

**ФОРМИРОВАНИЕ ВОКАЛИЗАЦИИ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ  
(PASSERIFORMES) В ОНТОГЕНЕЗЕ. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ  
ПРОБЛЕМЫ**

©2006 г. И. Р. Бёме

*Московский государственный ун-т им. М.В. Ломоносова, биологический  
факультет, кафедра зоологии позвоночных*

*119992 Москва, Ленинские горы, 1/12*

*e-mail: irbeme@mail.ru*

Поступила в редакцию 17.06.2005 г.

В акустической сигнализации птиц выделяют песни и позывы. До конца 60-70-х годов прошлого столетия основное внимание исследователей было направлено на изучение процессов формирования песни, а закономерности становления системы позывов оставалось практически неизученными. В этой области преобладало мнение о том, что поскольку все позывы наследственно закреплены, то и их появление в репертуаре всех птиц происходит одинаково. При этом основой для такого заключения служили неворобьиные птицы, для которых позывы составляют основу вокальной коммуникации. Большая часть позывов действительно может формироваться без обучения и в сходные сроки даже у птенцов, выращенных в изоляции. Но некоторые позывы сохраняются и передаются в популяциях только посредством обучения. Этапы развития звукового репертуара отражают критические перестройки акустического поведения птенцов и отчетливо различимы у всех изученных птиц. Первые три этапа совпадают с выделенными другими исследователями периодами постнатального развития птенцовых птиц (по морфологическим, поведенческим и физиологическим признакам). Это раннегнездовой, позднегнездовой и послегнездовой этапы. Однако в формировании вокализации можно выделить еще два: четвертый, приуроченный к периоду гормональной перестройки организма во время осенней линьки и началу миграционной активности, и пятый, совпадающий с началом первого репродуктивного цикла молодых птиц. Формирование позывов у представителей различных систематических групп (до семейств включительно) может идти тремя основными путями: по независимому, преемственному или взрывному типу. Использование данных по становлению видового репертуара акустических сигналов в онтогенезе может служить надежным систематическим критерием, который позволяет устанавливать и уточнять филогенетические связи между разными группами птиц.

Изучение акустической коммуникации, ее выделение из общей коммуникативной системы вида стало возможным благодаря рассмотрению вокализации птиц в качестве акустической сигнальной системы (Симкин, 1977, 1980, 1982, 1983; Smith, 1977). Однако онтогенезу поведения, в том числе и развитию акустической коммуникации по мере роста и созревания организма, уделяется гораздо меньше внимания, чем сложившемуся поведению и дефинитивным коммуникативным системам. Традиционно вокализацию воробьиных (отряд Passeriformes) подразделяют на **позывы** – короткие, простые звуки, издаваемые в самых разнообразных ситуациях в течение всего года; и **песню**, которая имеет большую длительность, сложную структуру и связана в основном с репродуктивным периодом в жизни птиц. За песней признают две ведущие функции: рекламную, связанную с охраной границ гнездового участка, и функцию привлечения самки. Детальное изучение процессов становления позывов и песни может много сказать нам об особенностях экологии и эволюции голосовых сигналов (Brooks, McLennan, 1991; Harvey, Pagel, 1991; Kroodsma, 1996). Подробный анализ развития вокализации в онтогенезе был проделан Крудсмой (Kroodsma, 1982, 1996). Он подчеркивает важность применения экологических и эволюционных подходов при изучении этой проблемы.

Цель настоящего обзора – представить эволюцию взглядов на становление акустических сигналов птиц в онтогенезе. Рассматриваемые нами работы вовсе не исчерпывают всего числа публикаций на эту тему, но на их примере можно показать основные вехи развития представлений о путях формирования звуковой сигнализации птиц и подходы к этому вопросу представителей различных научных школ и направлений. Мы также стремились показать, что биоакустический метод может служить надежным систематическим критерием, который позволяет устанавливать и уточнять филогенетические связи между разными группами воробьиных птиц.

### **Обучение или наследственность**

Первые эксперименты по онтогенезу голосовых сигналов птиц заставляли думать, что песня формируется у большинства видов в результате обучения, а позывы – независимо, без обучения (Thorpe, 1958b; Thielcke, 1961). При этом формирование песни благодаря обучению традиционно рассматривалось как характерная черта певчих птиц (подотряд Oscines) (Konishi, Nottebohm, 1969).

Позднее было доказано обучение и у кричащих воробьиных (подотряд Clamatores) (Baptista, 1993; Groothuis, 1993).

А.Н.Промптов (1944) был сторонником идеи наследственной детерминации песен и позывов. Считая позывы наследственно обусловленными и служащими рефлекторным выражением эмоционального состояния птиц, он допускал, что наследственная основа песни может быть выражена для большого числа видов лишь в отношении общих способностей воспроизведения звуков, общей видовой характеристики песни и темпа исполнения. Им же отмечено, что у большинства видов воробьиных птиц (исключение составляют *Phylloscopus sibilatrix*, *Ph. collybita*, *Emberiza citrinella*, *Anthus trivialis*, *Chloris chloris*) нормальная песня без влияния старых певцов сложиться не может. У выкормышей, воспитанных без взрослых птиц своего вида, складывается аберрантное пение, иногда чрезвычайно отличное от видового. В той же работе А.Н.Промптов, обращая внимание на “узнавание” птенцами песен своего вида, пишет, что выкормыши, сформировавшие определенную, но совершенно своеобразную песню без учителя, быстро перестраивают ее на типично видовую, если начинают слышать поблизости поющих самцов.

Позывы – в большинстве своем врожденные, генетически фиксированные сигналы как у воробьиных, так и неворобьиных птиц (Heinroth, 1924; Промптов, Лукина, 1945; Thorpe, 1954, 1958 a, c, 1969; Lanyon, 1957, 1960; Poulsen, 1959; Blase, 1960; Armstrong, 1963; Marler, 1963; Konishi, 1963; Nottebohm, 1968, 1972; Guttinger, Nicolai, 1973; Thomson, Shiovitz, 1974; Kroodsma, 1989, 1996; Catchpole, Slater, 1995). Но для некоторых видов были получены данные о роли обучения для полного развития некоторых позывов (Rothstein, Fleisher, 1987; Baptista, 1990, 1993; Groth, 1993). Марлер высказывает предположение, что “дождевой” (“рюмение”) и социальный (“пиньканье”) сигналы зяблика *Fringilla coelebs* развиваются в процессе обучения (Marler, 1956a,b). К.А. Вилкс и Е.К. Вилкс (1958) получили данные, что при подкладывании яиц мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* в гнездо большой синицы *Parus major* и, наоборот, птенцы полностью заимствовали позывы приемных родителей. Однако эти данные не вызывают полного доверия, так как описание сигналов приводится только на словах, без привлечения сонографического анализа. По наблюдениям Ланьона, характерный крик *Sturnella neglecta* не развивается у выкормленных в изоляции птиц до тех пор, пока они не услышат взрослых самцов (Lanyon, 1957, 1960).

