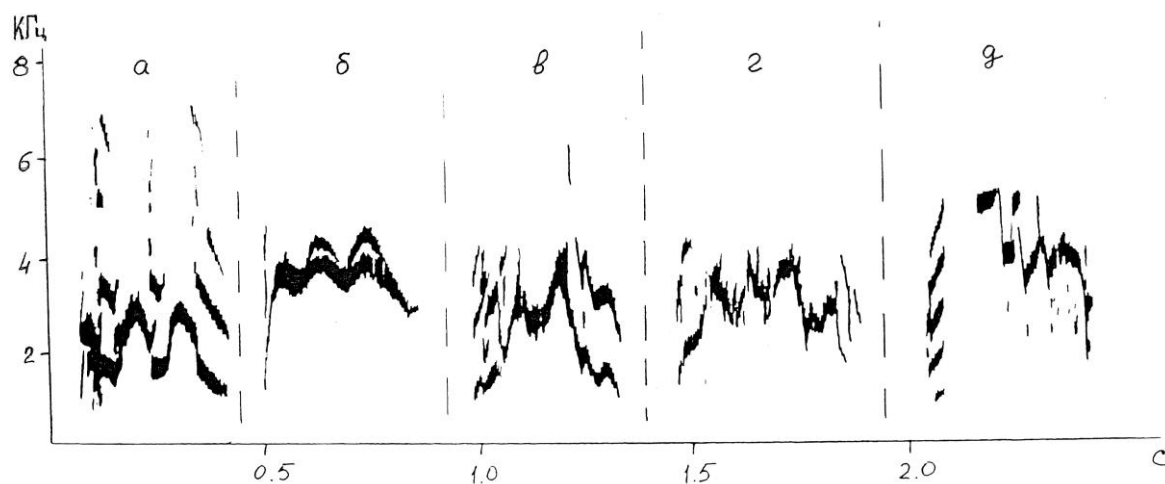


Рис. 28 Сонограммы акустических сигналов двухдневного птенца серебристой чайки: (а) – тревожный сигнал, (б) – сигнал при двусторонней денервации сирикса, (в) – сигнал при левосторонней денервации сирикса, (г) – сигнал при правосторонней денервации, (д) – сигнал тревоги одномесячного птенца

Рассмотрим влияние нервной регуляции сирикса на структуру акустического сигнала у 2-х дневного птенца серебристой чайки (Рис.28). Во всех случаях анализировались тревожные сигналы птенца. На рис.28 (а) мы видим

сложную структуру сигнала, расположенного в диапазоне 0.5 – 7.0 КГц. Сигнал представляет собой комбинацию переходящих друг в друга посылок колоколообразной формы, которую мы наблюдали в сигналах покоя эмбрионов на рис. 24. Незначительным изменениям подвергся сигнал и в случае левосторонней (в) и правосторонней (г) денервации сирикса. Лишь только двусторонняя денервация (б) выявила ту структуру сигнала, которую возможно генерировать звукоиздающей системе 2-х месячного птенца при отсутствии нервного контроля. Сигнал стал подобен трели, с ярко выраженной основной частотой (около 4.0 кГц) и той же длительностью, как и при иннервации сирикса. Т.е. мы получили еще одну форму простейшего сигнала, который можно считать исходным в становлении акустического сигнала у птиц.

В первых работах по анализу генерации звуков птицами Гринуолт (Greenwalt, 1968) высказал предположение о независимой и одновременной продукции звуков с двух сторон сирикса. Механизм, обеспечивающий продукцию таких звуков был экспериментально исследован Ларсеном и Голлером (Larsen, Goller, 1999). С помощью детектора оптических вибраций были оценены частоты вибраций сиригинальных структур. Оказалось, что появление вибрации соответствует издаванию звуков. Именно это, по мнению авторов, доказывает участие этих структур в продукции звуков. В подтверждение этого, последние работы французских исследователей (Jouventin, Aubin, Lengagne, 1999; Lengagne, Aubin, Lauda, Jouventin, 1999; Lengagne, Aubin, Lauda, 2001) показали наличие одновременно двойной генерации звука гортанью у королевских пингвинов. Благодаря этому в сигналах птенцов образуется большое число гармоник, что обеспечивает надежность их индивидуально опознавания. Подобная компоновка в пределах короткого сигнала находит объяснение с позиций математической теории информации, согласно которой информационная избыточность сигнала облегчает его распознавание в условиях зашумленности коммуникационного канала. Именно в таких условиях общаются королевские пингвины со своими птенцами.

Наконец, рассмотренные примеры акустических сигналов декапитированных птиц подтверждают определяющую роль физических характеристик морфологических структур, участвующих в генерации сигнала.

5. Акустические характеристики голосов близких видов птиц

Отряд Cuculi Выбор представителей этого отряда связан с тем, что на территории России, в Амурской области, встречаются сразу три представителя этого отряда: обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus*), глухая (*C. saturatus*) и индийская (*C. micropterus*). По внешнему виду все три вида в период размножения практически неотличимы, и коллекционный материал, собранный в различные времена года, отличается незначительно. Так, обыкновенная и глухая кукушки отличаются только по наличию или отсутствию рисунка на сгибе крыла (Дементьев, Гладков и др., 1951-1954).

Не отмечено никаких различий и в поведении у всех трёх видов. Манера кукования, характер токового полёта, места присадок для пения у всех видов сходны. Пение длится всю светлую часть дня, а во второй декаде июня обыкновенная, реже индийская, поют и ночью.

Такая ситуация, когда у трёх видов не найдено существенных различий во внешних признаках и в брачном поведении позволяет предположить, что одним из механизмов, используемым для видовой изоляции, является акустическая сигнализация. Это тем более понятно, т.к. виды не имеют свободного визуального контакта.

Запись голосов всех трёх видов произведена в сезоны 1970-1971 гг. на Амуро-Зейском плато в окрестностях деревни Климоуцы и в пригороде Хабаровска.

Обыкновенная и индийская кукушки многочисленны во всех лесных биотопах, а глухая редка и чаще встречается в высокоствольных лиственничниках.

Брачные песни всех трёх видов существенно отличаются (рис. 29). Наиболее простой песней у рассматриваемых видов обладает глухая кукушка (рис. 29А). Её брачный сигнал представлен двумя слогами приблизительно равными по длительности-порядка 100 мс (табл. 2).

Таблица № 2

	Обыкновенная кукушка	Глухая кукушка	Индийская кукушка
Длительность 1-го слога (мс)	150 ± 50	80 ± 20	130 ± 40
Частота 1-го слога (Гц)	300-800	400-500	1000-1600
Длительность 2-го слога	200 ± 50	90 ± 20	150 ± 20
Частота 2-го слога	500-600	400-500	900-1500
Длительность 3-го слога	----	----	150 ± 20
Частота 3-го слога	----	----	900-1500
Длительность 4-го слога	----	----	110 ± 20
Частота 4-го слога	----	----	700-1200
Интервал между 1-м и 2-м слогами	250-350	100-130	80-140
Интервал между 2-м и 3-м слогами	----	----	80-120
Интервал между 3-м и 4-м слогами	----	----	80-130

Время, за которое достигается максимальная амплитуда слога, составляет 20-30 мс. Интервал между слогами составляет в среднем 120 мс. Характерным для этого сигнала является отсутствие амплитудной и частотной модуляции. Основная частота обоих слогов одинакова-400 Гц.

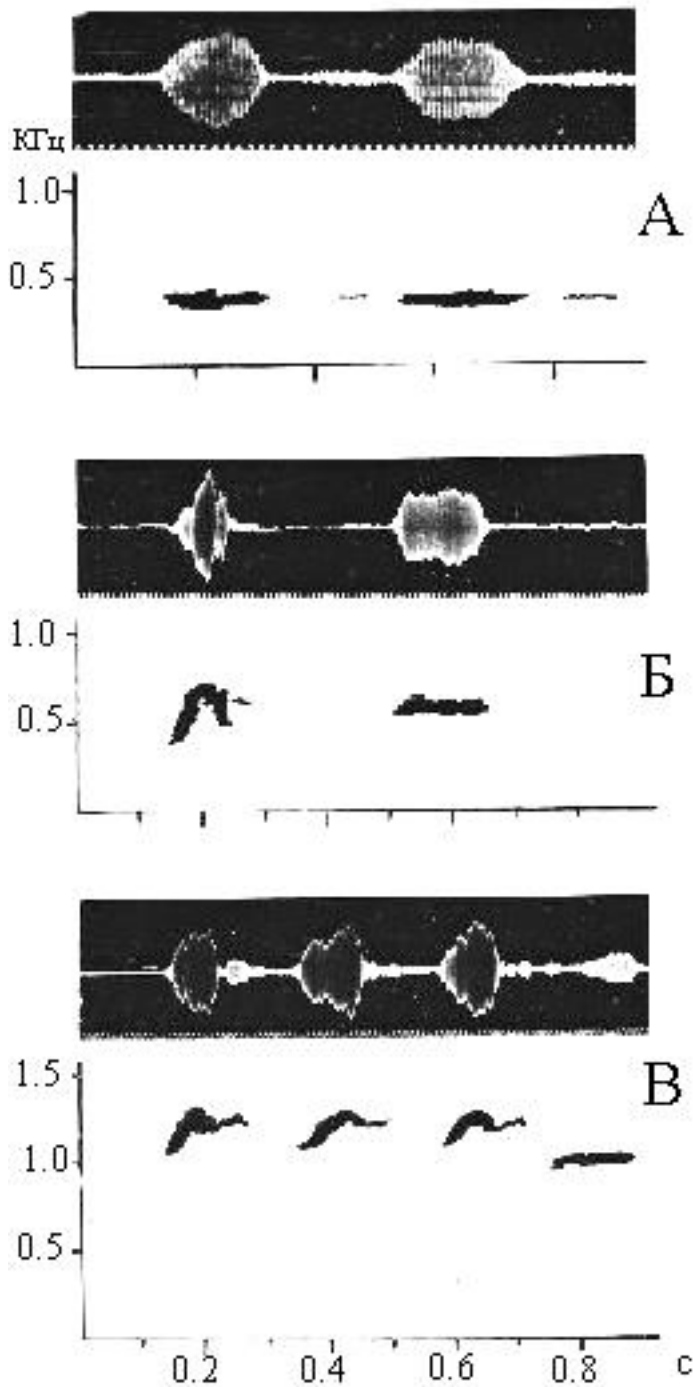


Рис. 29 Сонограммы и осциллограммы видовых сигналов трех видов кукушек: А-глухая кукушка (*Cuculus saturatus*), Б- обыкновенная кукушка (*Cuculus saturatus*), В- индийская кукушка (*Cuculus indicus*).

Иногда глухая кукушка издаёт сигнал, состоящий из трёх слогов, но временная картина и частотный диапазон первых двух слогов сохраняется прежней.

Индивидуальные различия в брачных сигналах глухой кукушки невелики и они достигаются за счёт изменения временных параметров сигнала в преде-

лах 20-30 мс между слогами и 10-20 мс в длительности отдельных слогов. Частотный диапазон брачного сигнала у отдельных особей практически одинаков.

Такой разброс индивидуальных параметров в брачном сигнале глухой кукушки показывает ограниченность её голосового аппарата в девиации основной частоты сигнала, и построение индивидуальных различий на временных параметрах сигнала. Более сложен брачный сигнал у обыкновенной кукушки (рис. 28). Принцип его построения точно такой, как и у глухой кукушки: два слога, разделённых изменяющимся временным интервалом. Но существенной его особенностью является использование амплитудной и частотной модуляции в первом слоге. Благодаря этому частотный диапазон первого слога расширяется и лежит в пределах от 400 до 750 Гц. Второй слог обыкновенной кукушки по своей структуре напоминает подобный слог глухой кукушки - моночастотная посылка с основной частотой 500-600 Гц.

В брачном сигнале обыкновенной кукушки имеются различия и во временных параметрах сигнала по отношению к брачному сигналу глухой кукушки. Длительность первого слога составляет 100-120 мс (как и у глухой кукушки), а второго – 150-250 мс, что в два раза превышает длительность второго слога глухой кукушки. Более чем в два раза увеличивается интервал между слогами у обыкновенной кукушки.

Таким образом, при сохранении общего принципа построения брачного сигнала глухой и обыкновенной кукушки (двусложность сигнала) отмечаются и существенные различия во временных и частотных параметрах их сигналов.

Индивидуальные различия у обыкновенной кукушки строятся на различном характере амплитудной модуляции первого слога (Рис. 30). Устойчивость этого признака для отдельной особи демонстрируется двумя последними осциллограммами на рис.30, где в различное время суток записан брачный сигнал одной особи. Второй слог брачного сигнала обыкновенной кукушки индивиду-

альных признаков почти не несет.

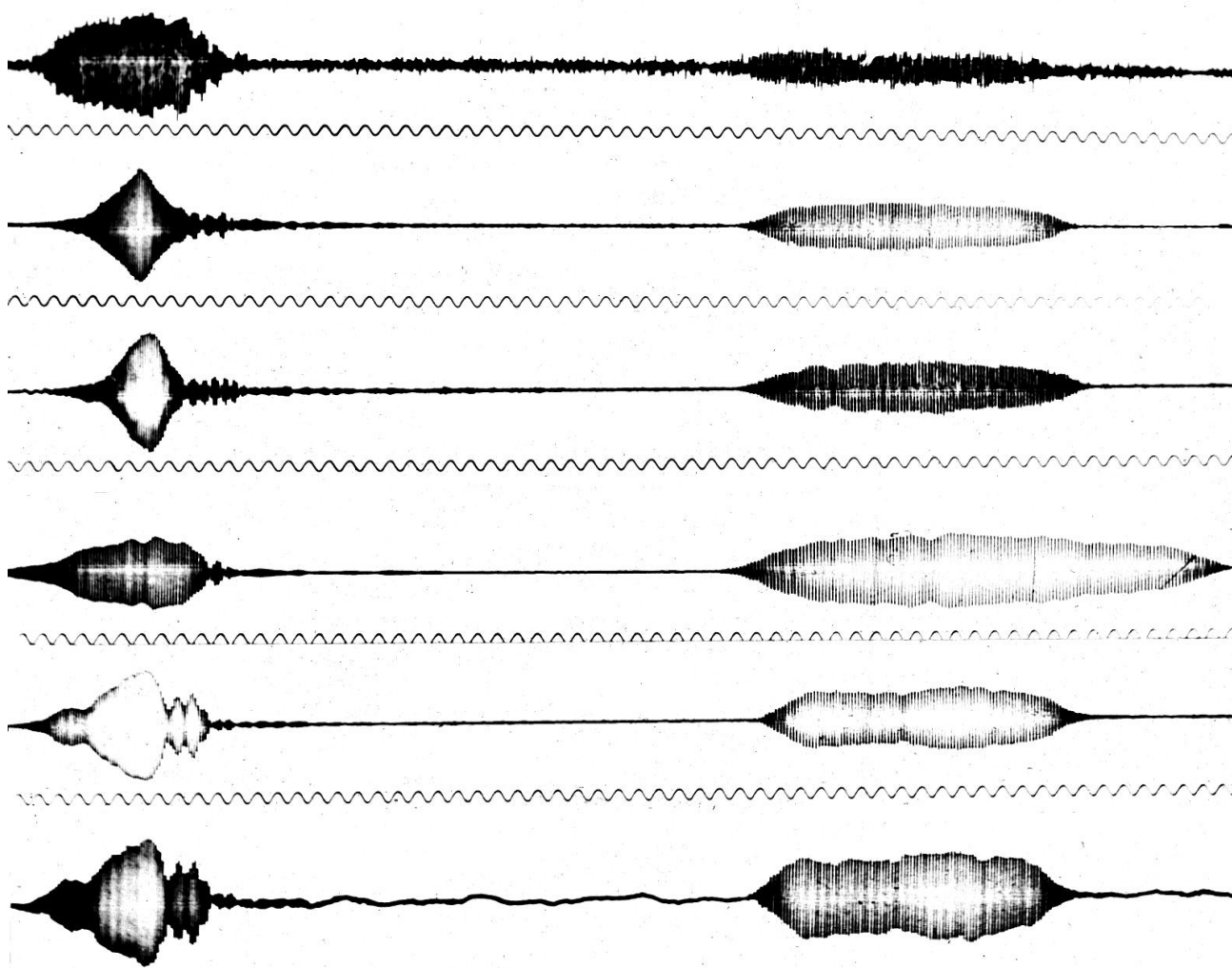


Рис.30 Индивидуальная изменчивость брачной песни обыкновенной кукушки. Две последние осциллограммы - голос одной особи, записанный с интервалом в несколько дней.

Наиболее сложным брачным сигналом обладает индийская кукушка (рис. 29). Её сигнал имеет четыре слога, три из которых модулированы по частоте и амплитуде, а последний слог представляет собой монотонную посылку, как и второй слог глухой и обыкновенной кукушки. Длительность отдельных слогов брачной песни индийской кукушки приблизительно одинакова и составляет 130-170 мс. Интервал между слогами колеблется от 80 до 140 мс. (Табл. № 2).

Первые три слога брачной песни индийской кукушки лежат в диапазоне частот от 0,9 до 1,6 КГц, в то время как основная частота четвертого слога всегда ниже диапазона частот первых трёх слогов на 100-200 Гц.

Индивидуальные различия в брачной песне индийской кукушки строятся на различиях в характере амплитудной модуляции первых трёх слогов. Видовыми признаками брачной песни индийской кукушки можно считать обязательное присутствие четырёх слогов, первые три из которых амплитудно- и частотно- модулированы, а четвёртый слог- моночастотная посылка.

Прослеженный ряд брачных сигналов близких видов кукушек показывает возможные пути дивергенции основных физических параметров акустических сигналов, обеспечивающих межвидовые различия. Так, нетрудно заметить, что в ряду глухая кукушка – обыкновенная – индийская происходит постепенное повышение основной частоты на 200-300 Гц. В индивидуальной изменчивости такой признак как частота практически не используется. Поэтому этот признак можно считать наиболее стабильным в видовых песнях кукушек.

Второй, наиболее характерный признак видовой песни кукушек – количество слогов. Для обыкновенной кукушки и глухой – два слога, для индийской – четыре. Смещая основную частоту сигнала и дополняя первый слог амплитудной и частотной модуляцией, обыкновенная кукушка получает собственную брачную песню, отличную от песни глухой кукушки.

Для создания различий брачных песен между обыкновенной и индийской кукушками, последней необходимо не только сместить частотный диапазон, но и включить в свою брачную песню два дополнительных слога.

Следует особо отметить, что у всех трёх видов индивидуальные отличия в основном построены на изменчивости временных параметров, как отдельных слогов, так и интервала между ними.

Отряд Caprimulgi. На территории России обитают три вида козодоев, два из которых – обыкновенный (*Caprimulgus europaeus*) и большой (*C. indicus*) очень похожи внешне. Отличаются только по форме белых пятен на конце хвоста (Флинт, Бёме и др., 1968; Иванов, Штегман, 1964) и не имеют существенных различий в своей экологии и биологии.

Кроме того, эти два вида имеют неширокую полосу перекрытия своих ареалов на нашей территории. С этой точки зрения интересно выяснить насколько разошлись их брачные сигналы и в чём эти различия выражаются.

Запись брачного сигнала большого козодоя была произведена в Амурской области, на Амуро-Зейском плато, в сезон 1971 года. Запись брачного сигнала обыкновенного козодоя сделана в Московской области и дополнена отдельными экземплярами из фонотеки голосов животных МГУ.

Брачный сигнал большого козодоя представляет собой ритмическую последовательность отдельных слогов, каждый из которых модулирован по частоте в диапазоне от 1,8 до 0,8 КГц (рис. 31). Длительность отдельного слога у различных особей колеблется от 40 до 55 мс. Именно за это время происходит падение частоты на 1,0 КГц.

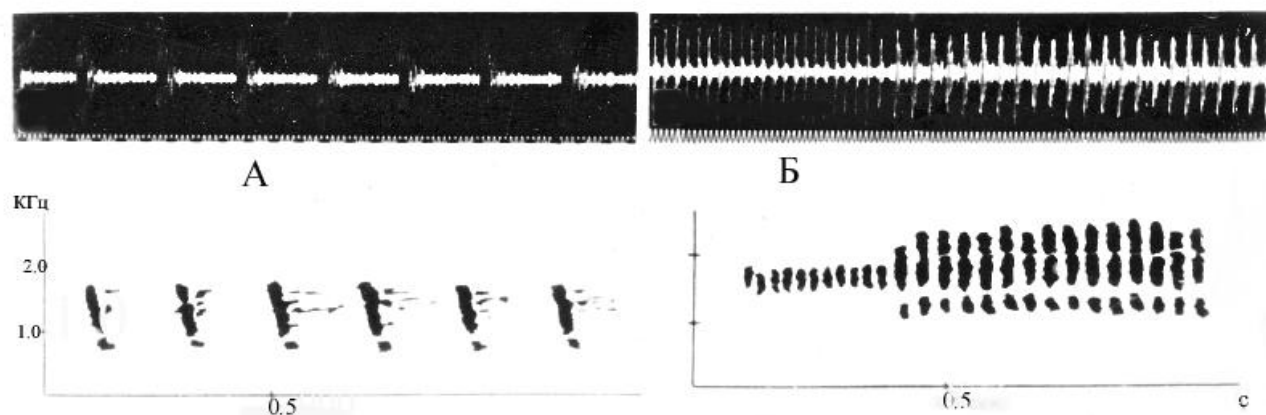


Рис.31 Осциллограммы и сонограммы брачных сигналов большого (А) и обыкновенного (Б) козодоев

Интервал между слогами составляет 95-110 мс. Слог имеет крутой фронт нарастания, не превышающий 5 мс. Падение амплитуды до 0 происходит за 30 мсек. такой характер нарастания и спада амплитуды придаёт характерную окраску голосу большого козодоя, который на слух воспринимается как «вак-вак-вак». Этому способствует и разрыв частотного спектра на две составляющие с интервалом в 50-100 Гц на конце слога.

Анализ индивидуальных различий брачного сигнала большого козодоя показывает, что наиболее стабильными признаками, определяющими этот сигнал

как видовой, является строгая ритмичность, частотный диапазон, определённое соотношение длительности фронта нарастания и спада слогов и разрыв частотного спектра в конце слога.

Индивидуальная изменчивость выражается в изменении длительности слогов на 3-5 мс за счёт увеличения или сокращения интервала между слогами. Частота следования слогов при этом меняется незначительно. Брачный сигнал обыкновенного козодоя представлен двумя ритмическими последовательностями отдельных слогов с частотой следования, различающейся в полтора раза (рис. 31).

В последовательности первого типа слоги короче (их длительность около 10 мс) и расположены в диапазоне от 1,8 до 1,5 КГц. Слоги в последовательности второго типа имеют длительность около 20 мс. Они более широкополосные и занимают частотный диапазон от 2,3 до 1,0 КГц.

Благодаря укорочению длительности слогов и интервала между ними, частота следования отдельных слогов обыкновенного козодоя в 5 раз выше, чем у большого козодоя. В связи с укорочением длительности слогов в брачном сигнале обыкновенного козодоя сократилось время нарастания и спада амплитуды отдельного слога. Это изменило тембральную окраску голоса.

Сонографический анализ голосов близких видов козодоев показывает, что принцип построения их брачных сигналов одинаков для обоих видов. Он заключается в строгой ритмической последовательности отдельных слогов. Причём в каждом слоге соблюдается единый закон частотной модуляции, при котором за время следования слога частота от верхней до нижней падает с образованием двух частотных составляющих.

Исходя из такого принципа построения брачного сигнала, различия строятся на временных параметрах сигнала - изменяется длительность слогов и интервал между ними. Это так называемое временное или цифровое кодирование акустической информации. Кроме того, основная частота брачного сигнала

обыкновенного козодоя выше на 500 Гц по отношению к основной частоте брачного сигнала большого козодоя.

Исследование индивидуальной изменчивости голосок этих видов показало, что ни в одном из параметров, определяющих видовой брачный сигнал, перекрытия между видами нет. Следовательно, в случае использования акустической сигнализации, и, в частности, брачного сигнала для создания изолирующего механизма у близких видов козодоев имеются достаточно надёжные различия.

Отряд Gullii. Были выбраны близкие виды перепелов: *Coturnix coturnix* и *C. japonica*, имеющие незначительные различия в окраске и размерах. Отсутствие гибридов этих видов в местах их совместного обитания позволяет предположить, что одним из изолирующих механизмов являются брачные сигналы самцов и призывные сигналы самок. Имеющиеся в литературе данные о брачных сигналах самцов этих видов (Moreau and Vayre, 1968), не касаются анализа физических параметров данных сигналов. Голоса самок в литературе не рассматривались.

В общении перепелов большую роль играют призывные сигналы самок. Являясь полигамами, самцы этих видов отыскивают самку в густой траве, ориентируясь на негромкий позыв, издаваемый самкой.

Сравнение призывных сигналов самок двух видов перепелов показывает их большое сходство по временным параметрам (рис. 32).

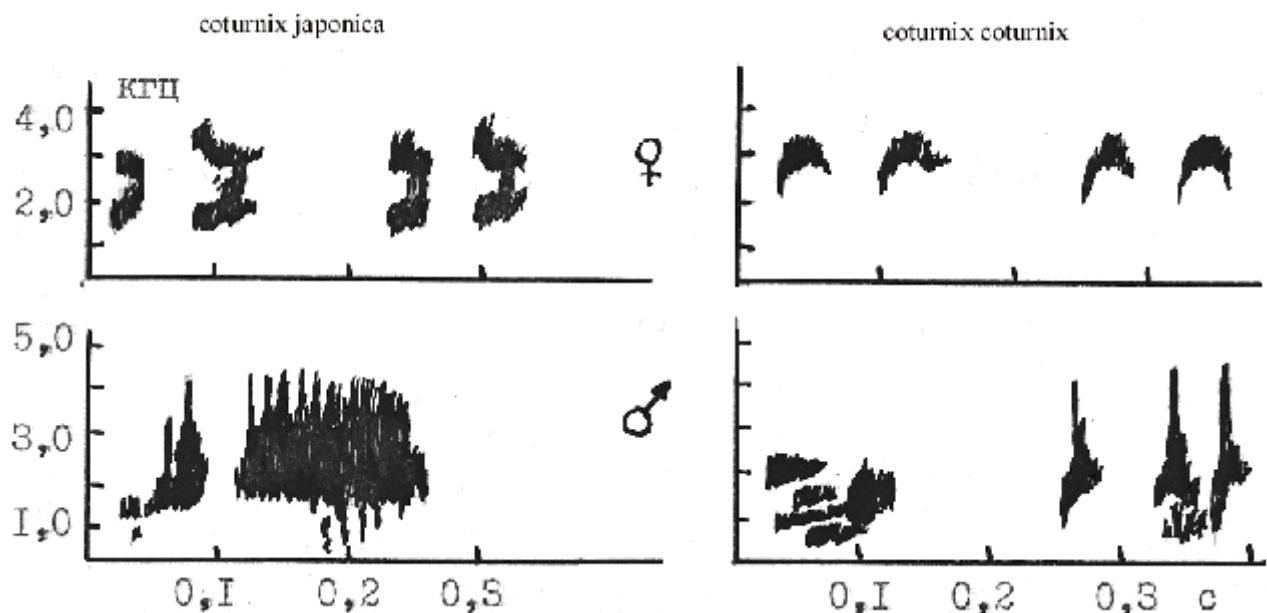


Рис. 32 Сонограммы самок и самцов двух видов перепелов

У обоих видов сигналы построены из последовательности пар слогов, следующих друг за другом. Интервал между парами слогов у обоих видов колеблется в пределах 200-300 мсек., а время между слогами в паре – 80-100 мс.

Частотные диапазоны призывных сигналов самок различны. У японского перепела сигнал самки широкополосный и лежит в диапазоне 1,2-4,0 КГц. В этом сигнале выделяются две форманты: первая на полтора КГц, а вторая – на трёх. Сигнал самки обыкновенного перепела охватывает более узкий диапазон частот – 2,2-3,5 КГц и представляет собой частотно-модулированную форманту с основной частотой 3,0 КГц.

Для выяснения информативных признаков в призывном сигнале самки обыкновенного перепела, самцу этого вида был предъявлен искусственный сигнал, производимых манком и служащий для его привлечения. Являясь аналогией сигнала самки по частотному диапазону и временным параметрам (рис. 31), этот сигнал мог отличаться по наличию или отсутствию частотной модуляции.

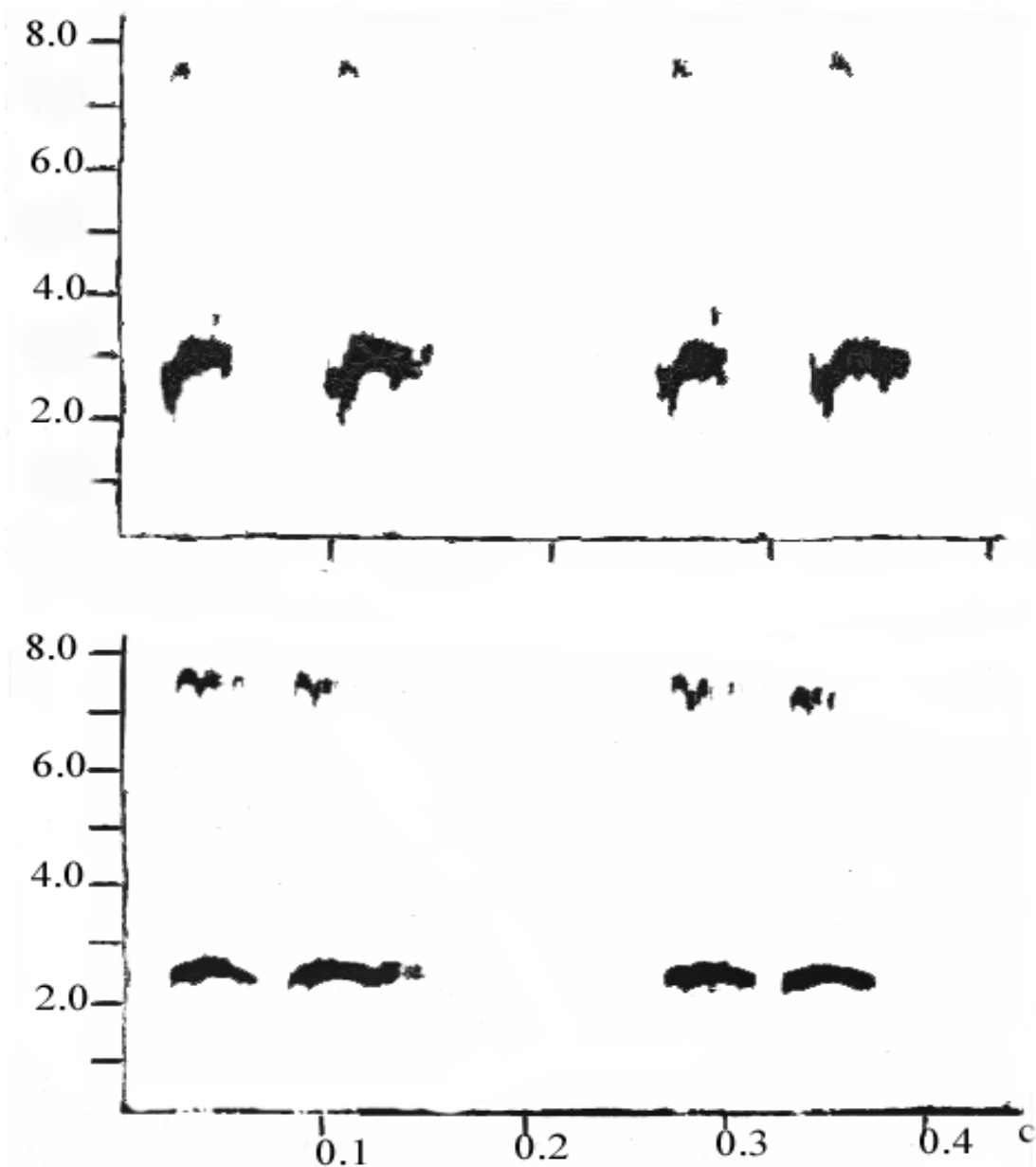


Рис. 33 Сонограмма призывного сигнала самки обыкновенного перепела (верхняя) и манка

Положительный результат, т.е. активное движение самца на искусственный сигнал в полевых условиях был получен при соблюдении трёх условий: близость частотного диапазона манка к сигналу самки, соблюдение временного рисунка и наличие частотной модуляции, следующей тому закону, который имеется в призывном сигнале самки. Но если отклонения в частотном диапазоне или характере частотной модуляции были допустимы для положительного привлечения самца, то временной рисунок должен был соблюдаться строго.

