



УДК 598.288.5

ВИДОВОЙ ПРИЗЫВНЫЙ КРИК ЧЕРНОГО ДРОЗДА (*TURDUS MERULA*) В ПЕРИОДЫ СЕЗОННЫХ МИГРАЦИЙ И РАЗМНОЖЕНИЯ

К.В. Большаков, М.Д. Евстигнеева и В.Н. Булюк*

Биологическая станция «Рыбачий», Зоологический институт Российской академии наук, п. Рыбачий, 238535
Калининградская обл., Россия; e-mail: victor.bulyuk@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Представлены результаты анализа 346 спектрограмм видовой призывного крика «тсиирр» черного дрозда (*Turdus merula*), издаваемого птицами во время ночного и дневного миграционного полёта, на миграционных остановках и в период размножения. Длительность сигнала этого типа варьирует в пределах 102–359 мс, а его частотный диапазон находится в области промежуточных и высоких частот от 5.1 до 9.9 кГц. На спектрограммах большинство сигналов «тсиирр» были с одной высокочастотной и одной более низкочастотной модулированными полосами. Предполагается, что такая структура данного сигнала позволяет птицам поддерживать контакты между собой на большом расстоянии и определять положение друг друга в пространстве. Временные и частотные характеристики призывных криков черных дроздов, летящих миграционным полетом ночью и в дневное время, в среднем достоверно не отличались. Призывный крик во время миграционного полета имел в среднем значительно более узкий диапазон звучания, чем на остановках. Эти различия могли быть вызваны более сильной деградацией структуры сигналов при их распространении во время миграционного полета, чем на остановках. Анализ спектрограмм призывных криков двух пар взрослых черных дроздов во время размножения выявил значительные индивидуальные различия между отдельными птицами. Сигналы мигрирующих особей на остановках были более короткими и более широкополосными, чем у взрослых размножающихся дроздов. Наши исследования сигнализации черного дрозда, а также двух других видов дроздов – певчего дрозда (*T. philomelos*) и белобровика (*T. iliacus*), показывают, что во время дневного и ночного миграционного полета птицы этих видов используют только один тип сигнала – видовой призывный крик. Этот сигнал птицы также используют для коммуникации во время миграционных остановок. Какие-либо специализированные «миграционные» сигналы у дроздов в периоды сезонных миграций отсутствуют.

Ключевые слова: акустическая сигнализация, видовой призывный крик, миграции птиц, размножение, черный дрозд, *Turdus merula*

SPECIES-SPECIFIC ATTRACTION CALL OF THE BLACKBIRD (*TURDUS MERULA*) IN THE PERIODS OF SEASONAL MIGRATION AND BREEDING

C.V. Bolshakov, M.D. Evstigneeva and V.N. Bulyuk*

Biological Station Rybachy, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Rybachy 238535, Kaliningrad Region,
Russia; e-mail: victor.bulyuk@mail.ru

ABSTRACT

We present the results of the analysis of 346 spectrograms of the species-specific attraction call *tsiirr* issued during daytime and night migration, at migratory stopovers and during breeding by Blackbirds (*Turdus merula*). The duration of this type signal varies within the range of 102–359 ms, and its frequency is in the intermediate and high frequency range from 5.1 to 9.9 kHz. In the spectrograms most *tsiirr* signals have one high-frequency and one lower-

*Автор-корреспондент / Corresponding author

frequency modulated band. It is assumed that such a structure of this signal allows the birds to maintain contact at a great distance and to determine each other's spatial position. Temporary and frequency characteristics of the species-specific attraction calls of Blackbirds during nocturnal and daytime migration did not differ significantly. The species-specific attraction calls during the migration flight had on average a much narrower range of sounding than at stopovers. This difference could have been caused by stronger degradation of the signal structure during propagation in migratory flight than at stopovers. The analysis of the spectrograms of the species-specific attraction calls in two pairs of adult Blackbirds during breeding revealed significant individual variation. Signals of migrating individuals at stopovers were shorter and broader than in adult breeding Blackbirds. Our studies of Blackbird acoustic signals, as well as of signals of two other thrush species, Song Thrushes (*T. philomelos*) and Redwings (*T. iliacus*), show that during diurnal and nocturnal migratory flights, they use only one type of signal, the species-specific attraction call. This call is also used by the birds for communication during migratory stopovers. No specialized migratory signals are given by thrushes during their seasonal movements.

Key words: acoustic signals, species-specific attraction call, migration of birds, breeding, Blackbird, *Turdus merula*

ВВЕДЕНИЕ

У большинства видов птиц миграционный период характеризуется целым комплексом сложных поведенческих реакций, многие из которых до настоящего времени остаются плохо изученными в природных условиях (Berthold 2001; Newton 2008). Одной из мало исследованных проблем является звуковая сигнализация мигрирующих ночью воробьиных птиц. До недавнего времени имелись лишь отрывочные сведения о ночных сигналах преимущественно североамериканских и европейских видов дроздов (Siivonen 1936; Palmgren 1949; Ball 1952; Spensor 1952; Browne 1953; Lowery and Newman 1955; Vleugel 1960; Hamilton 1962; Dorka 1966; Graber and Cochran 1960; Evans 1994; Farnsworth 2005, 2007a, b).

