

УДК 598.842.3

К ВОПРОСУ О РАЗЛИЧИЯХ В ПЕНИИ ПТИЦ ИЗ ОСТРОВНЫХ И МАТЕРИКОВЫХ ПОПУЛЯЦИЙ

© 2018 г. И. М. Малых¹, Я. А. Редькин², В. В. Иваницкий³, И. М. Марова³

¹Государственное бюджетное профессиональное образовательное учреждение
“Воробьевы горы”, центр “На Донской”, Москва 117419, Россия
e-mail: i.malykh@mailvg.ru

²Научно-исследовательский Зоологический музей Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 125009, Россия
e-mail: yardo@mail.ru

^{3,4}Биологический факультет Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия
e-mail: collybita@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.03.2017 г.

По записям из Южной Сибири, Приморского края и Сахалина в сравнительном плане изучали частотно-временные характеристики рекламной песни и объем вокальных репертуаров у представителей рода пеночек (*Phylloscopus*) и камышевок (*Acrocephalus*) из материковых и островных популяций. Достоверные межпопуляционные различия в объеме репертуаров не найдены, но по частотно-временным параметрам песни различия между сахалинской и материковыми популяциями выражены отчетливо. При этом у всех изученных видов они проявляются сходным образом: на Сахалине частотный диапазон шире, чем на материке. Обсуждаются возможные причины такого расширения: 1) обеднение видового состава орнитокомплексов, 2) влияние повышенной влажности воздуха, 3) влияние специфических особенностей растительного покрова.

Ключевые слова: песня птиц, островная изоляция, акустическая дифференциация, Южная Сибирь, Сахалин

DOI: 10.7868/S0044513418010063

Начиная с основополагающих работ Чарльза Дарвина и Альфреда Уоллеса исследования островных фаун утвердились в роли одного из ведущих направлений в зоогеографии, экологии, теории микроэволюции и систематике. Птицы составляют неотъемлемый и один из наиболее значимых компонентов островных фаун, ибо по численности и видовому разнообразию обычно превосходят всех наземных позвоночных животных, обитающих на островах. При этом островные популяции птиц, как и других животных, нередко обладают выраженным морфологическим, экологическим и этологическим своеобразием по сравнению с конспецифичными популяциями или близкими видами, обитающими на континенте.

Особый интерес представляет вопрос о влиянии островной изоляции на структуру песни птиц, который часто рассматривают в связи с изменениями разнообразия репертуаров. Более полувека тому назад было выдвинуто предположение о том, что у островных певчих птиц должно происходить

упрощение песни (Lack, Southern, 1949). Это предположение подкрепляется эмпирическими данными. В ряде исследований показано, что разнообразие типов песен или составляющих их элементов (нот, слогов, фраз) на островах меньше, чем на материке (Marler, Boatman, 1951; Thielcke, 1969; Baker, Moeed, 1987; Baker, 1996; Parker et al., 2012). Отмечаются и другие различия. Например, у желтоголового короляка (*Regulus regulus teneriffae* (Seeböhm 1883)) на Канарских о-вах фразы песни менее продолжительны, а ноты песни подвержены более высокой индивидуальной изменчивости, чем у материковых подвидов (Martens et al., 1998). Лазоревки с о-ва Корсика — *Parus caeruleus ogliastreae* (Hartert 1905), в отличие от материкового подвида *P. c. caeruleus* (Linnaeus 1758), исполняют более короткую песню при почти полном отсутствии трели, типичной для материкового подвида (Doutrelant et al., 2001).

Обычно обеднение репертуаров на островах объясняют “эффектом основателя”, т.е. тем, что

изначально острова заселялись небольшой группой индивидуумов, которые располагали лишь ограниченным числом вариантов вокализации из репертуара данного вида, и впоследствии эволюционировал только этот небольшой набор вариантов (Martens et al., 1998). Эффект обеднения песни отмечен и в условиях материкового обитания для локальных поселений некоторых видов птиц, которые имеют малую численность и пространственно изолированы от прочих представителей вида (Laiola, Tella, 2007).

В то же время относительно небольшая численность островных популяций может способствовать быстрому распространению вокальных инноваций. Например, репертуар самцов белохвостой геригоны (*Gerygone fusca* (Gould 1838)) из материковой австралийской популяции содержит лишь один единственный тип песни. Но на одном из островов у западного побережья Австралии самцы исполняют два типа песни — один материковый и один совершенно новый, на материке не встречающийся. Время закрепления этого нового типа песни в популяции составляет около 50 лет и соответствует времени, прошедшему с момента колонизации острова популяцией геригоны (Baker et al., 2006). Аналогичные данные получены при изучении вокализации близкородственных видов короткокрылых камышевок *Horornis canturians* (Swinhoe 1860) из Южного Приморья и *H. diphone* (Kittlitz 1830) с островов Японии (Namao, Ueda, 2000). Хотя самцы материковой формы в Приморье имеют более сложную песню (количество типов трелей), чем самцы *H. diphone*, объемы репертуаров островных птиц оказались больше, чем у материковых. По всей видимости, этот эффект является следствием того, что колонизация островов предковой формой произошла сравнительно давно и островные популяции успели накопить большой объем элементов репертуара (Namao, Ueda, 2000).

Наряду с изменениями вокальных репертуаров птиц, обитающих на островах, несомненный интерес представляют также и изменения частотно-временных характеристик песен. Пока работы по этой теме немногочисленны (Baker et al., 2006).

Восточные окраины Палеарктики, примыкающие к побережьям морей Тихого океана, богаты островной сушей, представленной здесь как отдельными крупными островами (Сахалин), так и целыми архипелагами (Курильские, Японские острова).