Брачные сигналы самцов очень сильно отличаются на слух. Это подтверждает анализ физических параметров данных сигналов (рис. 32). Общим для этих сигналов является частотный диапазон – 0,2-5,0 КГц, с преобладанием основной энергии на частотах от 1,0 до 3,5 КГц. Оба сигнала построены из двух пачек, разделённых временным интервалом. Для обыкновенного перепела этот интервал составляет 200 мс и более, для японского – 30-40 мс. Различия заключаются в структуре отдельных пачек. Весь сигнал японского перепела носит шумовой характер с неглубокой амплитудной модуляцией (не более 30%). Сигнал самца обыкновенного перепела более структурирован. В первой пачке (так называемой «ва-ва») чётко обозначены четыре форманты (0,5; 1,0; 1,5; 2,0 КГц). Вторая пачка сигнала построена из трёх слогов («подь-по-лоть»), в каждом из которых за 50-60 мс происходит подъём частоты от 1,0 до 4,0 КГц.

Итак, наибольшие различия в биологически важных сигналах двух видов перепелов обнаружены в брачных сигналах самцов этих видов. При сохранении общего частотного диапазона оба вида резко различаются по временным параметрам брачных сигналов, по характеру частотного заполнения и по общему рисунку построения этого сигнала. Нет никаких сомнений, что в случае, если в местах совместного обитания голос используется для изоляции, то в основном используются различия в брачных сигналах самцов.

Отряд Passeres. Сравнивались голоса сверчков: пятнистого сверчка (*Locustella lanceolata*) и обыкновенного (*L. naevia*). Эта пара интересна тем, что внешне морфологическим признакам оба вида отличаются незначительно. Кроме того, на территории России эти виды имеют значительную зону перекрытия своих ареалов. Всё это даёт основание предполагать, что, коль скоро оба вида в зоне симпатрии не имеют свободного визуального контакта, т. к. живут в густой траве, то, возможно, голос выполняет функцию одного из изолирующих механизмов.

Запись голоса пятнистого сверчка была произведена на Амуро-Зейском плато в районе дер. Климоуцы в начале июня 1971 года. Запись голоса обыкновенного сверчка сделана в Рязанской и Калининской области в июне 1972 года.

Использование для записи географических точек, не включающих мест совместного обитания предполагает, что, если будут найдены различия в брачных сигналах близких видов в зоне аллопатрии, то в зонах симпатрии по правилу Штейна (Stein, 1958) эти различия должны только усиливаться или остаться достаточными для видовой изоляции (если, конечно, акустическая сигнализация используется в качестве изолирующего механизма).

Анализ сонограмм и осциллограмм брачных сигналов обоих видов показал, что принцип построения этих сигналов у них одинаков (рис. 34).

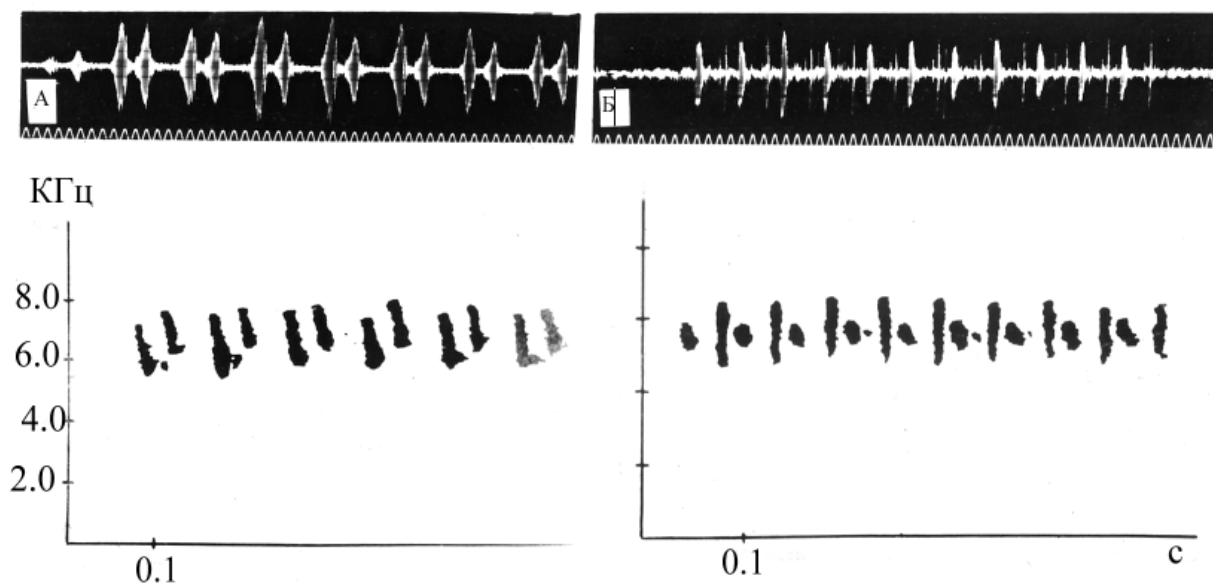


Рис. 34 Осциллограммы и сонограммы брачных сигналов сверчков:

А-пятнистого, Б-обыкновенного

Оба вида используют ритмическую последовательность спаренных слогов, разделённых временным интервалом. В пределах такого построения возможны отклонения во временных и частотных параметрах отдельных слогов брачного сигнала для достижения межвидовых различий.

Оба слога пятнистого сверчка имеют одинаковую длительность - около 15 мсек. Интервал между спаренными слогами составляет 10 мс, а между отдель-

ными парами – 25 мс (рис. 32) Первый и второй слог в паре охватывают различные диапазоны частот (5,5-7,0 и 6,0-7,0, КГц соответственно) при использовании равной частотной полосы.

Отдельные слоги брачного сигнала обыкновенного сверчка имеют различную длительность. Первый слог – 1-2 мс, второй – 8-10 мс. Интервал между спаренными слогами – 12-15 мс, а между отдельными парами – 20 мс (рис. 34Б).

Оба слога брачной песни обыкновенного сверчка имеют одинаковую основную частоту – 5,5 КГц, но ширина частотного спектра каждого из слогов различна: для первого слога 1,8 КГц в диапазоне частот 4,5-6,3 КГц, для второго слога – 0,7 КГц в диапазоне частот 5,1-5,8 КГц.

Таким образом, при сохранении общего рисунка или принципа построения брачных сигналов (ритмическая последовательность спаренных слогов), оба вида сверчков используют различные частотные полосы для своих брачных сигналов.

Различия коснулись и временных параметров сигналов. В полтора раза увеличилась частота следования слогов в брачной песне обыкновенного сверчка по отношению к пятнистому. Сократилась длительность отдельных слогов, причём, если у пятнистого сверчка оба слога в паре имеют одинаковую длительность, то у обыкновенного сверчка первый слог в паре на 7-8 мс короче второго, а второй слог обыкновенного сверчка в свою очередь на 5-10 мс короче равнозначных слогов пятнистого сверчка.

Анализ индивидуальных различий брачных сигналов обоих видов сверчков показал незначительные различия в используемых частотных диапазонах отдельных особей. Эти различия лежат в пределах 100-200 Гц. Индивидуальные различия во временных параметрах брачных сигналов обыкновенного и пятнистого сверчков выражаются в отклонении в длительности слогов на 3-4 мсек., что является значительным по отношению к длительности самих слогов. Частота следования слогов для каждого вида постоянна.

Неперекрываемость индивидуальных различий физических параметров брачных сигналов сверчков и имеющиеся различия в частотных и временных параметрах создают надёжную основу акустического изолирующего механизма у этих видов.

Род Sitta. В роде поползней имеются два внешне похожих вида: малый скалистый поползень (*Sitta neumayer*) и большой скалистый поползень (*S. tephronota*). Эти два вида имеют зону симпатрии в Армении. В отличие от вышерассмотренных близких видов, лишенных в основном достаточного визуального контакта, большой и малый скалистые поползни живут на скалах и имеют свободный акустический контроль партнёров своего и близкого вида. Кроме того, отмечаются и различия в их окраске и размерах, что отражено в названиях этих видов. Всё это позволило выделить их в самостоятельные виды (Степанян, 1961). Достаточно ли имеющихся внешних различий для прочной видовой изоляции этих видов? Если их достаточно, то насколько сходны их брачные сигналы и в чём выражаются различия?

Чтобы ответить на эти вопросы, были произведены записи брачных сигналов обоих видов как в зоне их симпатрии, так и в аллопатрических частях ареалов. Кроме того, были записаны различные тревожные позывы обоих видов.

Записи производились в сезоны 1972-1973 годов в Разданском ущелье и в Гарне под Ереваном (малый скалистый поползень), в Хосровском заповеднике Армении Совместно обитают обои вида), в Вардзии на территории Грузии и в Мцхетском районе под Тбилиси, где встречается большой скалистый поползень.

Во всех районах были обнаружены гнёзда, около которых можно проследить за поведением отдельных особей и выделить характерные сигналы.

Был проведён сонографический и осциллографический анализ брачных и тревожных сигналов скалистых поползней (рис. 35).

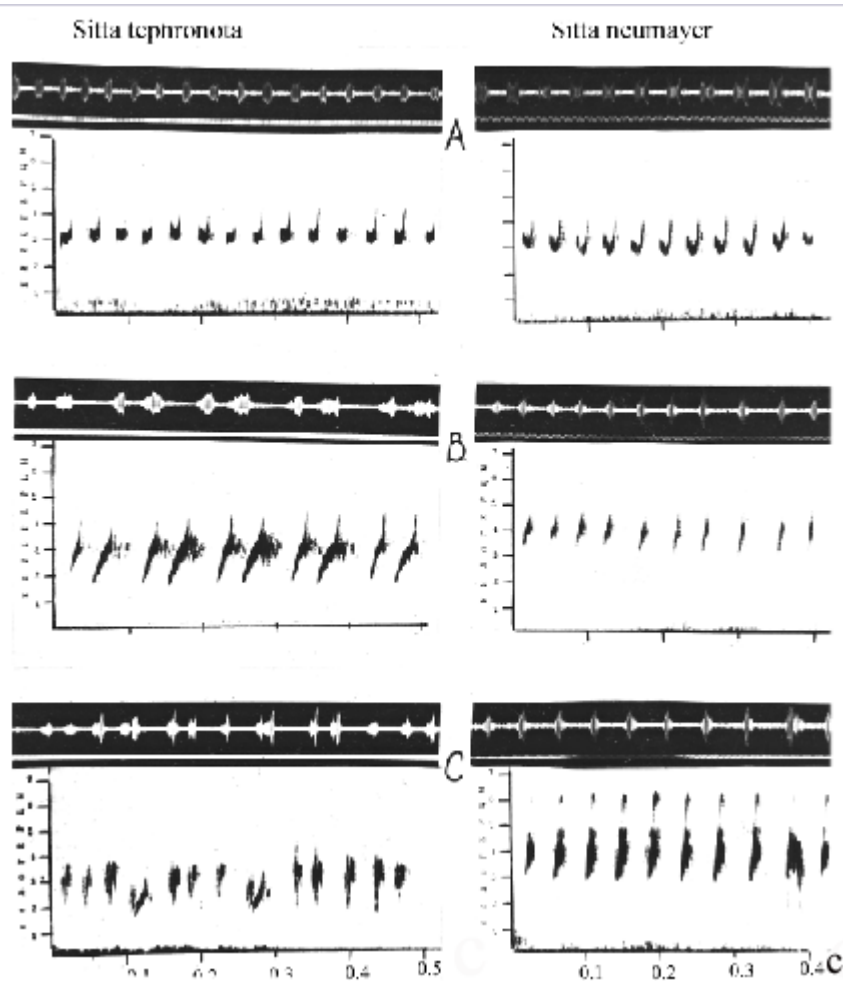


Рис. 35 Осциллограммы и сонограммы близких видов поползней: А-брачный сигнал самцов, В-тревожный сигнал на человека, С-тревожный сигнал у гнезда

У обоих видов песня представляет собой трель, состоящую из отдельных слогов, расположенных в диапазоне частот от 2,5 до 4,5 КГц.

Каждый из слогов модулирован по частоте и амплитуде. Сонограмма отдельных слогов напоминает рисунок большой латинской буквы N. Частота повторения отдельных слогов у обоих видов одинакова и составляет 13 слогов в секунду.

Различия заключаются в длительности слогов. У малого скалистого поползня она составляет 45 мс, а у большого – 35 мс. Кроме этого, другим видовым признаком брачного сигнала является глубина амплитудной и частотной модуляции. У малого глубина частотной модуляции 2,5 КГц в диапазоне частот 2,5-5,0 КГц, у большого – 2,2 КГц (2,2-4,4 КГц).

Глубина амплитудной модуляции отдельного слога у малого скалистого поползня около 55%, у большого – не превышает 30% (рис. 33).

Всё это позволяет утверждать, что частотный диапазон и временные параметры акустического сигнала являются важными видовыми признаками в брачных сигналах обоих видов. А так как частотные диапазоны у них одинаковы, то основные различия, следовательно, приходится на временные параметры отдельных слогов и на интервалы между ними.

При рассмотрении тревожных сигналов этих видов обнаруживаются большие различия в физических параметрах этих сигналов. В одном из тревожных сигналов, записанном при появлении опасности (в частности, на человека), обнаруживается изменение временной структуры и смещение частотного диапазона (рис. 35). Большой скалистый поползень при воспроизведении этого сигнала группирует слоги попарно с интервалом между парами порядка 90-100 мс. Интервал внутри пары слогов составляет 25-30 мс. Изменение частоты за время следования слога происходит по определённом закону от нижних частот к более высоким в два этапа: сначала частота нарастает от 1,7 до 3,5 КГц за 70 мс, а затем резко понижается до 5,0 КГц. Таким образом, изменение частоты на 3,3 КГц происходит за 90 мс.

Подобный сигнал малого скалистого поползня не демонстрирует такой строгой ритмической структуры. В его сигнале интервал между слогами непредсказуемо колеблется от 50 до 75 мс. Длительность слога составляет 35-40 мс и за это время частота равномерно нарастает от 3,0 до 5,0 КГц (рис. 35).

Кроме временных и частотных различий следует остановиться и на различиях в характере амплитудной модуляции слогов тревожного позыва.

У большого скалистого поползня в начале слога звуковое давление постепенно нарастает, достигая максимума амплитуды, затем амплитуда колеблется относительно некоторого среднего значения и резко падает до нуля. В подобном сигнале малого скалистого поползня, осциллограмма которого напоминает форму равностороннего треугольника, давление нарастает и падает постепен-

но, вследствие чего длительность этого слога вдвое меньше, чем у большого скалистого поползня (рис. 35).

Структура тревожного сигнала, записанного у гнезда, отличается от структуры и формы тревожного сигнала на человека у большого скалистого поползня тем, что в нём отсутствует строгая ритмичность. В этом сигнале наряду с объединением слогов в пары, как в предыдущем тревожном сигнале, воспроизводятся одиночные слоги. Кроме того, обращает на себя внимание включение в общий рисунок сигнала элементов, заимствованных из предыдущего тревожного сигнала (рис.35).

Изменился и характер амплитудной и частотной модуляции. Глубина амплитудной модуляции доходит до 70%, а характер частотной модуляции слогов повторяет закон модуляции, использованной в брачном сигнале, но в обратном направлении: за 12-15 мс частота падает от 4,5 до 1,8 КГц, затем поднимается до 3,5 и снова падает до 2,5 КГц. Вся длительность слога при этом составляет 35 мс. Интервал между слогами изменяется в пределах от 30 до 75 мс.

В подобном сигнале малого скалистого поползня мы находим меньше различий. В основном они заключаются в использовании более широкого спектра частот (3,0-6,5 КГц) по сравнению со спектром частот тревожного сигнала на человека (3,0-5,0 КГц).

Проведённый анализ брачных и тревожных сигналов близких видов поползней показывает, что наибольшие различия в их акустических сигналах приходится на тревожные позывы. Здесь возможны любые комбинации изменчивости, включая спектральные, временные и в характере амплитудной и частотной модуляции.

Всего этого мы не находим (за исключением временных) в брачных сигналах этих видов. Это позволяет предположить большую близость данных видов и преимущественное использование различий во внешних морфологических признаках для исключения гибридизации. Однако, вероятно, и акустиче-

ские различия, выявленные при детальном анализе, могут использоваться как дополнительный фактор в общем ряду изолирующих механизмов.

Род Emberiza. Рассматривались брачные сигналы желчной овсянки (*Emberiza bruniceps*) и черноголовой (*Emberiza melanocephala*). Два вида внешне похожи, различаясь лишь окраской головы. Самки внешне совершенно неразличимы.

Ареалы обоих видов на территории бывшего Советского Союза нигде не перекрываются. Песни и позывы на слух почти неразличимы.

Птицы ведут одинаковый образ жизни, держась в гнездовой период парами, а в остальное время – стайками. Оба вида – обитатели открытых степных пространств, где поселяются на отдельных кустарниках.

Большое сходство биологии, экологии, брачных сигналов и неперекрываемость ареалов, не даёт возможности проследить гибридизацию этих видов в естественных условиях. Однако, по сообщению Кистяковского (1958) эти виды образуют многочисленные гибридные популяции на территории Ирана. Вероятно, даже такие чёткие оптические различия в окраске головы оказываются недостаточными для прочной изоляции в местах совместного обитания.

Анализ индивидуальной изменчивости брачных сигналов этих видов позволяет вскрыть те механизмы в акустической сигнализации, которые, по видимому, являются общими для обоих видов. Кроме того, такая пара близких видов позволяет коснуться вопросов микроэволюции отдельных элементов брачной песни и проследить, какие её составляющие претерпевают изменение.

Запись голоса желчной овсянки производилась в районе сел. Николаевка под Алма-Атой на открытом пространстве в 1973 году. Были записаны позывы и песни 15 особей.

Позывы и брачная песня черноголовой овсянки записывались в Закавказье, в Октемберянском районе под Ереваном. Для анализа использовались записи 15 особей.

Для удобства описания песни этих видов были разбиты на отдельные элементы и слоги, каждый из которых обозначен буквой латинского алфавита (рис. 36). Сопровождающие песню в её начале два позыва обозначены соответственно P_1 и P_2 .

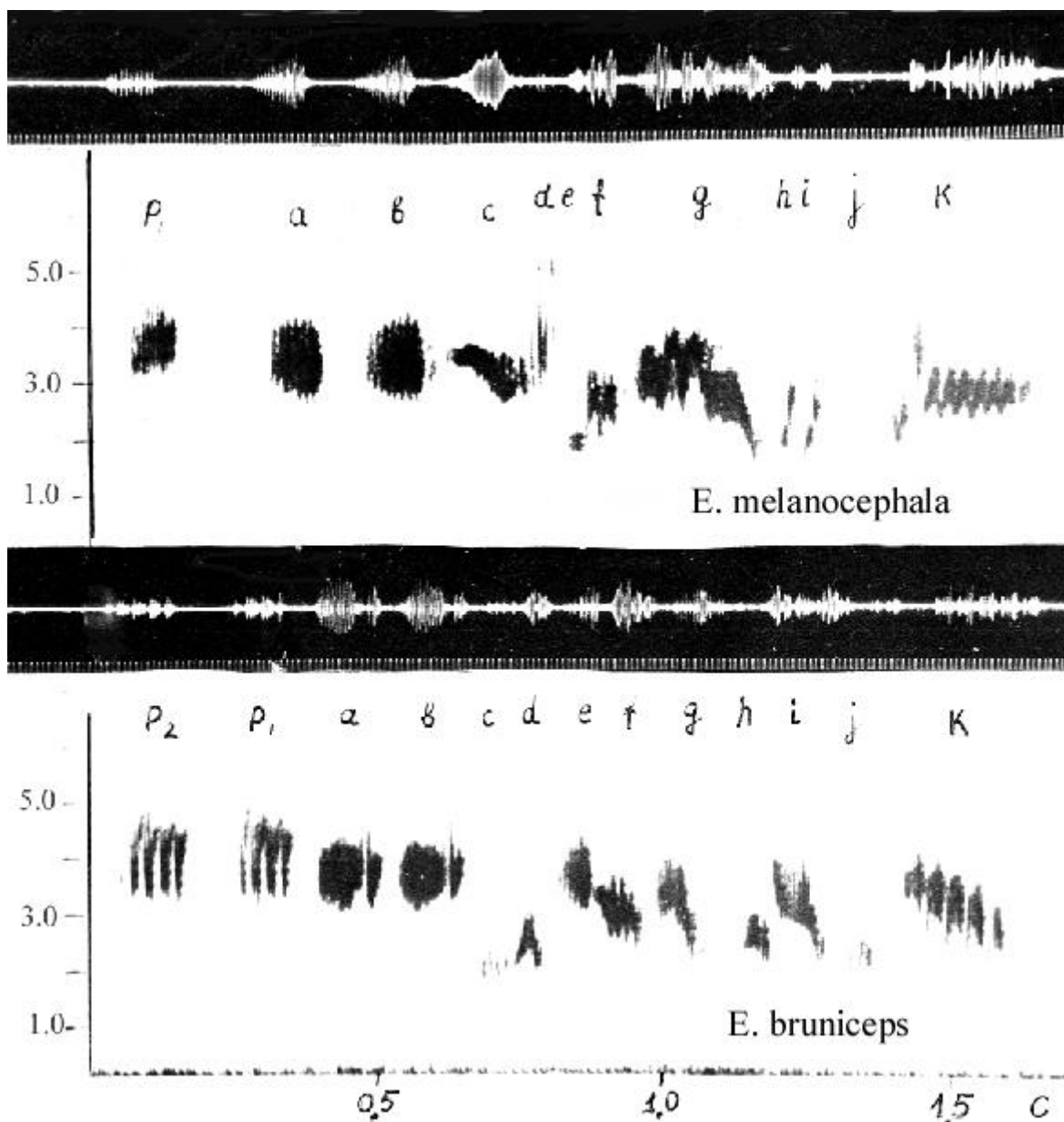


Рис.36 Условное деление на отдельные элементы брачных сигналов черноголовой и желчной овсянок

Рисунок песни обоих видов имеет много общего. Каждую из песен этих видов удаётся условно разбить на одинаковое количество слогов. Обращает на себя большое сходство временных и частотных параметров первых двух слогов.

У записанных 15 особей черноголовой овсянки песня заканчивается обязательным росчерком, обозначенным буквой "К". Этот слог составлен из трёх элементов: k_1 , k_2 , k_3 . Индивидуальные различия, возможные в этом слоге заключаются в том, что элемент k_2 может состоять из двух нот (рис. 36) или он сливается с элементом k_3 . Возможны также некоторые индивидуальные отклонения в длительности отдельных слогов или интервалов между ними, что приводит к сокращению или удлинению песни.

Обращаясь к индивидуальным различиям в песне желчной овсянки, трудно заметить отсутствие у некоторых особей конечного слога. Лишь у 40% особей этого вида удалось зафиксировать слог "К", который присутствует у всех особей черноголовой овсянки. У тех особей, где этот слог присутствует, он во многих чертах напоминает по своему рисунку аналогичный слог черноголовой овсянки. Различия заключаются в неделимости его на отдельные элементы и в последовательном падении основной частоты (рис. 36).

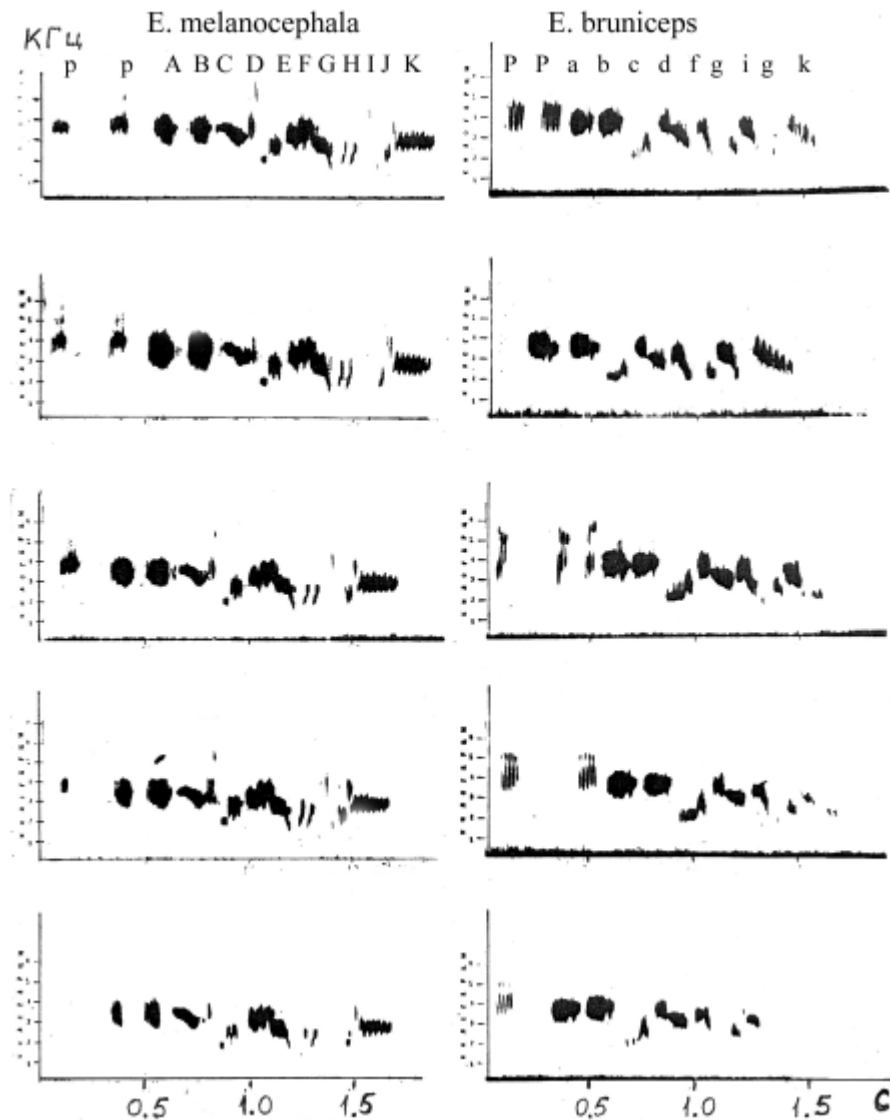


Рис.37 Сонограммы индивидуальных отличий близких видов овсянок

У отдельных особей желчной овсянки кроме последнего слога "К" иногда не воспроизводится слог "j", что может происходить и в присутствии слога "К" и без него (рис. 37).

Постоянное присутствие последнего слога в песне черноголовой овсянки и возможное его отсутствие в песне желчной овсянки позволяет предположить, что основные видовые различия их брачных сигналов коснулись именно этой ее части. Этот факт убеждает нас, что наиболее важными видовыми признаками в брачной песне рассмотренных видов овсянок являются: временные параметры первых двух слогов и общий рисунок построения всей песни.

6. Механизмы кодирования акустических сигналов

у обыкновенного скворца (*STURNUS VULGARIS*)

Сигналы обыкновенного скворца мало исследованы, хотя первые опыты по их применению были проведены еще в 1954 г. (Frings, 1954). Остается удивляться той удаче, которая позволила Фрингсу и Жамберу (1954), действовавшим вслепую, натолкнуться на звуковой сигнал, вызывающий бегство птиц, и использовать его в качестве репеллента (Наумов, Ильичев, 1965). В связи с возросшей численностью скворцов стала отчетливо проявляться их отрицательная деятельность. Появилась необходимость управлять поведением больших скоплений птиц, что и осуществляется с использованием сигнала бедствия. Предварительные наблюдения акустической связи скворцов показали, что в природе они для информации об опасности используют еще ряд сигналов, и «крик бедствия» является лишь одним из обширного набора их акустического репертуара.

Таким образом, появилась необходимость исследовать и систематизировать сигналы скворцов, что позволит, с одной стороны, расширить наши представления об их акустической коммуникации, с другой - повысить эффективность практикуемых методов акустического отпугивания скворцов.

Звуковые сигналы обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) были записаны в Казахстане на различных стадиях годового цикла. При изучении вопроса о реакции скворцов на различные акустические сигналы во время осеннего пролета были проведены полевые эксперименты с использованием методики звуковых ловушек (Thielcke, 1965). Ответная реакция оценивалась визуально. Учитывалась длительность реакции, ее направленность, затрата времени на возвращение к покинутой территории, поза птиц, ответная вокализация.

Песня является наиболее известным комплексным сигналом обыкновенного скворца. Будучи пересмешником, скворец строит свою песню с включением звуков окружающей среды. Это видовые звуки и элементы песен

различных птиц, голоса домашних млекопитающих и нередко амфибий. Однако песня скворца настолько своеобразна, что спутать ее с оригинальными песнями других видов невозможно. Ее своеобразие состоит в том, что в напевы других видов птиц скворец вплетает свои видовые звуки, которые, как будет показано ниже, имеют вполне определенную самостоятельную функцию. Во время подражательного пения обыкновенный скворец поет обычно вполголоса, свои же видовые звуки воспроизводятся им с гораздо большей силой (Мальчевский, 1959).

Песня скворца полифункциональная, поэтому ее можно услышать в любой час светлого времени суток, в любой период годового цикла. Весной они поют на пролете, еще задолго до появления в местах гнездования. Во время выкармливания птенцов песни скворцов стихают, но в местах сбора на ночевки и на ночевках птицы поют и в это время. Вообще в районе ночевок они поют круглый год. В начале июня скворцы интенсивно поют у скворечников, так как в это время они приступают ко второму гнездованию. В дальнейшем поющие скворцы встречаются у скворечников в августе и сентябре в период осеннего токования, когда уже вылинявшие птицы вновь посещают места гнездования. На осеннем пролете они поют столь же интенсивно, как и во время весеннего пролета.

В заучивании песни у воробьиных птиц существует критический период. У зяблика, например, он охватывает первые 10 месяцев жизни (Nottebohm, 1969). У скворца этот период, по-видимому, вдвое короче. Нам неоднократно приходилось наблюдать молодых скворцов с хорошо сложившейся песней уже в начале сентября. Возраст в данном случае определялся визуально по остаткам птенцового оперения. Судя по линьке, поющие птицы были в возрасте не более 4 месяцев. Такому быстрому научению песне, несомненно, способствует возможность скворцов воспроизводить самые разнообразные звуки. Исключительно стайный образ жизни, который ведут эти птицы после вылета из гнезда, помогает быстрому становлению и формированию песни.

Как видно из литературных источников, способностью пения у скворцов обладают и самцы, и самки (Herbeg, 1967). Наши наблюдения подтверждают эти данные. Однажды наблюдали пару поющих птиц, которые позже спаривались. Удалось заметить, что самка пела гораздо тише самца, причем отдельные фразы были невнятные.