Молодые черноголовые гаички *Parus palustris*, выкормленные большой синицей, приобретают некоторые характерные для нее позывы (Lanyon, 1960). Птенцы паразитических видов вдовушек (сем. Viduidae) заимствуют у приемных родителей не только песню, но и позывы (Nicolai, 1964). Однако для подавляющего большинства видов певчих птиц нормальное развитие репертуара позывов происходит даже при отсутствии взрослого учителя.

Иногда бывает сложно определить, что позволяет птице нормально развивать вокализацию при отсутствии внешней модели или без обратной слуховой связи. Для понимания этих процессов в первом случае решающим может оказаться применение метода акустической изоляции птицы. Оглушение обеспечивает полную звуковую изоляцию (F. Nottebohm, M. S. Nottebohm, 1971), однако известную степень изолированности от внешней модели можно получить и при выращивании птенцов человеком или приемными родителями с самого раннего возраста (Lanyon, 1960, 1969). Использование таких методов показало, что развитие вокализации у таких изолированных птиц не отличается от такового в естественных условиях. Лучшим доказательством этого может служить сравнение ответов птиц данного вида на акустические сигналы птенцов, выращенных в изоляции, и диких представителей этого же вида. В ряде случаев были получены адекватные ответы диких особей на песни птиц, выращенных в изоляции (Thielcke, 1973; Shiovitz, 1975; Lanyon, 1969). Для неворобьиных птиц на примере пяти видов горлиц было показано, что при воспитании птенцов приемными родителями голос чужого вида не оказывает влияния на развитие видовой вокализации (Lade, Thorpe, 1964). Нормальный видовой репертуар был сформирован и у оглушенных в первые дни жизни кольчатых горлиц *Streptopelia decaocto* (F. Nottebohm, M.S. Nottebohm, 1971). Межвидовые гибриды горлиц имели звуковые сигналы с промежуточными характеристиками. Таким образом, у этих горлиц можно предположить наличие эндогенных механизмов, отвечающих за развитие вокализации. Онтогенез вокализации у домашней курицы происходит сходным образом. Характерные для этого вида позывы развиваются и у оглушенных на ранних стадиях развития цыплят (Konishi, 1963).

Хотя многие певчие птицы для развития нормальной песни нуждаются в обучении, более простые типы вокализации формируются у них и при отсутствии внешней модели. Так, при перекладывании яиц различных видов астрильдов (сем. Estrildidae) было показано, что их песни часто отличаются по своим

характеристикам от типичных видовых, тогда как позывы имеют нормальную спектральную структуру (Guttinger, Nicolai, 1973). У буроголовой гаички *Parus montanus*, имеющей два типа песни, в условиях звуковой изоляции нормально сформировалась только одна, наиболее просто организованная песня, а структура более сложной песни отличалась от естественной видовой (Becker, 1978). Подобный феномен был обнаружен и у черноголовой американской гаички *Parus atricapillus*, у которой один тип песни генетически фиксирован, а другой формируется только в процессе обучения у отца ближайших популяционных соседей (Shackleton, Ratcliffe, 1993).

### **Формирование песни**

В ранних работах формирование вокализации через обучение традиционно рассматривалось как характерная черта видов, относимых к подотряду певчих птиц отряда воробьиных (подотряд Oscines) (Konishi, Nottebohm, 1969). Однако позднее было доказано обучение и у представителей подотряда кричащих воробьиных (подотряд Clamatores) (Baptista, 1993; Grootuis, 1993). Развитие песни у птиц может идти самыми различными путями, и этот процесс отличается большим разнообразием (Slater, 1989; Catchpole, Slater, 1995). Например, у многих видов подотряда кричащих воробьиных нормальная песня формируется даже при ранней изоляции или оглушении птенцов (Kroodsma, Konishi, 1991). У певчих же птиц птенцы для формирования нормальной видовой песни нуждаются во внешней модели (Catchpole, Slater, 1995). Потребность в звуковой стимуляции - это единственная общая потребность для всех певчих птиц, тогда как конкретные модели обучения меняются у разных видов (Slater, 1983, 1989; Kroodsma, 1989; Marler, 1991). У некоторых самцы могут сформировать песню при прослушивании ее магнитофонной записи, другие же виды нуждаются в живом учителе (Catchpole, Slater, 1995). Однако до сих пор не существует единого мнения о закономерностях развития песни в ходе онтогенеза. Г.Н.Симкин (1981) выделяет два основных принципа становления вокального репертуара певчих птиц:

- 1) активации и спонтанного саморазвертывания врожденных элементов песни;
- 2) матричного копирования молодыми птицами особенностей напева старых самцов, иногда с элементами имитации отдельных звуков других видов. Помимо

этого была выявлена возможность “принудительного” экранирования и матричного копирования песни чужого вида (Симкин, 1981).

В процессе формирования песня проходит ряд последовательных стадий. Ланьон (Lanyon, 1960) предложил следующую схему развития песни воробьиных птиц (рис. 1). Первые позывы выпрашивания пищи, а также птенцовое бормотание объединяются в подпесню, ее иногда называют «осенней подпесней» (Nottebohm, 1972), так как этот процесс происходит осенью. Осенняя подпесня в течение нескольких месяцев претерпевает изменения: в нее птица включает отдельные фразы и колена видовой песни, которые молодой самец заимствует у взрослых птиц. Но на этой стадии «репетиционной песни» в ее состав могут входить позывы и песни других видов. Так, у зяблика в этот период отмечались заимствования от 60 видов, причем часть видов была африканского происхождения (Thorpe, 1958a). И наконец, процесс формирования песни заканчивается созданием нормальной видовой песни (главных песенных мотивов), из которой исчезают все заимствования и другие добавочные элементы. Этот процесс Ноттебом (Nottebohm, 1972) назвал кристаллизацией песни. Эта схема была затем подтверждена работами других авторов (Nottebohm, 1972; Catchpole, Slater, 1995).

У многих видов и групп воробьиных птиц песня в норме формируется в течение определенного периода времени, получившего название “критического” (Poulsen, 1951; Lanyon, 1957; Thorpe, 1958 a-c; Marler, Tamura, 1964; Immelmann, 1965; Nottebohm, 1969, 1970, 1972; Thomson, Shiovitz, 1974; Kroodsma, 1974, 1977). Длительность критического периода различается у разных видов: у зяблика он заканчивается к 14-му месяцу жизни (Thorpe, 1969), у зебровой амадины *Taeniopygia guttata* – ограничивается возрастом от 35 до 65 дней (Eales, 1985), для болотного крапивника *Cistothorus palustris* этот период длится около трех первых месяцев жизни (Kroodsma, 1974). У некоторых видов способность к обучению сохраняется в течение всей жизни: например, у чижа *Spinus spinus* (Mundiger, 1970), канарейки *Cerinus canaria* (Nottebohm et al., 1986), скворца *Sturnus vulgaris* (Eens et al., 1992).