В последние несколько десятилетий, благодаря технологическому развитию и появлению более совершенной техники и компьютерных программ для записи сигналов, хранения полученной информации и ее обработки, часто стал использоваться метод изучения видового состава, численности и сроков ночной миграции птиц с помощью непрерывной записи голосов пролетающих ночью птиц (Dierschke 1989; Gal et al. 1998; Evans and Mellinger 1999; Evans and Rosenberg 2000; Farnsworth et al. 2004; Farnsworth 2005; Farnsworth and Russell 2007; Gagnon et al. 2010; Sanders and Mennill 2014a, 2014b; Smith et al. 2014). Следует однако признать, что использование данного метода в изучении ночной миграции не привело к пониманию того, насколько широко распространена сигнализация летящих птиц у разных систематически групп и видов ночных

мигрантов, какое адаптивное значение имеют сигналы, издаваемые летящими птицами.

В процессе исследований в восточной части Финского залива и на Куршской косе Балтийского моря на протяжении длительного времени ночной миграции как самостоятельного сложного явления (Большаков [Bolshakov] 1970, 1972, 1974, 1975, 1976, 1977a, б, 1981a, 1992, 1997; Bolshakov 1974; Большаков и Резвый [Bolshakov and Rezvyi] 1974, 1976; Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1981; Bolshakov et al. 2002, 2017) нами была разработана целостная система взглядов по проблеме звуковой сигнализации и социального поведения ночных мигрантов (Большаков [Bolshakov] 1997). Применительно к проблеме звуковой сигнализации основные выводы исследований включают следующие положения:

1. Среди разных видов ночных мигрантов существуют две группы – летящие молча и издающие сигналы. На территории Прибалтики примерно из 150 видов птиц, мигрирующих ночью, звуковые сигналы характерны для 72. Часть видов издаёт сигналы в течение всех фаз ночной активности (старт, полёт, приземление, послепосадочное поведение), у других она проявляется лишь в определённые периоды.

2. Ночные сигналы практически у всех видов на слух не отличаются от известных дневных звуков. У большинства видов воробьиных они представляют собой «видовой призывный крик», включая «ближнюю и дальнюю сигнализацию» (по классификации А. С. Мальчевского [Malchevsky] 1972, 1974). У птиц, вероятно, вообще отсутствуют «специализированные ночные сигналы». Обнаружение наблюдателем на слух или при анализе

записей на специальном оборудовании сигналов неизвестного происхождения, может быть объяснено, во-первых, слабой изученностью звуковых репертуаров у отдельных видов (Lanzone et al. 2009); во-вторых, индивидуальными вариациями в пределах видовых сигналов (Evans and Rosenberg 2000; Farnsworth 2007b); в-третьих, издаваемыми птицами ночью лишь отдельных фрагментов их обычных звуков; в-четвертых, искажением сигналов из-за воздействия на них различных внешних факторов (Hüppop and Hilgerloh 2012; Horton et al. 2015). В некоторых случаях даже «консилиума» профессиональных полевых орнитологов оказывается недостаточно, чтобы определить видовую принадлежность того или иного сигнала, обнаруженного в записи (Gal et al. 1998).

3. У различных видов птиц характер звуковой сигнализации меняется в зависимости от фазы ночного ритма миграции, т.е. при старте полёта, собственно полёте, приземлении и послепосадочных перемещениях. Каждый период сопровождается вполне определёнными голосовыми реакциями. Внутривидовая и межвидовая изменчивость выражается в а) самом факте, наличии или отсутствии сигнала, б) типе используемых сигналов, в) частоте их издавания, г) колебаниях значений частотных и временных параметров сигнала.

4. Многие виды, мигрирующие ночью в одиночку, не издают сигналы в полете. У общественных видов воробьиных, образующих ночью рыхлые стаи, характерно издавание звуковых сигналов – «видового призывного крика». Звуковая сигнализация этих видов птиц, несомненно, выполняет коммуникационную функцию, позволяя:

а) синхронизировать стартовую активность (аналогично коллективному полёту на ночёвку);

б) использовать индивидуальные возможности лидеров в выборе направления полёта (групповая ориентация);

в) находить особей своего вида и образовывать временные группировки при неблагоприятных погодных условиях;

г) объединяться в стаи в период окончания ночного полета как в воздухе, так и на земле, что у общественных видов обеспечивает поиск благоприятных мест остановки и кормёжки в светлое время суток;

д) ориентироваться на основе доплеровского эффекта (Alerstam 1990; Berthold 2001). Обсуждать это предположение сложно, поскольку

немногие виды, (и лишь часть особей в пределах вида) регулярно издают сигналы при ночном полёте (Большаков [Bolshakov] 1997);

е) осуществлять приземление в условиях низкого уровня освещённости ночью, используя эхолокацию. Такое предположение пока высказано лишь для двух видов – зарянки и певчего дрозда (Большаков [Bolshakov] 1972, 1975). Даже если это предположение и подтвердится, такое использование сигналов ночью является для птиц, скорее всего, исключением. Всё посадочное поведение ночных мигрантов, по меньшей мере воробьиных, адаптировано к использованию имеющихся зрительных возможностей (Большаков [Bolshakov] 1997).