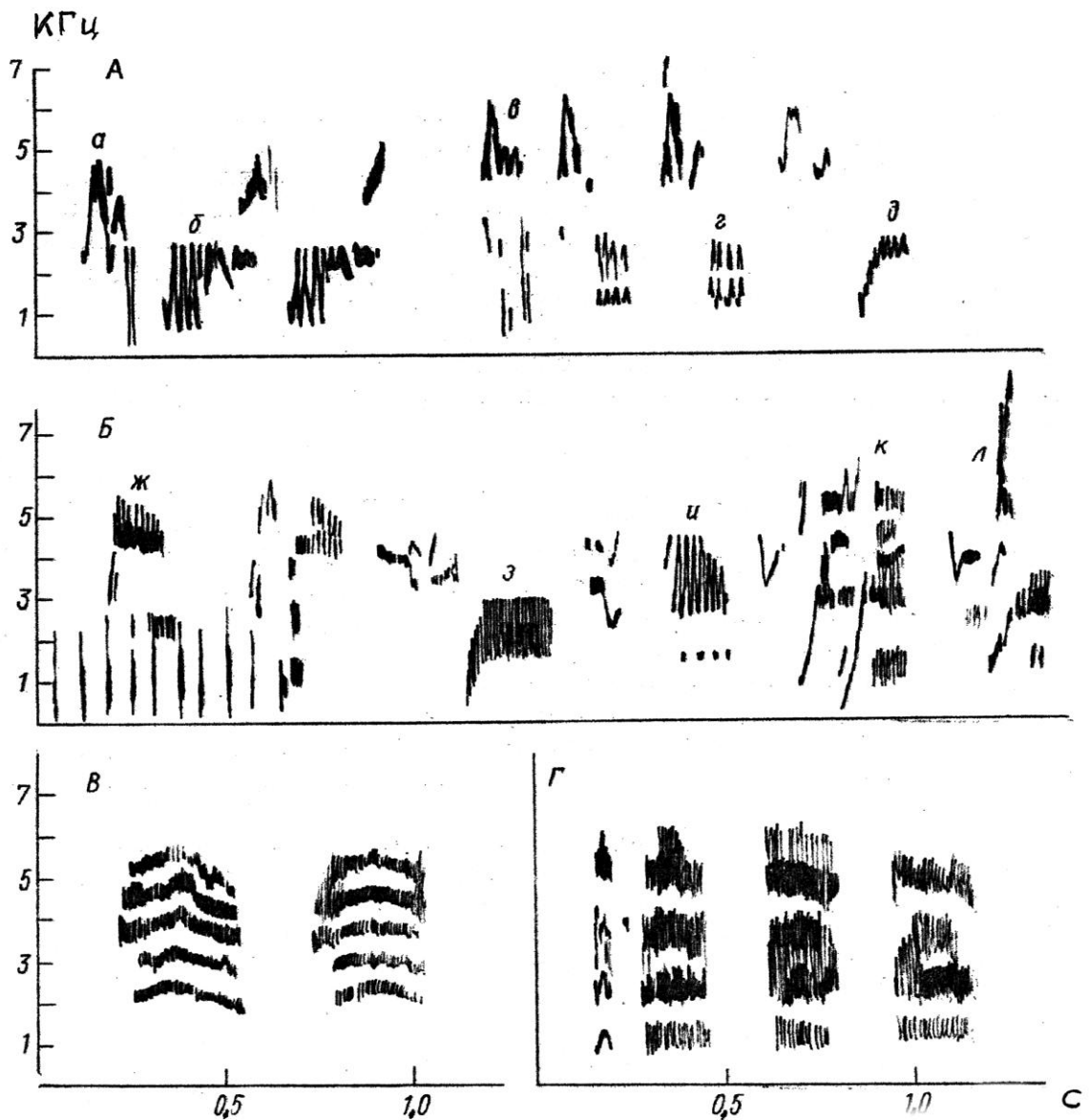


Рис. 38 Отдельные элементы песни обыкновенного скворца (А, Б); сигнал тревоги (В); сигнал бедствия (Г)

На рис. 38, А, Б приведены сонограммы отдельных фрагментов видовой песни самца. Общий частотный диапазон песни 100—8000 Гц. Характерной особенностью отдельных элементов песни является включение посылок пило-

образной формы с малым временем нарастания и спада частот (например, элементы *б, е, з, и*). Вся песня построена на использовании частотной модуляции, причем в элементах песни *б, г, е, ж, з, и* временные интервалы между отдельными импульсами постоянны и сохраняются от песни к песне. Такие элементы песни являются видовыми и постоянно присутствуют при вокализации.

Сигнал агрессии (рис.38, *Б*) отмечается во время любого агрессивного акта. Наиболее часто издается при стычках, драках за места гнездования и в других подобных ситуациях. Сигнал используется во все сезоны года самцами и самками. Звучит он как «крчч». Характерной особенностью физической структуры этого сигнала является *строгая ритмическая последовательность* отдельных элементов, каждый из которых имеет колоколообразную форму частотной модуляции со множеством гармоник, занимающих наиболее возможный для вида частотный диапазон. Такая структура сигнала, как известно, позволяет передавать информацию на большие расстояния и обладает сильным эмоциональным воздействием.

Сигнал взлета издается скворцами во время поднимания на крыло одиночек, стай, а также во время вылета гнездящихся птиц из скворечников. Сигнал отмечается во все периоды годового цикла. Издается самцами и самками. Звучит как «фрьюли... фрьюли». Воспроизводится птицами мягко, с явным флейтовым оттенком. При взлете издается обычно один раз, реже дважды и очень редко несколько раз.

По своей физической структуре сигнал взлета принципиально отличается от всех предыдущих (см. рис. 38, *В*). На сонограмме видно включение кратковременных посылок длительностью 3—4 мс с широким частотным диапазоном (300—7000 Гц) в общий рисунок сигнала длительностью более 1 сек и с основными частотами в диапазоне 1000—3000 Гц. Подобное включение кратковременной широкополосной компоненты является структурной особенностью сигнала «взлета» и направлено на быструю ответную поведенческую реакцию партнеров при его издавании.

Сигналы, извещающие об опасности, широко распространены в акустических связях скворцов. Как показали наблюдения, в определенных условиях используются четыре таких сигнала. Основным сигналом тревоги издается во время непосредственной угрозы стае, отдельной особи, гнезду с птенцами (очень редко с кладкой). Звучит он как «чвик». Интервалы между отдельными сигналами определяются степенью возбуждения. Сильно обеспокоенный скворец так часто повторяет «чвик ...чвик... чвик», что трудно различать отдельные звуки. С уменьшением опасности сигналы подаются реже, интервалы между ними увеличиваются. Многократное повторение сигнала тревоги легко услышать в гнездовой период с появлением птенцов, когда потревоженные родители с громкими криками летают вокруг гнезда. На весеннем и осеннем пролетах, во время летних кочевок и на кормежке при виде опасности сигнал звучит отрывисто, вызывая взлет птиц. В больших пролетных стаях сигнал повторяется отдельными особями по мере продвижения над местом опасности. Подобное явление наблюдалось во время пролета стай у ловчих сетей. Характерно, что скворцы реагируют одним и тем же сигналом на различные раздражители (человек, кошка, ястреб-перепелятник и т. д.).

Частотный диапазон сигнала тревоги (см. рис. 38,*В*) располагается в пределах 2000—6000 Гц. Длительность отдельной посылки составляет 250—300 мс. По своей физической структуре сигнал тревоги характерен для всех видов птиц: множество гармоник практически равной интенсивности с ясно различимой частотной модуляцией пилообразной формы в пределах каждой гармоники. Подобная структура сигнала при высокой интенсивности позволяет передать на значительное расстояние тревожное состояние птицы.

В гнездовой период после вылупления птенцов скворцы наряду с сигналом тревоги применяют другой звук, условно названный нами «предупреждающий об опасности» (Сема, 1971). Сигнал издается только при общении взрослых птиц с птенцами у гнезда. Звучит он как «кршш» и используется в тех случаях, когда гнезду с птенцами не угрожает явная опасность, но она существ-

вует поблизости от него. В зависимости от возбуждения птицы изменяется интервал между отдельными посылками: резко сокращается при нарастании опасности. Как и сигнал тревоги, он не зависит от раздражителя. Характерной особенностью этого сигнала является то, что среди всего акустического репертуара скворца он является единственным, несущим ярко выраженный сезонный характер: вне периода гнездования сигнал предупреждения не отмечали.

В гнездовой период скворцы наряду с чистыми сигналами опасности часто используют комбинацию сигналов тревоги и предупреждения об опасности. В частности, с увеличением опасности у гнезда сигнал предупреждения начинает перемежаться с криком тревоги «кршш ... чвик ... кршш ... чвик», а при явной опасности издается только последний (см. рис. 38, А). Снижение угрожаемого положения у гнезда влечет за собой смену криков в обратном порядке. Описанная комбинация сигналов применяется только в гнездовой период.

Сонографический анализ сигнала предупреждения об опасности (см. рис. 38, А) показывает, что принципы его построения подобны сигналам тревоги: комбинация гармоник с пилообразной частотной модуляцией в пределах каждой гармоники. Но в то же время он имеет и специфический характер. Наибольшая интенсивность сигнала падает на его высокочастотную компоненту, расположенную в диапазоне 5000—6000 Гц. Такая структурная особенность сигнала направлена, по-видимому, на локальный диапазон передачи акустической информации.

Сигнал «бедствия» издается при непосредственном воздействии на птицу болевого раздражителя любого происхождения. По звучанию он более всего напоминает визг свиньи (см. рис. 38, Г). Издается самцами и самками. Сигнал бедствия в природных условиях нами не отмечен. Структурные особенности его таковы, что являются квинтэссенцией всех тревожных сигналов: максимально расширяется частотный диапазон, достигает предела интенсивность сигнала, частота повторения отдельных посылок, до предела сжимается интер-

вал между отдельными пиками в пилообразной форме частотной модуляции гармоник. Подобный сигнал бедствия является классическим как для неворобьиных, так и для воробьиных птиц (Звонов, Тихонов, 1981, 1982).

«Протестующий сигнал» самки отмечался однажды за все время наблюдений. На кормежке самец делал попытку к спариванию, на что самка реагировала громким верещанием «ир-ир-ир...». Сигнал удивления отмечался однажды в период строительства гнезда. «Хозяин» прилетел со строительным материалом, а в гнезде в это время находился другой самец. В летке они неожиданно столкнулись. Прилетевшая птица издала сигнал удивления «и-и-и».

Пение птиц в свете известных данных биоакустики несет три основные функции (Thielcke, 1962): привлечение партнера для размножения, информация о занятости участка — отпугивание других птиц, связь между членами популяции и синхронизация их действий. Первый и последний пункты этого положения целиком относятся к пению скворца, второй подтверждения не находит.

Скворцы поют во все периоды годового цикла. Наиболее важным из них является период размножения. Известно, что место для гнездования выбирает самец. Он чистит скворечник, приносит строительный материал и только после этого привлекает самку. Привлекающее значение весенней песни самца в данном случае не вызывает сомнения, поскольку именно самки прилетают к самцу. Как показали многочисленные наблюдения, песня самца привлекает самку не только к гнездованию, но и к спариванию. Таким образом, проявляется важнейшая функция песни скворца — привлечение партнера для размножения. Отмеченное нами в этот период пение самки является, по-видимому, выражением ее повышенного эмоционального состояния.

При выборе места для гнездования самцы поют не только тогда, когда приступают к постройке гнезда. Поют они сразу же при появлении у подходящего для гнездования места. Уже здесь проявляется другая функция песни — связь между членами популяции. К поющей птице подлетает множество дру-

гих скворцов, а затем остается только одна самка. Отсюда видно, что две описанные функции песни тесно переплетаются, и каждый отдельный случай необходимо оценивать по сложившейся ситуации.

Функция связи между отдельными членами популяции с помощью вокализации осуществляется не только у мест гнездования. Стаи скворцов на дневном отдыхе и у ночевок всегда привлекают своим шумом, который складывается из песен членов стаи. Такое «хоровое» пение привлекает пролетные стаи и способствует концентрации птиц на отдыхе. Привлекающая функция стайного пения подтверждена в экспериментах В. Д. Терновского и О. Г. Терновской (1970). Транслируя шум стаи, им удалось осадить пролетные скопления на новые места ночевок. 13/IX 1973 г. в 18 ч нами проводились подобные работы на винограднике в Джамбульской области. В течение 20 мин транслировалась весенняя песня туркестанского подвида обыкновенного скворца. Пролетные стаи замедляли пролет; часть птиц приземлялась на озвученное поле. Несколько особей подлетало к источнику звука. Всего у громкоговорителя собралось около 100 птиц. Последующие громкие акустические щелчки разогнали это небольшое скопление. Конечно, выбранным способом привлечь большое скопление скворцов на места обычных кормежек не удалось, так как в это время суток большинство птиц уже летело в сторону ночевок. Однако сам факт осаживания птиц на озвученную территорию и подлет к источнику звука подтверждают привлекающее действие песни. Из литературных источников известно, что привлекающим элементом в песне скворца является свист глиссандо (Perdeck, 1967). В Голландии, используя трансляцию этого элемента песни, проводят массовый отлов скворцов во время их осеннего пролета.

Таким образом, основная функция песни скворца — привлечение партнера для размножения и поддержание акустической связи между членами популяции. Однако ошибочно будет считать, что песня скворца обусловлена лишь функциональной необходимостью и исполняется исключительно в целях осуществления акустической связи. Наблюдая за одиночно поющими птицами

весной и осенью, в природе и в неволе, убеждаешься, что песня — внешнее проявление физиологического состояния и эмоционального настроения птицы.

Сигнал агрессии используется при защите гнездового участка, места отдыха, во время любой формы агрессивного поведения. Причем издается при нападении и защите. Трансляция сигнала как репеллентного на винограднике не вызывает ответной реакции у скворцов. Этот факт позволяет отнести сигнал к ситуативным, направленным.

Сигнал взлета проверялся в полевых экспериментах 14/IX 1972 г. утром на виноградниках в качестве репеллентного. Шесть трансляций были направлены на стаи кормящихся скворцов (около 800 особей) и пять — на скворцов при посадке на виноградник (около 1000 особей). Во всех случаях трансляция сигнала вызывала ответную реакцию скворцов. Подлетающие птицы значительно увеличивали скорость полета, меняя направление резко вверх; сидящие скворцы молча взлетали. Несмотря на ярко выраженную ответную реакцию скворцов, этот сигнал нельзя отнести к направленным, так как издается он не только в группах птиц, но и при парном контакте. В связи с этим мы относим сигнал взлета к сопутствующим ненаправленным.

Сигнал тревоги имеет свою специфику звучания и строго определенный биологический смысл, поэтому относится к сигнализационным. Полевые эксперименты с воспроизведением магнитофонных записей этого сигнала проводились в августе—сентябре 1974 г. на виноградниках. После трансляции сигнала птицы покидали виноградники.

Степень опасности кодируется частотой повторения отдельных посылок: чем больше опасность для особи, тем чаще повторяется сигнал. В этом кроется трудность магнитофонной записи этого сигнала в природе. Необходимы идеальные условия для записи и в то же время наличие тревожной ситуации для получения сигнала скворца. По этим причинам мы не могли иметь набор записей сигнала тревоги, хотя бы в общих чертах обеспечивающих создание эффекта нарастающей опасности. Однако визуальные наблюдения и результаты

экспериментов в природе подтверждают строгую биологическую направленность сигнала. Сигнал, предупреждающий об опасности, применяется только в общении взрослых птиц с птенцами. Функция неясна. Возможно, выполняет роль оповещения птенцов о смене ситуации у гнезда (появление человека и т. д.).

Сигнал бедствия в акустических связях скворцов не отмечен и вызвать его можно только болевым раздражением. Отличительной особенностью сигнала является то, что при его трансляции скворцы обнаруживают четкую ответную реакцию бегства. Причем реакция не является простым безусловно рефлекторным актом, а сложной комплексной биологической реакцией, включающей как очень важный компонент ориентировочный комплекс (Вилкс, 1964). По нашим наблюдениям, сигнал бедствия является ненаправленным, сопутствующим, конкретно никому не адресованным.

Сигнал бедствия широко применяется в практике как репеллент. В Казахстане нами был опробован и внедрен в производство для защиты виноградников от вредного воздействия скворцов во время осеннего пролета в юго-восточных областях. Производственное применение сигнала бедствия показало, что эффективность трансляции в среднем составляет 90%. В результате виноград практически не повреждается скворцами.

7. Цифровой код в передаче акустической информации на примере соловьиной широкохвостки (*Cettia cetti*)

Накопившийся на сегодняшний день материал в какой-то степени убеждает, что акустические сигналы птиц имеют физическую структуру, которая позволяет значительно видоизменить сигнал, придавая ему видовые и индивидуальные признаки. Основными категориями здесь выступают частотные признаки и временные параметры. Вопрос интенсивности сигнала или его отдельных компонент носит скорее характер передачи эмоционального состояния птицы и не выполняет видовых или индивидуальных признаков.

Звукоиздающий аппарат птиц является достаточно строго детерминированной системой по частотному диапазону воспроизводимых звуков, так как полностью определяется морфологическими структурами, участвующими в звукообразовании: длина и диаметр трахеи, объем воздушных мешков, размеры и толщина тимпанальной мембраны сирикса и т. д. Ими в значительной степени определяются частотные различия голосов отдельных видов, если они не специализированы на издавание, например, ультразвуковых сигналов. Анализ голосов большинства видов птиц показывает, что их частотные диапазоны достаточно сильно перекрываются, так как сильно перекрываются морфологические предпосылки образования голоса.

Обращаясь к работам, выявляющим возможности слуховой системы к восприятию частотного диапазона, нетрудно заметить, что его границы значительно шире воспроизводимых данным видом частот, т. е. слуховая система опережает в этом отношении генерирующую систему и является эволюционной предпосылкой изменчивости звуковых сигналов, с одной стороны, и возможностью восприятия акустических сигналов соседей — с другой.

Поскольку границы частотного диапазона звукоиздающей системы ограничены морфологическими структурами данного вида, то этот признак, естественно, несет видовую окраску, так как и слуховая система настроена в первую очередь на восприятие частотного диапазона акустических сигналов своего вида. Но, как мы видели, частотные диапазоны многих видов и даже симпатричных перекрываются, и обеспечить надежный акустический изолирующий механизм по этому признаку достаточно сложно. Более того, перекрытие частотных диапазонов наблюдается и у различных видов, населяющих один биотоп.

Наиболее сложная задача—создание по частотным признакам индивидуальных различий. В пределах одного вида, естественно, морфологические структуры настолько близки, что обеспечение индивидуальных различий по частотному диапазону является практически невыполнимой задачей.

С целью выяснения механизма, обеспечивающего индивидуальное акустическое опознавание в пределах одного вида, была произведена запись видовой территориальной песни соловьиной широкохвостки (*Cettia cetti*) в гнездовой период. В этот период у данного вида существует четкое территориальное разграничение на участки, и каждый самец, облетая свою территорию, исполняет видовую рекламирующую песню, обозначая территориальные границы своего участка. На наш слух песни всех особей похожи и мы легко этот вид по песне отличаем от других видов. Однако каждый самец исполняет индивидуальную песню, благодаря которой маркирует свой территориальный участок.

Запись голоса проводилась в Астраханском заповеднике в сезон 1982 г. с лодки, на которой объезжалась длинная намывная коса, поросшая кустарником и ивами. В этой посадке гнездились широкохвостки так, что каждый территориальный участок занимал от 40 до 100 м вдоль берега.

Таким образом, за один объезд обеспечивалась возможность записать последовательно до 20 особей. Кроме того, ежедневно в течение 3 недель проводили запись двух особей, гнездовой участок которых располагался вблизи стационара.

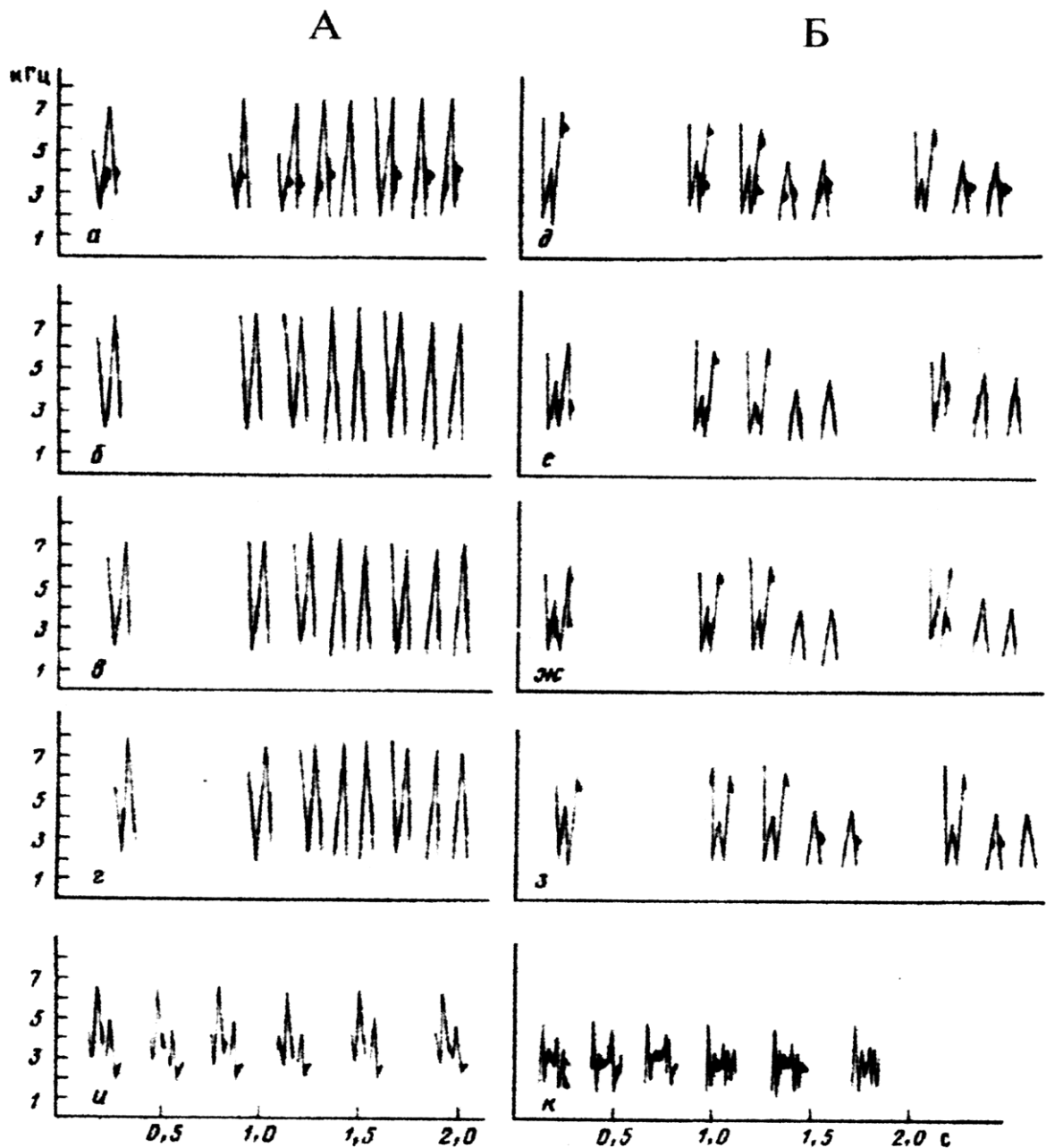


Рис. 39 Видовые песни двух особей (А и Б) *Cettia cetti*, записанных с интервалом в 4 дня. и, к - их тревожные сигналы

На рис. 39 представлены сонограммы двух особей, запись видовых песен которых проводили ежедневно, и представлены записи, которые сделаны через каждые 4 дня. Эти записи проводили со 2 по 18 мая. В это время происходит откладывание яиц и начинается их насиживание, т. е. это тот период, когда пары устойчивы и охрана индивидуального гнездового участка является важной биологической функцией. В то же время это тот период, когда еще воз-

При рассмотрении индивидуальных особенностей территориальной песни самца Y (рис. 39, д—з) видно, что ее территориальная песня также состоит из 8 слогов. Прослеживается та же особенность — интервал между 1-м и 2-м слогом значительно больше, чем между остальными слогами. Однако по сравнению с самцом X интервал между 5-м и 6-м слогом увеличен. Увеличена и длительность всей песни. Цифровые данные приведены в табл. 4

Таблица 4

Индивидуальные отличия цифровых значений временных параметров территориальных песен 10 особей Cettia Cetti одной популяции

	Колич. слогов	Длительность песни, мс	Длительность слогов, мс											
			1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	6-го	7-го	8-го	9-го	10-го	11-го	12-
<i>a</i>	11	200	9	11	11	7	7	10	7	7	9	7	7	
<i>б</i>	11	254	12	14	15	8	8	13	8	8	11	9	9	
<i>в</i>	11	211	10	10	7	7	7	5	4	10	8	9	8	
<i>г</i>	13	277	7	7	7	6	6	3	3	10	8	8	7	7
<i>д</i>	11	220	9	10	9	5	5	10	5	6	9	5	5	5
<i>e</i>	8	221	10	9	8	10	8	12	10	12				
<i>ж</i>	8	245	16	14	15	13	10	11	13	11	11			
<i>з</i>	8	157	10	12	10	7	6	9	8	7				
<i>и</i>	10	192	12	11	8	10	11	10	8	11	6	11		
<i>к</i>	10	190	7	8	7	7	5	6	7	6	5	5		

	Длительность интервалов, мс											
	1-го	2-	3-	4-го	5-	6-	7-го	8-	9-го	10-го	11-го	12-
<i>a</i>	50	18	5	3	7	5	3	9	5	3		
<i>б</i>	53	11	4	5	21	5	5	28	4	3		
<i>в</i>	45	8	7	5	9	5	25	2	18	2		
<i>г</i>	54	10	7	7	11	7	32	3	28	3	24	5
<i>д</i>	49	11	8	8	10	7	7	27	7	8		
<i>e</i>	60	14	8	6	41	7	6					
<i>ж</i>	62	14	6	5	41	9	5					
<i>з</i>	48	12	5	4	11	5	3					
<i>и</i>	16	5	4	16	7	4	30	5	7			
<i>к</i>	51	13	7	5	8	8	5	15	15			

Наглядно видно строгое сохранение индивидуальных особенностей песни в течение всего гнездового периода, но уже своих собственных, отличающихся от первой особи. Из сравнения песен этих двух особей видно, что видовая информация в территориальной песне этого вида, по-видимому, определяется заданным частотным диапазоном и последовательностью слогов определенной длительности и интервалов между ними, которые, с одной стороны, несут видовую информацию (интервал между 1-м и 2-м слогом всегда больше, чем между 2-м и 3-м), а с другой стороны - индивидуальную информацию, которая заключается в строгом сохранении временных интервалов у отдельной особи.

Для сравнения на рис. 39, и, к представлены тревожные сигналы этих особей. Оба сигнала строятся на ритмической основе с некоторым увеличением длительности интервалов между слогами к их концу у обеих особей. В этих сигналах ярко выражена тенденция к близости их временных структур, так как они в противоположность территориальным песням несут информацию не только для своего партнера, но и для соседних особей и видов, извещая об опасности, что естественно, сближает их по своей структуре.

Проследившая индивидуальные особенности двух самцов в течение всего брачного периода, мы попытались затем выяснить, как широко изменчивость по временным параметрам территориальной песни, да и по количеству слогов, представлена в отдельной популяции этого вида.

На рис.40 отображены сонограммы территориальных песен десяти самцов, которые являются соседями по участкам.

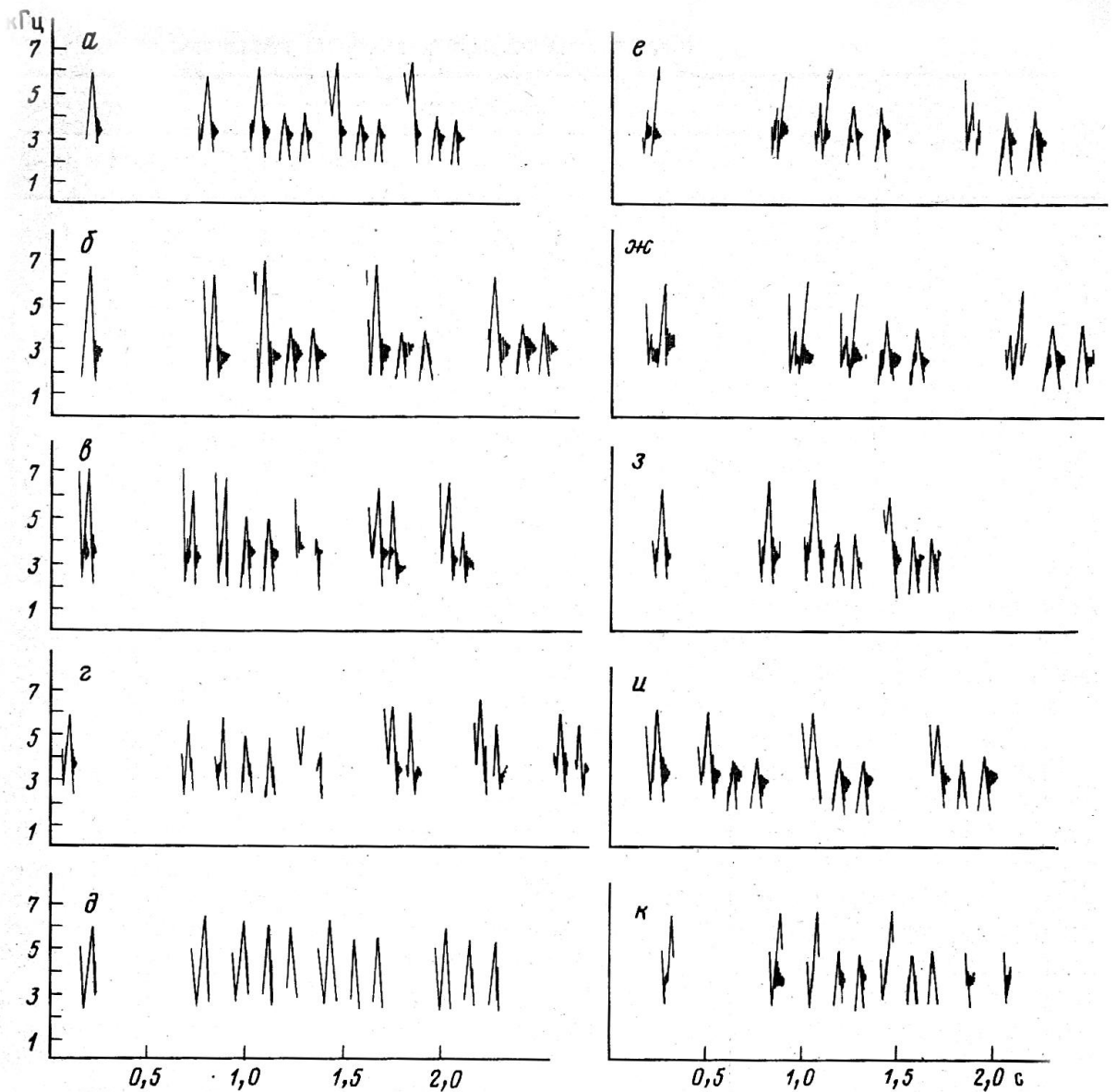


Рис. 40 Видовая песня 10 особей *Cettia cetti*

Из рисунка видно, что все особи данного вида непременно различаются по ритмической структуре и не различаются по частотному диапазону. Различия по временным параметрам строятся на количественной основе, представлял довольно пеструю картину «выбора» отдельными самцами индивидуальных особенностей, которые в отношении различий в длительности интервалов между слогами могут приходиться на различные участки песни. Так, у самцов *a* и *б* песня построена таким образом, что увеличенные интервалы приходятся на участки между 2-м и 3-м слогами, а также на участки между 5 и 6-м и 8—9-м. При равном количестве слогов — 11 и одинаковом

расположении увеличенных интервалов территориальная песня самца *б* длиннее и длительнее отдельные слоги, что объективно измеряется в цифровой форме (табл. 4).