У западного соловья *Luscinia megarhynchos* была обнаружена способность запоминать большее число разнообразных песен, чем спонтанно исполняли изолированные взрослые птицы. Эти песни могли быть воспроизведены лишь в

момент взаимодействия с другими особями (Brumm, Hultsch, 2001; Geberzahn et al., 2002).

### **Формирование позывов**

Несмотря на то что изучение формирования песни шло очень активно, формирование позывов оставалось практически не изученным. Лишь в последние три десятилетия были опубликованы работы, прослеживающие становление сигналов у некоторых видов и групп птиц: у астрильдов (Impekoven, 1962; Zann, 1977), синиц (Sasvari, Szoke, 1969; Sasvari, 1971; Бёме, 1983, 1987а, 1995; Beme, 2004), вьюрковых (Thomson, O'Hara, 1970; Wilkinson, 1980), дроздовых (Корбут, 1980; Бёме, 1980, 1981, 1984; 1986 а-с; .1987 б; 1988, 1995, 2001; И.Р. Бёме, Р.Л. Бёме, 1986), мухоловок (Бёме 1986с, 1987б, 1994).

### **Категории позывов**

При изучении акустического репертуара птиц были приняты следующие категории позывов (Thogre, 1961; Хайнд, 1974; Симкин, 1976).

*Пищевые* позывы имеются у всех исследованных видов на гнездовой и ранней послегнездовой стадии развития птенцов (первый, второй и третий этапы онтогенетического развития). Они служат основными сигналами, посредством которых осуществляется контакт между взрослыми птицами и птенцами. Первичный пищевой сигнал является единственным звуковым ответом птенцов на все виды внешних и внутренних раздражителей: тактильных, пищевых, болевых и т.п.

*Контактные* позывы присутствуют у всех исследованных видов на птенцовой стадии развития (чаще всего это совпадает со вторым и третьим этапами онтогенетического развития), затем они сохраняются лишь у стайных видов. Наличие контактных сигналов в репертуаре может быть хорошим показателем социальной организации птиц. Так, у облигатно стайных видов синиц и скворцов такие сигналы широко представлены в репертуаре взрослых птиц. У видов, образующих стаи только на время миграционных перемещений, могут либо формироваться специфические сигналы (например, “пролетный крик” у певчего дрозда *Turdus philomelos*), либо для поддержания контакта в стаях используется основной видовой крик (овсянки, урагусы) или же тревожные позывы (зяблики, горихвостки, соловьи и др.).

*Позывы тревоги и агрессии* (так называемые агонистические сигналы) наиболее многочисленны в репертуаре взрослых птиц. Специализированные

сигналы агрессии или драки свойственны строго одиночным видам или строго стайным видам воробьиных птиц (певчий дрозд, краснобрюхая горихвостка *Phoenicurus erythrogaster*, различные виды синиц); у видов же, образующих непостоянные скопления, таких сигналов нет. Как правило, их роль выполняют тревожные позывы.

*Комфортные* позывы широко представлены у птенцов и молодых птиц, но у взрослых особей специфические позывы этой категории встречаются редко. Начиная с формирования “осенней” подпесни, именно она служит выразителем комфортного состояния птицы.

*Токовые* сигналы редко формируются у изолированных экспериментальных особей птиц. В тех немногочисленных случаях, когда такие позывы развивались, наблюдалась смещенная реакция молодых самцов, выбирающих в качестве полового партнера выкормившего их человека.

#### **Этапы онтогенеза позывов**

Изучение закономерностей генезиса акустических сигналов в процессе индивидуального развития у воробьиных птиц, позволило выделить основные пять этапов развития звукового репертуара: раннегнездовой, позднегнездовой, послегнездовой, осенний и весенний. Эти этапы, отражая существенные критические перестройки акустического поведения птенцов, отчетливо различимы у всех изученных видов и групп птиц (Бёме, 1986а, б). Первые три этапа практически полностью совпадают с выделенными другими исследователями периодами постнатального развития птенцовых птиц (по морфологическим, поведенческим и физиологическим признакам) (Промптов, 1956; Шилов, 1968). Это раннегнездовой, позднегнездовой и послегнездовой этапы.

Первый, раннегнездовой, этап начинается с момента вылупления птенца (“натального биостарта” по А.Н.Промптову (1956)), а заканчивается к моменту включения зрительного анализатора. Он характеризуется наиболее простыми, пассивными формами взаимодействия птенцов со средой, “...ведущим значением тактильной стимуляции пищевой реакции и развитием самых элементарных установочных рефлексов” (Промптов, 1956, с. 141). Из акустических сигналов у птенцов на первом этапе жизни отмечается только один позыв “пищевой 1”, который является единственным ответом птенца на



все внутренние и внешние раздражители (Хаяутин, Дмитриева, 1976, 1981; Бёме, 1981) .

Второй, позднегнездовой, этап совпадает с началом функционирования зрительного анализатора. Именно на этом этапе начинает формироваться поведение, свойственное особям данного вида. В этот период происходит формирование гомойотермного типа теплообмена, а также постепенная редукция специфических птенцовых признаков и смена их особенностями строения, характерными для взрослых птиц. Подобные процессы имеют место и в формировании акустического репертуара: у птенцов появляется новый, имеющий большую вариативность позыв выпрашивания пищи – “пищевой 2”, на основе которого начинают формироваться дефинитивные видовые позывы. Таким образом, позднегнездовой этап характеризуется подготовкой всех систем организма к активному образу жизни после вылета из гнезда (Бёме, 1981.)

Третий, послегнездовой, этап включает в себя время от оставления птенцами гнезда до распада выводков и перехода молодых птиц к самостоятельному существованию. Послегнездовой этап характеризуется усложнением и дифференцировкой акустической сигнализации птиц и исчезновением из репертуара птенцов ранних ювенильных позывов. В относительно короткий срок (1-3 мес) формируется большинство видовых позывов, относимых к различным категориям.

Четвертый этап развития акустических сигналов приурочен к периоду гормональной перестройки организма птицы во время осенней линьки и началу миграционной активности. Он характеризуется сокращением употребления различных комфортных сигналов, увеличением доли оборонительных позывов, а также формированием основных элементов “осенней подпесни”. Для большинства видов этим периодом завершается становление системы позывов.

Пятый этап по времени совпадает с началом первого репродуктивного цикла молодых птиц. Он характеризуется резким повышением вокальной активности и формированием новых оборонительных сигналов. Для некоторых видов мухоловок именно на пятом периоде завершается развитие акустического репертуара.

