

ДОКЛАДЫ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

1986

ТОМ 291 № 3

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК

И.Р. БЁМЕ

ТИПЫ РАЗВИТИЯ АКУСТИЧЕСКИХ СИГНАЛОВ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ В ОНТОГЕНЕЗЕ

(Представлено академиком В.Е. Соколовым 20 V 1986)

Развитие звуковых сигналов птиц в онтогенезе долгое время не привлекало к себе внимания. Работы, посвященные тем или иным вопросам акустической вокализации, имеют преимущественно описательный характер и в подавляющем большинстве относятся к песне птиц. К настоящему времени для песни воробьиных разработаны принципиальные схемы развития [1–4]. В то же время исследования позывов (сигналов) и, особенно, принципов и механизмов их становления еще чрезвычайно малочисленны [5–9], а закономерности формирования видовой системы позывов не изучены. Вместе с тем следует ожидать, что выявление такого рода закономерностей позволит по-новому взглянуть на многие аспекты биологии птиц, в частности на особенности становления поведения, ключевые механизмы, действующие в процессе онтогенеза, а также на филогению отдельных групп птиц. В настоящей работе на основании собственных и литературных данных предлагается принципиальная схема развития сигналов птиц на примере воробьиных.

Развитие звуковых сигналов в процессе онтогенеза исследовали у следующих 35 видов птиц отряда воробьиных: Silviidae: *Cettia cetti*, *Sylvia althaea*; Muscicapidae: *Terpsiphone paradisi*, *Muscicapa striata* M. *davurica*, *M. hypoleuca*, *M. parva*, *M. mugimaki*, *M. narcissina*; Turdidae: *Turdus sibiricus*, *T. philomelos*, *T. musicus*, *T. ruficollis*, *T. atrogularis*, *Monticola saxatilis*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Ph. ochrurus*, *Ph. erythronotus*, *P. aureus*, *Ph. erythrogaster*, *Ph. coeruleocephalus*, *Luscinia calliope*, *L. pectoralis*, *L. svecica*; Paridae: *Parus major*, *P. flavipectus*, *P. ater*, *P. rufonuchalis*, *P. cristatus*, *P. palustris*, *P. montanus*, *P. songarus*; Fringillidae: *Eophona personata*, *Fringilla coelebs*; Oriolidae: *Oriolus oriolus*.

Птенцов брали из гнезд в возрасте 1–10 дней и выращивали в условиях изоляции от взрослых птиц. Сигналы ежедневно записывали на магнитофон и в дальнейшем анализировали их частотные и временные характеристики на сонограммах, спектро- и осциллограммах. Всего проанализировано более 15 000 сигналов. В работе используется типизация позывов, разработанная ранее [10].

Анализ структуры, характера появления и процессов развития сигналов от самых ранних до типично взрослых позволяет выявить следующие закономерности. Основной видовой репертуар позывов птиц, как правило, формируется чрезвычайно рано — в течение 2–3 первых месяцев жизни, однако полный репертуар позывов складывается позднее — к 6–10 месяцам. В соответствии с особенностями возникновения и дальнейшего становления все сигналы могут быть разделены на две категории: генетически связанные друг с другом — в динамике их появления явно выражена преемственность, и независимые по характеру появления.

На основании характерных особенностей возникновения и развития сигналов у птенцов исследованных видов птиц отряда воробьиных, анализа структуры и функций сигналов как акустических единиц, взаимосвязи позывов в процессе ста-

новления нами разработана классификация типов развития звуковых сигналов у птиц. В ней выделены три типа развития сигналов:

1. Тип независимого развития сигналов. Основные категории сигналов появляются независимо друг от друга. Для их развития типично отсутствие непосредственной связи как первичных пищевых позывов с возникающими в дальнейшем сигналами, так и любых категорий сигналов между собой. Этот тип развития акустического репертуара ярко выражен у представителей семейств славковых (горная славка), мухоловковых (мухоловка райская, ширококлювая, мугимаки и др.) и некоторых видов вьюрковых (зяблик). Однако у ряда видов сем. мухоловковых (мухоловка желтоспинная, пеструшка, серая и др.) пищевые позывы (и только они) генетически связаны друг с другом, их развитие является исключением из типа независимого развития сигналов.

2. Тип преемственного развития сигналов. Основные категории сигналов обнаруживают непосредственную преемственную связь с пищевыми сигналами. Как правило, второй пищевой сигнал (он издается птенцами на II этапе развития [11] перед вылетом из гнезда) характеризуется сложной и разнообразной структурой, в отличие от простого первого, который формируется в первые дни жизни птенца, на I этапе развития. В качестве составных элементов позыва "пищевой II" представлены предшественники основных компонентов акустического репертуара взрослых особей (зачатки будущих сигналов), формирующихся позднее в онтогенезе. В дальнейшем эти элементы преобразуются в самостоятельные дефинитивные сигналы, имеющие четкую функциональную нагрузку. По этому пути развиваются все основные категории сигналов ("беспокойства", "слётка", токовые и др.) у дроздовых, иволг, камышевок [12], некоторых амадин [13]. По этому же типу формируются и другие сигналы, генетически не связанные с пищевыми, например позыв "тревоги" из позыва "беспокойства" у обыкновенной и седоголовой горихвосток [7, 8], сигнал "агрессии" из сигналов "тревоги" и "беспокойства" у дроздов — певчего и белобровика.