Близки по своей структуре территориальные песни самцов *в* и *г*. Увеличенные интервалы приходятся на участки между слогами 7—8 и 9—10. Но, во-первых, у особи *г* большой интервал между первыми двумя слогами, длительнее вся песня, а, кроме того, добавляется еще два слога, увеличивая ее индивидуальные отличия до трех количественных, т. е. цифровых данных. Те же отличия прослеживаются и между особями *е* и *ж* с той лишь разницей, что у особи *ж* нет дополнительных слогов. Кроме того, у этих особей не по 11 слогов, а лишь по 8. Еще более плотное временное построение из тех же 8 слогов у особи *з*. Эта песня самая компактная из всех представленных на рисунке. Интересна по своей структуре территориальная песня самца *и*. В ней наименьший по длительности интервал между первыми двумя слогами. И хотя он незначителен, однако все же больше, чем между 2-м и 3-м слогом.

Таким образом, у всех самцов широкохвостки одной популяции обнаружены различия в территориальной песне, которые выражаются либо в количественном (цифровом) составе слогов (от 8 до 11), либо во временных интервалах между отдельными слогами или длительностью самих слогов, что также можно представить в цифровом выражении.

Однако при всех различиях представленных территориальных песен нетрудно заметить и сходство, которое определяет видовую принадлежность,— интервал между первыми двумя слогами всегда больше, чем между 2-м и 3-м, и этот важный фактор видовой принадлежности вынесен в начало песни, а индивидуальные различия следуют в ее продолжении. Кроме того, все песни располагаются в одном частотном диапазоне. В отношении частотной модуляции слогов можно сказать, что она также выполняет видовую функцию, так как в каждом из слогов есть девиация частоты от наивысшей к наименьшей и наоборот у любой особи. Не исключено, что форма частотной модуляции несет также определенные индивиду-

альные отличия, однако у многих особей она подобна и поэтому выполнять индивидуальные функции может только в совокупности с временными различиями в интервалах и длительностях слогов. Но даже если принимать во внимание различия в рисунке частотной модуляции, то это также выразится в цифровой форме.

Исходя из полученных данных, нетрудно убедиться, что широкохвостка передает индивидуальную акустическую информацию в виде цифрового кода.

8. ПЕСНЯ ГИБРИДА БРИЛЛИАНТОВОЙ (*STAGONOPLEURA GUTTATA* (SHAW.) И ЯПОНСКОЙ (*LONCHURA STRIATA* VAR. *DOMESTICA*) АМАДИН

В этой главе мы попытаемся выяснить, какие структуры сигнала наследуются, а какие развиваются в процессе обучения. В литературе имеется незначительное количество работ, исследующих наследственные акустические признаки у гибридов (Формозов, 1986; Guttinger, 1978; Wolfgramm, Guttinger, 1980; Guttinger, Clauss, 1982; Green, 1982, и др.). Эти работы проводили как на земноводных, так и на птицах и млекопитающих. Основное внимание уделялось наследованию частотного диапазона и ритмического построения акустического сигнала.

Нами был выбран межродовой гибрид самца бриллиантовой и самки японской амадин. Гибрид получен в условиях клеточного содержания и подробно описан ранее (Морозов, Остапенко, 1988). Следует отметить, что это довольно редкий случай гибридизации воскоклювых ткачиков, относящихся к разным родам, обитающих на разных континентах и имеющих значительные различия в характере полового поведения и в песне. Так, бриллиантовая амадина распространена на востоке Австралии в травянистых степях с редкой порослью деревьев и кустарников. Гнезда крупные, овальной формы, с большим летком, расположены в густых ветвях деревьев. Иногда бриллиантовые амадины занимают крупные гнезда других видов птиц, изредка гнез-

дятся, вблизи построек человека. Поселяются небольшими колониями, до 10—12 гнезд на одном дереве. С другой стороны, японская амадина издавна содержится в клетках. В Европе она появилась в 1700 г., куда была завезена из Японии и Китая. В течение сотен лет она содержалась в странах Дальнего Востока в качестве декоративной птицы. Ее предки—бронзовые амадины—обитают на Филиппинских островах, а также населяют Южную Азию и острова Индо-Малайского архипелага. Острохвостая бронзовая амадина *Lonchura striata acuticauda*—одна из предков японской амадины, обитает в бамбуковых зарослях, на лесных полянах и опушках, на окраинах рисовых полей, а также в храмовых садах и парках. Живёт как в низинах, так и в горах на высоте до 2000 м над уровнем моря. Гнездо строит, в траве, кустах и на деревьях. Гнездо яйцевидной формы с боковым летком. В основном гнездовой материал содержит листья и стебли трав. К настоящему времени известно свыше 25 типов гибридов японской амадины с представителями подсемейства воскоклювых ткачиков. Из них лишь близкородственные гибриды являются фертильными, остальные бесплодны. Гибрид, обследованный нами, был также бесплоден (Морозов, Остапенко, 1988).

Гибрид-самец выращивался в условиях звукового окружения. В одном помещении с ним содержали самцов и самок японской и бриллиантовой амадин, а также другие виды ткачиков, горлиц и попугаев. Окраской гибрид слабо напоминал своих родителей. Голова и верхняя часть тела у него темно-коричневые с винным оттенком; уздечка и горло черно-бурые, брюхо белое, на груди, боках и нижних кроющих, перьях хвоста -чешуйчатый рисунок. Крылья и рулевые коричнево-бурые, хвост заострен, надхвостье бордовое. Клюв оранжево-красный, ноги желто-бурые. По размерам гибрид несколько крупнее японской амадины, а по поведению и в особенности по наличию агрессивности напоминает бриллиантовую амадину. Его песня довольно громкая и звучная и может быть описана следующим образом: тихое «че-че-че-че-че», затем громкое «чиу-чиу-чиу, трааа-та-та-та-та-та-та» (запись песни хранится в фонотеке голосов животных Московского университета). Повто-

рять песню гибрид может без перерыва 2-3 раза, но не чаще. Песня воспроизводится 1 раз, затем следует более или менее длительная пауза. Для сравнительного описания было записано пять особей японской амадины и одна особь бриллиантовой амадины. В качестве иллюстрации приводим сонограммы двух особей японской амадины, одной особи бриллиантовой амадины и гибрида. Поскольку песни этих видов продолжительны, приводятся отдельные, наиболее характерные фрагменты песен.

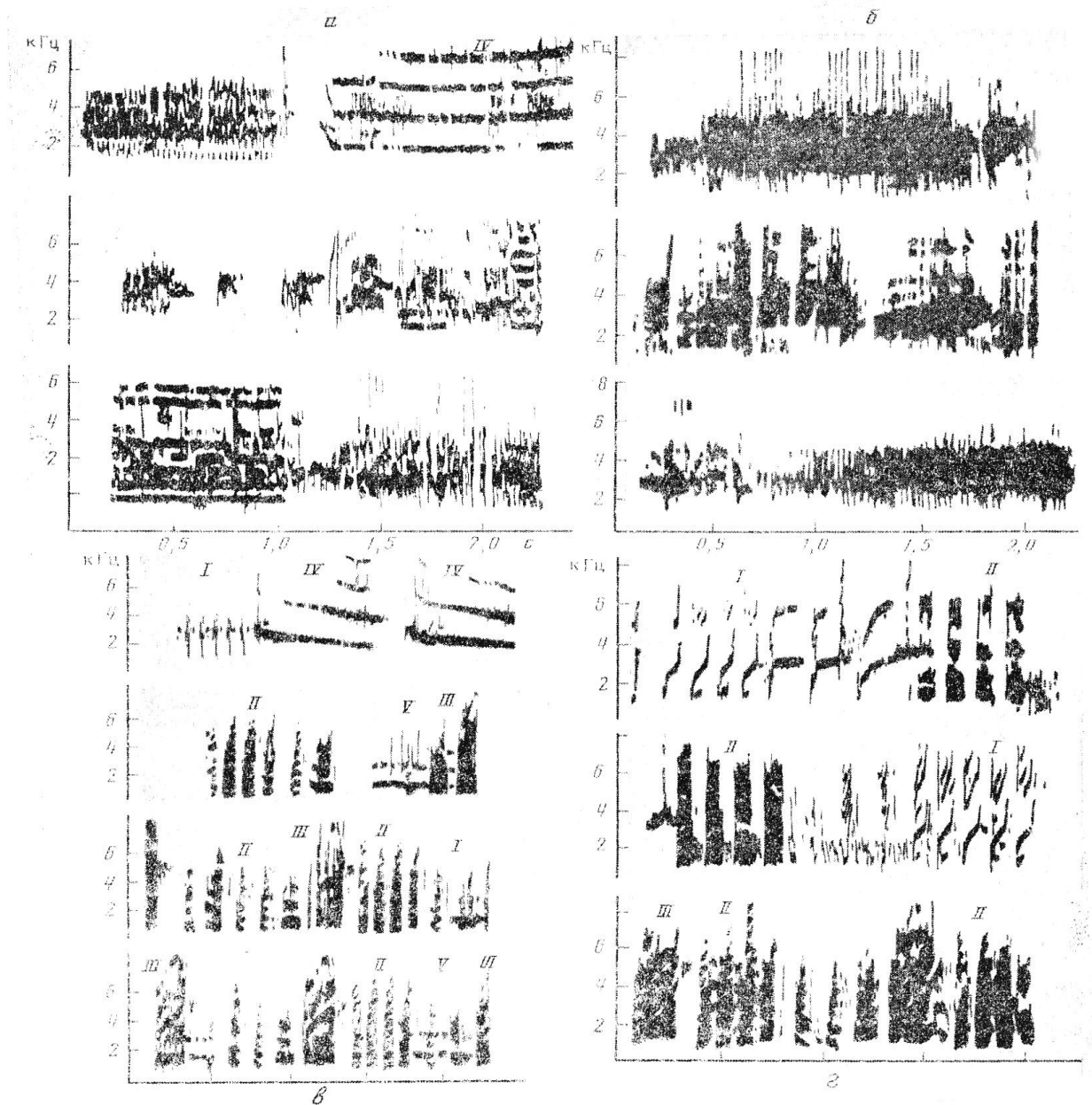


Рис.41 Сонограммы песен японской, бриллиантовой амадин и их гибрида: а ,б – отдельные элементы песни бриллиантовой амадины, в - элементы песни первой особи японской амадины, 2- элементы песни второй особи японской амадины

На рисунке 41 *а, б* представлены сонограммы песен бриллиантовой амадины. Характерной особенностью этих песен является преимущественно шумовой характер сигналов с длительностью от 1 до 2 с. Частотный диапазон располагается в пределах 0,5— 8,0 КГц с основной частотой в диапазоне 3,5—3,8 КГц. Отдельные фрагменты песни представляют собой гармонические посылки с числом гармоник от 4 до 7. Длительность таких фрагментов колеблется от 0,1 до 1,5 с. Гармоники располагаются на частотах 2, 4, 6, 8 КГц и во временном диапазоне стабильны по частоте. Весь ритмический характер песни складывается хаотическим чередованием шумовых и гармонических посылок. Именно на этом, вероятно, и строятся видовые акустические признаки бриллиантовой амадины.

Иной характер песни у японской амадины (рис. 41 *в, г*). И хотя частотный диапазон песни точно совпадает с таковым у бриллиантовой амадины, построение отдельных компонентов песни резко отличается. И основное отличие выражено в достаточно определенном ритмическом характере построения как отдельных компонентов песни, так и всей ее последовательности. У обеих особей имеются трели, построенные из коротких (до 40 мс) импульсов (фрагмент I). Значительное место в песне занимают фрагменты, составленные из двух-четырех импульсов, длительность каждого до 100 мс, общая длительность фрагмента до 500 мс (фрагмент II). Каждый импульс— набор гармоник (до девяти). Следующую категорию составляют короткие шумовые импульсы до 200 мс, которые в виде разрядки вставлены в общий рисунок песни (см. фрагмент III).

Последний элемент, который всегда имеется в песне японской амадины— длительные импульсы из трех-четырех гармоник с падающей во времени частотой. Частотные составляющие этих гармоник - 3, 5, 7 КГц с падением до 2, 4, 6 КГц в конце импульса. Длительность этих компонентов 700-750 мс (фрагмент IV). Имеются еще низкочастотные элементы с основной частотой 1,2 КГц (фрагмент V) и длительностью до 400 мс, которые могут быть представлены двумя гармониками (1,2 и 2,4 КГц).

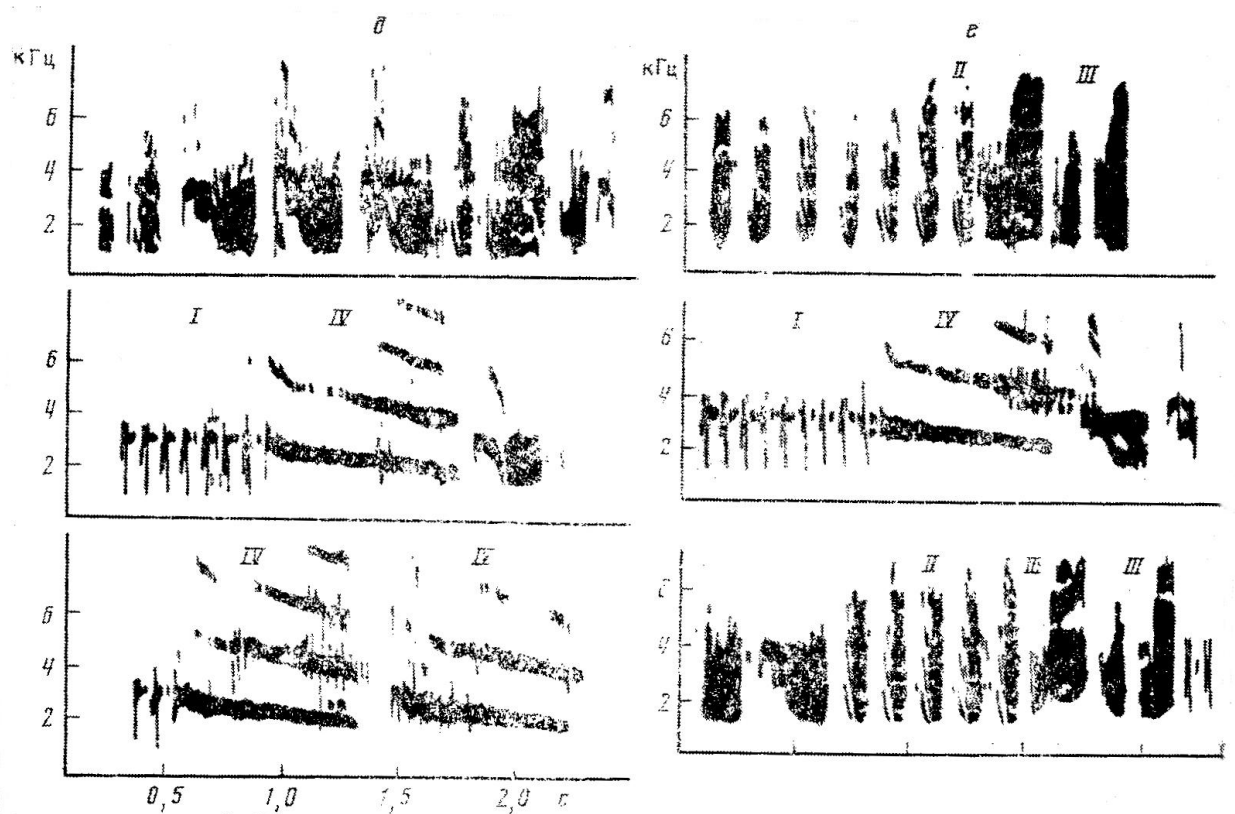


Рис. 42 Отдельные элементы песни гибрида

Отдельные элементы песни гибрида представлены на рисунке 42 *д, е*. Сонограммы показывают, что как общий рисунок построения песни, так и его отдельные элементы наследованы от японской амадины, которая в родительской паре была представлена самкой. Наиболее ярко наследуется ритмический характер отдельных элементов (фрагменты I, II). Ярко выражен переход от фрагмента I к IV, который имеется и у японской амадины. Построение фрагмента IV у гибрида полностью совпадает с таковым у японской амадины, хотя сходный элемент имеется и у бриллиантовой амадины. Однако у последней частота во времени постоянна, а у гибрида, как и у японской амадины, она падает во времени. Отчетливое наследование от японской амадины прослеживается во фрагменте II. И не только в его ритмическом характере, но и в гармоническом построении. Не помеченные на рисунке фрагменты песни гибрида носят скорее шумовой характер и по своей длительности ближе к подобным элементам у японской амадины (III), чем у бриллиантовой, длительность которых в 4—7 раз больше, чем у гибрида. На слух песни

разных особей японской амадины отличаются почином и отдельными шумовыми фрагментами. В песне гибрида угадываются трелька, характерная для песни бриллиантовой амадины, и почин, сходный с таковым в песне японской амадины.

Таким образом, анализ песни бриллиантовой, японской амадин и их гибрида показал, что в нашем случае гибрид в большей степени наследует элементы песни материнской стороны, т. е. японской амадины. Наследуется ритмический характер как всей песни, так и отдельных ее элементов. Вероятно, именно ритмический характер наиболее полно наследуется генетически. И если в паре один партнер с шумовым характером песни, а у другого песня более структурирована, то именно эта черта скорее наследуется. Именно это имеет в виду Гюттингер (Guttinger, 1978), рассматривая песни вьюрков и их гибридов. Он считает, что временной план построения песни определяется генетически и не может быть изменен в процессе индивидуального обучения.

Индивидуальное распознавание по голосу обыкновенного, японского и гибридного перепелов (Collins, Goldsmith, 1998) показало, что особи и подвиды лучше всего распознаются по параметрам, описывающим временную структуру сигнала.

9. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ И МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ "КРИКОВ БЕДСТВИЯ" ПТИЦ

«Крики бедствия» птиц до сих пор являются главным средством направленного воздействия на поведение птиц и широко используются для их отпугивания от хозяйственно важных объектов. В связи с этим мы проанализировали магнитофонные записи 14 видов птиц, принадлежащих к 4 отрядам и 7 семействам.

Анализ выявил принципиальное сходство структурной организации криков бедствия, во-первых, у представителей различных систематических групп, в том числе и далеких в эволюционном и экологическом отношении,

во-вторых, у птенцов и взрослых птиц. Анализируемые крики бедствия в записи имеют вид повторяющихся широкополосных импульсов с крутыми фронтами (рис.43).

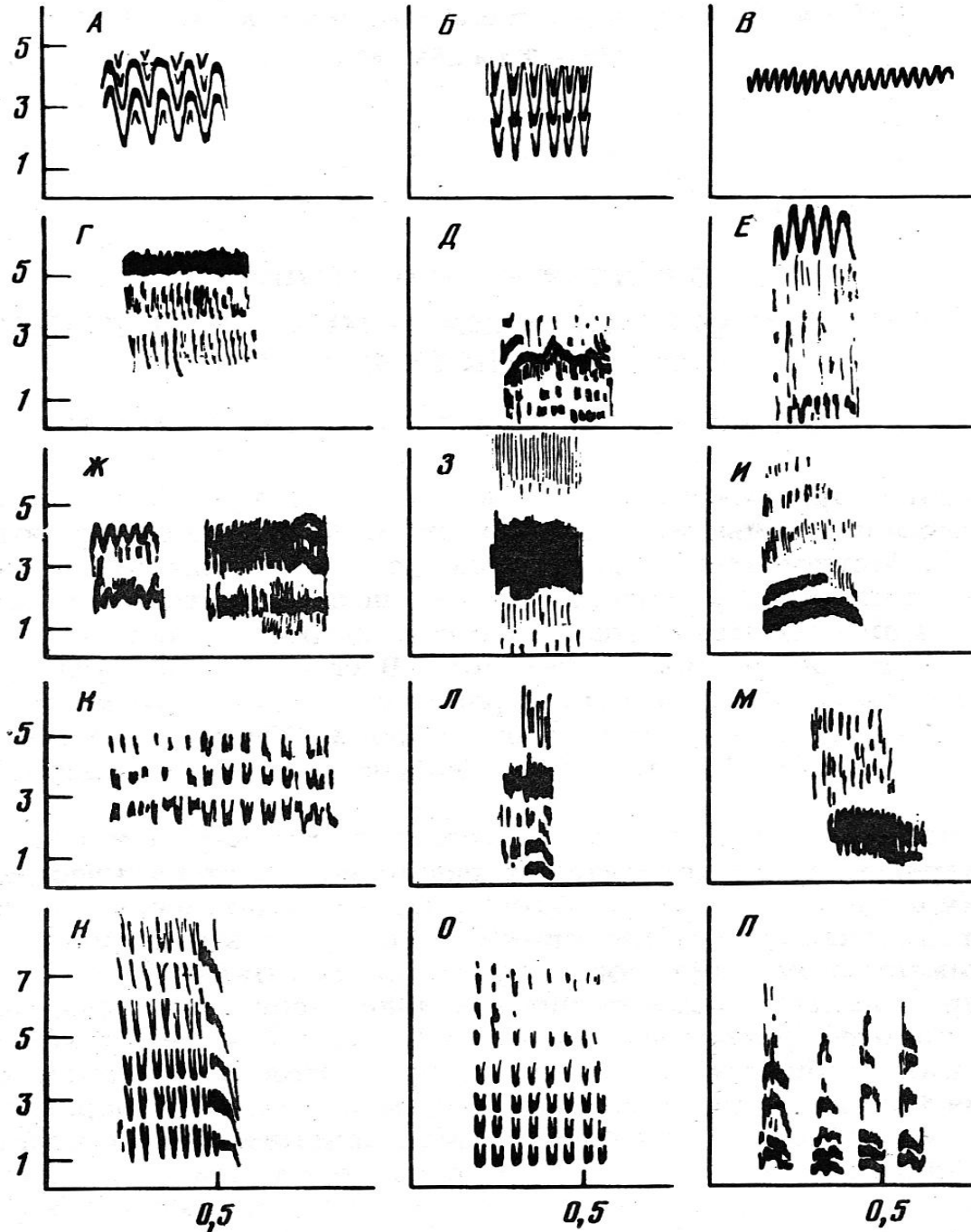


Рис. 43 Сигналы бедствия: А- зарянка (*Erithacus ruticula*), Б- слеток зарянки, В- королек (*Regulus regulus*), Г- скворец (*Sturnus vulgaris*), Д- майна (*Acridotheres tristis*), Е- певчий дрозд (*Turdus philomelos*), Ж- большая синица (*Parus major*), З- слеток лапландского подорожника (*Carcarius lapponicus*), И- снегирь (*Pyrrhula pyrrhula*), К- месячный птенец сизой чайки (*Larus canus*), Л- пятидневный птенец рыжей цапли (*Ardea purpurea*), М- чернозобая гагара (*Gavia arctica*), Н- длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*), О-

**двухдневный птенец короткохвостого поморника (*Stercorarius parasiticus*),
II- серебристая чайка (*Larus argentatus*).**

Есть основание полагать, что предъявление повторяющихся импульсов с крутыми фронтами и широкой частотной полосой усиливает стимулирующее действие криков бедствия, резко увеличивая число возбужденных нервных элементов в слуховой системе, прежде всего на уровне улитки, слухового ганглия и медуллярных ядер. Широкая частотная полоса сигнала, кроме того, увеличивает помехозащищенность и восприятие сигналов различными реципиентами. Этот эффект характерен для большинства агрессивно-оборонительных криков не только птиц, но и млекопитающих. Такие динамические характеристики звука, как мгновенно нарастающий энергетический максимум в начальной фазе акустического сигнала, контрастное изменение динамического уровня, высокая интенсивность, а также резкое прекращение звука, используются для достижения эффекта или для стимуляции ориентировочной реакции. Повышение эмоционального состояния у животных-исполнителей сопровождается максимализацией динамических характеристик звука (Morgan, Nowse, 1974). Увеличение числа информативных звеньев в структуре сигнала ведет к повышению результативности криков бедствия.

Что касается временных характеристик, то имеются значительные отличия между такими параметрами, как межэлементные интервалы и интервалы между посылками. Интервалы между посылками определяют степень мотивации (Звонов, Никольский, 1984). Собранный различными авторами (Гершуни, Мальцев, 1973; Ильичев 1980; Morgan, Nowse, 1974) фактический материал подтверждает, что возрастание эмоционального напряжения исполнителя сопровождается увеличением ритма следования посылок.

Обладая свойствами «сверхстимула», крики бедствия подобной структуры встречены в систематических группах, занимающих низшие ступени эволюции птиц и обладающих слаборазвитым голосовым аппаратом (сириксом). В то же время на высших ступенях эволюции класса, несмотря

на значительное усложнение сирикса, структурная организация криков бедствия существенных изменений не претерпевает. Точно также структурная организация криков бедствия у молодых и взрослых птиц примерно одинакова.

Исследование роли нелинейной динамики сирикса в вокализации зебровой амадины *Taeniopygia guttata* (Fee, Shraiman, Pesaran, Mitra, 1998) выявило класс быстрых песенных модуляций, связанных с изменением динамического состояния сирикса. Проведенные дополнительно эксперименты *in vitro* показали, что сирикс может производить градацию осцилляторных состояний, которые дают комплекс спектральных и временных параметров в ответ на медленное изменение респираторных или сирингиальных параметров.

Таким образом, воспроизведение криков бедствия не требует усложненного голосового аппарата, и поэтому они проявились в общении птиц уже на ранних этапах эволюции класса, возможно вместе с птицами (Звонов, Тихонов, 1981, 1982). В основу их структурной организации легли частотная широкополосность, особенности временных и амплитудных характеристик как наиболее доступные для голосового аппарата упрощенного строения.

Высокая эффективность криков бедствия в качестве репеллентного средства объясняется наличием в них помимо сигнальных компонентов еще и компонентов, создающих сенсорный дискомфорт за счет «сверхстимулирования» слуховой системы. Сочетание этих компонентов в естественном сигнале представляет собой достаточно редкое явление; гораздо чаще эти функции разнесены по разным сигналам, причем воздействующий компонент создает адекватную ситуацию и играет роль подкрепления для сигнального.

При создании искусственных стимулов, применяющихся в качестве управляющих средств, сигнальные и подкрепляющие раздражители для удобства нередко сближаются по времени (Ильичев, 1984). В криках бедствия природа подсказывает оптимальный вариант совмещения этих компо-

нентов в одном сигнале. Конечно, такое совмещение существенно повышает эффективность искусственных репеллентов, имитирующих крики бедствия. Хотя эмпирически еще в 50-х годах (Frings, Jumber, 1954) было установлено, что отпугивающее действие криков бедствия более сильное, чем действие других сигналов, потребовалось много времени, прежде чем удалось вскрыть механизм действия криков бедствия, их комбинированную природу. Сочетание сигнальных и подкрепляющих компонентов в одном ориентире, названное нами принципом комбинированности, должно учитываться при конструировании управляющих стимулов, а также для повышения эффективности уже сконструированных.

10. СТРУКТУРНЫЕ И ГЕНЕЗИСНЫЕ СВЯЗИ НАТУРАЛЬНЫХ И СИНТЕЗИРОВАННЫХ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ ПТИЦ (НА ПРИМЕРЕ ЧАЕК)

Птицы используют различные механизмы коммуникации (Панов, 1978), мы же коснемся акустического канала связи как наиболее оперативного, дистанционного и помехозащищенного. В мероприятиях по акустическому воздействию на птиц задача заключается в том, чтобы привлечь птиц на данную территорию, либо, что значительно чаще, отпугнуть их. Следовательно, задачи в этом плане пока достаточно ограничены, сужается и перечень рассматриваемых акустических сигналов. Особое внимание привлекают крики бедствия и предупреждающие об опасности, т. е. те сигналы, которые в естественных условиях являются управляющими в групповом поведении птиц. Используя технические средства, эти сигналы воспроизводят для направленного воздействия на перемещение птиц в пределах хозяйственной территории или за ее пределы. Однако не только естественные сигналы можно использовать в качестве управляющих. Анализ структурных и генезисных связей отдельных сигналов птиц позволяет подойти к решению вопроса о формировании синтезированных управляющих сигналов. Выбирая в

качестве объекта исследования чайковых птиц мы опирались на нижеследующее.

Морфология нижней гортани чайковых птиц в сравнении с воробьиными является более примитивной. Нервный контроль за регуляцией натяжения сирингиальной мускулатуры осуществляется слабо. Изменения в спектральной структуре звуков при денервации сиринкса у чайковых птиц объясняется, скорее, результатом нарушения процессов дыхания, а не утраты нервного контроля за голосовыми мышцами (Тереза, 1930; Звонов, Тихонов, 1982; Stein, 1968). Исходным в генерации звуков у птиц служит продувание воздушным потоком нижней гортани с возбуждением тимпанальных мембран. Это свойственно также предкам чайковых птиц. Становление регулируемого звукоиздания в онтогенезе птиц тесно связано с формированием и стабилизацией легочного дыхания. Полагают, что примитивной, структурно обедненной вокализацией является сигнал дискомфорта «бедствия» птенца; характерные признаки структуры этой реликтовой вокализации (широкополосность, энергетическая плотность звукоизлучения) получили воплощение в крике бедствия взрослых птиц и имеют общие для чайковых видов черты.

Межвидовое сходство признаков поведения, обусловленное происхождением, групповым образом жизни в экологически сходной среде обитания, наметило пути развития звуковой сигнализации чайковых птиц. Первый путь—интеграция акустических признаков в направлении межвидового сходства. Это прежде всего сигналы, стимулирующие групповые ориентировочные и оборонительные реакции. Другой путь изменчивости признаков закреплял механизмы межвидовой и внутригрупповой изоляции, содействовал персонализации индивида в этологической структуре колонии. У чайковых птиц акустические признаки персонализации индивида по преимуществу кодируются временными (ритмическими) характеристиками (Звонов, 1986). Влияние среды обитания (открытые пространства) и колониальность способствовали отбору ритмически организованных сигналов, обладающих повы-

шенной помехозащищенностью и создающих большие возможности для индивидуальной маркировки.

В ряду защитных сигналов озерной чайки *Larus ridibundus*, акустическое поведение которой изучено лучше, чем других видов чайковых птиц, структурные параллелизмы указывают на существование генезисных связей. В паранатальный период раннее становление слуховой чувствительности совпадает с появлением звуковой автостимуляции и реакцией на родительские сигналы—включением в процесс акустической коммуникации. Звуковые сигналы, издаваемые родителями и соседями по колонии, стимулируют в этот период развитие ведущих функций организма. Общим результатом включения акустической афферентации в деятельность функциональных систем в паранатальный период является поддержание гомеостаза организма (Тихонов, 1986; Голубева, 1987).

Функция звуковой коммуникации чайковых птиц, нацеленная на поддержание гомеостаза, получает развитие во взрослом состоянии теперь уже для поддержания внутригрупповых отношений. Формирующие звук особенности сирикса чайковых птиц определяют основные параметры, в отношении которых могла видоизменяться структура сигналов: шумовые широкополосные посылки, нередко ритмически организованные, с выраженной амплитудной и амплитудно-временной модуляцией. С другой стороны, особенности пространственного расселения и внутригрупповых связей в колониях чайковых птиц могли послужить факторами как для типологических параллелизмов, так и для дивергенции звуковых сигналов. Правомерно ожидать, что структурно-типологические параллелизмы следует искать среди той группы сигналов, которая обслуживает интеграционные и межвидовые связи и поведение. Это прежде всего крик предупреждения об опасности чаек, стимулирующий групповую реакцию. У разных видов чаек этот крик имеет общие признаки в физической структуре (Никольский, 1983) (таблица № 5). Сходную реакцию вызывает крик бедствия, хотя как неоднократно отмечалось наблюдателями, в природе он воспроизводится редко. Целе-

сообразно уточнить определения. Терминологическое словосочетание «крик бедствия» (*distress call*) поначалу было предложено Фрингсом и сигнал связывался с ситуацией искусственного стимулирования, когда птицу держат в руке, вообще задерживают (Frings, Jamber, 1954). Однако термин «крик голодных и лишенных гнездового комфорта птенцов (Корбут, Тихонов, 1975; Кошмякова, 1985; Collias, Joos, 1953). Мы, однако, остановимся на первом толковании крика бедствия, поскольку цель нашей работы—обсуждение оборонительного акустического поведения взрослых птиц.