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы сравнить частотно-временные характеристики рекламной песни и объем вокальных репертуаров у некоторых певчих птиц из материковых популяций Южной Сибири, Приморского края и популяций о-ва Сахалин. Объектом исследования выбраны

представители семейства славковых (Sylviidae sensu lato). Из них бурая пеночка (*Phylloscopus fuscatus* (Blyth 1842)), толстоклювая (голосистая) пеночка (*Ph. schwarzi* (Radde 1863)), корольковая пеночка (*Ph. proregulus* (Pallas 1811)) и чернобровая камышевка (*Acrocephalus bistrigiceps* (Swinhoe 1860)) широко распространены как на материке, так и на Сахалине. Конспецифичность островных и материковых популяций этих видов не вызывает сомнений, однако между ними имеется и определенная степень обособленности, которая, как мы полагаем, в некоторых случаях соответствует рангу подвида. Так, бурая пеночка представлена на Сахалине хорошо дифференцированным эндемичным подвидом *Ph. f. sachalinensis* (Redkin et Malykh 2011), который отличаются самые крупные размеры, а также наиболее интенсивная и темная окраска (Редькин, Малых, 2010, 2011). Чернобровые камышевки, обитающие на Сахалине, отличаются от материковых как по окраске оперения, так и по размерам тела. На основании внешних морфологических признаков нами были описаны новые подвиды: *A. b. sachalinensis* (Malykh et Redkin 2012), населяющий Сахалин, и *A. b. voronovi* (Malykh et Redkin 2012), распространенный на Курильских островах и в Японии (Малых, Редькин, 2011, 2012).

Помимо этого мы также включаем в анализ две пары форм, материковые и островные популяции которых ныне чаще рассматриваются как разные виды: бледноногую (*Ph. tenellipes* (Swinhoe 1860)) и сахалинскую (*Ph. borealoides* (Portenko 1950)) пеночек, а также обыкновенную (*Ph. borealis* (Blasius 1858)) и камчатскую (*Ph. examinandus* (Stresemann 1913)) таловок. Бледноногая и сахалинская пеночки, несомненно, близкородственны (Johansson et al., 2007), сходны по размерам, а по окраске оперения практически неразличимы. Их таксономические взаимоотношения долгое время оставались неопределенными. Ныне сахалинскую пеночку выделяют в качестве самостоятельного вида (Вепринцев и др., 1990; Коблик и др., 2010; Dickinson, 2003). Основным аргументом в пользу такого решения, кроме незначительных морфометрических отличий, является совершенно иная, чем у материковой формы, структура песни (Вепринцев, Леонович, 1990; Назаренко, 1971; Martens, 2010). Что касается обыкновенной и камчатской таловок, то при большом морфологическом сходстве акустические различия между ними выражены не столь рельефно, поэтому ответ на вопрос об их таксономическом ранге (виды или подвиды) представляется менее определенным, чем в предыдущем случае (Alström et al., 2011; Saitoh et al., 2012; Редькин и др., 2015).

Все вышеупомянутые виды в своем гнездовом ареале повсеместно являются обычными, и в литературе имеются описания структуры их рекламной

песни (Вепринцев и др., 1990; Иваницкий и др., 2008; Иваницкий, Марова, 2012; Alström et al., 2011; Ivanitskii, Marova, 2012; Ivanitskii et al., 2012). Тем не менее биоакустические различия между островными и материковыми популяциями этих видов в настоящее время не изучены.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Звукозапись в полевых условиях производили в 2004–2012 гг. в Красноярском крае, Южном Приморье и на Сахалине в часы наибольшей активности птиц профессиональными цифровыми магнитофонами Marantz PMD660 и 620 с выносными микрофонами Sennheizer ME66 с модулем-предусилителем K6. Расстояние до записываемой птицы в большинстве случаев составляло 10–15 м. Использованы также фонограммы 4 самцов *Ph. tenellipes* и 3 самцов *Ph. fuscus* из Фонотеки голосов животных им. Б.Н. Вепринцева ИПЭЭ РАН. Сведения о числе изученных самцов приведены в таблице.

У большинства видов певчих птиц элементарными вокальными единицами при построении каждой единичной песни служат ноты (элементы), которые могут быть сгруппированы в относительно простые (слоги) или более сложные (фразы) конструкции. Для большинства изученных нами видов характерна типично раздельная (дискретная) манера пения. В этом случае вокальная сессия состоит из четко обособленных вокальных конструкций — единичных песен, разделенных паузами. Пение корольковой пеночки и чернобровой камышевки имеет иную структуру и скорее является слитным, нежели раздельным.

Визуализацию и измерение сигналов производили в программе Syrinx 2.5 (J.M. Burt: <http://syrinxrc.com>); окно Блэкмана, длина преобразования Фурье 512 точек с разрешением по оси частот 20 Гц и по оси времени 1.4 мс. Измеряли максимальную и минимальную частоту, ширину частотного диапазона и общую продолжительность песен. У бурой, толстоклювой, сахалинской и бледноногой пеночек и таловок измеряли отдельные песни, у корольковой пеночки — фразы, у чернобровой камышевки — отдельные ноты. У одного самца измерения каждого параметра производили для 10 разных песен, случайным образом выбранных из его фонограммы. Затем по проведенным измерениям для всех самцов рассчитывали медианы и проводили их сравнение при помощи непараметрического теста Манна–Уитни для двух выборок.

При анализе репертуаров сравнивали устойчивые элементы — ноты, или в случае их нераздельного употребления — слоги. Поскольку индивидуальная изменчивость репертуаров и их объемы у исследуемых видов велики, при их оценке мы

применяли выборочный метод. За условный индивидуальный репертуар данного самца мы принимаем каталог элементов (нот), составленный по первым 50 песням на его фонограмме.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При сравнении сахалинских и материковых форм наиболее резкие различия обнаруживают песни бледноногой и сахалинской пеночек (рис. 1В, 1Г). Песня бледноногой пеночки состоит из коротких простых трелей, которые лежат в довольно узком диапазоне и повторяются по ходу вокальной сессии без вариаций. Песня сахалинской пеночки обычно состоит из 8–9 тоновых нот, расположенных в широком частотном диапазоне (на трех частотных уровнях), и также раз за разом повторяется в неизменном виде по ходу пения. Количественные параметры песен обоих видов приведены в таблице. Различия по всем измеряемым параметрам, как и следовало ожидать, высоко достоверны.