Этапность развития вокальной системы воробьиных птиц подчиняется двум основным закономерностям, выделенным И.А.Шиловым (1968) при анализе онтогенеза физиологических и поведенческих процессов у птиц:

Ни один из этапов онтогенеза не может рассматриваться как простое “недоразвитие” каких-либо признаков. Каждый этап помимо своего специфического значения в цикле развития представляет собой еще и период подготовки к жизнедеятельности организма на следующем этапе.

На протяжении каждого этапа комплекс процессов развития осуществляется более или менее равномерно, а смена этапов происходит быстро, «скачком».

### **Условия развития позывов**

Основная часть позывов, как птенцовых, так и дефинитивных, формируется под воздействием акустической среды птенцов своего выводка. Это воздействие неспецифично и служит лишь релизером вокализации (Северцов, 1985).

В наших экспериментах с изолированными птенцами показано, что для нормального формирования большинства позывов воробьиные птицы не нуждаются в присутствии взрослых особей или в искусственной акустической стимуляции. Достаточным условием является групповое содержание птенцов (не менее 2-3 особей). При одиночном выращивании сроки формирования сигналов изменяются и часть позывов не формируется вовсе (Бёме, 1988, 1995). У таких птенцов часто наблюдается подражание сигналам, используемым человеком для их пищевой стимуляции. Для успешного формирования песни у птенцов, взятых из гнезд в 2-10-дневном возрасте, необходимо либо непосредственное присутствие птицы-учителя, либо ежедневное прослушивание магнитофонных записей песни взрослых птиц своего вида. Птенцы, попавшие в лабораторию в возрасте 1 мес., уже были способны формировать полную видовую песню. Вероятно, соответствующие клетки и структуры мозга, ответственные за восприятие песни у воробьиных птиц, начинают функционировать не ранее 15-дневного возраста (Catchpole, Slater, 1995).

### **Опережающее развитие структуры сигнала**

При формировании позывов часто наблюдается опережение его развития относительно той экологической и поведенческой ситуации, в

которой он реально используется. Наиболее типичны в этом отношении сигнал “слетка” и некоторые позывы тревоги. У большинства исследованных нами видов позыв “слетка” появляется еще в гнезде за 2-3 дня до вылета (горная славка *Sylvia althea*, различные виды овсянок, синие мухоловки *Cyanoptila cyanocephala* и др.). У видов, гнездящихся на земле или невысоко над ней, одновременно с ним формируются сигналы тревоги. В таком случае сам позыв “слетка” является как бы предшествующей фазой становления сигнала “тревоги” (например, у соловья-белошейки *Irania gutturalis*). У видов, гнездящихся высоко над землей или в дуплах, тревожные сигналы, как правило, появляются в репертуаре лишь через несколько дней после вылета птенцов из гнезда (обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus*, скворцы). У многих видов (дрозды, скворцы, мухоловки и пр.) формирование сигнала “бедствия” или “крика ужаса” опережает становление других тревожных позывов. Это может свидетельствовать о том, что оповещение родителей и других взрослых особей в критической ситуации, по-видимому, важнее, чем передача информации посредством более “мягко” действующих сигналов тревоги (Бёме, 2001).

В отличие от общепринятых представлений о формировании репертуара позывов птиц к 2-3-месячному возрасту (Lanyon, 1960; Kroodsmas, 1982), наши данные показывают, что у некоторых видов этот процесс полностью завершается лишь к 8-10-месячному возрасту (мухоловки, горихвостки) (И.Р. Бёме, Р.Л. Бёме, 1986с; Бёме, 1994) При этом позывы, появляющиеся на поздних стадиях онтогенеза, всегда относятся к категории оборонительных или токовых.

### **Типы онтогенеза звуковых сигналов**

Нами были выделены три основных типа развития системы позывов в онтогенезе воробьиных птиц— независимый, преемственный и взрывной (Бёме, 1980, 1986а) (рис. 2).

**Независимое развитие позывов.** Основные категории сигналов появляются вне какой-либо зависимости друг от друга. Для их развития характерно отсутствие непосредственной связи между первичными пищевыми позывами и любыми другими категориями сигналов между собой. Как исключение в редких случаях пищевые позывы (и только они) могут быть онтогенетически

связаны друг с другом. Этот тип развития акустического репертуара ярко выражен у представителей семейств славковых, мухоловковых, овсянковых и некоторых видов вьюрковых (Бёме, 1980, 1986а, б, 1994).

***Преемственное развитие позывов.*** Основные категории дефинитивных позывов обнаруживают преемственную связь с птенцовыми. Как правило, второй пищевой позыв (второй этап онтогенетического развития), в отличие от простого первого пищевого, характеризуется сложной и разнообразной структурой. В ней представлены в качестве составных элементов предшественники (зачатки) основных компонентов дефинитивного акустического репертуара, формирующихся на более поздних стадиях онтогенеза. В дальнейшем эти элементы преобразуются в самостоятельные сигналы, имеющие четкую функциональную нагрузку. По этому пути развиваются основные категории позывов у исследованных видов дроздовых, иволг, скворцов, а также камышевок (Impeken, 1962) и амадин (Zann, 1977). Таким же способом формируются и другие сигналы, не связанные с пищевыми (например, позыв “тревоги” – из позыва беспокойства у обыкновенной и седоголовой *Phoenicurus caeruleocephalus* горихвосток (Бёме, 1981, 1984), сигнал “агрессии” – из сигналов тревоги у дроздов) (Веме, 1993).

***Взрывное развитие позывов.*** Довольно часто у разных видов птиц обнаруживаются комбинированные способы формирования звукового репертуара. Ярким проявлением такого сочетания является “**взрывной**” путь развития вокализации, характерный для всех изученных видов синиц. Ранние птенцовые сигналы разных категорий развиваются по преемственному типу, а затем в период перехода к самостоятельной жизни в чрезвычайно сжатые сроки (как правило, в течение 1-2 нед) возникают все основные элементы взрослого репертуара, которые могут формироваться обоими способами. Несколько позже появляются лишь некоторые позывы репродуктивного цикла, но в ряде случаев они не развиваются вообще (Hinde, 1952; Gompertz, 1961; Sasvari, 1971).

#### **Онтогенез позывов как систематический и филогенетический критерий**

Закономерности развития акустического репертуара позволяют анализировать связи близких видов птиц. В 1970-1990-е годы широко обсуждалась возможность применения биоакустических характеристик вокальной активности животных в качестве критериев (наряду с другими) при установлении

филогенетических связей между таксонами различного ранга (Симкин, 1976, 1990, Vieillard, 1995a, b). Чаще всего в качестве ведущего признака рассматривают видовую песню птиц. Мы же провели сравнение отдельных групп воробьиных птиц на основе онтогенеза и состава видового репертуара позывов. Как отмечено выше, именно позывы представляют собой наиболее древний и генетически детерминированный тип вокализации, и поэтому именно они могут наиболее полно отражать изменения, претерпеваемые птицами в ходе эволюции.