Структура криков бедствия также весьма сходна у чаек (Звонов, Никольский, 1984; Ильичев, Звонов, 1987). Общая характерная особенность обоих этих криков заключается в анонимности акустической структуры, поскольку звуки данного типологического ряда адресуются случайной контактной особи или группе птиц, отражая состояние тревоги исполнителя. Параметрическим коррелятом последней служит величина межпосылочных пауз, а в криках бедствия напряженно исполняемая вокализация сопровождается, кроме того, удлинением звуковых посылок.

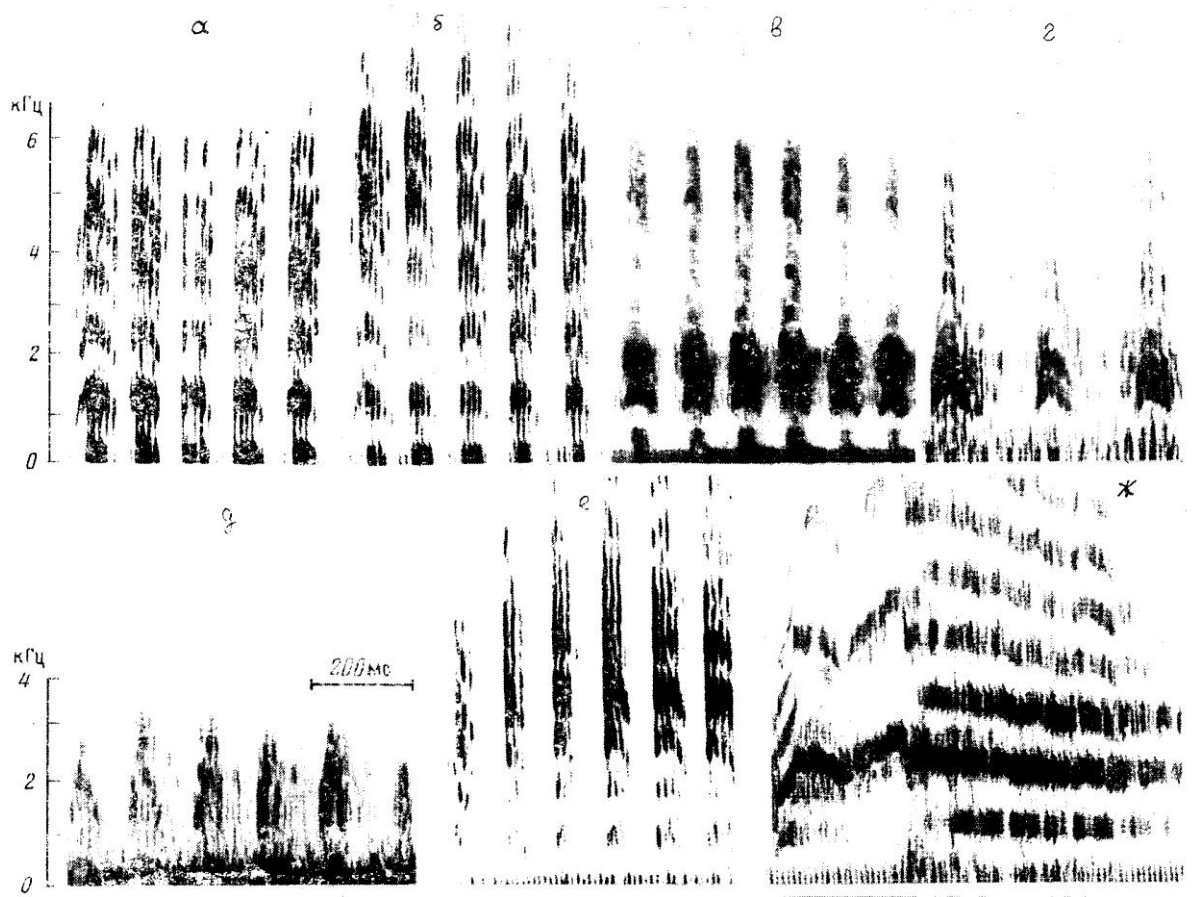


Рис.44 Сравнительная структура криков предупреждения от опасности и криков бедствия чаек: *а* – фрагмент (пятиэлементная посылка из серии) крика предупреждения об опасности вилохвостой чайки; *б* – фрагмент крика бедствия вилохвостой чайки; *в* – фрагмент (шестиэлементная посылка из серии) крика предупреждения об опасности серебристой чайки; *г* – фрагмент крика бедствия серебристой чайки; *д* – фрагмент (шестиэлементная посылка из серии) крика предупреждения об опасности сизой чайки; *е* – фрагмент крика бедствия сизой чайки; *ж* – другой фрагмент из того же континуума крика сизой чайки

Крики бедствия отличаются широкополосностью и шумовым качеством, избыточной продолжительностью, пиковым значением динамических характеристик во фронтах. Если исходить из предположения, что предки птиц имели звукоиздающие системы, близкие по типу к системе звукоиздания у рептилий, то за криком бедствия следует признать более древнее происхождение в сравнении с другими оборонительными сигналами (Звонов, Тихонов, 1982).

Структурные соотношения криков предупреждения об опасности, с одной стороны, и криков бедствия — с другой, служат иллюстрацией этого

положения (рис. 44). Обращает внимание, что отдельные фрагменты крика бедствия, исполняемые озерной чайкой и сизой чайкой (*L. canus*) в состоянии ослабления напряжения, распались на дискретные элементы. Физическая структура дискретных фрагментов и их слуховое восприятие (чередование кратких звуковых порций) весьма сходны с ритмическим рисунком сигнала предупреждения об опасности. В процессе дополнительной стимуляции чайки (обычно подранка) дискретность в структуре крика размывалась, прерывистые посылки вновь сливались в продолжительные, пронзительные звуковые порции, но и в них присутствовала периодичность.

Сходные ритмические модификации были прослежены в криках ложного «бедствия», фонетически близких как сигналам предупреждения об опасности, так и собственно бедствия (Никольский, 1975). Ложные крики «бедствия» озерной чайки можно услышать в колонии от летящей птицы, в конфликтной ситуации или на идущего наблюдателя. По-видимому, крик отражает повышенное возбуждение отправителя. Иногда без видимой причины в полете над колонией возникали короткие спонтанные вспышки крика. Так, на озере Киево за 4 ч контрольных замеров в разгар насиживания отмечено 38 вспышек крика ложного «бедствия», причем в радиусе чувствительности микрофона находилось 30—40 пар. Магнитофон включался часовым механизмом, следовательно, воздействие наблюдателя сводилось к минимуму. Мы обратили внимание, что на киевской колонии крик ложного «бедствия» исполнялся чаще, чем на оз. Энгуре, и это, по-видимому, определяло особенность местной киевской популяции, обусловленную давлением антропогенных раздражителей. На Киево и на полях орошения в Москве при углублении наблюдателя по окраинам колонии чайка встречала его криком ложного «бедствия» даже чаще, чем сигналом предупреждения об опасности. На колонии оз. Энгуре, где антропогенные влияния незначительны, соотношение было обратным.

В отличие от собственно крика бедствия, получаемого от птицы в руках, крик ложного «бедствия» в свободном поведении редко исполняется

длительно. Обычно это несколько спонтанно возникающих посылок в континууме других криков. На киевской колонии мы предъявляли крик ложного «бедствия» насиживающим чайкам, когда наблюдатель отсутствовал, а магнитофон запускался часовым реле. При предъявлении не обнаружили двигательной реакции на крик, а лишь ориентировочную реакцию отдельных особей (подлет). Однако в присутствии человека вблизи колонии или предъявленный стае птиц в качестве репеллента в условиях производственного опыта крик ложного «бедствия» вызывал типичную групповую реакцию чаек.

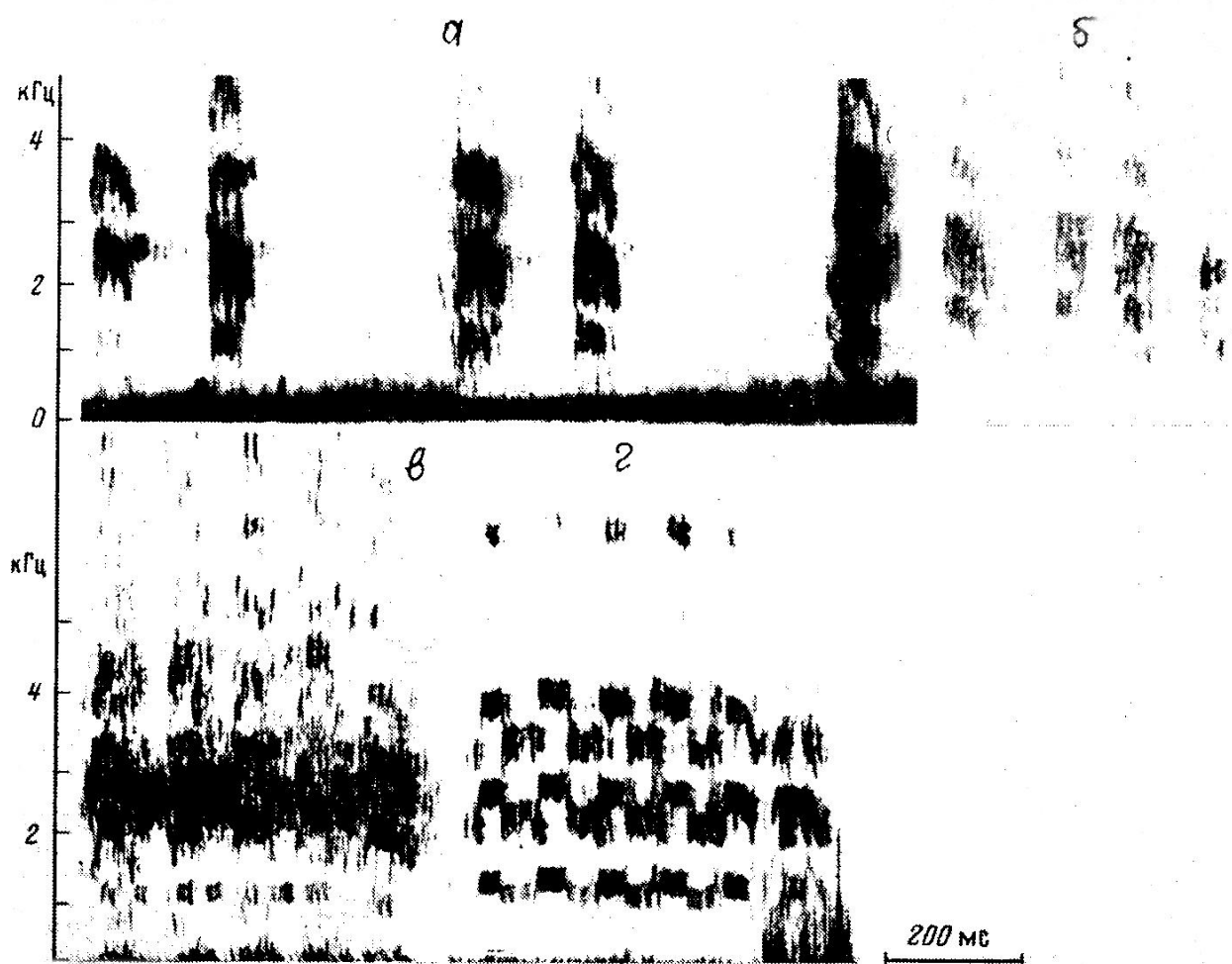


Рис.45 Структурные соотношения оборонительных сигналов группового действия озерной чайки: *а* – фрагмент крика предупреждения об опасности; *б* – фрагмент крика бедствия, распадающегося на дискретные элементы; *в* – фрагмент напряженного отрезка крика бедствия; *г* – фрагмент крика ложного «бедствия»

Таким образом, имеются ситуационные отличия в исполнении криков бедствия и ложного «бедствия» озерной чайки и сходство в характере груп-

повой реакции на эти крики. Анализируя физическую структуру обоих криков, необходимо отметить принципиальные структурные связи этих сигналов (рис. 45). Главное их сходство заключается в общих закономерностях генерации частотных составляющих и механизмов их временных построений. Именно эти характеристики морфологически воспроизводимы для самых примитивных акустических генераторов, построенных на базе системы сиринкс—трахея. На слух тот и другой крики весьма пронзительны, хотя по субъективному ощущению крик ложного «бедствия» более истеричен и демонстративен и больше подходит к определению сигналов, специально возникающих для маркировки определенных поведенческих ситуаций. В крике ложного «бедствия» отчетливее, чем в крике бедствия, просматривается элементарная внутрисысловная компоновка. Посылки рыхлые, имеют тенденцию к распаду на отдельные дискретные гомотипические элементы, весьма сходные по длительности, частоте спектра, крутизне фронта и спада с теми, что прослеживаются в крике предупреждения об опасности озерной чайки.

И сигналы тревоги, и сигналы бедствия, и ложного «бедствия» эволюционно наиболее древни, если не первичны. Объективно по результатам воздействия на птиц-слушателей их функция сводится к предупреждению об опасности, причем это требуется в различных метеорологических, ландшафтных условиях с наибольшей помехозащищенностью. Очевидно, физически это должен быть широкополосный и дискретный во времени сигнал с крутыми фронтами, т. е. с максимально динамическими характеристиками. Генераторная акустическая система «сиринкс - трахея» является резонансной системой с определенной основной частотой. Но так как сигнал, предупреждающий об опасности, должен быть дистантным, то он должен обладать значительной громкостью. Для этого требуется сильный продув воздуха через резонансную систему. В этом случае легочного дыхания образуются энергетически интенсивные гармонические составляющие, что заметно расширяет частотный диапазон. При этом падает длительность сигнала. Чтобы повысить помехозащищенность сигнал должен быть дискретным во времени.

Вот здесь и возникает нервная регуляция, которая в данном случае действует как «on-of» система.

Итак, вначале сигнал, предупреждающий об опасности, был длительным и в таком качестве не самым эффективным. Но по мере развития нервной регуляции, даже самой примитивной, появилась возможность резко повысить эффективность ситуационно важного сигнала. И подобные генезисные связи прослеживаются в ряду оборонительных сигналов различных видов чаек (рис. 45). Эти связи однозначно используются и при построении синтезаторов репеллентных сигналов птиц (Звонов, 1987).

Действительно, для генераторной акустической системы птиц потребовались миллионы лет, чтобы эволюционно закрепить нервные механизмы регуляции звукового потока. При анализе этих сигналов мы видим, что процесс формирования еще не закончился. По крайней мере, в идеале можно представить себе и более совершенный сигнал. В этом случае надлежит использовать сложившиеся структурные и генезисные связи для формирования синтезированных сигналов с теми характеристиками, которые недоступны акустической системе птиц.

Техническими средствами радиоэлектроники нетрудно расширить частотный диапазон и устранить его дискретность, которая присутствует в сигналах птиц в виде гармонических составляющих. Сходные возможности и в отношении ритмического (временного) построения сигнала. Здесь возможны самые различные варианты вплоть до их подбора в полевых условиях, причем в каждом отдельном случае с учетом видового состава, погоды, местности и растительного покрова. Эти данные закладываются в компьютерную программу. Поскольку принципы построения предупреждающих об опасности сигналов тревоги и бедствия едины для всех видов птиц (Ильичев, Звонов, 1987), то и синтезаторы, построенные с учетом этих принципов, универсальны.

11. Полевой эксперимент

В сезоны 1980—1983 гг. в дельте Волги были проведены эксперименты по выяснению роли голоса, и в частности физической структуры отдельных его компонентов в общении членов пары у речной крачки (*Sterna hirundo*). Для этого на расстоянии 150—200 м от брандвахты, стационарно закрепленной на одном месте в плавучем состоянии, был сооружен искусственный плотик, каркас которого сбит из досок с подстиланными под него пенопластовыми пластинами. Сверху каркас покрывается настиллом из снопов по 10—15 стеблей прошлогоднего сухого тростника, уложенных вплотную. Все снопы плотно привязываются к каркасу и образуют поверхность размером 2,5х3,0 м. На образовавшуюся поверхность набрасываются корневища ежеголовки, остатки рогоза и жижика ила с почвой. Намечаются гнездовые точки (до 15 штук) в виде блюдец, которые в дальнейшем успешно используются для гнездования и вкладки яиц. Плотик привязывается к двум столбикам, вбитым в дно по диагонали, имея незначительную слабину для компенсации возможного волнения на воде. Изготавливалось два плотика. Первый размещался на расстоянии 120 м от наблюдательного пункта (брандвахты), второй—140 м.

Первая пара, готовая к гнездованию, появляется в обычный для данного района срок (середина мая) независимо от того, искусственное это гнездовье или естественное.

По мере заселения плотика проводилась запись голосов появляющихся пар. Наиболее важное значение придавалось записям голоса самки в тот момент, когда она сидела на гнезде и издавала призывный сигнал самцу, который прилетал с кормом (рыбкой), чтобы накормить самку. Наблюдение за поведением пар проводилось всё светлое время суток.

К месту гнездования крачки прилетают уже сформировавшейся парой. Первая прилетающая пара делает несколько облетов акватории, на которой расположены плотики, присаживается на один из них и через несколько ча-

сов демонстрирует гнездовое поведение. При этом самка садится на выбранное место и клювом подтягивает под себя доступные веточки. Самец отлетает за кормом и приносит сидящей самке пойманную рыбку, которую самка либо берет, либо самец съедает сам. В дальнейшем самка всегда берет корм, предварительно издав призывный сигнал.

В тот момент, когда в гнездах появились первые яйца, т. е. пары были вполне устойчивы, непосредственно на гнезде отлавливалась отдельная самка. Для этого выбирался момент, когда самец отлетал за кормом и на место гнезда устанавливался лучок. Самка садилась на гнездо, и лучок захлопывался. Самка изымалась из гнезда, а лучок снимался.

Проводилась двусторонняя денервация сиринкса по методике, описанной Ноттебомом (Nottebohm, 1971) с дополнениями (Звонов, 1980). Время на отлов птицы и проведение операции занимало не более 15 мин. После денервации непосредственно в руках проводилась контрольная запись голоса, который при успешной операции значительно изменялся. На лапку надевалось кольцо. Самка, выпущенная из укрытия, где проводилась операция, немедленно летела на гнездо и занимала привычное положение на своем гнезде. При появлении через некоторое время самца с кормом (время может колебаться от 5 до 25 мин) самка издавала акустически» призывный сигнал для привлечения своего самца. При двусторонней денервации сиринкса резко изменяется структура призывного сигнала самки. В результате самец перестает опознавать свою самку по этому сигналу. И хотя самка, сидя в своем гнезде и демонстрируя характерное гнездовое поведение, продолжает издавать призывный сигнал в течение 10 мин, самец не в состоянии опознать свою самку. После этого он проглатывал рыбку, принесенную для кормления самки, и отлетал. На рисунке 46 (*a, б, в, г, д*) приведены сонограммы, отражающие индивидуальные отличия призывных сигналов самок к самцу с кормом. Особенностью этих сигналов является то, что частотная полоса сигналов всех особей одинакова и располагается в диапазоне частот от 1 до 4 КГц. Все представленные сигналы записаны от самок, находящихся на од-

ном плотике и в один сезон размножения. Внутренняя структура сигнала представляет ритмическое построение отдельных импульсов. Индивидуальные отличия заключаются в длительности посылок и числе импульсов в посылке, причем при различной длительности посылок количество импульсов в них может быть одинаковым. В этом случае отличия определяются различными интервалами между импульсами, либо длительностью самих импуль-

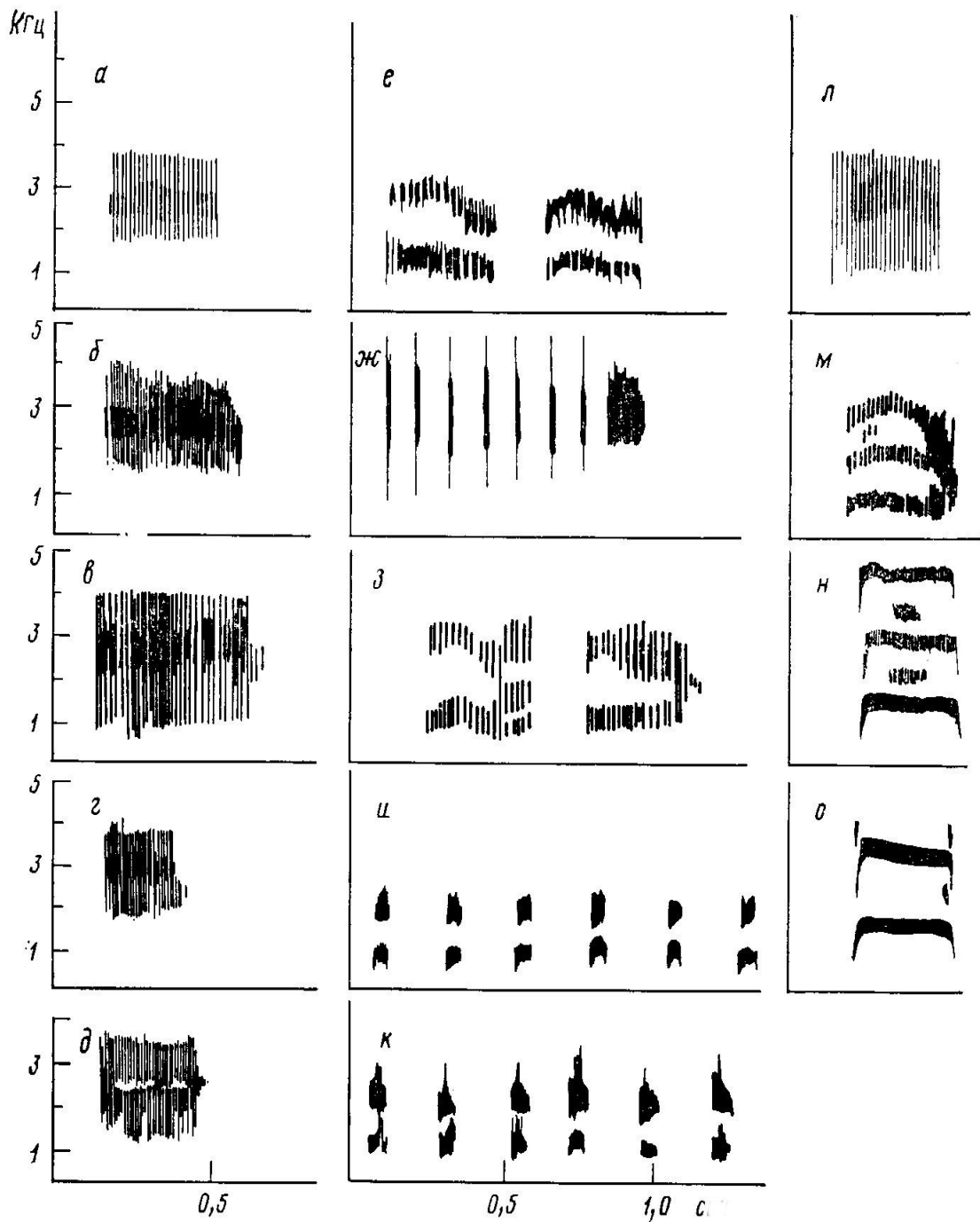


Рис. 46 Сигнализация речной крачки в норме и после денервации сиринкса: *а-д* – индивидуальные различия призывного сигнала самок, *е* - сигнал самки при посадке к гнезду, *ж* – сигнал самца на противника, *з* – сигнал самки на самца с кормом, *и* – сигнал самки перед спариванием, *к* – сигнал самки после спаривания, *л* – призывный сигнал самки, *м* - призывный сигнал самки при денервации сиринкса справа, *н* – призывный сигнал самки при денервации сиринкса слева, *о* – призывный сигнал самки при двусторонней денервации сиринкса

На рисунке *л* приведена сонограмма призывного сигнала самки. На рисунке «*о*») сигнал, производимый в той же поведенческой ситуации, но после двусторонней денервации сиринкса. Неизменными остались длительность сигнала и частотный диапазон. Исчезла дискретность сигнала, т. е. его ритмический характер. Очевидно, что индивидуальная информация в акустическом сигнале самки заложена в дискретности сигнала, которая проявляется и при анализе индивидуальных характеристик призывных сигналов самок.

На рис. 46 (*е, ж, з, и, к*) представлены различные поведенческие сигналы речной крачки. Очевидно, что все они носят ритмический характер. Разница заключается лишь в том, что в одних ритмической структуре подвержены внутренние компоненты сигнала: сигнал самки при посадке (*е*) и на самца с кормом (*з*); а в других случаях – сигнал самца на противника (*ж*) и сигналы самки перед спариванием и после (*и, к*) – общий характер сигнала. В первых двух случаях мы имеем дело с ритмической организацией сигнала второго порядка, а в остальных – с ритмической организацией первого порядка. Результаты анализа этих сигналов показывают, что их ритмический характер носит индивидуальный характер как в системе первого, так и второго порядка его организации.

Дальнейшее поведение самки на гнезде складывалось следующим порядком. Не получив от своего самца корма, она еще некоторое время оставалась на гнезде и при вторичном появлении самца с кормом пыталась привлечь его своим сигналом, но тщетно. Самец вновь улетал. Тогда она попыталась вытеснить соседнюю самку с ее гнезда, чтобы получить корм на новом месте. Но и соседний самец, появившись с кормом, не опознал в голосе денервированной самки не только индивидуальных, но и видовых признаков. Далее самка занимала еще ряд гнезд, пытаясь получить корм от других самцов, полагая, что перепутала гнездо.

Чтобы проверить, верна ли версия с перепутыванием гнезда, в следующем эксперименте мы отловили другую самку и провели имитацию опе-

рации. Для этого на шею, в том месте, где проводится операция по денервации сирикса, делали только надрез кожи, затем надевали птице кольцо на лапку и выпускали, выдерживая в укрытии такое же время, как и при операции. Самка сразу летела на свое гнездо и садилась на яйца. При приближении своего самца с кормом она издавала характерный призывный сигнал и тут же получала корм от своего самца. Ошибки в местонахождении своего гнезда не происходило, а процесс отлова и имитации операции не оказывал никакого воздействия на поведение пары.

Таким образом, выявлена ведущая роль ритмической организации сигнала в акустическом узнавании партнёров. Её роль оказалась настолько основополагающей, что она предопределила существование самой пары и выращивание потомства.

12. ПУСКОВОЙ МЕХАНИЗМ АКУСТИЧЕСКОЙ ОРИЕНТАЦИИ ВЫВОДКОВЫХ ПТИЦ

В работе Голубевой (1978) высказывается предположение, что на развитие органов слуха птиц существенное влияние оказывает афферентная стимуляция. Действительно, имеются работы (Тихонов, Голубева, 1974; Тихонов, 1977), показывающие, что у выводковых птиц пищевой сигнал родителей способствует синхронизации вылупления, а затем реакции следования, запечатлению акустических сигналов и т. д. Подобное взаимодействие с эмбрионами и последних между собой приводит к самостимуляции в развитии слухового анализатора. Таким образом, к моменту вылупления слуховая система выводковых птиц оказывается готовой к обширному комплексу задач, связанных с жизнеобеспечением. Первоначальные характеристики слуховой системы коррелируют с частотными характеристиками голоса родителей и закладываются на эмбриональном уровне (Голубева, 1978). Однако одной из важнейших задач птенца при выходе из яйца является точная локализация источника звука в пространстве, запечатленного на эмбриональном уровне

развития. Эта задача выходит за пределы пренатального развития и решается, по-видимому, на первых этапах постнатального развития.

Мы исследовали механизм включения пространственной ориентации выводящих птиц в период постнатального развития. Используя методику денервации сиринокса (Nottebohm, 1971), попытались подойти к решению этой задачи с точки зрения афферентной стимуляции акустических центров звукоиздающей системой. Это связано с тем, что в начальной фазе акустической ориентации птенец предварительно издает ориентационные сигналы, а затем устремляется к запечатленному источнику звука. На вокализацию и поведение приближения влияет как пренатальная, так и постнатальная слуховая стимуляция (Green, Adkins, 1975). Только при предварительной стимуляции или в присутствии партнера птенцы пищат меньше. Таким образом, можно предположить, что существует опосредованный механизм запуска системы акустической ориентации, основанный на предварительном звукопроизводстве.

Реакцию приближения к источнику звука изучали у птенцов домашней курицы (*Gallus gallus*). Перед инкубацией яйца делились на две группы - контрольную и опытную, подлежащую озвучиванию. Инкубацию проводили в термостате «ТС-80 М» при температуре 37,8°.

Акустическую стимуляцию эмбрионов начинали с 18-го дня инкубации. Длительность отдельной звуковой посылки составляла 150 мс, частота заполнения — 350 Гц, интенсивность — 80 дБ. Озвучивание проводили с 8.00 до 24.00 час ежедневно сеансами по 0.5 часа через каждые 2 часа. После того как птенцы обсыхали, проводили перерезку левого п. hypoglossus. Оперировали часть птенцов из опытной (озвученной) группы. Через 2—3 час после операции птенцы подвергались тестированию. Для этого каждого птенца помещали на площадку с расположенными на ней под углом 120° звукоизлучателями. Контрольный сигнал излучался одним звукоизлучателем. Расстояние от точки, на которую в начале теста помещали птенца, до источника зву-

ка составляло 1.0 м. Кроме того, небольшой части озвученных птенцов имитировали операцию: для этого надрезали кожу в месте операции.

Основным показателем реакции приближения служило время, за которое птенец преодолевал расстояние до излучателя. Если птенец в течение 3 мин не достигал источника звука, то реакцию приближения у него считали отсутствующей. Опыты проводили 1 раз в день в течение 7 дней. В опытах было использовано 55 птенцов.

Врожденная способность к реакции приближения на акустический стимул регистрируется у птенцов в рамках чувствительных периодов, свойственных для первых дней жизни. Оказавшись в одиночестве, птенец начинает издавать ориентировочные позывы и совершать поисковые движения. Эти звуки характерны для первой минуты одиночества и издаются птенцами обеих групп. Динамика изменения реакции следования в различных группах приведена на рисунке.

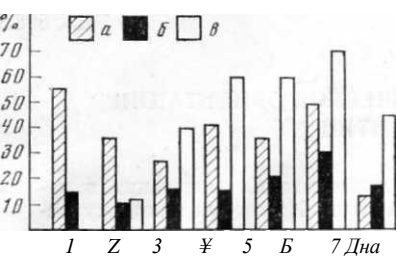
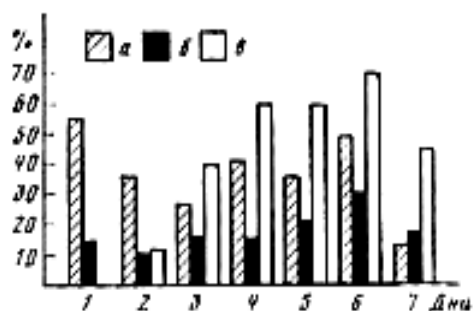


Рис. 47 Динамика изменения реакции следования в различных группах: а — группа птенцов, стимулированных в пренатальном развитии; б — группа птенцов, стимулированных в пренатальном развитии, с последующей денервацией синринкса; в — контрольная группа птенцов, не стимулированных в пренатальном развитии

Максимальный эффект (наибольшее количество реагирующих особей)—55% наблюдался при предъявлении сигналов озвученной неопериро-

ванной группе птенцов в первый день после вылупления. В контрольной группе птенцов, не стимулированных в пренатальном развитии, реакция следования полностью отсутствовала. Отсутствие реакции приближения у контрольной группы в первый день показывает, что для акустической ориентации птенцам выводковых птиц необходимо предварительное обучение (импринтинг) в пренатальном развитии. Это подтвердилось в опытах с предварительно облученными птенцами. Затухание реакции следования в группе птенцов, стимулированных в пренатальном развитии, наступало на 7-й день жизни. По мере обучения контрольной группы (во время проведения опытов) происходило постепенное возрастание реакции приближения к источнику звука, и на 6-й день процент приближения достигал своего максимального значения — 70%, после чего начинал падать, как и в случае с группой птенцов, стимулированных в пренатальном развитии.