Хорошо заметные, хотя и не столь резкие различия можно видеть на примере двух форм таловок: обыкновенной, населяющей бореальные области континентальной Евразии, и камчатской, чей ареал охватывает Камчатку, Сахалин и Хоккайдо. Как и у предыдущей пары видов, пение островной таловки отличается более широкий частотный диапазон, менее плотная упаковка элементов в составе единичных песен, большая продолжительность песен и разделяющих их пауз (рис. 1А, 1Б). В отличие от бледноногой и сахалинской пеночек обе формы таловок (как и все остальные изученные нами пеночки — бурая, толстоклювая и корольковая) обладают вокальным репертуаром, который включает несколько стереотипных типов песен, исполняемых в режиме непрерывной вариативности (т.е. по ходу вокальной сессии каждый раз исполняется песня нового типа).

Вокализация бурой пеночки включает в себя два типа песни: территориальную (однообразную, включающую 1–2 различных элемента) и рекламную (вариабельную, включающую весь репертуар самца) (Forstmeier, 2001; Ivanitskii et al., 2012). В данной работе мы рассматриваем только рекламную вокализацию. В репертуар самца входит до 65–70 типов песен (Forstmeier, 2001; Ivanitskii et al., 2012). Каждая песня представляет собой короткую трель длиной 2–5 с — компактную упаковку из нескольких одинаковых нот или одинаковых слогов, состоящих из двух или трех нот. Некоторые песни состоят из двух частей (фраз), образованных разными нотами или слогами (Ivanitskii et al., 2012). Как следует из таблицы, песни сахалинских бурых пеночек достоверно отличаются от песен материковых более широким частотным диапазоном.

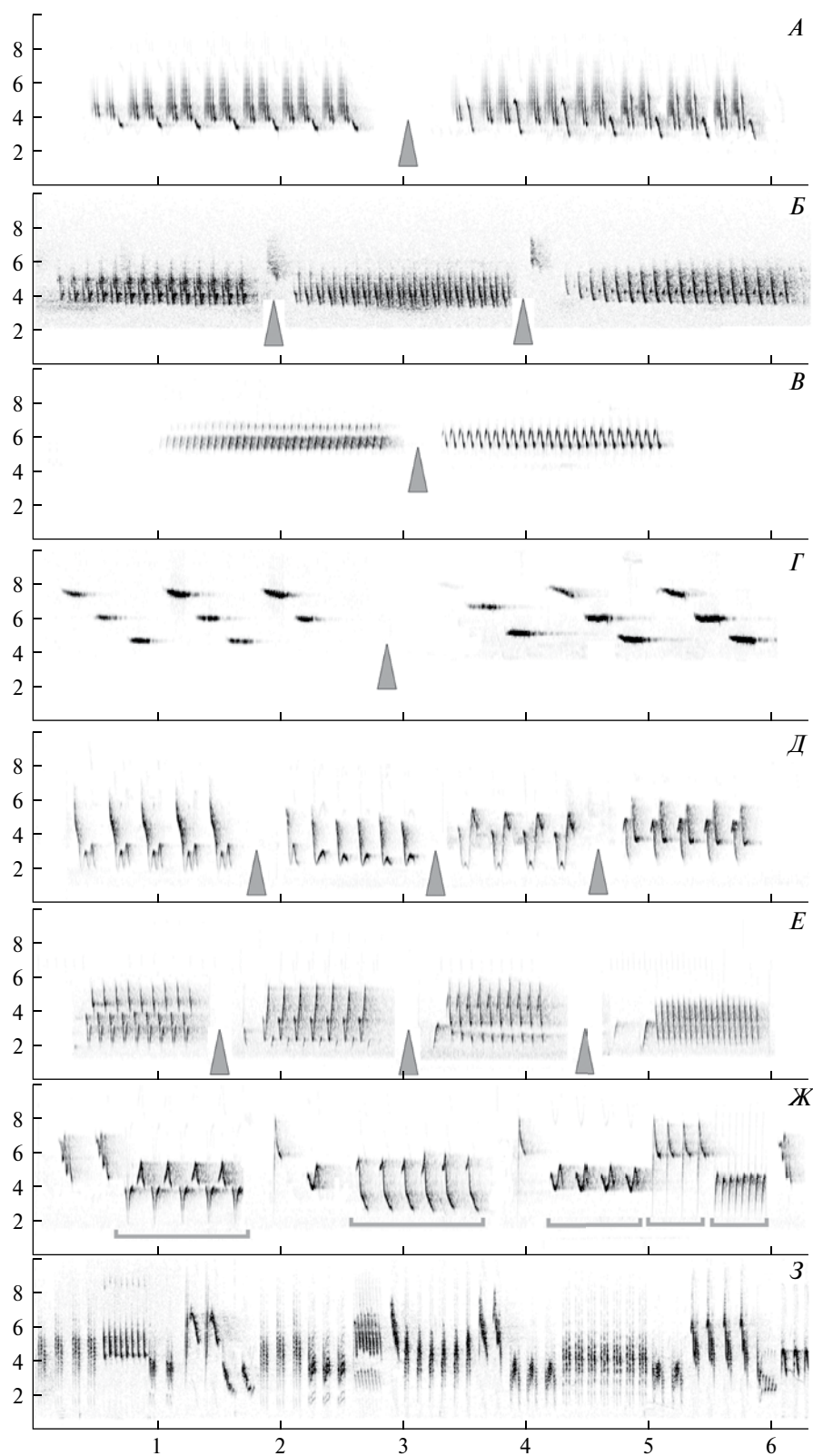


Рис. 1. Образцы пения изученных видов и подвидов: А – *Ph. b. examinandus*, Б – *Ph. b. borealis*, В – *Ph. tenellipes*, Г – *Ph. borealoides*, Д – *Ph. fuscatus*, Е – *Ph. schwarzi*, Ж – *Ph. proregulus*, 3 – *A. bistrigiceps*. Треугольники показывают паузы между отдельными песнями; подчеркиванием показаны отдельные фразы в песне корольковой пеночки. По оси ординат – частота, кГц; по оси абсцисс – время, с.