Объем репертуара, взятый в качестве единственного критерия, не может быть надежным показателем молодости или архаичности того или иного вида. Количество различных позывов зависит в первую очередь от сложности социальной структуры вида. Так, стайные виды синиц (московки *Parus ater*, буроголовые и черноголовые гаички) обладают более разнообразным репертуаром с преобладанием контактных и оборонительных позывов (Бёме, 1995; Веме, 2004). Менее социальный, но эволюционно более молодой вид, джунгарская гаичка *Parus songarus*, утрачивает большую часть контактных сигналов, что приводит к уменьшению общего размера репертуара (Бёме, 1995; Веме, 2004). Эта же закономерность прослеживается при анализе сигналов социальных и одиночных видов дроздовых (число контактных сигналов убывает в ряду: рябинник *Turdus pilaris* — белобровик *T. iliacus* — певчий дрозд *T. philomelos*) (Симкин, 1990). Особый случай составляет акустическая мимикрия, в этом случае бедность собственного репертуара компенсируется за счет использования заимствованных сигналов других видов птиц. Примером этого могут быть камышевки (Catchpole, Slater, 1996).

Для близких видов, ведущих одиночный образ жизни, количество сигналов в репертуаре может зависеть от особенностей населяемых птицами ландшафтов: сильная зашумленность или большая расчлененность их может привести к двум противоположным результатам:

- 1) сокращению числа типов звуковых сигналов в репертуаре за счет большего использования демонстративных поз (это в основном характерно для горных видов и птиц открытых пространств) (И.Р. Бёме, Р.Л. Бёме, 1986);
- 2) увеличению доли сигналов в репертуаре, слышимых на большом расстоянии (например, в горах — это высокочастотные свистовые позывы), или же увеличению числа позывов, воспринимаемых на близком расстоянии и

служащих для поддержания контактов в паре или стае (различные мухоловки) (Банин и др., 1994; Бёме, Банин, 1994).

Нередко архаичные виды могут иметь более разнообразный и расширенный репертуар позывов по сравнению с более молодыми, но специализированными видами (например, обыкновенная и краснобрюхая горихвостки, райская мухоловка *Terpsiphonae paradisi*, буроголовая и джунгарская гаички (И.Р. Бёме, Р.Л. Бёме, 1986; Бёме, 1994; Beme, 2004).

У близких видов и видов-двойников различия акустических сигналов могут прослеживаться уже на стадии формирования ранних птенцовых позывов. Например, у обыкновенной *Caliope caliope* и черногрудой *C. pectoralis* красношеек, у обыкновенной *Oriolus oriolus* и китайской черноголовой *O. chinensis* иволг наибольшие различия наблюдаются в пищевых позывах. Эти пары видов давно разошлись в ходе географического расселения, и в настоящее время аллопатричны. Вероятно, в самом начале процесса видообразования различия в сигнальной системе близких форм относились лишь к птенцовым позывам, а затем их географическое разделение привело к “ненужности” дальнейшего изменения сигналов взрослых птиц. У симпатрических видов различия в позывах затрагивают не только репертуар птенцов, но и взрослых птиц, так как они служат целям видового опознавания. Примером этому могут служить чернозобый *Turdus atrogularis* и краснозобый *T. ruficollis* дрозды, буроголовая и черноголовая гаички (Beme, 1993; Бёме, 1995).

Фишер и Петерсон (Fisher, Peterson, 1964) предложили ставшую классической схему филогенетических связей семейств и подсемейств воробьиных птиц, основанную на изучении морфологических признаков (рис. 3,1). Данные, полученные при изучении акустической сигнализации, позволили нам построить схему взаимоотношений между семействами воробьиных птиц с использованием метода главных компонент SPAD 3 (рис. 3,2). Распределение признаков по семействам, а также сами признаки, использованные в данном анализе, приведены в табл. 1, 2. Как и в схеме Фишера и Петерсона, сем. мухоловковых обнаруживает тесную связь с сем. дроздовых. Для некоторых мухоловок характерен переход от независимого типа формирования позывов к преемственному (например, у малой и синей мухоловок). Для семейства дроздовых характерен преемственный тип становления системы позывов, однако некоторые виды вторично возвращаются к независимому (варакушка

*Luscinia svecica*, восточный соловей *L. luscinia*). Аналогичные примеры обнаруживаются и при рассмотрении групп астрильды — овсянки — вьюрковые, которых относят либо к разным семействам, либо подсемействам. Тесное родство этих групп становится очевидным при анализе онтогенеза позывов этих птиц. Для астрильдов (Zann, 1977) на ранних стадиях развития характерен преемственный тип развития сигналов, который позднее заменяется независимым. В семействе вьюрковых наблюдается две противоположные тенденции по этому признаку. У части видов развитие сигнальных систем идет по независимому типу (зяблики), тогда как для других более характерен преемственный путь (урагусы *Uragus sibiricus*). Для семейства овсянковых характерен независимый тип становления позывов. Причем этот признак является общим, как для видов, связанных в своем происхождении со Старым Светом (обыкновенная *Emberiza citrinella* и желчная *E. bruniceps* овсянки), так и для видов, вероятным центром возникновения которых была Америка (седоголовая *E. spodoscephala*, тростниковая *E. schoeniclus*, ошейниковая *E. fucata* (Beme, 2004). Фишер и Петерсон относят семейства скворцовых и иволговых к разным ветвям своего древа, однако по типу становления сигнальной системы эти семейства очень близки. Этот факт согласуется с точкой зрения других систематиков, которые выводят эти два семейства от общего предка (Карташев, 1974). Семейство синиц занимает обособленное положение в системе, как по морфологическим признакам, так и, согласно нашим данным, по объему и типу становления вокальных систем. Однако, исходя из полученных результатов, оно ближе всего стоит к имеющим обширный и разнообразный репертуар иволгам и скворцам. Семейство славковых показало наибольшую близость с овсянковыми и вьюрковыми.

Схемы взаимоотношения семейств, построенные на основе морфологических и акустических признаков, оказались чрезвычайно близкими. Это позволяет утверждать, что биоакустический подход с использованием анализа развития сигналов в процессе онтогенеза может служить еще одним надежным и полновесным систематическим критерием, который позволяет устанавливать и уточнять филогенетические связи между разными группами воробьиных птиц. Поскольку звуковые сигналы и их характеристики являются наследственно закрепленными (в отличие от песни), их использованием становится фактически равнозначным прямому генетическому анализу, что

особенно ценно в тех случаях, когда другие подходы дают неоднозначные результаты. Несмотря на то что акустический критерий действует на уровне как крупных, так и мелких таксонов, мы считаем его применение наиболее целесообразным на видовом и родовом уровнях, где он оказывается максимально чувствительным и точным.