3. Тип взрывного развития сигналов. Основные категории звуковых сигналов появляются в чрезвычайно сжатые временные сроки (как правило, в течение 1—2 недель). Исключение составляют лишь некоторые сигналы репродуктивного цикла [6, 14, 15]. Этот тип развития сигналов представляет собой некий синтез двух предыдущих. Дефинитивные сигналы могут формироваться как по типу независимого, так и преемственного развития. Тип взрывного развития сигналов характерен для всех изученных видов синиц.

Предлагаемая классификация типов развития акустических сигналов птиц на примере воробьиных разработана на большом фактическом материале, поэтому, вероятно, может рассматриваться как в достаточной мере общая и универсальная. Тем не менее, как и любая классификация, она характеризуется известной долей условности. Например, при анализе формирования сигналов у некоторых видов можно обнаружить элементы, которые не могут быть отнесены к одному типу развития сигналов. Так, у малой мухоловки большинство сигналов появляется в первый месяц жизни по ярко выраженному типу независимого развития (тип 1), однако часть оборонительных сигналов (сигнал "тревоги") — по принципу генетической трансформации ювенильных позывов, т.е. по типу преемственного развития (тип 2). Для становления сигнальной системы дрозда-белобровика характерен тип преемственного развития сигналов, в то же время некоторые позывы (сигнал ориентировочной тревоги) возникают независимо от других. Следует подчеркнуть, что предлагаемая классификация относится только к развитию позывов, но не песни, в онтогенезе птиц.

ЛИТЕРАТУРА

1. Промптов А.Н. — ДАН, 1944, т. 45, № 6, с. 273—281.
2. Lanyon W.E. In: Animal sounds and communication, 1960, p. 321—347.
3. Nottebohm F. — Science, 1970, vol. 167, № 3920, p. 950—956.
4. Nottebohm F. — Amer. Natur., 1972, vol. 106, № 947, p. 116—140.
5. Immelman K. — Naturwiss., 1965, Bd. 65, H. 1, S. 169—170.
6. Sasvari L. — Acta zool. Acad. sci. hung., 1971, vol. 17, № 3—4, p. 333—337.
7. Бёме И.Р. В кн.: Экология и охрана птиц: Тез. докл. VIII Всес. орнитологической конф. Кишинев, 1981, с. 24.
8. Беме И.Р. Акустическая коммуникация седоголовой горихвостки *Phoenicurus caeruleocephala* Vig. Пушкино, 1984. 12 с.
9. Бёме И.Р., Бёме Р.Л. — Зоол. журн., 1986, т. 55, вып. 3, с. 378—386.
10. Симкин Г.Н. В кн.: Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976, с. 338—341.
11. Промптов А.Н. Очерки по проблеме развития биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 310 с.
12. Impekoven M. — Rev. Suisse Zool., 1962, Bd. 69, H. 1—8, S. 77—191.
13. Zann R. — Z. Tierpsychol., 1977, Bd. 39, H. 1, S. 85—125.
14. Hinde R.A. — Behaviour, 1952, vol. 2, Suppl., p. 1—201.
15. Gompertz T. — Brit. Birds, 1961, vol. 54, № 10, p. 69—384.

УДК 595.752.2:591.151.1

ЗООЛОГИЯ

В.А. ЗАСЛАВСКИЙ, Т.С. КАЦ

КИНЕТИКА ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИХ РЕАКЦИЙ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ ПОЛ И МОРФУ САМКИ У ТЛИ MEGOURA VICIAE BUCKT. (НОМОПТЕРА, АРНИДИДЭ)

(Представлено академиком А.В. Ивановым 8 I 1986)

В основе конечных проявлений фотопериодических реакций насекомых лежит кинетика суммирования внешних стимулов в процессе фотопериодической индукции [1—5] и кинетика внутренних взаимодействий между элементами управляющего физиологического механизма [4, 6]. Наиболее благоприятным объектом для изучения кинетики фотопериодической реакции являются тли благодаря особенностям их размножения. Партеногенетическим самкам (виргинопарам) *M. viciae* свойствен длительный период живорождения. В течение этого периода их фотопериодическая реакция детерминирует направление развития каждой особи будущего потомства дважды. На первом этапе, при созревании диплоидного яйца, определяется пол [7, 8], на втором, на поздней стадии развития женского эмбриона, определяется морфа самки (виргинопара или яйцекладущая самка-овипара) [9].

В клоне из Ленинграда при температуре 20 °С короткодневные фотопериоды (длина дня 17 ч и менее) вызывают появление большого количества самцов, а самки детерминируются как овипары, однако кинетика фотопериодической реакции в этих двух случаях резко различна. В случае непрерывного, и пре-, и постнатального содержания виргинопары в короткодневных условиях все самки в ее потомстве, начиная с самых первых, рождаются овипарами. В отличие от них самцы появляются только начиная с 4-го дня после начала живорождения, присутствуют в потомстве лишь в течение следующих 5—6 дней и, следовательно, проходят в цепочке потомства "волной" (рис. 1, 1, 3). Если же пренатальное развитие виргинопара проходит при длинном дне, а в короткодневные условия они попадают лишь в постнатальный период, то их потомство вначале состоит из виргинопар, а овипары и самцы появляются с определенным запозданием. Однако указанная разница в кинетике и в этом случае сохра-