Сахалинские бурые пеночки имеют достоверно более высокую верхнюю границу частотного диапазона и более низкую его нижнюю границу. Песни на Сахалине продолжительнее, чем на материке (таблица).

Согласно преобладающей точке зрения, у толстоклювых и корольковых пеночек сахалинские и материковые популяции таксономически не различаются. Тем не менее у обоих этих видов мы также видим отмеченные выше тенденции к изменчивости акустических параметров рекламной песни (таблица). Оба вида на Сахалине имеют достоверно более широкий частотный диапазон и более высокую его верхнюю границу. Нижняя граница частотного диапазона корольковых пеночек с Сахалина

несколько выше таковой материковых особей, однако эти различия не достоверны.

Рекламная вокализация чернобровой камышевки занимает промежуточное положение между слитной и раздельной песней (Иваницкий и др., 2008). Песни (компактные акустические конструкции, разделенные паузами), входящие в состав индивидуальных репертуаров, тяготеют к определенным типам. Продолжительность песен и пауз варьирует в достаточно широком диапазоне — от 0.93 до 59.10 с для песен и от 0.74 до 31.16 с для пауз. В порядке исполнения преобладает непрерывная вариативность, т.е. постоянное обновление напева при переходе к очередной песне, хотя некоторые самцы склонны повторять

Таблица. Частотно-временные параметры рекламных песен пеночек и камышевок из популяций Сахалина и из материковой части ареала.

Виды и подвиды	Параметры вокализации	Локализация выборки		Достоверность различий
		Остров Сахалин	Материковая часть ареала	
<i>Ph. b. examinandus</i> / <i>Ph. b. borealis</i>	Частотный диапазон, кГц	4.04–6.22 (4.79) 4.12–5.05; <i>n</i> = 16	3.02–4.20 (3.53) 3.11–4.10; <i>n</i> = 16	$P < 0.001$
— " — " —	Максимальная частота, кГц	6.41–8.03 (7.31) 6.99–7.63	6.39–7.12 (6.61) 6.48–7.02	$P < 0.001$
— " — " —	Минимальная частота, кГц	2.78–3.35 (2.93) 2.80–3.14	2.48–3.60 (3.01) 2.51–3.31	нд
— " — " —	Длина песен, с	1.76–2.36 (2.41)	1.52–2.52 (2.01)	$P < 0.001$
<i>Ph. borealoides</i> / <i>Ph. tenellipes</i>	Частотный диапазон, кГц	2.92–3.61 (3.21) 3.02–3.56; <i>n</i> = 8	1.13–1.95 (1.52) 1.41–1.66; <i>n</i> = 7	$P < 0.001$
— " — " —	Максимальная частота, кГц	7.16–8.42 (7.65) 7.45–8.18	6.33–7.08 (6.71) 6.55–6.91	$P < 0.001$
— " — " —	Минимальная частота, кГц	3.68–5.33 (4.59) 4.03–4.89	4.83–5.39 (5.23) 5.07–5.31	$P < 0.001$
— " — " —	Длина песен, с	1.96–3.29 (2.26) 2.21–2.37	1.46–2.00 (1.78) 1.69–1.85	$P < 0.002$
<i>Ph. f. sachalinensis</i> / <i>Ph. f. fuscatus</i>	Частотный диапазон, кГц	4.33–5.86 (5.16) 5.01–5.52; <i>n</i> = 23	3.39–4.75 (4.36) 4.26–4.60; <i>n</i> = 10	$P < 0.001$
— " — " —	Максимальная частота, кГц	5.58–7.27 (6.54) 6.41–6.83	5.24–7.33 (6.49) 5.63–6.72	$P < 0.02$
— " — " —	Минимальная частота, кГц	1.72–2.30 (1.97) 1.85–2.03	2.02–2.40 (2.14) 2.03–2.19	$P < 0.002$
— " — " —	Длина песен, с	1.04–1.64 (1.26) 1.08–1.38	0.92–1.25 (1.08) 0.98–1.13	$P < 0.03$

Таблица (окончание)