### **Заключение**

В заключение хочу еще раз подчеркнуть, что до настоящего времени закономерности онтогенеза вокализации птиц изучены далеко не полно, а имеющиеся данные носят по большей части фрагментарный характер. Практически нет работ, посвященных индивидуальной и видовой изменчивости позывов птиц. Неизвестны сроки формирования этих различий, биологический смысл их появления на ранних, гнездовых, стадиях развития. Между тем изменение акустических сигналов по мере развития организма могут дать ответы на многие основополагающие вопросы биологии птиц. Появившиеся в последние годы компьютерные технологии анализа структуры звуков делают доступным одновременное сравнение спектрографических характеристик различных видов птиц, что было невозможно на предыдущих этапах изучения. Тем не менее нам представляется крайне важным при изучении формирования вокального репертуара птиц совмещать эксперименты по воспитанию изолированных птенцов в лаборатории с непосредственным наблюдением за птицами в природе для выработки наиболее объективных оценок функциональной значимости звуковых сигналов.

Автор выражает искреннюю благодарность коллегам из лаборатории этологии университета Париж X (Франция) М. Крейцеру и Э. Валлэ за помощь в статистической обработке результатов, Г.Н. Симкину и Л.И. Барсовой (МГУ, каф. Зоологии позвоночных) за ценные советы в процессе подготовки статьи, а также рецензенту за полезные и конструктивные замечания.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (04-04-49276) и «Университеты России».



## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банин Д.А., Бёме И.Р., Бёме Р.Л.*, 1994. Сезонная изменчивость функциональной нагрузки песни птиц // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биология. № 3. С. 40-43.
- Бёме И.Р.*, 1980. Онтогенез акустических сигналов некоторых видов воробьиных птиц // Орнитология. Вып. 16. М.: Изд-во МГУ. С. 84-87.
- Бёме И.Р.*, 1981. К проблеме онтогенеза акустических сигнализации у воробьиных птиц // Экология и охрана птиц. Кишинев: Штиинца. С. 24.
- Бёме И.Р.*, 1983. Онтогенез акустических сигналов рыжешейной синицы // Поведение животного в сообществах. Т. 2. М.:Наука. С. 8 – 10.
- Бёме И.Р.*, 1984. Развитие птенцов и онтогенез акустических сигналов сибирской горихвостки // Отражение достижений орнитологической науки в учебном процессе средних школ и ВУЗов в народном хозяйстве. Пермь: Изд-во Пермск. Госпедин-та. С. 41 –43.
- Бёме И.Р.*, 1986а. Типы развития акустических сигналов воробьиных птиц в онтогенезе // ДАН СССР. Т. 291. № 3. С. 749 – 751.
- Бёме И.Р.*, 1986б. Закономерности формирования акустического репертуара воробьиных птиц // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Ч. 1. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 70 – 71.
- Бёме И.Р.*, 1986с. Развитие звуковых сигналов горной славки и райской мухоловки в онтогенезе // Актуальные проблемы орнитологии. М.:Наука. С. 207 – 216.
- Бёме И.Р.*, 1987а. Формирование звукового репертуара хохлатой синицы // Вестн. МГУ. Сер. 16 Биология. № 3. С. 18 – 22.
- Бёме И.*, 1987б. Формирование акустического репертуара мухоловки-пеструшки и желтоспинной мухоловки в онтогенезе // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 6. С. 895 – 902.
- Бёме И.Р.*, 1988. Формирование звукового репертуара дрода-белобровика и певчего дрозда // Орнитология. Вып. 23. М.: Изд-во МГУ. С. 165 – 174.
- Бёме И.Р.*, 1994. Формирование акустического репертуара мухоловок (*Muscicapidae, Passeriformes*) в онтогенезе // ДАН СССР. Т. 336. № 4. С. 111 – 112.
- Бёме И.Р.*, 1995. Развитие акустических сигналов буроголовой и джунгарской гаичек в онтогенезе // Орнитология. Вып. 26. М.: Изд-во МГУ. С. 105 – 113.

- Бёме И.Р.*, 2001. Формирование акустического репертуаров соловьев родов *Irania*, *Luscinia* и *Caliope* // Достижения и проблемы орнитологии Сев. Евразии на рубеже веков. Казань: Магариф. С. 165 – 173.
- Бёме И.Р., Бёме Р.Л.*, 1986. Становление звуковых сигналов в онтогенезе и филогенетические связи горихвосток рода *Phoenicurus* (Passeriformes, Turdidae) // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 3. С. 378 – 386.
- Бёме И.Р., Банин Д.А.*, 1994. Сигнализация птиц в горных ландшафтах и ее особенности // ДАН СССР. Т. 336. № 6. С. 840-842.
- Вилкс К.А., Вилкс Е.К.*, 1958. Результаты опытов по пересаживанию яиц и птенцов в гнезда птиц чужих видов (предварительное сообщение) // Тр. Ин-та биол. АН ЛатвССР. Рига. Т. 6. С. 167-176.
- Карташев Н.Н.*, 1974. Систематика птиц. М.: Высш. шк. 367 с.
- Корбут В.В.*, 1980. Звукоиздавание у эмбрионов воробьиных птиц (Passeriformes) // ДАН СССР. Т. 253. № 5. С. 1278-1280.
- Промптов А.Н.*, 1944. Голосовые имитации воробьиных птиц как одно из специфических свойств их высшей нервной деятельности // ДАН СССР. Т. 45. № 6. С. 278-281.
- Промптов А.Н.*, 1956. Очерки по проблеме развития биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 310 с.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В.*, 1945. Условно-рефлекторная дифференцировка позывов у воробьиных птиц и ее биологическое значение // ДАН СССР. Т. 46. № 9. С. 422-425.
- Северцов А.С.*, 1985. Возникновение пластичных признаков фенотипа под действием отбора. // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 5. С. 579 – 589.
- Симкин Г.Н.*, 1976. Опыт разработки функциональной классификации акустических сигналов у птиц // Групповое поведение животных. М.: Наука. С. 338-341.
- Симкин Г.Н.*, 1977. Акустические системы сигнализации у птиц // Адаптивные особенности и эволюция птиц. М.: Наука. С. 120 – 127.
- Симкин Г.Н.*, 1980. Основные приемы кодирования информации и «означивание» сигналов в акустических системах сигнализации у птиц // Орнитология. Вып. 15. М.: Изд-во МГУ. С. 56 – 68.
- Симкин Г.Н.*, 1981. Песня восточного соловья (*Luscinia luscinia*) как акустический маркер групповых и популяционных структур //