В озвученной группе с оперированными птенцами процент следованию резко снижается по отношению к озвученной группе и значительно ниже, чем в контрольной, хотя максимум реакции следования также приходится на 6-й день.

Группа озвученных птенцов, которой проводили лишь имитацию операции по денервации сиринкса, показала такие же способности приближения к источнику звука, как и группа птенцов, стимулированных в пренатальном развитии.

Показано (Nottebohm, 1971), что в развитии и становлении голоса птиц ведущую роль играет нервная латерализация, которая осуществляет контроль над работой сиринкса. Управление работой сиринкса производится по двум веточкам п. hypoglossus, причем основную роль в управлении играет его левая веточка. Произведенная нами перерезка левого п. hypoglossus в начальный период постнатального развития приводит к нарушению обратной связи от звукоиздающего аппарата - сиринкса к высшим отделам слухового анализатора, запускающим центральные механизмы акустической ориентации выводковых птиц.

Таким образом, установлено, что в рамках чувствительного периода, свойственного для акустической ориентации птенцов выводковых птиц, существует афферентная связь механизмов звукоизлучения с запуском и стимуляцией центральных механизмов акустической ориентации.

Заключение

Роль временных параметров акустических сигналов в передаче видовой и индивидуальной информации прослеживается у многих видов животных.

Уже на рыбах показано (Spanier, 1979), что у четырех видов семейства *Eupomacentus* (Pisces, Pomacentridae) важными параметрами видового опознавания являются число импульсов в секунду и межимпульсные интервалы.

Яркая картина использования временных параметров в передаче акустической информации показана для насекомых (Жантеев, 1981). Для большинства призывных сигналов сверчков характерна относительная стабильность физических параметров и прежде всего временной организации, определяющей их видоспецифический рисунок. Анализ акустических сигналов *Tettigonioidea* демонстрирует, что все сигналы по комплексу временных параметров обладают отчетливо выраженной видоспецифичностью. Отмечается, что эта закономерность, характерная для многих сигналов *Eusifera*, отчетливо проявляется в комплексах симпатрических видов. Ее объяснение, по видимому, следует искать не только в специфике звукового аппарата, но и в адаптивных особенностях временной организации сигналов. Можно, в частности, предполагать, что необходимость различать звуковые сигналы в сложных акустических условиях при наличии интенсивных помех вынуждает насекомых изменить свои сигналы так, чтобы они обладали наиболее контрастными временными различиями.

Видоспецифичность и индивидуальные различия ярко проявляются и в акустических сигналах амфибий (Hodl, Schaller, 1978; Green, 1982). Импульсный характер акустических сигналов амфибий объясняется глубокой, как правило, 100%-ной амплитудной модуляцией, которая является основной

временной характеристикой многих вокальных сигналов. О том, что такой характер модуляции несет определенные опознавательные признаки видовой информации, говорит возможность анализа этих сигналов центральными отделами слуховой системы. Для этого имеется класс нейронов, избирательно реагирующих на особые уровни амплитудной модуляции (Rose, Capranica, 1983). Эти нейроны могут обладать временным обострением. В периферических отделах слухового анализатора такая избирательность отсутствует, т. е. входная система представляет собой широкий фильтр, который способен воспринять как конспецифические сигналы, которые в зависимости от «смысловой нагрузки» либо обостряются центральной слуховой системой, либо отвергаются. Подобный тип трансформации может быть основой процессов восприятия сигналов с временным кодированием в первичной системе *позвоночных*. И при значительном индивидуальном разбросе настройка происходит на усредненные значения видового сигнала.

Подобно амфибиям, у насекомых найдено (Жантиев, 1981), что импульсация мотонейронов очень точно соответствует временной организации генерируемого сигнала, т. е. в ЦНС существуют нейроны, ритм работы которых совпадает с ритмом работы конспецифического сигнала.

Таким образом, можно проследить определенную аналогию в анализе временной структуры акустических сигналов насекомых и амфибий. В обоих случаях найдены нейроны, ритм работы которых совпадает с ритмом конспецифических сигналов.

О значении временных параметров в передаче акустической информации имеются данные (Lemon, 1974; Jouventin, 1972; Bergmann, 1973; Emien, 1972; Sossinka, Bohner, 1980) для многих видов птиц. Большинство из этих видов имеют несложную, компактную песню с ярко выраженными видовыми признаками. Наиболее сложен вопрос с видами, у которых невозможно выделить сколько-нибудь определенной территориальной видовой песни, и тем более с видами пересмешниками и имитаторами, включающими в свой репертуар заимствованные от других видов элементы. Так, у черной

каменки не обнаружены (Костина, Панов, 1981) песни, общие для всех особей даже одной локальной популяции. В большинстве случаев варианты, общие для двух или нескольких особей, являются имитациями сигналов других видов птиц и весьма просты по своей структуре. Однако авторам удалось установить, что выявленные различия между песнями рассмотренных трех форм данного вида (*opistholeuca*, *capistrata*, *picata*) затрагивают не структуру индивидуальных песен, а тип организации песенной последовательности. Такая организация видового сигнала, безусловно, является более сложной формой ритмической организации и не исключено, что это одна из стадий эволюционного процесса, затрагивающего становление строгой структурной организации видового сигнала. Очевидно, при такой организации сигнала имеется большой простор для создания индивидуальных различий в ритмической организации. Найденная определенная песенная последовательность позволяет говорить и об определенной форме цифрового кода.

А как же поступает в таком случае соловей, чья песня построена из сложных перепевов и слогов? Панов отмечает (1983), что песня соловья обладает явной и четкой ритмической структурой, которая держится на принципе комбинирования множества контрастирующих друг с другом звуков в разнообразные, но все же частично предсказуемые конструкции. Слагающие эту песню сигналы сами по себе не несут никакого смыслового значения. Для тех потребностей общения, которые обслуживает песня птиц, вполне достаточно, чтобы все самцы данного вида пользовались общей ритмической и частотной схемой пения, в то время как исходные элементы, воплощающие эту схему, могут быть достаточно различны у разных особей. Таким образом, даже в столь сложном сигнале, как песня соловья, можно выделить вполне определенную закономерность, основанную на ритмической структуре, которая и несет видовую и индивидуальную информацию. И как каждая ритмическая структура укладывается в определенный цифровой код.

Другой вопрос, зачем соловью так сложно строить свою песню, когда, казалось бы, все это можно сделать проще, как, например, в сигнализации

коростеля (Грабовский, 1983), который достаточно просто строит свою акустическую коммуникацию, ограничиваясь односложными сигналами, но варьируя при этом длительностью секвенций. Соловей же обладает развитой нижней гортанью - сиринксом, который дает возможность создавать сложные частотно-модулированные звуки. Однако, так же как у коростеля, все они затем строятся в секвенции, представляющие собой один из вариантов ритмической организации. И такое положение оказывается вполне оправданным, так как имеющиеся на сегодняшний день работы (Tretzel, 1970; Guttinger, 1972; Winderly, 1976; Brenowitz, 1982) показывают, что при наследовании песни наиболее четко закреплена генетически именно их ритмическая структура.

Что определяет различия в голосе близких видов птиц - эволюционная ступень, которую они представляют или образ жизни, который ведут? А главное – с помощью каких акустических механизмов передачи и кодирования информации достигается видовая изоляция?

Исследования, проведенные различными авторами на многих группах птиц: Furnariidae (Vaurie, Schwartz, 1972), Locustella (Wahlstrom, 1966), Caprimulgus (Lavis, 1962), Alandidae (Abs, 1963), Phylloscopus (Schubert, 1969), Turdidae, Troglodytidae, Mimidae (Borror, 1964) дают, казалось, основания полагать, что эти факторы не являются альтернативными, но как они соотносятся между собой в реальных ситуациях?

Экологически близкие, сходные внешне, обитающие в тесном контакте глухая, обыкновенная и индийская кукушки обладают брачным сигналом, построенным по сходному принципу. Брачный сигнал обыкновенной и глухой кукушек представлен двумя слогами. Видовые различия касаются частотного диапазона и временных параметров. По отношению к моночастотному сигналу глухой кукушки голос обыкновенной вдвое смещен по частотному диапазону, отличается по длительности слогов и интервалу между ними. Первый слог обыкновенной кукушки модулирован по частоте и амплитуде. Спектр брачного сигнала индийской кукушки в 3-4 раза превышает таковой

глухой кукушки и в 2 раза обыкновенной, число слогов увеличивается до четырёх, из которых три модулированы по амплитуде и частоте.

Таким образом, рассмотренные виды кукушек подтверждают правило, согласно которому систематически близкие виды птиц с перекрывающимися ареалами различаются по голосу (Stein, 1958, 1963).

Это правило хорошо подтверждается на пеночках, среди которых теньковка, трещотка и весничка, сходные внешне, хорошо различаются по своей песне. Подтверждение этому правилу получено и для других видов: ласточек (Samuel, 1971), кайр (Tschanz, 1972), овсянок (Thorpe, 1964) и т. д. Следовательно, тенденция голосов симпатрических видов дивергировать проявляется в различных систематических группах, на различных уровнях эволюции.

Так как аналогичная картина проявляется у насекомых (Alexander, 1960; Жантиев, Дубровин, 1974), амфибий (Blair, 1964; Thompson, Martof, 1957; Littlejohn, Main, 1959; Littlejohn, Michaud, 1959), млекопитающих (Miller, 1944; Воронцов и др., 1969) хотелось считать это правило одним из основных правил биоакустической дивергенции у животных вообще, независимо от их систематической принадлежности.

Анализ полученных нами данных свидетельствует о большом разнообразии биоакустических средств, используемых птицами для целей дивергенции (смещение частотного диапазона, изменение временных характеристик отдельных элементов и слогов песни, использование амплитудной и частотной модуляции, изменение количественного соотношения слогов). Необходимо лишь заметить, что при всём разнообразии средств для создания акустического изолирующего механизма, основным и обязательным, который использует любая пара близких видов, являются различия во временных параметрах построения песни или отдельных её компонентов.

Не касаясь деталей этих различий, отметим также, что голоса симпатрических близких видов имеют кроме того сходный принцип построения

песни. Мы отчётливо видели это на примере близких видов кукушек, козодоев, сверчков, поползней, овсянок, пеночек, кайр, крапивников и т.д.

Как показывают работы Девиса (Davis, 1965) дивергентная изменчивость может затрагивать отдельные слоги при сохранении сходства остальной части песни. У американских козодоев, которые он исследовал, дивергентные различия касались спектра первого слога и длительности второго.

А различия песен обыкновенной и короткопалой пищух по данным Тильке (Thielcke, 1961, 1962, 1964, 1965, 1966) касаются лишь одного слога, который имеется в песне одного вида и отсутствует в песне другого.

Тревожные позывы четырёх близких видов славков по данным Бергмана (Bergmann, 1972) различаются длительностью отдельных слогов и их композицией.

Голос обыкновенной кукушки отличается от голоса глухой кукушки частотным спектром, временными параметрами слогов и интервала между ними, а также наличием амплитудной и частотной модуляции в первом слоге. В голосе индийской кукушки добавилось два слога, ещё выше сместился частотный диапазон, а амплитудная и частотная модуляция присутствует в трёх слогах.

Коль скоро мы видим, какую роль в кодировании играют временные параметры сигнала, важно выяснить возможность обработки этих параметров на различных уровнях акустического анализатора у птиц.

Исследование периферического отдела слухового анализатора показывает (Moller, 1972; Konishi, 1970), что уже на уровне улитки осуществляется частотный анализ. Причем границы спектра частот, воспринимаемых улиткой, превосходят границы спектра частот, который данный вид использует в видовом общении. Такая возможность периферического отдела вполне оправдана, так как с одной стороны, вид должен воспринимать звуки своих соседей, которые могут нести информацию о возможной опасности, а с другой — слуховая система должна идти несколько впереди звукоиздающей систе-

мы в своем развитии, чтобы обеспечить возможность восприятия изменяющихся в эволюционном процессе звуковых сигналов своего вида.

В настоящее время разработаны подходы, позволяющие производить эту оценку с помощью методики отведения кохлеарных потенциалов, методики регистрации активности отдельных нейронов слуховых ядер, поведенческих методик (Schwartzkopff, Bremond, 1955; Ильичев и др., 1969, 1970; Konishi, 1969, 1970; Schwartzkopff, 1952, 1955).

Для проверки возможностей периферического отдела слухового анализатора близких видов птиц к анализу отдельных параметров акустического сигнала были выбраны близкие виды перепелов. Брачные сигналы самцов этих видов располагаются в одинаковом диапазоне частот и различаются по временным параметрам. Наоборот, биологически важные призывные сигналы самок близки по временной структуре и различаются по характеру частотной модуляции и по ширине частотного диапазона. Частотный диапазон, используемый самками в призывных сигналах, приходится на частотный диапазон брачных сигналов самцов.

Такая ситуация позволила предположить возможные адаптации периферического отдела слухового анализатора к основным частотам голоса этих видов, а так как они одинаковы, то и близость частотных характеристик слуха обоих видов.

Анализ частотных характеристик слуха, отражающих возможности периферического отдела слухового анализатора в восприятии этого параметра не показал достоверных различий ни в ширине частотной полосы, ни в абсолютном значении порогов воспринимаемых частот. Наименьшие пороги, равные 45 дБ, зарегистрированы в зоне от 1.0 до 4.0 КГц, что соответствует энергетическому максимуму биологически важных сигналов обоих видов. Общие границы воспринимаемых частот простираются от 50-100 Гц до 6,0-10 КГц, значительно перекрывая частотные границы сигналов своего вида.

Имеющиеся работы по анализу диапазона воспринимаемых частот, выполненные поведенческими методиками и электрофизиологическими экспе-

риментами убедительно доказывают преимущественную адаптацию слуховой системы к частотному диапазону голоса своего вида. Такое сравнение проведено на канарейках (Dooling, 1969) и других видах воробьиных (Granit, 1941; Trainer, 1946; Stewert, 1955). Работы на зяблике и вьюрке (Валшлегер, 1971) показали, что оптимальная зона слуха может смещаться от сезона года. В этом случае происходят изменения и в спектральном составе голоса. Однако общие границы воспринимаемых частот всегда шире диапазона голоса своего вида, хотя пороговые значения на крайних частотах много выше, чем на оптимальных частотах слуха.

Такое положение позволяет предположить, что в пределах близких видов, дивергенция голоса которых шла по пути смещения частотного спектра, диапазон воспринимаемых частот всегда обеспечивает восприятие частотного спектра голоса близкого вида.

Проследивая дальнейший путь анализа акустического сигнала первичными слуховыми ядрами (ангулярным и магноцеллюлярным), мы отмечаем их специализацию к анализу частотных характеристик сигнала.

Выявленная электрофизиологически тонотопическая организация первичных слуховых ядер согласуется с морфологическими данными (Boord, 1969).

При сравнении голосов близких видов перепелов и их слуха выявляется настройка наибольшей массы первичных слуховых нейронов на диапазон воспроизводимых данным видом частот (рис. 48). И хотя общий диапазон слуха шире собственного голоса - основная масса низкопороговых нейронов «распределена» в спектре частот сигналов, наиболее важных с биологической точки зрения. Можно предположить, что уже на нижних уровнях обработки акустической информации происходит обострение характеристик биологически важных сигналов.

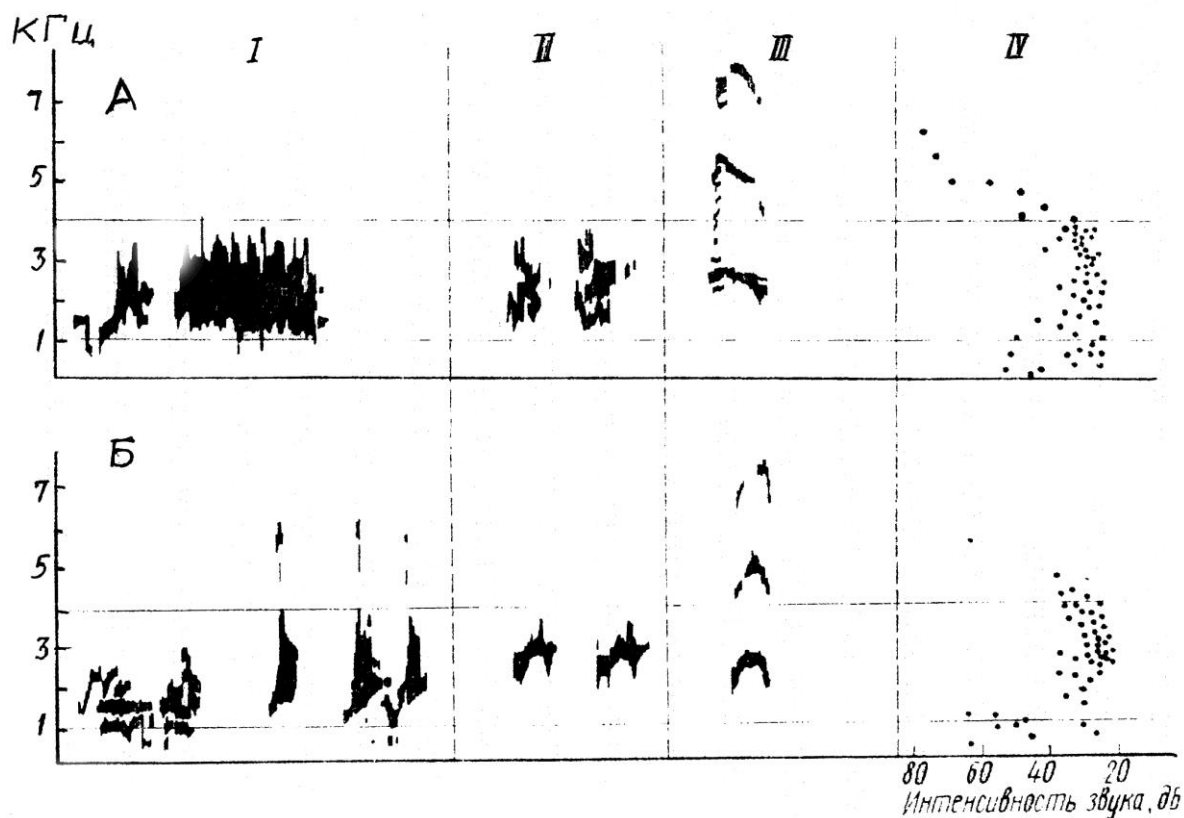


Рис. 48 Сонограммы сигналов самцов (I), самок (II), и двухдневных перепелат (III) японского (А) и обыкновенного (Б) перепелов и пороговые значения отдельных нейронов медуллярных ядер (IV)

Какова же в этом случае функция низкочастотных нейронов, с высокой степенью точности кодирующих частоты до 100-200 Гц? Выделение столь низких частот представляет сложность для короткой улитки птиц. Объяснение мы находим при анализе голосов хищников. В воздушной среде в наименьшей степени затухают низкие частоты. Для обнаружения хищника на большом расстоянии, жертве желательно слышать низкочастотные звуки (Konishi, 1970).

Таким образом, мы видим, что функциональные характеристики слуховой системы, как на уровне периферических, так и на уровне центральных её отделов обнаруживают хорошее соответствие параметрам брачных сигналов, имеющим опознавательное значение (рис. 48).

Не вдаваясь в детали, обеспечивающие эти адаптации, которые несомненно имеют очень сложный характер (Ильичев, 1972, 1973), ограничимся общей констатацией этих адаптации. Однако проведённый нами эксперимент

позволяет взглянуть на это и с несколько другой стороны. Так как мы исследовали близкие виды, голоса которых значительно отличаются и имеют дивергентное значение, функциональные характеристики слуха в чём-то должны различаться. Прежде всего в настройке на голос своего вида.

Обнаружив эти различия, мы тем самым с большой долей вероятности «выходим» на механизм, адаптивно связанные с восприятием дивергентных различий. И если в отношении адаптации периферического отдела близких видов перепелов и восприятию частотного диапазона биологически важных сигналов своего вида это достаточно убедительно проявляется, то в отношении анализа и кодирования информации о временных параметрах сигналов, на основе которых строятся видовые различия биологически важных сигналов самцов, показана аналогия этих механизмов для обоих видов. В отношении анализа призывного сигнала самки, значительно различающегося по частотному составу у близких видов перепелов, есть основания утверждать, что предварительный анализ происходит уже на нижних уровнях слухового анализатора.

Прямым доказательством кодирования длительности отдельных элементов и слогов является наличие в первичных слуховых ядрах двух типов нейронов: тонических и фазических, способных с большой степенью точности кодировать информацию о длительности сигналов. Это очень важно в тех случаях, когда видовые различия голосов близких видов определяются длительностью отдельных элементов и слогов песни. В тех случаях, когда тонический нейрон разряд дается без последствий и тормозных пауз, его активность строго повторяет длительность сигнала. Ещё большая надёжность оценки длительности сигнала осуществляется фазическими нейронами, разряжающимися на начало и конец сигнала. Специфических моментов в кодировании временных параметров сигналов первичными слуховыми ядрами близких видов перепелов не обнаружено.

Можно предположить, что опознавание *видового* сигнала происходит на более высоких уровнях слухового анализатора, т.к. различия во временных параметрах брачных сигналов перепелов имеются и они реализуются.

В отношении анализа временных параметров сигнала периферические отделы слухового анализатора птиц подобны млекопитающим. Как у тех так и у других первичные слуховые ядра лишь выделяют и кодируют частотный спектр сигнала и его временные параметры. Опознавание сигнала осуществляется вышестоящими отделами слухового анализатора. В этом отношении птицы и млекопитающие отличаются от амфибий, первичные слуховые ядра которых способны выделить один или несколько параметров, характерных для брачного сигнала (Левенко, 1973). При «несоответствии» какого-либо из параметров происходит нарушение ответной реакции нейрона.

Отсутствие в литературе данных о возможности анализа частотной и амплитудной модуляции медуллярными ядрами птиц не позволяет пока говорить и о возможности кодирования этих признаков первичными слуховыми ядрами. Несмотря на то, что как правило, они несут информацию об индивидуальных признаках (White, White and Thorpe, 1970) многие виды (например, перепела, сверчки, поползни) используют эти признаки для видового опознавания. Поэтому можно предположить их кодирование на уровне медуллярных ядер, тем более что работа Хотта (Hotta, 1971) показала реакцию отдельных нейронов ангулярного ядра на возрастание и спад частоты в пределах спектра слышимых частот. Имеющиеся работы по анализу частотной модуляции слуховой системой птиц (Leppelsack, Schwartzkopff, 1972) показывают, что такой возможностью обладают нейроны каудального неостриатума.

Особое место в медуллярных ядрах занимает ламинарное ядро, относимое морфологами (Boord, Rasmussen, 1960, 1963; Барсова, 1973) к главной структуре второго уровня переключения в слуховой системе птиц. Как и в других акустических ядрах медуллярного комплекса (ангулярном и магноцеллюлярном), у обоих видов перепелов обнаружены нейроны с определённым

ными характеристическими частотами, отвечающими в волосе частот голоса данного вида. Разряд этих нейронов может быть как тоническим, так и фазическим. Но наряду с этим встречаются нейроны, имеющие несколько характеристических частот в своей характеристике. Если опираться на данные морфологов, приписывающих этому ядру функции бинаурального анализа звукового источника, то такое поведение характеристической кривой можно объяснить суммирующими свойствами данного нейрона, когда на его вход поступает информация от ипсилатеральной и контролатеральной стороны первичных слуховых ядер. При этом возникает возможность сравнения поступающей информации.

С другой стороны, ламинарное ядро, являясь вторым уровнем, переключение в слуховой системе птиц может суммировать перекодированную информацию различных участков магноцеллюлярного и ангулярного ядер, идущую от улитки (рис. 1). В таком случае на втором уровне переключения возможно создание суммарного акустического образа по одному из признаков сигнала, характеризующего видовую или индивидуальную принадлежность /например, одновременное выделение всех гармоник сигнала.

Все вышеперечисленные свойства периферического отдела слухового анализатора птиц, выявленные на примере близких видов перепелов, отражают общую картину функционирования этого отдела слухового анализатора птиц. Различия в голосе близких видов, «использующих» акустический сигнал в качестве изолирующего механизма, воспринимаются слуховой системой, кодируются и так или иначе реализуются. Если различия есть, и они не реализуются, значит достаточно надёжно действуют остальные механизмы межвидовой изоляции.

Как тонические, так и фазические нейроны первичных слуховых ядер слухового анализатора возбуждаются или тормозятся по мере поступления акустических сигналов. Следовательно, на низшем уровне слухового анализатора происходит естественная фиксация длительности отдельных посылок и интервалов между ними. Именно в таком перекодированном виде

информация поступает на высшие отделы слухового анализатора. До определенных частот (более 1000 Гц) отдельные нейроны разряжаются синхронно с частотой заполнения сигнала. Следовательно, при поступлении дискретного (ритмического) сигнала, состоящего из отдельных пульсов с частотой 1000 Гц и более нижние уровни слухового анализатора «способны» анализировать частотное разрешение длительностью 1 мс (Konishi, 1969). Заметим, что слуховая система человека по этому показателю на порядок хуже.

Певчие птицы обучаются анализировать и издавать сигналы, использующиеся во внутривидовой коммуникации, а процессы обучения связаны с целостностью слуховых путей головного мозга. Пластичность обучения птиц отражается в аналитических процессах слуховых нейронов. И обучение слуховой системы направлено на строгую фиксацию как длительности отдельных посылок, так и интервалов между ними.

Подобные возможности птиц обучаться и анализировать временные интервалы акустических сигналов и длительности отдельных его элементов показывают, что узнавание призывных сигналов исследованных речных крачек строится на тонком анализе ритмической структуры этого сигнала. Коль скоро в результате денервации сиринкса сохранились частотная полоса и длительность отдельной посылки, то, следовательно, информация об индивидуальных опознавательных признаках заключается во временной структуре и длительности посылки.

Сходная работа, проведенная на поющих дуэтом моногамных *Cosyrrhaeuglini* (Turdidae), показывает, что у многих тропических видов певчих птиц ключевую роль в сохранении пары играет антифональное пение партнеров (Todt, Hultsch, 1982). Авторы хирургическим методом проводили денервацию сиринкса у самца одной из пар либо нарушали слух у самки другой пары. «Социальная» связь партнеров при этом не страдала. Однако в том случае, когда проводилась денервация сиринкса, временной рисунок песни самца сохранялся, а изменялась лишь частотная модуляция отдельных элементов песни. Следовательно, ведущим компонентом в акустическом опо-

знавании самца остается временной рисунок, который сыграл решающую роль в сохранении пары.

Важно отметить, что структура видовой песни практически всегда построена таким образом, что в ее начале уже имеется ряд элементов, которые строго фиксированы во времени по длительности и интервалу между ними в пределах видового опознавания. Но могут быть и другие временные построения: если вся песня строится из простых (однозначных) элементов, то их общая ритмическая структура характеризует видовой сигнал (Beletsky, 1983).

Вполне закономерно ожидать, что в случае гибридов мы также получим тенденцию к сохранению ритма одного из родителей. Строение песни гибрида чижа и канарейки убеждает (Guttinger, Clauss, 1982), что в признаках, по которым между родительскими видами наблюдаются количественные различия, у чижа, например, либо промежуточные число и длительность строф, либо близкие к одному из родителей. Таким образом, ритмическое (временное) построение закладывается генетически, так как далее авторы утверждают, что гибриды не отличались способностью к научению.

Нейронная система слухового анализатора перекодирует частотные значения во временные всплески отдельных нейронов (Moller, 1972). Дальнейшая информация о частоте уже на первичных слуховых ядрах является лишь отражением места (Konishi, 1970). Такая тонотопическая организация прослеживается и на более высоких уровнях слухового анализатора (Leppelsack, Schwartzkopff, 1972). Как тонические, так и фазические нейроны слухового тракта возбуждаются или тормозятся в ответ на поступающую акустическую информацию. Следовательно, на первичном уровне слухового анализатора происходит естественная фиксация длительности отдельных посылок и интервалов между ними в цифровом виде. Именно в таком перекодированном виде информация поступает на высшие отделы слухового анализатора.

Сравнение нейронов на медиокаудальном стриатуме с таковыми на периферии, в данном случае кохлеарном ганглии, объясняет принцип анализа

песни (Leppelsack, 1983). Эти нейроны так высоко специализированы, что из всех звуков окружающей среды они отвечают только на соответствующие звуки видовой песни, т. е. они реагируют только на сложные стимулы, имеющие частотные модуляции с определенной кривизной и направлением для видовой песни. Если говорить другими словами, то при обучении слуховой системы временные интервалы достовернее распознаются высшими отделами слухового анализатора в том случае, если в течение следования отдельной посылки частота будет падать или возрастать. Тогда контрастнее и надежнее будут фиксироваться временные параметры, тем более что они четко соответствуют видовым сигналам.

В настоящее время обнаружены нейроны, реакция которых отличается высокой избирательностью в отношении видовых коммуникационных сигналов (Mooney, Rosen, Sturdy, 2002). Во всех случаях определяющим компонентом является его временная структура.

Коль скоро мы видим, какие важные функции играет временное кодирование в передаче различной информации у птиц, то важно знать, насколько их слуховая система способна к декодированию подобной информации, так как она в таком случае должна быть потенциально готова к обработке значительно больших пределов временных различий в сигналах, чем способна излучать сама птица. Оказалось, что, например, у огородной овсянки способность к декодированию темпа песни намного выше, чем к кодированию (Kreutzer, 1983). Птицы способны распознавать все типы естественных и искусственных темпов, которые могут быть намного быстрее или медленнее естественных. Даже аритмичные песни, неизвестные в нормальных условиях, улавливаются в процессе декодирования. Эта способность позволяет эволюционировать и кодированию, так как новый темп будет с легкостью распознан. Такая способность к асимметрии спасает особей с атипичной песней от этологической изоляции и устанавливает барьер против обособления и специализации.

Современные технические устройства позволяют достаточно тонко синтезировать необходимый акустический сигнал. Используя микропроцессор, который управлял синтезатором акустического сигнала, удалось выяснить, что у просянки, имеющей три песенных типа, опознавание диалекта зависит как от временного распределения пауз, так и отдельных элементов (Pellerin, 1982). Следовательно, диалектное опознавание, подобно специфическому, определяется несколькими параметрами и все они связаны временными отношениями.

В подтверждение наследственного закрепления видовых признаков песни проводились эксперименты с выращиванием отдельных особей в акустической изоляции. Так, для бронзовокрылых амадин установлено (Guttinger, Achermann, 1972), что в песне самцов, живущих в естественных условиях, присутствуют два обязательных элемента, последовательность которых может варьировать. Птицы, изолированные от взрослых особей своего вида, включают в свой репертуар два врожденных элемента, последовательность которых неизменна. Видоспецифическим признаком в этом случае является наличие двух слогов определенной длительности независимо от порядка их следования. В подтверждение этого проводилась работа на *Pipilo erythrophthalmus*, выращенной в акустической изоляции с эмбрионального периода (Ewert, 1980). В полной песне этого вида выделено 8 слогов. Такое количество слогов в репертуаре полной песни изолированного самца сходно с количеством слогов в песне диких самцов. Основные отличия песни изолированного самца заключались в том, что последовательность слогов его песни была менее стереотипной, а темп медленнее, чем в норме. Кроме того, у изолированного самца полностью отсутствует трель, которая характерна для песни диких самцов, т. е. наследуется количественный состав слогов, а их перестановка, по-видимому, проявляется в период обучения. Обучению подвластна и эмиссия быстрых последовательностей, которыми являются трели.