Виды и подвиды	Параметры вокализации	Локализация выборки		Достоверность различий
		Остров Сахалин	Материковая часть ареала	
<i>Ph. schwarzi</i> / <i>Ph. schwarzi</i>	Частотный диапазон, кГц	3.69–5.05 (4.52) 3.97–4.84; <i>n</i> = 12	3.42–4.04 (3.74) 3.66–4.02; <i>n</i> = 8	<i>P</i> < 0.01
— " — " —	Максимальная частота, кГц	5.25–6.52 (5.77) 5.56–6.30	5.15–5.77 (5.48) 5.21–5.67	<i>P</i> < 0.02
— " — " —	Минимальная частота, кГц	1.26–1.54 (1.41) 1.38–1.45	1.47–1.71 (1.61) 1.47–1.69	<i>P</i> < 0.01
— " — " —	Длина песен, с	0.88–1.35 (1.10) 1.01–1.13	0.92–1.15 (1.03) 0.94–1.06	нд
<i>Ph. proregulus</i> / <i>Ph. proregulus</i>	Частотный диапазон, кГц	3.24–4.26 (3.71) 3.38–3.94; <i>n</i> = 12	2.57–3.41 (3.16) 2.97–3.30; <i>n</i> = 12	<i>P</i> < 0.001
— " — " —	Максимальная частота, кГц	6.76–7.77 (6.96) 6.85–7.43	5.49–6.49 (6.12) 6.01–6.28	<i>P</i> < 0.001
— " — " —	Минимальная частота, кГц	2.69–3.49 (3.13) 2.97–3.28	2.76–3.42 (2.94) 2.85–3.05	нд
— " — " —	Длина фраз песни, с	0.71–1.11 (0.84) 0.79–0.90	0.68–0.94 (0.82) 0.71–0.88	нд
<i>A. bistrigiceps</i> / <i>A. bistrigiceps</i>	Частотный диапазон, кГц	2.66–3.85 (3.20) 2.80–3.63; <i>n</i> = 7	1.15–3.58 (2.97) 2.63–3.31; <i>n</i> = 8	<i>P</i> < 0.03
— " — " —	Максимальная частота, кГц	5.92–7.17 (6.26) 6.03–6.32	5.33–6.39 (5.91) 5.48–6.12	<i>P</i> < 0.05
— " — " —	Минимальная частота, кГц	2.41–2.87 (2.68) 2.62–2.82	4.83–5.39 (2.53) 2.37–2.63	<i>P</i> < 0.05
— " — " —	Длина элементов песни, с	0.03–0.08 (0.041) 0.026–0.052	0.03–0.04 (0.033) 0.031–0.035	нд

Примечания. Для каждого параметра последовательно указаны лимиты, медиана (в скобках), верхний и нижний квартили. *n* — число самцов, включенных в анализ.

2–3 однотипные песни. Репертуар каждого самца очень богат и может включать более 100 различных нот. При этом степень перекрытия индивидуальных репертуаров очень невелика (Иваницкий и др., 2008). Некоторые частотные характеристики песни сахалинских и материковых камышевок различаются достоверно (таблица).

Мы сравнили объем индивидуальных репертуаров и степень их сходства в островных и материковых популяциях корольковой, толстоклювой и бурой пеночек. Данные представлены на рис. 2. При сравнении объемов репертуаров достоверных различий не найдено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Достоверные различия в объеме репертуаров между материковыми и островными популяциями нами не обнаружены. Повторим, однако, что для оценки этого параметра мы применяли выборочный метод (см. выше). По нашим данным, полные индивидуальные репертуары у таких птиц, как корольковая пеночка, бурая пеночка, чернобровая камышевка содержат сотни различных вокальных компонентов, составление исчерпывающего перечня которых представляет собой очень трудоемкую задачу (Иваницкий и др., 2008; Ivanitskii, Marova, 2012; Ivanitskii et al., 2012).

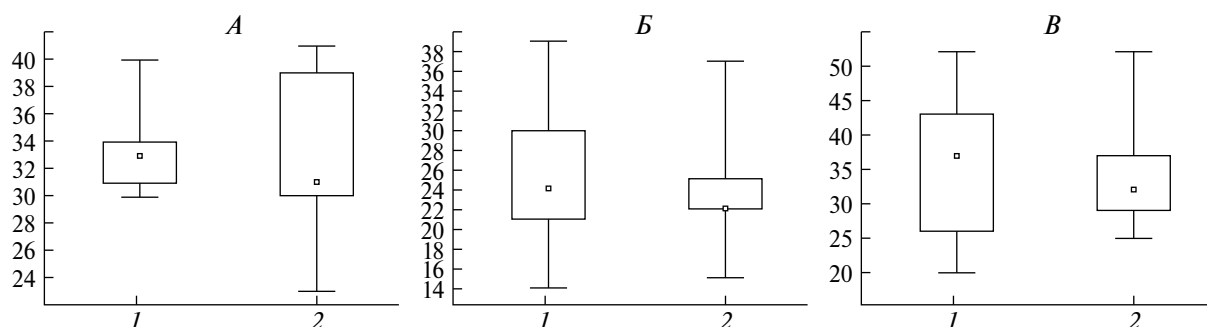


Рис. 2. Разнообразие акустических репертуаров певчих птиц на Сахалине (1) и на материке (2): *А* – корольковая пеночка, *Б* – голосистая пеночка, *В* – бурая пеночка. По оси ординат – число типов песен (типов фраз) в индивидуальном репертуаре. Показаны медианы, кватили и лимиты.

С учетом этого обстоятельства мы можем констатировать, что полученные нами результаты не дают подтверждения для гипотезы редукции объема репертуаров в островных популяциях.

Что же касается частотно-временных параметров песни, то различия между сахалинской и материковыми популяциями выражены отчетливо. При этом у всех изученных нами видов они имеют сходные проявления: на Сахалине частотный диапазон песен расширяется; верхняя граница диапазона имеет достоверно более высокое положение. У островных популяций бурой, толстоклювой пеночек, таловки, а также у сахалинской пеночки в более низкочастотную область смещается и нижняя граница частотного диапазона (таблица). Стоит отметить, что речь в данном случае определенно не идет о различиях между двумя локальными популяциями, одна из которых находится на острове, а другая – на материке. И на Сахалине, и в Красноярском крае, откуда получено большинство “материковых” фонограмм, мы проводили звукозапись на достаточно обширной территории, где записанные нами самцы иногда обитали в сотнях километров друг от друга. Это дает основания полагать, что выявленные различия действительно отражают специфические особенности островных популяций Сахалина.

Какие же причины могли привести к появлению этих особенностей?