- Орнитология. Вып. 16. М.: Изд-во МГУ. С. 73-83.
- Симкин Г.Н.*, 1982. Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц // Орнитология. Вып. 17. М.: Изд-во МГУ. С. 36-53.
- Симкин Г.Н.*, 1983. Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 88. Вып. 1. С. 15-28.
- Симкин Г.Н.*, 1990. Певчие птицы. М.: Лесн. пром-сть. 339 с.
- Хайнд Р.*, 1974. Поведение животных. М.: Мир. 855 с.
- Хаятин С.Н., Дмитриева Л.П.*, 1976. О взаимодействии пищевой и оборонительной реакции у птенцов *Muscicapa hypoleuca* // Зоол. журн. Т. 55. № 7. С. 1046-1052.
- Хаятин С.Н., Дмитриева Л.П.*, 1981. Организация естественного поведения птенцов. М.: Наука. 136 с.
- Шилов И.А.*, 1968. Регуляция теплообмена у птиц (эколого-физиологический очерк). М.: Изд-во МГУ. 66 с.
- Armstrong E.A.*, 1963. A study of bird song. London etc.:Oxford Univ. Press. 335 p.
- Baptista L.F.*, 1990. Dialectal variation in the rain call of the Chaffinch // Vogelwarte. Bd. 35. S. 249 – 256.
- Baptista L.F.*, 1993. El estudio de la variation geografica usando vocalisaciones y las bibliotecas de sonidos de Aves neotropical // Curation, voderne de collectiones ornitologicas / Ed. Escalante-Pliego P. Washington. P. 1 – 23.
- Becker P.H.*, 1978. Der Einfluss des Lernens auf einfache und komplexe Gesangsstrophen der Sumpfschneise (*Parus palustris*) // J. Ornithol. V. 119. S. 338-411.
- Beme I.R.*, 1993. Divergence of ontogenesis of acoustic signals in twin-species in Passeriformes // Evolution 93. Montpellier, France. P.43.
- Beme I.R.*, 2004. Formation of sound repertoire Chickadees // ISBE 2004 Finland. July 10-15 Jyvaskyla, Finland. P. 17.
- Blase B.*, 1960. Die Lautausoerringer des Neuntoters (*Lanius c. collurio* L.) Freilandbeobachtungen und Kaspar-Hause Versuche // Ztschr. Tierpsychol. Bd 17. H. 3. S. 293-344.
- Brooks R.J., McLennan M.D.*, 1991. Phylogeny, ecology and behavior: a research program in comparative biology. Chicago: Univ. Chicago Press. 347 p.
- Brumm H., Hultsch H.*, 2001. Pattern amplitude is related pattern imitation during the song development of nightingales // Anim. Behav. V. 61. P. 747-754.

- Catchpole C.K., Slater P.J.B.*, 1995. Birdsong. Biological themes and variation. Cambridge: Cambr. Univ. Press. 248 p.
- Eales L.A.*, 1985. Song learning in zebra finches: same effects of song model availability on what is learn and when // *Anim. Behav.* V. 33. P. 1293 – 1300.
- Eens M., Pinxten R., Verheyen R.F.*, 1992. Song learning in captive european starling, *Sturnus vulgaris* // *Anim. Behav.* V. 44. P. 1131 – 1143.
- Fisher J., Peterson R.T.*, 1964. The world of birds. N. Y.: Doubleday. 288 p.
- Geberzahn N. Hultsch H., Todt D.*, 2002. Latent song tape memories are accessible through auditory stimulation in a hand-reared songbird // *Anim. Behav.* V. 64. P. 783-790.
- Gompertz T.*, 1961. The vocabulary of the great tit // *Brit. Birds.* V. 54. № 10. P. 69-384.
- Groothuis T.G.G.*, 1993. A comparison between development of bird song and development of other displays // *Neth. J. Zool.* V. 43. P. 172 – 193.
- Groth J.G.*, 1993. Call matching and positive assortative mating in redcrossbills // *Auk.* V. 110. P. 398 – 401.
- Guttinger H.R., Nicolai J.*, 1973. Struktur und Function der Rule bei Prachtfinken (Estrildidae) // *Ztschr. Tierpsychol.* Bd. 33. H. 3-4. S. 319-334.
- Harvey P.H., Pagel M.D.*, 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford: Oxford Univ. Press. 325 p.
- Heinroth O.*, 1924. Lautaufserungen der Vogel // *J. Ornithol.* Bd. 72. H. 2. S. 223-244.
- Hinde R.A.*, 1952. The behaviour of the great tit and some other related species. *Behaviour.* V. 2. P. 1-201.
- Immelmann K.*, 1965. Prägungserscheinungen in der Gesangsentwicklung junger Zebrafinchen // *Naturwissenschaften.* Bd. 65. H. I. S. 169-170.
- Impekoven M.*, 1962. Die Jugendentwicklung des Teichrohrsängers (*Acrocephalus scirpaceus*) // *Rev. Suisse de Zool.* Bd. 69. H. 1-8. S. 77-191.
- Konishi M.*, 1963. Role of auditory feedback in the vocal behaviour of the domestic fowl // *Ztschr. Tierpsychol.* Bd. 20. H. 3. S. 349-367.
- Konishi M. Nottebohm F.*, 1969. Experimental studies in the ontogeny of avian vocalization. // *Bird vocalizations* / Ed. Hinde R. A. London; New York: Cambridge Univ. Press. P. 29-48.
- Kroodsmas D.E.*, 1974. Song learning, dialects, and dispersal in the Bewick's wren // *Ztschr. Tierpsychol.* Bd. 35. H. 3. S. 352-380.