Таким образом, характерные видовые признаки биологически важных сигналов, привязанные к временным параметрам, в большинстве случаев оказываются врожденными.

Сам факт, что в опознавании используется временная дискретность акустического сигнала, говорит о том, что как у насекомых, рыб, амфибий и млекопитающих, так и у птиц этот принцип является ведущим в кодировании акустической информации, и, следовательно, мы можем говорить об использовании в животном мире определенной системы цифрового кодирования акустической информации. Различия заключаются лишь в том, что у одних эта система жестко детерминирована и ее изменчивость проявляется лишь в эволюционном процессе, когда в зависимости от внешних условий изменяется ритмический рисунок сигнала, а у других система более гибка и возможно обучение.

Выводы

Вызванная электрическая активность периферического отдела слухового анализатора птиц (на уровне кохлеарных потенциалов) коррелирует с частотным диапазоном биологически важных сигналов своего вида.

Множественность проекции улитки на медуллярных ядрах позволяет кодировать частотные составляющие сигнала. Нейроны медуллярных ядер способны выделять полезный сигнал из шума при соотношении 1:30 и более.

На уровне медуллярных ядер осуществляется кодирование временных параметров сигнала. В этом процессе участвуют как фазические, так и тонические нейроны. Это является определяющим для цифрового кодирования биологически важных сигналов.

Денервация сиринкса у неворобьиных птиц приводит к изменениям только временной структуры излучаемых звуков для большинства исследованных видов. У воробьиных птиц двусторонняя денервация приводит к обнажению основной резонансной частоты звукоиздающей системы, зна-

чительному исчезновению частотной модуляции и проявлению шумовой компоненты сигнала. В ряде случаев денервация сиринкса не оказывает существенного влияния на структуру сигналов бедствия (особенно у неворобьиных птиц), что указывает на примитивность этого сигнала.

При сравнении звукоиздающей системы птенца и денервированной птицы с звукоиздающей системой рептилий обнаруживается большое сходство этих систем. Предполагается, что предки птиц имели звукоиздающие системы, близкие по своему типу к системе звукоиздания у крокодилов.

Дивергентная изменчивость голоса в классе птиц затрагивает временные и частотные и частотные характеристики и количественное соотношение отдельных элементов песни.

На примере анализа частотных и временных параметров видовой песни соловьиной широкохвостки (*Cettia cetti*) в репродуктивный период показано, что индивидуальные признаки кодируются количеством слогов, их длительностью, интервалом между ними и длительностью самой песни. Эти временные параметры, переведенные в числовые значения, преобразуются в цифровой код.

На примере анализа песен японской и бриллиантовой амадин и их гибрида показано, что гибрид в полной мере наследует элементы песни материнской стороны — в нашем случае японской амадины. Наследуется ритмический характер как всей песни, так и ее отдельных элементов. Именно ритмический характер наиболее полно наследуется генетически.

При сравнительном анализе оборонительных акустических сигналов группового действия чайковых птиц отмечены принципиальные структурные и генезисные связи в криках ложного «бедствия» и сигнала предупреждения об опасности. Основной структурной особенностью акустических сигналов этого типа является их временная дискретность при широкой частотной полосе. Трансформация и переход одного сигнала в другой при смене напряженности ситуации или напряженности в состоянии исполнителя

определяется изменением длительности отдельных посылок, интервала между ними, компоновкой внутрисыльных элементов. Получена возможность применения этого принципа для построения синтезаторов звуковых сигналов.

Использование методики денервации сиринкса в полевых условиях показало, что в гнездовой период для сохранения пары у речной крачки ведущую роль в акустической сигнализации выполняет ритмическая организация сигнала с использованием цифрового кода.

Тот факт, что в узнавании у птиц используется временная дискретность акустического сигнала, подобная той, которая имеется у насекомых, рыб, амфибий и млекопитающих, говорит о том, что этот принцип является ведущим в кодировании акустической информации у животных. Это также позволяет говорить об использовании в животном мире определённой системы цифрового кодирования акустической информации.

Итак, основная, жизненно важная акустическая информация у птиц заключена во временной дискретности сигнала. Таким способом кодируется индивидуальная информация в пределах одного вида. Так осуществляется механизм изоляции у близких видов птиц. На этой же основе строятся диалектные отличия. Временные параметры оказались решающими в опознании самцом своей самки в эксперименте с речной крачкой (Звонов, 1986). Более того, именно временные параметры видовой рекламирующей песни оказались врожденными.

Частотные компоненты акустического сигнала, в таком случае, можно сравнить с несущей частотой, на которую ложится полезная информация при передаче полезного сигнала по каналам радиосвязи. На этой основе строится простейший детекторный радиоприемник. Поскольку отдельные нейроны, воспринимающие акустическую информацию, обладают спонтанной активностью, то в некотором роде принимающую систему птиц можно сравнить с супергетеродинным приемником, который также имеет собственную частоту, подвергаемую модуляции проходящим с эфира сигналом.

Отличие основных частот для различных видов объясняется особенностями морфологической основы, которая определяет частотный диапазон голоса данного вида. Вполне понятно, что размеры звукоиздающей системы, например, ворона и воробья несоизмеримы, поэтому и основные частоты звуков ворона значительно ниже. В других же случаях может срабатывать адаптивный механизм, когда виду необходимо перейти на более высокие частоты, чтобы передать акустическую информацию на дальнейшее расстояние. Но в любом случае это будет лишь несущая частота, а полезная информация будет определяться дискретностью сигнала во времени.

л и т е р а т у р а

Барсова Л.И. О структуре организации кохлеарных ядер птиц. «Конф. молодых учёных биол. - почв. ф-та МГУ». Изд-во МГУ, 1968, 32.

Барсова Л.И. Эколого-морфологический анализ структуры второго уровня переключения слуховой сенсорной системы птиц. В сб.: «Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц». М., 1971, 50.

Барсова Л.И. Эколого-морфологический анализ слуховых ядер продолговатого мозга сов. Автореф. кандид. дисс. М., 1973.

Барсова Л.И., Богословская Л.С., Васильев Б.Д. Слуховые центры продолговатого мозга наземных позвоночных. «Наука», М., 1985.

Бару А.В. Характеристика слуха у различных позвоночных. «Успехи совр. биол.», 1973, т. 54, вып. 2/5, 187.

Бару А.В. Слуховые центры и опознавание звуковых сигналов. Поведенческое исследование. «Наука», Л., 1978.

Бёме И.Р. Закономерности формирования позывов воробьиных птиц (Passeriformes) Северной Евразии. Автореферат докт. дисс., 1998, М.

Бирюков Д. А. К вопросу о природе ориентировочной реакции. Сб.: Ориентировочный рефлекс и ориентировочно-исследовательская деятельность. М. 1958, 20.

Валдшлегер Д. Спектральные характеристики голоса и слуха близких видов птиц - вьюрка и зяблика. В сб.: «Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц» М., 1971, 61.

Вилкс Е. К. Магнитофонное воспроизведение криков страха птиц как средство борьбы с вредной деятельностью некоторых видов. В кн.: Проблемы орнитологии. Львов, 1964.

Воронцов Н.П., Ляпунова Е.А., Загоруйко Н.Г. Сравнительная кариология и становление изолирующих механизмов в роде *Marmota*. «Зоол. журн.», 1969, т. XLV111, вып. 3.

Гершуни Г.В. Организация афферентного потока и процесс различения сигналов разной длительности. «Журн. высш. нервн. деят.», 1965, т.15.

Гершуни Г.В. О механизмах слуха в связи с исследованием временных и временно-частотных характеристик слуховой системы. В кн.: «Механизмы слуха», 1967, Л, 3.

Гершуни Г. В., Мальцев В.П. Некоторые общие характеристики последовательностей импульсов в биоакустических сигналах. «Журнал эволюционной биохимии и физиологии», 1973, Т. 9, № 2, 162.

Голубева Т. Б. 1978. Ж. эволюцион. биохим. и физиол., 16, № 6, 589.

Голубева Т.Б. Роль акустической стимуляции в развитии слуховой чувствительности и поведении птиц в раннем онтогенезе. –Роль сенсорного притока в созревании функций мозга. М: «Наука», 1987, 183.

Грабовский И.И. Акустическая сигнализация и коммуникация в локальном поселении коростелей. «Зоол. ж.», 1985, 62, № 2, 314.

Гражданкин А.А., Ильичёв В.Д. Вызванные потенциалы акустических ядер продолговатого мозга голубя. "Вест. МГУ, сер. биология и почвовед.", 1968, № 5.

Гурин С.С., Темчин А.Н. К сравнительной характеристике различных уровней слуховой системы голубя. В сб.: «Научная конференция молодых ученых биолого-почвенного ф-та МГУ», М., 1968.

Даровских С.Н., Сафин Д.К., Звонов Б.М. Модель сжатия звуковой информации в нейронных сетях. «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1990, № 4.

Дементьев Г.П., Гладков Н.А. и др. Птицы Советского Союза, т 1- 6, М., 1951-1954.

Дубровин Н.Н, Жантиев Р.Д. Звуковые сигналы кузнечиков семейства Tettigeniidae (Orthoptera). «Зоол. журн.», 1970, т. 49, вып. 7.

Жантиев Р.Д. Частотные характеристики тимпанальных органов кузнечиков. «Эволюц. журн.», 1971, т. 50, вып. 4.

Жантиев Р.Д. Биоакустика насекомых. Изд-во Моск. ун-та, 1981.

Жантиев Р.Д., Дубровин Н.Н. Звуковые сигналы сверчков (Orthoptera, Oecanthidae, Gryllidae). «Зоол. журн.», 1974, Т. 53, вып. 3.

Заблоцкая М.М. Акустические механизмы дивергенции у черноголовых и седоголовых щеглов. Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции, часть 1, М, 1974.

Звонов Б.М. Сравнительные электрофизиологические характеристики периферического отдела слухового анализатора близких видов перепелов. «Вопросы физиологии высшей нервной деятельности». Из-во МГУ, 1973, 17.

Звонов Б.М. Видовые различия брачных сигналов птиц. «Материалы VI Всесоюзной орнитологической конференции», часть II, из-во МГУ, 1974, 84.

Звонов Б.М., Бёме Р.Л.. Голоса близких видов кукушек. «Вестник Моск. ун-та, биол., почвовед.», 1974, № 1, 34.

Звонов Б.М. Различия голосов обыкновенного и большого козодоев. «Вестник Моск. ун-та, биол. и почвовед», 1974, № 4, 21.

Звонов Б.М. Акустические различия голосов близких видов птиц и нейронная активность медуллярных ядер. «Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биол. Наук». Москва, 1974, 1-20.

Звонов Б.М. Акустические различия голосов близких видов сверчков. «Вестник Моск. ун-та, биол. и почвовед», 1975, № 1, 37-40.

Звонов Б.М. Ориентация цыплят на акустический стимул при денервации сирикса. II Всесоюзная конференция по миграциям птиц. Алма-Ата, 1978, том 2, 214.

Звонов Б.М., Кривонос Г.А. Методические рекомендации по применению акустического отпугивания птиц в рыболовческих хозяйствах Астраханской области. Г. Астрахань, 1979.

Звонов Б.М. Песня и образование пары у японских амадин. «Орнитология» (Москва) , 1980, № 15, 128.

Звонов Б.М. Пусковой механизм акустической ориентации выводковых птиц. « Изв. АН СССР, сер. биол.», 1980, № 1, 131.

Звонов Б.М. К управлению поведением рыбадных птиц на искусственных водоемах. « Экологические основы управления поведением животных», «Наука», М., 1980, 103.

Звонов Б.М. Роль голоса в поведении и индивидуальном опознавании у птиц. «Экология и охрана птиц», Материалы У111 Всесоюзной Орнитологической конференции. Кишинев, 1981, 86.

Звонов Б.М. Структура брачного сигнала лебедя-шипуна. «Орнитология», 1981, № 16, 166.

Звонов Б.М., Тихонов А.В. Денервация нижней гортани и структура излучаемых звуков у неворобьиных птиц. « Изв. АН СССР, сер. биол.», 1981, № 6, 924.

Звонов Б.М., Тихонов А.В. Денервация нижней гортани и структура излучаемых звуков у воробьиных птиц. «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1982, № 6, 932.

Звонов Б.М. Поведение речных крачек на искусственных гнездовьях. «Теоретические аспекты колониальности у птиц. Материалы совещания по теорет. аспектам колониальности у птиц, 16-18 окт., 1984». М., 1985, 40.

Звонов Б.М., Никольский И.Д. Особенности структуры репеллентных акустических сигналов птиц. В сб. «Сигнализация и экология млекопитающих и птиц» М., 1984, 132.

Звонов Б.М. Кодирование акустической информации у птиц. Тезисы 1X Всесоюзной орнитологической конференции, Ленинград, декабрь 1986, т. 1, 238.

Звонов Б.М. Акустическое опознавание у птиц. « Изв. АН СССР, сер. биол.», 1986, № 5, 688.

Звонов Б.М. Экологические аспекты биоакустического синтеза. «Биоакустические синтезаторы и управление поведением птиц», Вильнюс, 1987, 90.

Звонов Б.М., Шевяков В.С. Управление поведением птиц на некоторых хозяйственно-важных объектах. Методические рекомендации. Вильнюс, 1987.

Звонов Б.М. Цифровой код в передаче акустической информации у птиц. «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1989, 50.

Звонов Б.М. Теоретические и практические основы синтеза репеллентных сигналов птиц. В сб. «Управление поведением и охрана птиц», Москва, 1990, 11.

Звонов Б.М. (ред.). Управление поведением и охрана птиц (материалы совещания по проблемам управления поведением и охраны птиц). Москва, 1990.

Звонов Б.М., Никольский И.Д. Структурные и генезисные связи натуральных и синтезированных сигналов птиц (на примере чаек). «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1991, № 2, 208.

Звонов Б.М. Влияние низкочастотных звуков на биологические объекты. «Инженерная этология, биоакустика и биолингвистика», «Наука», 1991, 155.

Звонов Б.М., Никольский И.Д. Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М. 1984. С. 132.

Звонов Б.М., Никольский И.Д., Остапенко В.В. Песня гибрида бриллиантовой и японской амадины. «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1991, № 3, 474.

Звонов Б.М. Акустическое устройство для отпугивания птиц. Авторское свидетельство № 1683619 от 15. 06. 1991 г.

Звонов Б.М. Автоматическое устройство для отпугивания птиц многочастотным звуковым сигналом. Авторское свидетельство № 1773357 от 08. 07. 1992 г.

Звонов Б.М. Устройство для защиты объектов от птиц. Авторское свидетельство № 1739939 от 15. 02. 1992 г.

Звонов Б.М. Способ ранней диагностики респираторных заболеваний животных и устройство для его осуществления. Патент Российской Федерации № 2037316 от 19. 06. 1995 г.

Звонов Б.М. Устройство для отпугивания птиц. Авторское свидетельство №2051579 от 10. 01. 1996 г.

Звонов Б.М. Раннее выявление заболеваний животных при промышленном разведении. Материалы научно-практической конференции «Москва -98 - экологическая столица мира», Москва, 1998, 86.

Звонов Б.М. Способ синтезирования репеллентных сигналов животных и устройство для его осуществления. Патент Российской Федерации на изобретение № 9912 от 27. 04. 2000 г.

Иванов А.И., Штегман Б.К. Краткий определитель птиц СССР, М-Л, 1964.

Ильичёв В.Д. Наружный отдел слухового анализатора птиц. I. Общая морфология и функциональные особенности. «Зоол. журн.», 1960, т.39, вып. 12.

Ильичёв В.Д. Морфофункциональные особенности наружного уха птиц, ведущих сумеречный и ночной образ жизни. «Доклады Академии наук СССР», 1961, т. 137, № 6.

Ильичёв В.Д. Параллелизмы в строении слухового анализатора и жизненная форма у птиц. В сб.: «Проблемы орнитологии», Львов, 1964.

Ильичёв В.Д. Функциональные особенности и факторы эволюции звукопередающей системы птиц. «Зоол. журн.», 1966, т. 45, вып. 9.

Ильичёв В.Д. Физические и функциональные характеристики голоса птиц. В сб.: «Орнитология», 1968, вып. 9, М.

Ильичёв В.Д. Экологические подходы в изучении анализаторной системы (на примере слухового анализатора птиц). В сб.: «Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц», М, 1971, 28.

Ильичёв В.Д. Слух и голос в системе акустической ориентации животных. «Журн. общей биологии», 1971, т. 32, № 3.

Ильичёв В.Д. Биоакустика птиц. Изд-во МГУ, 1972.

Ильичёв В.Д. Адаптации - экологические параллелизмы - мозаичная эволюция (слуховая система птиц как объект функциональной морфологии). «Журн. общей биологии», 1973, т. 34, № 1.

Ильичёв В.Д., Барсова Л.И., Такса Г.Р. Центральные отделы слухового анализатора птиц. Сообщ.1. Слуховые ядра продолговатого мозга. «Зоол. журн.», 1969, т. 48, № 10.

Ильичёв В.Д., Богословская Л.С., Барсова Л.И. Центральные отделы слуховой системы птиц. I I. Морфо-экологический анализ структуры слуховых ядер продолговатого мозга. «Зоол. журн.», 1974, т. 53, вып. 9.

Ильичёв В.Д., Бирюков В.Я., Нечваль Н.А. Технико-экологическая стратегия защиты от биоповреждений. Биологические повреждения. «Наука», 1995, М.

Ильичёв В.Д., Голубева Т.Б., Анисимов В.Д. Электрофизиологическая характеристика слухового анализатора птиц. II. Медуллярные акустические ядра и улитка. «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», 1970, № 7.

Ильичёв В.Д., Гурин С.С., Темчин А.Н., Воронежский В.С. Биологический сигнал и функциональные характеристики слуха голубя. «Журн. общ. биол.», 1970, т. 31, № 3.

Ильичев В.Д., Звонов Б.М. Дивергентные различия голосов близких видов птиц как систематический признак. «Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.», 1976, 81, № 6.

Ильичев В.Д., Звонов Б.М. Видовые различия слуха и голоса как фактор дивергенция у птиц. – «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», 1976, № 7.

Ильичев В. Д., Звонов Б.М. Структурная организация и механизм действия криков бедствия птиц. – «Докл. АН СССР», 1986, 289, № I.

Ильичев В.Д., Звонов Б.М. Эколого-функциональные и эволюционные предпосылки «криков бедствия» птиц. «Изв. АН СССР», № 1, 1987.

Ильичёв В.Д., Извекова Л.М. Влияние экстирпации структур на функции периферического отдела слухового анализатора птиц. «Вестник Моск. ун-та, сер. биологии и почвоведения», 1963, № 1.

Кистяковский А.Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки у птиц. Киев, 1958.

Костина Г.Н., Панов Б.Н. Индивидуальная и географическая изменчивость песни у черной каменки *Oenanthe picata*. «Зоол. журнал», 1981, 60, № 9.

Левенко Б.А. Эколого-физиологические характеристики слуха и голоса близких видов амфибий. Автореф. канд. дисс., 1973, М.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. «Мир», 1968, М.

Мальчевский А.С. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц. – «Вестн. Ленингр. ун-та, сер. биол.», 1958, № 9, вып. 2.

Мальчевский А.С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л., 1959.

Мальчевский А.С. Об изучении голосов птиц. «Труды Ленинградского об-ва естествоиспытателей», 1963, т. 74, № 1.

Мальчевский А.С. Звуковое общение птиц и опыт классификации издаваемых ими звуков. Материалы VI Всесоюз. орнитол. конф., ч. 1. М, 1974.

Морозов В. И., Остапенко В. А. Ткачики. М.: Лесн. пром-сть, 1988.

Наумов Н. П., Ильичев В. Д. Акустические репелленты и их применение. М., 1965.

Наумов Н.П., Ильичев В.Д., Симкин Г.Н., Васильев Б.Д. Морфофункциональные основы акустической ориентации в связи с вопросами моделирования. В сб.: «Бионика», 1965, М.

Наумов Н.П., Симкин Г.Н., Ильичёв В.Д., Протасов В.Р. Средства общения у животных и их моделирование. В сб.: «Вопросы бионики», 1967, М.

Никольский А.А. Некоторые итоги изучения предупреждающего об опасности сигнала сурков. Охрана и рацион. использ. и экология сурков. - Мат. Всес. совещ., Москва, 3-5 февр., 1983. М., 1983.

Никольский И.Д. Оборонительные сигналы озёрной чайки (*L. ridibundus*). «Вестник МГУ, сер. биол.», 1975, № 3.

Никольский И.Д. Голос в поведении золотистой щурки *Merops orientalis* (*Coraciiformes Meropidae*). «Зоол. журн.», 1979, 58, № 10.

Никольский И.Д. Прикладные аспекты и популяционное значение защитного поведения чаек р. *Larus*. Сб.: Защита материалов и технических устройств от птиц. М.: «Наука», 1983.

Панов Е.Н. Взаимоотношения двух близких видов овсянок (*Emberiza citrinella* L., *E. leucogaster* Gm.) в области их совместного обитания. В сб.: «Проблемы эволюции», Новосибирск, 1973, т. 3.

Панов Е.Н. Механизмы коммуникации у птиц. М.: «Наука», 1978.

Панов Е.Н. Знаки, символы, языки. 2-е Изд., доп.: «Знание», 1983.

Промптов А.Н. Аберрация и изменчивость песни птиц как критерий в изучении обитания популяций. Урагус, 1927, № 2.

Промптов А.Н. Географическая изменчивость песни зяблика *Fringilla coelebs* в связи с общими вопросами сезонных перелетов птиц. «Зоол. журн.», 1930, т. 10, вып. 3.

Радионова Е.А.. Функциональная характеристика нейронов кохлеарных ядер и слуховая функция. «Наука», 1971, Л.

Сакаян А.Р., Звонов Б.М. Адаптивные реакции сердца птиц на акустические стимулы. Тезисы 1X Всесоюзной орнитологической конференции, Ленинград, 1986, т. 2.

Сема А. М. Функциональном значении некоторых сигналов у обыкновенного скворца. «Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц» изд-во МГУ, 1971, 95.

Сема А.М., Звонов Б.М. Функциональное значение и структурные особенности акустических сигналов обыкновенного скворца *Sturnus vulgaris*. «Орнитология» (Москва), 1983, № 18, 76.

Симкин Г.Н. Об изменчивости индивидуальной песни у птиц. В сб.: «Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц», изд-во МГУ, 1971, 100.

Симкин Г.Н. Опыт разработки функциональной классификации акустических сигналов у птиц. Сб. Групповое поведение животных. М., «Наука», 1977.

Симкин Г.Н., Ильичев В.Д. Географическая изменчивость голоса животных как экологическая и эволюционная проблема. «Зоол. ж.», 1965, 43, № 4.

Соколов В.Н. Ориентировочный рефлекс. Ориентировочный рефлекс и вопросы высшей нервной деятельности. М: АПН РСФСР, МГУ, 1959.

Степанян Л.С. О видовой самостоятельности скалистых поползней (*Sitta neumayer*, *S. tephronota*). Труды инст. Зоол. АН Казахской ССР, 1961.

Степанян Л.С. Виды двойники и некоторые вопросы их изучения на орнитологическом материале. «История общей биологии», 1966, т. 27, № 2.

Степанян Л.С. Некоторые вопросы и перспективы изучения видов-двойников (по орнитологическим материалам). «Материалы III Зоологической конференции педагогических институтов РСФСР», Волгоград, 1967.

Степанян Л.С. Проблема видов-двойников в свете явления параллелизмов на примере птиц. «Зоол. журн.», 1972, т. 51, № 9.

Тереза С.Н. Строение голосового аппарата птиц. – Тр. НИИ зоол. МГУ, 1930, вып. 1.

Тильке Г. Голоса птиц. «Природа», 1972, № 1.

Терновский В. Д., Терновская О. Г. Возникновение популяций обыкновенного скворца под влиянием антропогенного фактора. В кн.: Оптимальная плотность и оптимальная структура популяций животных, вып. 2, Свердловск, 1970.

Тихонов А. В. 1977. Акустическая сигнализация и поведение выводковых птиц в раннем онтогенезе. Автореферат дис. М.

Тихонов А.В. Акустическая сигнализация и экология поведения птиц. Изд. Моск. ун-та, 1986.

Тихонов А.В. Особенности строения нижней гортани и звукоизлучение у птиц в раннем онтогенезе. «Состояние и перспективы развития морфологии». М., Наука, 1979.

Тихонов А. В., Голубева Т. Б. 1974. Материалы VI Всесоюзн. орнитол. конф. М., Изд-во МГУ, кн. 1, 112.

Тихонов А.В., Звонов Б.М., Кошмякова Н. Акустическая сигнализация и поведение поморников (*Stercoraria*) в гнездовой период. «Изв. АН СССР, сер. биол.», 1986, № 4.

Тихонов А.В., Фокин С.Ю. Акустическая сигнализация и поведение куликов в раннем онтогенезе. I. Пренатальные стадии развития. «Биол. науки», 1979, № 10.

Тихонов А.В., Фокин С.Ю. Акустические сигнальные системы чистиковых птиц в раннем онтогенезе. I. Пренатальные стадии развития. «Журн. общ. биол.», 1981, № 5.

Тихонов А.В., Фокин С.Ю. Акустическая сигнализация и поведение куликов в период гнездования. «Бюлл. МОИП, сер. биол.», 1981, т. 86, вып. 2.

Фёдоров В.К. О правиле зависимости величины условных рефлексов от физической силы условных раздражителей. «Физиол. журн. СССР», 1956, т. 42, № 2.

Флинт В.Е., Бёме Р.Л. и др. Птицы СССР. «Мысль», 1968, М.

Формозов А.Н. Из наблюдений над поведением некоторых млекопитающих и птиц в естественных условиях. Сб. «Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты», М., «Наука», 1972.

Формозов А. Н., Никольский А. А. Звуковой сигнал гибрида большого и малого сусликов (*Citellus major* X *C. pygmaeus*). «Вестн. МГУ, сер. биол.», 1986. № 4.

Якоби В.Э. Биологические основы предотвращения столкновений самолётов с птицами. М., «Наука», 1974.

Abs M. Zur Lautproduktion der Haustaube. «Verh. Dtsch. Zool. Ges», № I. Jahresversamm., Konstanz, 1978, Stuttgart-New York, 1978.

Alexander R.D., Moor T.E. The evolutionary relationships of 17-year and 13-year cicadas, etc., Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich., 1962, № 121.

Alexander R.D. Sound communication in Ortoptera and Cicadidae. In. W.E. Lanyon and W.N. Tavolga, eds., Animal sound and communication., AIBS Bull., 1960, № 7.

Au W.W.L., Penner R.H., Kadone J.-Acoustic behavior of echolocating Atlantic Bottlenose dolphins «J. Acoust. Soc .Amer», 1982, 71 , № 5, 1269.

Aubin T, Bremond J-C. The process of species-specific song recognition in the skylark *Alauda arvensis*. An experimental study by means of synthesis. «Z. Tierpsychol», 1983, 61, № 2, 141.

Bailey E.D., Baker J.A. - Recognition characteristics in covey dialects of bobwhite quail. «Condor», 1982, 84, № 3, 317.

Ballintijn M., Cate C. T. Acoustic differentiation in the coovocalization of the collared dove. «Bioacoustics», 1999, 10, №1, C.1-17.

Bekesy G.V. Sensory inhibition. Princeton, New Jersey: Princeton Univ. Press., 1967.

Becker P.H. Der Gesang von Winter-und Sommergoldhahnchen (*Regulus regulus*, *R.ignicapillus*) am west lichen Bodensee. «Vogelwarte», 1974, 27, № 4, 233.

Beer C.G. Individual recognition of voice and its development in birds.- Pros. 15th Int. Ornithol. Congr. Hague, 1970 -1972, Leiden.

Beletsky D.L. An investigation of individual recognition by voice in female red-winged black-birds. «Anim. Behav.», 1983, 31, № 2, 355.

Beletsky L.D., Chao S., Smith D.G. An investigation of song-based species recognition in the redwinged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). «Behaviour», 1980, 73, № 3-4, 183.

Benson G.W. Geographical voice-variation in African birds. «Ibis», 1948, 90, 48.

Bergmann H-H. Eine vergleichende Untersuchung von Alarmrufen vier mediterraner Grasmückenarten (*Sylvia canyillans*, *S.conspicillata*, *S.undata*, *S.inelanocephala*) «Z. Tierpsychol.», 1972, 30, № 2.

Bergmann H-H. Die Imitationsleistung einer Mischsänger-Dorngras-mücke (*Sylvia communis*) Ein Beitrag zum Problem angeborener und erworbener Gesangsmerkmale. «Ornithol.», 1973, 114, № 3, 317.

Bergmann H-H, Klaus S, Muller F, Waesner J. Individualität und Artspezifität in den Gesangsstrophen einer Population des Haselhuhns (*Bonasa bonasia bonasia* L., Tetraoninae, Phasianidae). «Behaviour», 1975, 55, № 1-2, 94.

Bischof H-J., Bohner J., Sossinka R. Influence of external stimuli on the quality of the song of the Zebra Finch (*Taeniopygia guttata castanotis* Could). «Z. Tierpsychol.», 1981, 57, № 3-4, 261.

Blair W.F. Mating call and stage of emaciation in the *Microhyla olwacea*- *M. carolinensis* complex. «Evolution», 1955, 9.

Blair W.F. Mating call in the speciation of anuran amphibians. «Amer. Nat.», 1958, 92.

Blair W.F. Acoustic behaviour of Amphibia. In *Acoustic Behaviour of Animals*, ed. by R.G. Busnel, 1963.

Blair W.F. Isolating mechanisms and interspecies interaction in Anuran amphibian. «Quart. Rev. Biol.», 1964, 39.

Bogert C.M. Commentary for recording of «Sounds of North America frogs», Folkways records and service corp. «Sci. Ser.», 1958, F 6166.

Bogert C.M. *Animal sound and communication*, Washington, 1960.

Boord R.L. Ascending Projection of the primary cochlear Nuclear and Nucleus laminaris in the pigeon. «J. Comp. Neurol.», 1968, 133, № 4.

Boord R.L. The Anatomy of the avian auditory System. «Annals New York Acad. of sciences», 1969, 167, № 1.

Boord R.L., Rasmussen G.L. Experimental demonstration of an efferent cochlear bundle in the pigeon. «Anal. Rec.», 1960, vol.136.

Boord R.L., Rasmussen G.L. Projection of the cochlear and lagenae nerves on the cochlear nuclei of the Pigeon. «J. Comp. Neurol.», 1963, 120.

Borrow D.I. Songs of the thrushes /Turdidae/, wren /Troglodtidae/ and mockingbirds /Mimidae/ of eastern North America. «Ohio J. Sci.», 1964, 64, № 3.

Boughey M.J. .Thompson N.S. Species specificity and individual variation in the songs of the brown thrasher (*Toxostoma rufum*) and catbird (*Dumetella carolinensis*). «Behaviour», 1975, 57.

Brandis F. Untersuchungen uber das Gehirn von Vogel. 2.Teil Ursprung der Nerven der Medulla oblongata. «Arch. mikr. Anal. », 1894, 43.

Bremont J.C. Acoustic behaviour of birds.- In Acouatic Behaviour of Animals, ed. R.G.Busnel: Elsevier Publishing Company, Amsterdam, 1963, 709.

Bremont J.C. Recherches sur la semantique et les elements verteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge (*Erithacus, rubecula* L.).-Terre et vie. – 1968, 114, № 2, 230.