Во-первых, расширение частотного диапазона песен островных популяций можно связать с относительной бедностью видового разнообразия птиц по сравнению с таковой на материке. Известно, что островная изоляция способствует высокому уровню эндемизма, притом, что на островах таксономическое разнообразие птиц обычно меньше, чем на ближайших материковых участках (Newton, Dale, 2001). Хотя Сахалин – большой остров, условия на нем довольно разнообразны, а расстояние до материка невелико,

обе эти закономерности прослеживаются на нем в полной мере. Здесь гнездится 88 видов певчих птиц, многие из них представлены эндемичными подвидами и даже самостоятельными видами, эндемичными для островов (Нечаев, 1991; Нечаев, 2005). Для сравнения: в Алтае-Саянском регионе, откуда происходит большая часть фонограмм материковых птиц, использованных для сравнительного анализа, гнездится 164 вида певчих птиц (Баранов, 2012), т.е. вдвое больше, чем на Сахалине. В Нижнем Приамурье – регионе, ближайшем к Сахалину, гнездится 114 видов певчих птиц (Бабенко, 2000). Не исключено, что в условиях большего видового разнообразия птиц в материковой части ареала самцам приходится сужать свой репертуар из-за “конкуренции за канал в эфире”. На острове же давление со стороны конкурентов в эфире меньше; соответственно, появляются возможности для расширения частотного диапазона.

Во-вторых, можно также предположить, что своеобразие песен птиц на Сахалине возникло в результате приспособления к специфическим местным факторам, воздействующим на распространение звука, прежде всего – климатическим. В числе таких факторов особого внимания заслуживает, на наш взгляд, высокая влажность воздуха. Климат Сахалина муссонный, с летними муссонами связаны большая облачность, обильные осадки и туманы. Средняя относительная влажность воздуха в период гнездования птиц здесь очень высока: 83% в июне и 86% в июле (<http://www.pogodaiklimat.ru/climate/32150.htm>). В противоположность этому южные районы Центральной Сибири, где в основном производилась звукозапись материковых птиц, относится к территориям с континентальным климатом. Летом здесь намного суше: средняя влажность воздуха в июне 64% (Гвоздецкий, Михайлов, 1963; <http://www.pogodaiklimat.ru/climate/32150.htm>).

Зависимость затухания звуковых сигналов в воздухе от его влажности носит сложный характер и по-разному проявляется для разных частот. Например, Никольский (1984), ссылаясь на данные Ингарда (Ingard, 1953), полагает, что при низкой относительной влажности воздуха происходит значительное затухание высоких частот, что благоприятствует использованию непропорционально низкочастотных сигналов некоторыми грызунами, обитающими в пустыне. Результаты математического моделирования затухания звука при разной влажности воздуха показали, что “звуковые волны высоких частот будут лучше поддерживаться, если относительная влажность воздуха имеет нарастающий характер. Это также означает, что высокочастотные звуковые волны распространяются лучше в зимний период с высокой относительной влажностью” (Liptai et al., 2015; p. 127). Ноттебом, изучавший пение рыжешейных зонотрихий (*Zonotrichia capensis* (Statius Muller 1776)), пришел к выводу о том, что при высокой влажности высокие частоты получают определенные преимущества (Nottebohm, 1975).

Таким образом, не исключено, что выраженная экспансия пения сахалинских птиц в высокочастотную часть спектра объясняется повышенной влажностью воздуха в местообитаниях острова, хотя это объяснение годится не для всех изученных нами видов. Например, записи пения чернобровой камышевки и бледноногой пеночки, использованные в работе, были сделаны на территории Приморья; была также использована небольшая выборка самцов бурой пеночки не только из Алтай-Саянского региона, но и из Приамурья. В окрестностях Владивостока средняя относительная влажность воздуха в июне составляет 87%, в июле — 92%, что даже несколько выше, чем на Сахалине (<http://www.pogodaiklimat.ru/climate/31960.htm>). И тем не менее птицы из Приморья и Приамурья по сравнению с птицами с острова имели достоверно более узкий частотный диапазон и более низкую верхнюю границу частотного диапазона. Таким образом, в Приморье, с его с муссонным климатом песни сравниваемых форм должны обладать теми же специфическими “островными” особенностями, как и на Сахалине, чего, однако, не происходит (исключение — таловка).

Наконец, нельзя исключить специфическое влияние структуры местообитаний Сахалина на частотно-временные параметры песни. Растительность на острове обладает рядом своеобразных черт. В частности, это обилие крупнотравных растений, создающих чрезвычайно высокий и густой полог нижнего яруса; этот ярус считают уникальным феноменом Сахалина и южных Курильских о-вов (Белая, Морозов, 2000; Крышня, 2009, 2010). Как известно, тип

местообитания может влиять на изменчивость вокализации. Высокая, густая растительность в значительной мере поглощает звуковые сигналы, что может вынуждать птиц использовать для рекламной вокализации более широкий частотный диапазон и повышать его верхнюю границу. Этот феномен объясняют увеличением конкуренции за канал в эфире в местообитаниях с густой растительностью, где больше давление посторонних шумов (Wiley, Richards, 1982; Doutrelant et al., 2001; Slabbekoorn, Smith, 2002; Agnihotri, 2006). Положительная корреляция между высотой частотного диапазона песни и густотой растительности выявлена, например, у рыжешейной зонотрихии. Для этого же вида показано, что присутствие густой растительности может оказывать влияние и на продолжительность трелей (Nottebohm, 1969; 1975).

Вероятно, расширение частотного диапазона и использование более высоких частот птицами из сахалинских островных популяций определяется всей совокупностью перечисленных выше факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Материалы по вокализации птиц на Сахалине собраны нами в экспедиции Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц. Мы глубоко признательны руководителю центра С.Г. Сурмачу и начальнику экспедиции О.П. Вальчук за предоставленную возможность сбора материала для нашего исследования. Также мы признательны коллегам по сахалинским экспедициям: Г.Н. Бачурину, В.Н. Сотникову, В.М. Матюшину, М.В. Погибе и Л.В. Капитоновой.