- Kroodsma D.E.*, 1977. A re-evaluation of song development in the song sparrow // *Anim. Behav.* V. 25. № 2. P. 330-399.
- Kroodsma D.E.*, 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. // *Acoustic Communication in birds*, V. 2 / Eds Kroodsma D.E., Miller E.H. N.Y.: Acad. Press. P. 1-23.
- Kroodsma D.E.*, 1989. Male eastern phoebes fail to imitate songs // *J. Comp. Psychol.* V. 103. P. 227-232.
- Kroodsma D.E.*, 1996. Ecology of Passerine song development // *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds* / Eds Kroodsma D.E., Miller E.H. Ithaca; London: Cornell Univ. Press. P. 3-19.
- Kroodsma D.E., Konishi M.A.*, 1991. A suboscine bird develops normal song without auditory feedback // *Anim. Behav.* V. 42. P. 477- 487.
- Lade B.I. Lanyon W. E.*, 1964. Dave songs as innately coded patterns of specific behaviour // *Nature (London)*. V. 202. P. 366-368.
- Lanyon W.E.*, 1957. The comparative biology of the meadow larks, *Sturnella*, in Wisconsin // *Publ. Ornithol. Club Nuttall*. P. 1-67.
- Lanyon W.E.*, 1960. The ontogeny of vocalizations in birds. // *Animal sounds and communication* / Eds Lanyon W.E., Tavolga W.N. Washington: Am. Inst. Biol. Sci. D.C. P. 321-347.
- Lanyon W.E.*, 1969. Vocal characters and avian systematics // *Bird vocalization* /Ed. Hinde R.A. Cambridge: Cambr. Univ. Press. P. 291-310.
- Marler P.*, 1956a. The voice of the chaffinch and its function as a language // *Ibis*. V. 98. N 1-4. P. 231-261.
- Marler P.*, 1956b. The voice of the chaffinch // *New Biology*. V. 20. № 1. P. 70-87.
- Marler P.*, 1963. Inheritance and learning in the development of animal vocalization // *Acoustic Behaviour of animals* / Ed. Busnel R.G. Amsterdam: Elsevier. P. 228-244.
- Marler P.*, 1991. Song-learning behavior: the interface with neuroethology // *Trends Neurosc.* V. 14. P. 415 – 423.
- Marler P., Tamura M.*, 1964. Culturally transmitted patterns of vocal behavior in sparrows // *Science*. V. 146. № 3650. P. 1483-1486.
- Mundinger P.O.*, 1970. Vocal imitation and individual recognition of finch calls // *Science*. V. 168. № 3930. P.480-482.

- Nicolai J.*, 1964. Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 21. № 1. S. 129-204.
- Nottebohm F.*, 1968. Auditory experience and song development in the Chaffinch *Fringilla coelebs* // Ibis. V. 110. № 4. P. 549-568.
- Nottebohm F.*, 1969. The "critical period" for song learning // Ibis. V. 111. № 3. P. 386-387.
- Nottebohm F.*, 1970. Ontogeny of bird song // Science. V. 167. № 3920. P. 950-956.
- Nottebohm F.*, 1972. The origin of vocal learning // Amer. Natur. V. 106. № 947. P. 116-140.
- Nottebohm F., Nottebohm M.S.*, 1971. Vocalisation and breeding behavior of surgically deafened Ring Dove (*Streptopelia risoria*) // Anim. Behav. V. 19. P. 313-327.
- Nottebohm F., Nottebohm M.S., Crane L.*, 1986. Developmental and seasonal changes in canary song and relation of changes in the anatomy of song control nuclei // Behav. Neural. Biol. V. 46. P. 445 – 471.
- Poulsen H.*, 1951. Inheritance and learning in the song of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) // Behaviour. V. 3. № 3. P. 216-228.
- Poulsen H.*, 1959. Song learning in the domestic canary // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 16. H. 2. S. 173-178.
- Rothstein S.I., Fleisher R.C.*, 1987. Vocal dialects and their possible relation to honest signalling in the Brown-headed cowbird // Condor. V. 89. P. 1-3.
- Sasvari L.*, 1971. Development of the vocalizations of the some tit species (*Parus major*, *P. caeruleus*, *P. palustris*, *Aegithalos caudatus*, *Parus biarmicus*, *Rhinoparus pendulina*) // Acta Zool. Acad. Sci. Hungar. V. 17. № 3-4. P. 333-337.
- Sasvari L., Szoke L.*, 1969. A szen-, a kek-es a barátcinege hangjeteinek egyedfejlődése // Biol. Kozl. V. 17. P. 37-51.
- Shackleton S.A., Ratcliffe L.*, 1993. Development of song in hand-reared black-capped chickadees // Wilson Bull. V. 105 № 4. P. 637-644
- Shiovitz K.A.*, 1975. The process of specific song recognition in the indigo bunting and its relationship to the organisation of avian acoustic behavior // Behaviour. V. 55. P. 128-179.
- Slater P.J.B.*, 1983. Bird song learning: theme and variations. // Perspectives in Ornithology / Eds Brush E.H., Clark G.A. N.Y.: Cambr. Univ. Press. P. 475-499.
- Slater P.J.B.*, 1989. Bird song learning: causes and consequences // Ethol. Ecol. Evol.

V. 1. P. 19 – 46.

- Smith W.J.*, 1977. Communication in birds // How animals communicate /Ed. Sebenk T.A. Bloomington; London: Indiana Univ. Press. P. 545 – 574.
- Thielcke G.*, 1961. Ergebnisse der Vogelstimmen analyse // J. Ornithol. Bd. 102. S. 285-300.
- Thielcke G.*, 1973. Uniformierung des Gegans der Tannenmeise (*Parus ater*) dirch Lernin // J.Ornithol. Bd. 114. H. 4. S. 443-454.
- Thompson W.L., O'Hara R.*, 1970. Calls of the indigo bunting *Passerina cyanea* // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 27. H. I. S. 35-46.
- Thomson W.L., Shiovitz K.A.*, 1974. Song of the bunting // Natur. History. V. 83. № 8. P. 46-51.
- Thorpe W.H.*, 1954. The process of song-learning in the Chaffinch, as studied by means of the sound spectrograph // Nature. V. 173. № 4402. P. 465-469.
- Thorpe W.H.*, 1958a. The learning of song patterns by birds: with notes on imitation in the subsong of the chaffinch // Ibis. V. 100. № 3. P.55-57.
- Thorpe W.H.*, 1958b. Further studies on the process of song learning in the Chaffinch (*Fringilla coelebs gengleri*) // Nature. V. 182. № 4635. P. 554-557.
- Thorpe W.H.*, 1958c. The learning of song patterns by birds, with especial reference to the song of the Chaffinch *Fringilla coelebs* // Ibis. V. 100. № 4. P. 535-570.
- Thorpe W.H.*, 1961. Bird-song: the biology of vocal communication and expression in birds. Cambridge: Cambr. Univ. Press. 143 p.
- Thorpe W.H.*, 1969. The significance of vocal imitation with special reference to birds // Acta Biol. Exp. V. 29. № 3-4. P. 251-269.
- Vieillard J.*, 1995a. Phylogeny of bioacoustic peremeters in birds // Bioacoustics. V. 6. № 2. P. 171 – 174.
- Vieillard J.*, 1995b. The current state of bioacoustical phylogeny // Hroc. XIV IBAC Symp. Potsdam: Potsdam Univ.Press. P. 43.
- Wilkinson R.*, 1980. Calls of nestling chaffinches *Fringilla coelebs*: the use of two sound sources // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 54. H. 3. S. 346-456.
- Zann R.*, 1977. Inter- and intraspecific variation in the calls of three species of grassfinches of the sub-genus *Poephila* (Gould) (Estrildidae) // Ztschr. Tierpsychol. Bd. 39. H. I. S. 85-125.