Brenowitz E.A. The active space of red winged blackbird song. «J.Comp.Physiol.», 1982, 147, № 4, 511.

Britten P.Z. Two sympatric canaries: *Serinus koliensis* and *S. citrinelloides*, in western Kenya. «Auk», 1971, 88, № 4.

Brown R.G.B. Species isolation between the herring gull and lesser black-backed gull. «Ibis», 1967, 109.

Burt H. E., Giltz M. L. Measurment of complacency in blackbirds. «Ohio J. Sci.», 1969, vol. 69, № 2.

Cajal R. Sur un noyau special du nerf vestibulare des poissons et des oiseaux. «Trab. lab. invest. biol.», 1908, Madrid, 6.

Carton M.L. Etude du chaut de la caille japonaise, *Coturnix coturnix japonica*. Variance individuelle et compareison de trois populations. «Bull. Biol. Fr. Belgique», 1969, 103, № 3-4

Catchpole C.K. The function of advertising song in the sedge warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the reed warbler (*A.scirpaceus*). «Behaviour», 1973, 46, № 3-4.

Chappins C. Apport de le bioacoustique en systematique. «Alanda», 1969, 37, № 3.

Collins S. A., Goldsmith A.R. Individual identification from vocalisation of Common Coturnix coturnix, Japanese C. japonica, and hybrid quail. 1998, Abstr. 22nd Int. Ornithol. Congr., Durban, 16-22 Aug., Ostrich, 69, №3-4, C. 245.

Creutz V.G. Staenab ehr durch anvendung eins toubandes. Nachr. Bl. Dtsch. Pflanzenschutzd., 1956, v.8, 54.

Davis L.I. Acoustic evidence of relationship in North American crows «Wilson bull. », 1958, 70.

Davis L.I. Acoustic evidence of relationship in caprimulgus. «Texas J. Sci.», 1962, № 14.

Davis L.I.. Acoustic evidence of relationship in Ortalis (Ceacidae). «S. West. Nat.», 1965, 10.

Davis P. Ravens response to sonic bang. «Brit. Birds», 1967, v. 60, № 9.

Delco E.A., Ir. Sound discrimination by mates of two cyprinid fishes. «Texas J. Sci.» 1960, 12.

Derenne M, Jouventin P., Mouglin J-L. Le chant du manchot royal (Aptenodytes patagonica) et sa signification evolutive.-Gerfaut-1979, 69, № 2, 211.

Dooling R.J. An audibility curve for the common canary as determined by instrumental avoidance conditioning. «Master's Thesis, St. Louis University», 1969, St. Louis, Mo.

Dooling R.J. and Mulligan J.A. Auditory Sensitivity and Song Spectrum of Common canary (Serinus canneries). «J. of the Acoustical Society of America», 1971, 50, № 2.

Driver P.M., Humphries D.A. The signiflcance of the high-intensity alarm call in captures Passerines.-Ibis-1969, 111, № 2, 243.

Elwood H.W., Keeling F. Temporal organization of ultrasonic vocalization in infant mice. «Develop. Psychobiol.», 1982, 15, № 3, 221.

Emlen S.T. The role of song in individual recognition in the Indigo Bunting. «Zschr. Tierpsychol.», 1971, 28.

Emlen S.T. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. «Behaviour», 1972, 41, № 2-3, 130.

Erulkar S.D. Tactile and auditory areas in the brain of the pigeon. An experimental study by means of evoked potentials. «J. Comp. Neur.», 1955, 103.

Evans R.M. Paternal recognition and the "New Call" in Black-billed (Larus bulleri). «Auk», 1970, 87.

Ewert D.N. Development of song of a Rufous-sided Towheeraiser in acoustic isolation. «Condor», 1979, 81, № 3, 313.

Ewert D.N. Recognition of conspecific song by the rufous-sided towhee. «Anim. Behav.», 1980, 28, № 2, 379.

Faber A. Laut-und Gebardensprache bei Insekten. Orthoptera (Geradflugler). «Mitt. Mus. Naturkunde», 1953, Stuttgart.

Falls J.B. Properties of bird song eliciting responses from territorial males. «Proc. 13th Int.Orn.Congr.», 1963, Vol.1, 259.

Fee M.S., Shraiman B., Pesaran B., Mitra P.P., The role of nonlinear dynamics of the syrinx in the vocalizations of a songbird. Nature (Gr. Brit.), 1998, 395, № 6697. C.67-71.

Ficken M.S., Ficken R.W. Effect of number, kind and order of song elements on playback responses of the goldenwinged warbler. «Behaviour», 1973, 46, № 1-2, 114.

Frieling H. Vogelstimmenforschungen auf stammesgeschichtlicher grunglage. «Orn. Mitt.», 1950, Bd.2.

Frings H. Controlling peast birds with sound.- Proc. 30 Nat. Shad. Tree Conference, 1954 (USA).

Frings H. Observation on acouatical control of starling. In «Collogue sur moyens de protection les especes d'oiseaux commentant des degats en agriculture», Versailles, Ann. Epiphyties, 1962, v. 13, 87.

- Frings H. and Frings M. Behavioral manipulation (visual, mechanical and acoustical). «Pest control», N.Y., 1967, 387.
- Gerhards H.C. North American trefrogs (Anura:Hylidae): implications for mate choice. «Amer. Zool.», 1982, 22, № 3, 581.
- Giban J. Le component reactionnel des Laridae et Corvidae aux signaux de detresse. «le probleme des oiseaux les aerodrom, Nice, 1963», 1965, Paris, 223.
- Gill F.B., Lanyon. Experiments on species discrimination in Blue-winged Warblers. «Auk», 1964, 81.
- Gill F.B., Murray B.G.Ir. Sons variation in sympatric blue-winged and golden-winged Warblers. «Auk», 1972, № 3.
- Goldman P. Song recognition by field sparrows. «Auk», 1973, 90, 106.
- Goldstein M.H., jr.a.Kiang N.I-S. Synchrony of neural activity in electric response evoked by transient acoustic stimuli. «J. Acoust. Soc. Am.», 1958, 30.
- Goldman P. Song recognition by field sparrows.-Auk-1973, 90, 106.
- Gottlieb G. Development of species identification in birds. «Univ. Chicago Press», 1971, Chicago.
- Gramet Ph. Recherches acoustiques sur les corbeaux. «La Nature», 1959, № 3286, 49.
- Gramet Ph. L'effarouchement acoustique par diffusion de cris de detresse applique a la protection des cultures contre les degats de corbeaux. In «Colloque sur moyens de protection contre les especes d'oiseaux commettant des degats en agriculture». Versailles, Ann., Epiphyties, 1962, v. 13, 111.
- Gramet P.H. Etudes experimentales sur l'interspecificite des signaux acoustiques de divers Laridae et Cocvidae.-In: Le probleme des oiseaux sur les aerodrom. Nice, 1963, Paris, 1965, 121.
- Granit O. Beitrage zur kenntnis des gehorsinnes der Vogel. «Ornis Fennica», 1941, Bd. 18.
- Grant P.R. The coexistence of two wren species of the genus Thryothorus. «Wilson Bull», 1966, 78.
- Green J. A., Adkins E. K. 1975. «Behaviour», 52, No. 1—2, 145.

Green D. M. Mating call characteristics of hybrid toads (*Bufo americanus* x *B. fowleri*) at Long Point Ontario. «Can. J. Zool.», 1982. V. 6, № 12, 3293.

Greenwalt C.H. Bird song: acoustics and physiology. // Washington, DC, Smithsonian, Institution Press. 1968.

Grimes L. Antiphonal singing and call notes of *Laniarius barbarus*.- *Ibis*-1966, 108, 122.

Grinnell A.D. Neurophysiological correlates of echolocation in bats. «Tech. Report N30, office of Naval Research Contr.», 1962, № 1866 (12).

Grinnell A.D. The neurophysiology of audition in bats: Temporal parameters. «J. Physiol.», 1963, 167.

Grinnell A.D. The neurophysiology of audition in bats: Intensity and frequency parameters. «J. Physiol.», 1963, 167.

Gross W.B. An operation for reducing the vocal intensity of peafowl. *Avian Diseases*, 1979, v. 23, № 4, 1031.

Guttinger H.R. Elementwahl und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger Papageiamadinen-Arten (Gattung; *Erythrura*, Familie: Estrildidae). «Z. Tierpsychol» , 1972, 31, № 1.

Guttinger H.R. Koptervemogen von Rhythmus und Strophenaufbau in der Gesangsentwicklung einiger *Lonchura*-Arten (Estrildidae). «Z. Tierpsychol.», 1973, 32, № 4, 374.

Guttinger H.R. Das genetisch fixierte Gesangsprogramm bei Finken und Finkenbastarden.-Verh. Dtsch. Zool. Ges. 71. Jahresversamml., Konstanz, 1978.-1978, Stuttgart- New York, 185.

Guttinger H.R., Achermann I. Die Gesangsentwicklung des Kleinsilberchens (*Spermestes cucullata*). «I.Ornithol.», 1972, 113, № I.

Guttinger H. R., Clauss G. Der Gesangsaufbau von Stieglitz - Kanarienvastarden (*Carduelis carduelis* x *Serinus canaria*) im Vergleich zu den Eiternarten. «J. Ornithol.», 1982, V. 123, № 3, 269.

Harris M.A., Lemon R.E. Songs of song sparrow (*Melospiza melodia*) individual variation and dialects. «Can. Zool .J.», 1972, 50, № 3, 301.

Harrison L.M. a Warr W.B. A study of the cochlear nuclei and ascending auditory pathways in the medulla «J. Comp., Neurol.», 1962, 119.

Hartly E. The call of Starling (*Sturnus vulgaris*).—Dansk. ornithol. foren. tidsskr., 1968, vol. 62, № 3-4.

Heise G.A. Auditory thresholds in the pigeon. «Amer. J. Psychol.», 1953, 66, I, I.

Heise G.A, Resenblith W. Electrical responses to acoustic stimuli recorder at the round window of the pigeon. «J. Comp. Physiol. Psychol.», 1952, vol. 45.

Helb H.-W. Konstanz und Plastizitat im Aufbau des Vogelsangs am Beispiel des Fitis (*Phylloscopus trochilus*). Verh. Dtsch. Zool. Ges. 71. Jahresversammil., Honstans, 1978.-Stuttgart-New-York, 1978, 184.

Herbeg M. Biologische Moglichkeiten zur Vermin derung von Staarschaden.-An-gew. Ornithol., 1967, Bd 2, № 4.

Hodl W., Schaller F. Zur akustiechen Einnieshung neotropiesher Anurenarten.-Verh. Dtsch. Ges. 71. Jahresversamml., Konstanz, 1978.-Stuttgart-New-York, 1978, 181.

Hotta T. Unit responses from the nucleus angularis in the pigeon's medulla. «Comp. Biochem. Physiol.» 1971, 40, № 2A.

Hultsch H., Todt D. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarinhus* B.).-Behav. Ecol. and sociabiol, 1982, 11, № 4, 253.

Jen P. H.-S., Schlegel P.A. Auditory physiological properties of the neurones in the inferior colliculus of the big brown bat, *Eptesicus fuscus*. «J.Comp. Physiol.», 1982, A 141, № 3, 351.

Jochen Oehler. Zur Charakterisierung der Dynamik akustischer Kormunikation beim Erlenzeising (*Carduelis spinus*). «Bio1. Zbl.», 1978, 97, № 3, 279.

Jouventin P. Un nouveau systeme de reconnaissance acoustique chez les oiseaux. «Behaviour», 1972, 43, № 1-4, 176.

Jouventin P., Aubin T., Lengagne T. «Anim. Behav.», 1999, 57, P. 1175.

Kappers C. Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen J. Haarlem, 1920.

Kellog P.P. and Stein C. Audio-spectrographic analysis of the song of the alder flycatcher. «Wilson Bull.», 1953, 65.

Konishi M. Effects of deafening on song development in two species of juncos. «Condor», 1964, 66.

Konishi M. Time resolution by single auditory neurons in birds. «Nature», 1969, 222, № 5, 193.

Konishi M. Hearing, single-unit analysis and vocalization in songbirds. «Science», 1970, 166.

Konishi M. Comparative neurophysiological studies of hearing and vocalizations in songbirds. «Z. vergl. Physiol.», 1970, 66.

Kreutzer M. L'asymétrie entre le codage et le décodage du tempo, facteur d'évolution des chants chez le Bruant zizi (*Emberiza cirulus*).-G.R.Acad.-sci. -1983, 3, 297, № 2, 71.

Lack D. Ecological isolation in birds. Oxford, Black-well. 1971.

Langowski D.J., Wight H.M., Jacobson J.N. Responses of instrumentally Conditioned Starlings to aversive Acoustic Stimuli. «Journal of Wildlife Management», 1969, v.33, № 3, 669.

Lanyon W., Tavolga W. Animal sounds and communication. Amer. Inst. Biol. Sci., 1960, Washington, D.C., 52.

Lanyon W.E. Specific limits and distribution of ash-throated and nutting flycatchers. «Condor», 1961, vol. 63.

Larsen O.N., Goller F. Tez. 17 Symposium of the International Bioacoustics Council, Chartres, 6-11 Apr., P.1999.

Lemon. R.E. Song dialects song matching and species recognition by cardinals *Richmondia cardinalis*. «Ibis», 1974, 116, № 4, 545.

Lengagne T., Aubin T., Lauda J., Jouventin P. Proc. R. Soc. Lond., 1999, B. 266, P. 1623.

Lengagne T., Aubin T., Lauda J., Aubin T. «J. Exp. Biol.», 2001, B. 204, № 4, P. 663.

Leppelsack H.-J. Analysis of song in the auditory pathway of song birds.- Adv. Vertebr. Neuroethol. Proc. NATO ADV. Study Inst., Kassel, 13-24, Aug., 1981 - New York, London, 1983, 783.

Leppelsack H.-J., Schwartzkopff J. Eigenschaften von akustischen Neuronen im kaudalen Neostriatum von Vögeln. «J. Comp. Physiol. », 1972, 80, № 2.

Leppelsack H.-J., Manley G.A. Reaktionen akustischer Neuronen im Ganglion cochleare des Staren auf art eigene Laute. Verh. Dtsch. Zool. Ges 71. Jahresversamml., Konstanz, 1978- Stuttgart – New-York, 1978, 192.

Littlejohn M., Michaud T. Mating call discrimination by females of Stretcher's chorus frog (*Pseudacris streckeri*). «Texas J. Sci.», 1959, vol. 11.

Littlejohn M., Main A. Call structure in two genera of Australian burrowing. «Copeia», 1959, № 3.

Lorente de No R. Anatomy of the eighth nerve. The central projection of the nerve endings. «Laryngoscope», 1933, 43.

Mammen D.L., Nowicki S. Individual differences and within-flock convergence in chickadee calls. «Behav. Ecol. and Sociobiology», 1981, № 3, 179-186.

Marler P. Specific distinctiveness in the communication signals of birds. «Behaviour», 1957, vol. 11, 13.

Marler P. Bird songs and mate selection. - Animal sounds and communication, ed. By W.E. Lanyon and W.N. Tavolga: 348-367. American Institute of Biological Sciences, Washington.D.C., 1960.

Marler P. Acoustical communication. Birdsongs. In: Marler P. and Hamilton W.I. «Mechanisms of animal behavior», New York, London, Sydney. 1968.

Miller A. H. Specific differences in the notes chipmunks. «J. Mammal.», 1944, 25.

Moller A.R. Coding of sounds in lower levels of the auditory system. «Quart. Revs. Biophys.», 1972, 5, № 1, 59.

Mooney B., Rosen M.J., Sturdy C.B. A bird's eye view. Top down intracellular analyses of auditory selectivity for learned vocalizations. «J. Comp. Physiol.», 2002, 188, № 11-12, C. 879-895.

Moreau R. E. and Wayre P. On the palaeartic quails. «Ardea», 1966, Leiden.

Morgan P.A., Howse P.E. Conditioning of Jackdaws (*Corvus monedula*) to normal and modified distress call. «Animal Behav.», 1974, v. 22, 688.

Morris D. The reproductive behaviour of the zebra finch (*Poephila quattata*) with special reference to pseudofemale behaviour and displacement activities. «Behaviour», 1954, 6, 271.

Nottebohm F. Neural lateralization of vocal control in a passerine birds. I. Song. «J.Exp. Zool.», 1971, 177, № 2, 229.

Nottebohm F. The «critical period» for song learning. «Ibis», 1969, vol. 111, N 3.

Nottebohm F., Manning E., Nottebohm M. Reversal of hypoglossus dominance in canaries following unilateral syringeal denervation. Journ. Comp. Physiol., 1979, v. 134, № 3, 227.

Peek F.W., Joungren O.M., Phillips R.S. Repetitive vocalisation evoked by electrical stimulation of avian brains. IY. Evoked and spontaneous activity in expiratory and inspiratory nerves and muscles of the chicken (*Gallus gallus*). «Brain Behav. And Evolut.», 1975, v. 12, № 1-2.

Pellerin M. The role of silences and elements in the recognition of a dialect in the corn bunting. «Behaviour», 1982, 81, № 2-4, 287.

Phillips R.E., Joungren O.M. Pattern generator for repetitive avian vocalisation: preliminary localisation and functional characterization. «Brain behav. And Evolut.», 1976, v. 13, № 2-3.

Pumphrey R.J. Sensory mechanisms. In: «Biology and Comparative physiology of bird». A.I. Marshall /ed./. Acad. Press., 1961, New-York-London.

Rose G, Carpanica R.R. Temporal selectivity in the central auditory system of the leopard frog. «Science», 1983, 219, № 4588, 1087.

Samuel D. E.. Vocal repertoires of sympatric barn and cliff swallows. «Auk», 1971, 88.

Samuel D.E., Beightol D.R. The vocal repertoire of male American Woodcock. «Auk», 1973, 90, № 4, 906-909.

Schmitt N. Zur Geschichte der phonoakustischen Abwehr von Vogelschaden. Teutsch ruff 1937-1962. Vogelschutzwarte Hessen, Rheinland—Pfalz und Saarland. Frankfurt/M., 1962.

Schubert G., Schubert M. Lautformen und verwandtschaftliche Beziehungen einiger Laubsänger /Phylloscopus/. «Z. Tierpsychol.», 1969, № 1.

Schwartzkopff J. On the hearing of birds. «Auk», 1955, 72.

Schwartzkopff J. morphological and physiological properties of the auditory system in birds. Proc. XIII Intern. Orn. Congr., 1963, 4.

Schwartzkopff J. Untersuchungen der akustischen Kerne in der Medulla von Wellensittichen Mittels Mikroelektroden. «Verh. Dtsch. Zool. Ges. Graz», 1957.

Schwartzkopff J and Bremond J. Methode de derivation des potentials cochleares chez l'oiseaux. «J. physiol. (France)», 1963, 55, 4.

Selander R.K. and Giller D.R. Analysis of sympatry of great-tailed and boat-tailed grackles. «Condor», 1961, 63, № 1.

Seller T.J. The nervous control of the syrinx in java sparrows (*Padda oryzivora*). «Exp. Brain Res.», 1975, v. 23, Suppl., 188.

Seller T.J. Unilateral nervous control of the syrinx in java sparrows (*Padda oryzivora*). «Jorn. Comp. Physiol.», 1979, v. 129, № 3.

Sibley C.G. Hybridization and isolating mechanisms. In Vertebrate speciation, ed. by W.F. Blair, 1961.

Shi Quanhua, Tian Xiuhua, Yu Yi, Zhang Dongdong. Dongbei linye daxue xuebao. «J. North-East Forest. Univ.», 2006. 34, №6, 63-65.

Shiovitz K.A. The process of species-specific song recognition by the indigo bunting, *Passerina cyanea* and its relationship to the organization of avian acoustical behaviour. «Behaviour», 1975, 55, 128.

Shiovitz K.A., Lemon R.E. Species identification of song by indigo bunting as determined by responses to computer generated sounds. «Behaviour», 1980, 74, № 3-4, 167.

Slater P.J., Ince S.A. Song development in chaffinches: what is learnt and when? «Ibis», 1982, 124, № 1, 21.

Slater P.J.B., Clements F.A., Goodfellow D.J. Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects. «Behaviour», 1984, 88, № 1-2, 76.

Sossinka R., Prove E., Kalberleh H.H. Der Fintklub von Testosteron auf den Gesangsbeginn beim Zebrafinken (*Taeniopygia guttata castanotis*). «Z. Tierpsychol.», 1975, 39, 259.

Sossinka R., Bohner J. Song types in the zebra finch *Poepbila guttata castanotis*. «Z. Tierpsychol.», 1980, 53, № 2, 123.

Spanier E. Aspects of species recognition by sound in four species of damselfishes, genus *Eupomacentrus* (Piscea Pomacentridae). «Z. Tierpsychol.», 1979, 51, № 3, 301.

Stefanski R.A., Falls J.B. A study of distress calls of song, swamp and white-throated sparrows (Aves: Fringillidae). II Interspecific responses and properties used in recognition. «Can. J. Zool.», 1972, 50, № 12.

Stein R.C. A comparative study of «advertising song» in the *Hylocichla* thrushes. «Auk», 1956, 73.

Stein R.C. The behavioral, ecological and morphological characteristics of two populations of the alder flycatcher, *Empidonax trailii* (Audubon) N. R. St. Mus.Sci. Serv. 1958, Bull, № 371.

Stein R.C. Isolating mechanisms between populations of Treill's Flycatcher. Proc American. Philos. Soc., 1963, 107.

Stein R. C. Amer. Zool. 1973. V. 13. P. 18.

Stewart P. An audibility curve for two ring-necked pheasants. «Ohio J. Sci.», 1955, 55.

Stopp P., Whitfield I. Unit responses from brainstem nuclei in the pigeon. «J. Physiol.», 1961, 158.

Stopp P., Whitfield I. Summating potentials in the avian cochlea, «J. physiol.» /London/, 1964, 175.

Szoke P. Objavenie mikroskopickéj intonacnej štruktúry a biologickej hľadobnosti v hlasoch vtakov.-Blologia-CSSR-1976, 31, № 11, 869.

Tembrock G. Zeitmuster in der organismischen Kommunikation.-Biol. ZBL.-1977, 96, № 6, 641.

Theunissen F.e., Doupe A.J. Temporal and spectral sensitivity of complex auditory neurons in the nucleus VHc of male zebra finchts. 1998, 18, №10, C.3786-3802.

Thielcke G.. Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unseres Baumlauffer (*Certia familiaris* L. und *C. brachydactyla* Brehm). «Z. Tierpsychol.», 1961, 18.

Thielcke G. Stammesgeschichte und geographische Variation des Gesanges unserer Baumlauffer (*Certia familiaris* L. und *Certhia brachydactyla* Bream). «Z. Tierpsyshol.», 1961, 18, 188.

Thielcke G, Versuche mit Klangattreappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumlauffer (*Certhia familiaris* L, *C. brachydactyla* Brehm, und *C. americana* Bonaparte) «J. Ornithol.», 1962, 103.

Thielcke G. Versuche mit Klauattrappen zur Klärung der Verwandtschaft der Baumlauffer (*Certhia familiaris* L., *C. brachydactyla* Brehm und *C. americana* Bonaparte).-«J. Ornithol», 1962 ,103, 266.

Thielcke G. Vogellaute und gesange. Funktion und Gestaltung.-Umschau, 1962, Bd 62, № 11.

Thielcke G. Lautäuberungen der Vogel in ihrer Bedeutung für die Taxonomie. «J. ornithol.», 1964, № 1, 105.

Thielcke G. Die Reaction freilebender Waldbaumlauffer (*Certia familiaris* L. Aves, Passeres) auf normalen und künstlich veränderten Baumlauffer-Gesang. «Naturwissenschaften», 1964, 51, № 2.

Thielcke G. Die Reaktion freilebender Waldbaumlauer (*Certhia familiaris* L.: Aves, Passeres) auf normalen und Kunstlich veranderten Baumlauer-Gesang.-
Naturwissenschaften-1964, 51 , № 2, 45.

Thielcke G. Akustischen steckbrief. «Vogel-Kosmos», 1965, 2, № 4.

Thielcke G. Sprache der Vogel Vogelstimmen schwarz and weiss. «Vogel Kosmos», 1965, № 2.

Thielcke G. Geographic variation in bird vocalisation.- In: Bird vocalisations, 1969, №3.

Thielcke G. Ritualized distinctiveness of sons in closely related sympatric species. «Philos. Trans. Roy. Soc. London», 1966, 251, № 77.

Thielcke G., Linsenmair K.E. Zur geographischen Variation des Gesanges des Zilpzalps, *Phylloscopus collyta*, in Mittel-und Sudwesteuropa Mit einet Vergleich des Gesanges des Fitis, *Phylloscopus trochilus*. «J. Ornithol.», 1963, 104, № 3-4.

Thielcke-Poltz H. and Thielcke G. Akustishes Lernen verschiefter alter schallisolierter Amseln /*Turdus Merula* L./ und die Entwicklung erleruter Motive ohne und mit Kunstlichem Einfluss von Testosteron. «Z. Tierpsychol.», 1960, 17.

Thompson A. The songs of five species of Passerine. «Behaviour», 1966, 31, № 3-4.

Tompson N.S. A comparison of cawing in the european carrion crow (*Corvus corone*) and the American common crow (*Corvus brachyrhynchos*). «Behaviour», 1982, 80, № 1-2, 106.

Thompson E. a Martof B. A comparison of the physical characteristics of frogg calls /*Pseudacris*/. «Physiol. Zool.», 1957, 30.

Thorpe W.H. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the chaffinch , *Fringilla coelebes* «Ibis», 1958, 100.

Thorpe W.H. Bird Song: The Biology of Vocal communication and Expression in Bird. Cambridge University Press., 1961, Cambridge.

Thorpe W.H. The isolated song of two species of *Emberiza*. «Ibis», 1964, 106.

Todt D., Hultsch H. Impairment of vocal signal exchange in the monogamous Duet-singer *Coscypha heuglini* (Turdidae): Effects on Pairbond Maintenance. «Z. Tierpsychol.», 1982, 60, № 4, 265.

Trainer I.E. The auditory of certain birds. Ph. D. Thesis, Cornell University, 1946.

Tretzel E. Artkcnuzeichnende und reaktionauslosende Komponente im Gesang der Heidelerche (*Lullula arborea*) Verhandlungen Deutsch. «Zool. Ges.», 1965, 367.

Tretzel S. Akustisches Lernen und Rhythmusangleichung bei Schamadrosseln (*Copsychus malabaricus* Scop.). «Zool. Anz.», 1970, Supplementad 33, 290.

Tschanz B. Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der «personlichen» Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft, Zurich, 1965.

Tschanz B. Trottellummen. «Z. Tierpsychol.», Suppl., 1968, 4.

Tschanz B. Beobachtungen an Dickschnabel- und Trottellummen (*Uria lomvia* und *aalge*) auf Vodoy /Lofoten, Norwegian/. «Ornithol. Beob.», 1972, 69, № 3-4.

Tschanz B. Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der "personlichen" Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen.-Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Gesellschaft, Zurich 1964. -1965, 211.

Tschanz B. Trottellummen. «Z. Tierpsychol.», 1968, Suppl. 4.

Tschanz B. Beobachtungen an Dickschnabel- und Trottellummen (*Uria lomvia* und *salge*) auf Vedoy (Lofoten, Norwegen). «Ornithol. Beob.», 1972, 69, № 3-4, 169.

Vaurie C., Schwartz P. Morphology and vocalizations of *Synallaxis unirufa* and *Synallaxis castaneus* /Furnariidae, Aves/, with comments on other *Synallaxis*. «Amer. Mus. Novit.», 1973, № 2483.

Wahlstrom S.. En acoustics Jam forelse mellan sanglu hos tredike *Locustella*-arter. «Var fogelvarld», 1966, 25, № 2.

Wallenberg A. Die secundare Acusticusbahn der Taube. «Anat. Anz.», 1898, Bd. 14.

Wallenberg A. Über die zentralen Endstätten des Nervus octavus der Taube. «Anat. Anz.», 1900, Bd. 17.

Wallschlegel D. Über das Trommeln des Mittelspechtes. «Falke», 1980, 27, № 9, 310.

Walkowiak W. Das Antwortverhalten akustischer Neurone im Mittelhirn des Grasfrosches (*Rana t. temporaria* L.) bei Reizung mit art eigenen Rufen. - Verh. Dtsch. Zool. Ges. 71. Jahresversamml Konstanz, 1978. - Stuttgart- New York, 1978, 180.

Warner R.W. The anatomy of the syrinx in passerine birds. «Jorn. Zool.», 1972, v. 168, № 3, 381.

Welkowiak W. The coding of auditory signals in the torus semicircularis of the fire-bellied toad and the grass frog: responses to simple stimuli and to nonspecific calls. «J.Comp. Physiol.», 1980, A 138, № 2, 131.

Walkowiak W. Neuronal correlates of the recognition of pulsed sound signals in the grass frog. «J. Comp. Physiol.», 1984, A 155, 57.

Wickler W., Seibt U. Song splitting in the evolution of dueting. «Z. Tierpsychol.», 1982, 59, № 2, 127.

Wiens J. Song pattern variation in the eage sparrow (*Amphispiza belli*): dialects or epiphenomena ? «Auk», 1982, 99, № 2, 208.

Wilkinson R., Howse P.E. Time resolution of acoustic signals by birds. «Nature», 1975, 258, № 5533, 320.

Wilkinson R., Howse P.E. Variation in the temporal characteristics of the vocalization of bulfinches, *Pyrrhula pyrrhula*. «Z. Tierpsychol.», 1975, 38, № 2, 200.

Wilkinson R., Howse P.E. Time resolution of acoustic signals by birds. «Nature», 1975, 258, № 5533, 320.

Winderle J.M. Components of song used for species recognition in the common yellowthroat. «Anim. Behav.», 1979, 27, № 4, 982.

Winter P. Vergleichende qualitative und quantitative Untersuchungen and der Horbahn von Vogel. «Z. Morph. Ecol. Tiere», 1963, vol.52.

Winter P. Schwartzkopff J. Form und Zellrahl der akustischen Nervenreutren in der Medulla von Eulen /Striges/. «Experientia», 1961, Bd.17.

White G. The Natural History and Antiquities of Selborne. Benjamin White and Son, 1789, London.

White S.I., White R.E.C. and Thorpe W.H. Acoustic basis for individual recognition by voice in the gannet. «Nature», 1970, 225.

Wolffgramm J., Guttinger H.R. Vergleichende Analyse der Gesangsteuerung bei. Rollerkanari, Grunling und ihrem Artbtbastard.-Verh. Dtsch. Zool. ges.73. Berlin, 26-31Mai, 1980- Stuttgart; New York, 1980, 302.

Wolffgraman J. ,Todt D. Pattern and time spesifity in vocal responses of blackbirds turdus merula L. «Behaviour», 1982, 81, № 2-4, 264.

Wolffgramm J., Guttinger H. R. Verb. Dtsch. Zool. Ges. 73 Jahresversamml., Berlin, 26-31 Mai, 1980, Stuttgart-New York, 1980, 302.

Wunderly J.M. Species and Individual recognition of song. I: the Common Yellowthroat, 1976, M.S. thesis, University of Minn.

Zabka H. Zur funktionellen Bedeutung der Instsrumentallaute Europischer Spechte uuter besonderer Bezucks - chtigung von Dendrocopos major und D. minor. «Mitt. Zool. Mus. Berlin», 1980, 56, Supple-mentbd., 51.

Zvonov B.M. Biological basis features of time coding of acoustic information in birds. XVIII Congressus Internationalis ornitologicus. Moscow, 1982, «Nauka», 314.

Zvonov B.M. In figures code of acoustic signal of bird. XIX Congressus Internationalis ornitologicus. Abstracts, Ottawa, Canada, 22-29, VI, 1986, 527.