За помощь в организации полевых исследований в Красноярском крае мы признательны администрации заповедника “Столбы” — директору А.В. Кнорре и заместителю директора по научной работе Б.К. Кельбешеву, а также заведующему отделом Министерства охраны природных ресурсов Красноярского края Г.В. Кельбергу, заведующему кафедрой зоологии Красноярского педагогического университета А.А. Баранову, заведующему кафедрой охотничьего ресурсосведения и заповедного дела Сибирского федерального университета А.П. Савченко. Мы благодарим О.Д. Вепринцеву за возможность использования записей из Фонотеки голосов животных им. Б.Н. Вепринцева ИПЭЭ РАН и помощь в отборе фонограмм.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (10-04-00483а, 09-04-10099к, 12-04-92106-ЯФа (сбор материала)) и РНФ (14-50-00029 (обработка данных)).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабенко В.Г., 2000. Птицы Нижнего Приамурья. М.: Прометей. 724 с.
- Баранов А.А., 2012. Птицы Алтай-Саянского экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия. Т. I. Красноярский гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева. Красноярск. 463 с.
- Белая Г.А., Морозов В.Л., 2000. Высokорослость травяных экосистем и “гигантизм” растений // Вестник государственного Оренбургского университета. № 2. С. 65–76.
- Вепринцев Б.Н., Леонович В.В., Нечаев В.А., 1990. О видовой самостоятельности сахалинской пеночки *Phylloscopus borealoides* Portenko // Орнитология. Вып. 24. С. 34–43.
- Гвоздецкий Н.А., Михайлов Н.И., 1963. Физическая география СССР. Азиатская часть. М.: Гос. изд-во географической литературы. 571 с.
- Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М., 2008. На рубеже между раздельной и слитной песней: рекламная вокализация чернобровой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*, Sylviidae) // Зоологический журнал Т. 87. № 11. С. 1348–1360.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., 2012. Корольковая пеночка – маленький гений большого вокала // Природа. № 6. С. 37–44.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2010. Список птиц Российской Федерации. М.: Товарищество научных изданий КМК. 256 с.
- Крышня С.В., 2009. Феномен крупнотравья: распространение, систематика, внутренние факторы интенсивного роста // Вестник Сахалинского музея. № 16. Южно-Сахалинск. С. 193–213.
- Крышня С.В., 2010. Феномен сахалинского крупнотравья: условия произрастания растений крупнотравного комплекса // Вестник Сахалинского музея. № 17. Южно-Сахалинск. С. 338–356.
- Малых И.М., Редькин Я.А., 2011. Новые данные по географической изменчивости и систематике чернобровой (*Acrocephalus bistrigiceps*) и восточной дроздовидной (*A. orientalis*) камышевок // Труды Мензбирова орнитологического общества. Т. 1. Материалы XIII междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Махачкала: Изд-во АЛЕФ. С. 195–203.
- Малых И.М., Редькин Я.А., 2012. Географическая изменчивость чернобровой камышевки *Acrocephalus bistrigiceps* Swinhoe, 1860 на Дальнем Востоке России // Русский орнитологический журнал. Т. XXI. Экспресс-выпуск № 832. С. 3321–3335.
- Назаренко А.А., 1971. Краткий обзор птиц заповедника Кедровая Падь // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток. С. 39–40.
- Нечаев В.А., 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 748 с.
- Нечаев В.А., 2005. Обзор фауны птиц Сахалинской области // Растительный и животный мир острова Сахалин. Материалы междунар. Сахалинского проекта. Ч. 2. Владивосток: Дальнаука. С. 246–327.
- Никольский А.А., 1984. Звуковые сигналы млекопитающих в эволюционном процессе. М.: Наука. 198 с.
- Редькин Я.А., Малых И.М., 2010. Новые данные по географической изменчивости некоторых славковых птиц Охотского региона // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Оренбург, изд. ОГПУ. С. 261.
- Редькин Я.А., Малых И.М., 2011. Обзор северных подвигов бурой пеночки *Phylloscopus fuscatus*, с описанием новой формы с острова Сахалин // Русский орнитологический журнал. Т. 20. Экспресс-выпуск № 624. С. 59–80.
- Редькин Я.А., Архипов В.Ю., Волков С.В., Мосалов А.А., Коблик Е.А., 2015. Вид или не вид? Спорные таксономические трактовки птиц Северной Евразии // XIV орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. С. 104–138.
- Agnihotri S., 2006. Habitats and song structure: testing the acoustic adaptation hypothesis // A thesis submitted to the Manipal Academy of Higher Education (Deemed University) in partial fulfillment for the degree of Master of Science Wildlife Biology and Conservation.
- Alström P., Saitoh T., Williams D., Nishiumi I., Shigeta Y. et al., 2011. The Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed // Ibis. V. 153. P. 395–410.
- Baker A.J., Moeed A., 1987. Rapid genetic differentiation and founder effect in colonizing populations of common mynas (*Acridotheres tristis*) // Evolution. V. 41. P. 525–538.
- Barker M.C., 1996. Depauperate meme pool of vocal signals in an island population of singing honeyeaters // Animal Behaviour. V. 51. P. 853–858.
- Baker M.C., Baker M.S.A., Tilgman L.M., 2006. Differing effects of isolation on evolution of bird songs: Examples from an island-mainland comparison of three species // Biological Journal of the Linnean Society London. V. 89. № 2. P. 331–342.
- Dickinson Ed.C. (ed.), 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. London: Christopher Helm. 1039 p.
- Doutrelant C., Lemaitre O., Lambrechts M., 2001. Song variation in Blue Tit *Parus caeruleus* populations from Corsica and Mainland Southern France // Ardea. V. 89. № 2. P. 375–385.
- Forstmeier W., 2001. Individual reproductive strategies in the Dusky Warbler (*Phylloscopus fuscatus*): female and male perspectives // PhD thesis, University of Wurzburg, Wurzburg, Germany.
- Hamao S., Ueda K., 2000. Simplified song in an island population of the bush warbler *Cettia diphone* // Journal of Ethology. V. 18. P. 53–57.
- Ingard U., 1953. A review of the influence of meteorological conditions on sound propagation // Journal of the Acoustical Society of America. V. 25. № 3. P. 405–411.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., 2012. Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of Pallas's Warbler *Phylloscopus proregulus* // Bioacoustics. V. 21. № 2. P. 87–105.

- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M., 2012. Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song of Dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. schwarzi*) Warblers // Journal of Ornithology. V.153. № 2. P. 337–346.
- Johansson U.S., Alström P., Olsson U., Ericson P.G.P., Price T.D., 2007. Build-up of the Himalayan avifauna through immigration: a biogeographical analysis of the *Phylloscopus* and *Seicercus* warblers // Evolution. V. 61. № 2. P. 324–333.
- Lack D., Southern H.N., 1949. Birds on Tenerife // Ibis. V. 91. P. 607–626.
- Laiola P., Tella J.L., 2007. Erosion of animal cultures in fragmented landscapes // Frontiers in Ecology and the Environment. V. 5. P. 68–72.
- Liptai P., Badida M., Lukáčová K., 2015. Influence of atmospheric conditions on sound propagation – mathematical modeling // Óbuda Univ. e-Bulletin. V. 5. № 1. P. 127–134.
- Marler P., Boatman D.J., 1951. Observations on the birds of Pico, Azores // Ibis. V. 93. P. 90–99.
- Martens J., 2010. Systematic notes on Asian birds: 72. A preliminary review of the leaf warbler genera *Phylloscopus* and *Seicercus* // British Ornithologists' Club Occasional Publication V. 5. P. 137–144.
- Martens J., Päckert M., Nazarenko A.A., Valchuk O., Kawaji N., 1998. Comparative bioacoustics of territorial song in the Goldcrest (*Regulus regulus*) and its implications for the intrageneric phylogeny of the genus *Regulus* (Aves: Passeriformes: Regulidae) // Zoologische Abhandlungen (Dresden). V. 50. № 7. S. 99–128.
- Newton I., Dale L., 2001. A comparative analysis of the avifaunas of different zoogeographical regions // Journal of Zoology. V. 254. P. 207–218.
- Nottebohm F., 1969. The song of the Chingolo, *Zonotrichia capensis*, in Argentina: description and evaluation of a system of dialects // Condor. V. 64. P. 299–315.
- Nottebohm F., 1975. Continental patterns of song variability in *Zonotrichia capensis*: some possible ecological correlates // The American Naturalist. V. 109. № 970. P. 605–624.
- Parker K.A., Anderson M.J., Jenkins P.F., Bruton D.H., 2012. The effects of translocation-induced isolation and fragmentation on the cultural evolution of bird song // Ecology Letters. V. 15. P. 778–785.
- Saitoh T., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K., 2012. Re-examination of the taxonomy of the Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* (Blasius): three separate species withing the *Phylloscopus [borealis]* subspecies // Japanese Journal of Ornithology. V. 61. P. 46–59.
- Slabbekoorn H., Smith T., 2002. Bird song, ecology and speciation // Philosophical Transactions of the Royal Society London Biological Sciences. April, 29. № 357 (1420). P. 493–503.
- Thielcke G., 1969. Geographic variation in bird vocalizations. R.A. Hinde (ed.) // Bird vocalisations. Cambridge: Cambridge University Press. P. 311–339.
- Wiley R.H., Richards D.G., 1982. Adaptations for acoustic communication in birds: sound propagation and signal detection. D.E. Kroodsma and E.H. Miller (eds) // Acoustic Communication in Birds. V. 2. New York: Academic Press. P. 131–181.

TO THE QUESTION OF THE DIFFERENCES BETWEEN THE SINGING OF BIRDS FROM INSULAR AND MAINLAND POPULATIONS

I. M. Malykh¹, J. A. Red'kin², V. V. Ivanitskii³, I. M. Marova³

¹Children's Educational Center "Vorobyovy Gory, Donskoe Branch", Moscow 117419, Russia
e-mail: i.malykh@mailvg.ru

²Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow 125009, Russia
e-mail: yardo@mail.ru

^{3,4}Department of Biology, Moscow Lomonosov State University, Moscow 119991, Russia
e-mail: collybita@yandex.ru
e-mail: vladivanit@yandex.ru

Based on recordings, the time-frequency characteristics and repertoire size of the advertising song were studied in a comparative aspect in several leaf warblers (*Phylloscopus fuscatus*, *P. schwarzi*, *P. proregulus*, *P. examinandus*, *P. tenellipes*, *P. borealoides*) and the reed warbler, *Acrocephalus bistrigiceps*, from the mainland (southern Siberia, the Altai-Sayan region and Primorye) and island populations (Sakhalin Island). No significant variations in repertoire size were found between mainland and island populations, but clear differences were revealed in frequency and time parameters of the song between the Sakhalin and continental populations. In all of the species studied, the differences are displayed in a similar way. In Sakhalin, all birds use higher frequencies in their songs compared to mainland populations and their songs show a wider range of frequencies. Possible reasons for the expansion of the frequency range of bird songs in Sakhalin are discussed: (1) a lower number of species on the island, (2) the effect of high humidity on sound transmission, (3) the effect of specific characteristics of the island's vegetation cover.

Keywords: bird song, island population, island isolation, habitat and song differentiation, Southern Siberia, Primorye, Sakhalin