Слабая сторона всех этих положений заключается в том, что они, хотя и основаны на огромном полевом материале, практически не включают специальный анализ собственно сигналов, их физическую структуру и частотные характеристики, длительность и индивидуальные вариации, сравнение частотных характеристик сигналов, которые птицы издают во время ночного полета и в дневное время, в том числе и в немиграционный период. Человек, даже с хорошим музыкальным слухом, вряд ли в состоянии уловить небольшие различия в сигналах, которые в итоге могут иметь важное биологическое значение. Все это делает крайне актуальным сбор большой коллекции записей ночных и дневных сигналов для конкретных видов и их специального анализа (Большаков [Bolshakov] 1977б). При записи сигналов важно, чтобы была полная уверенность в правильности идентификации птицы.

Основной целью нашей работы было исследование видового призывного крика, издаваемого чёрным дроздом [*Turdus merula* (Linnaeus, 1758)] во время сезонных миграций и размножения. Звучание этого сигнала у данного вида дроздов передают как «тсиирр», «ссрии» (Messmer and Messmer 1956), «сри» (Bergmann and Helb 1982), или «сиип» («seep») (Snow 1958). По данным упомянутых авторов продолжительность такого крика редко превышает 0.3 секунды, частота – около 6–8 кГц. Вибрирующее звучание сигнала связывают с частотной модуляцией на уровне 24–30 колебаний в секунду и глубиной свыше 1–1.5 кГц. В качестве основных функций предполагалось поддержание контакта между летящими птицами и стимуляция взлета, установление со-

циальных связей между птицами (Messmer and Messmer 1956; Snow 1958).

Черный дрозд является в Прибалтике обычным ночным мигрантом, который в значительном числе мигрирует также и в светлое время суток. Дрозды являются общественными мигрантами, совершающими дневной перелёт стаями, а ночной – рыхлыми группами. Наличие сигналов как при дневном, так и при ночном полёте – характерная особенность поведения этих птиц (Bolshakov et al. 2002). Конкретные задачи нашей работы включали:

1) Получение и сравнение характеристик видового призывного крика, издаваемого в период сезонных миграций во время ночного и дневного миграционного полёта, а также на миграционных остановках во время кормежки и отдыха.

2) Получение характеристик видового призывного крика черного дрозда, издаваемого в период размножения взрослыми особями. Сравнение их с соответствующими криками, которые птицы издают в период сезонных миграций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Записи звуковых сигналов черного дрозда во время сезонных миграций были сделаны на Куршской косе и в прибрежной части Финского залива Балтийского моря. В период размножения сигнализация дроздов записывалась на Куршской косе. Для записи использовали магнитофон UHER 4000 REPORT-L (UHER Werke GmbH München), снабженный 60 см параболическим рефлектором (Grampian parabolic reflector) с ненаправленным динамическим микрофоном DP6 (частотный диапазон – 200–15000 Гц; Grampian Reproducers Ltd, London). Запись сигналов мигрирующих ночью черных дроздов проводили над освещенной площадкой (Большаков и Булюк [Bolshakov and Bulyuk] 1978). Освещенный до высоты около 70 метров слой воздуха позволял видеть пролетающих птиц и во многих случаях точно опознавать черных дроздов. В дневное время записи голосов черного дрозда делали либо в то время, когда они мигрировали вдоль Куршской косы или береговой линии Финского залива, либо во время маршрутных экскурсий, когда наблюдатель встречал птиц этого вида на деревьях во время кормежки, отдыха или перемещения птиц по деревьям, испуганных появлением человека. Во всех случаях задача ис-

следователя состояла в сопровождении (с помощью парабола) летящей или сидящей птицы в надежде записать ее сигналы. Большинство голосов во время миграционного полета было записано на расстоянии 30–70 м, а на миграционных остановках 20–50 м от микрофона до птицы. Все записи были сделаны на магнитной ленте при скорости 19 см/с. В случаях, когда несколько записанных сигналов могли принадлежать одной особи, в анализ включались наиболее качественные из них.

В общей сложности для черного дрозда в период сезонных миграций удалось получить 93 качественных сигнала видового призывного крика. Из них во время ночного и дневного миграционного полета было получено соответственно 19 и 23 сигнала, во время миграционных остановок от кормящихся и сидящих на деревьях дроздов – 51 сигнал.

Во время размножения в период выкармливания птенцов в гнезде и после их вылета из гнезда от двух пар взрослых черных дроздов были записаны 253 видовых призывных крика.

Обработка и анализ сигналов. Для обработки записей и построения спектрограмм сигналов (графическое изображение звуков) применяли программу Avisoft-SASLab Pro. Записи подвергались оцифровке при частоте дискретизации 22050 – 44100 Гц и разрешении сэмплирования 16–32 бит. Спектрограммы анализировали при размере окна быстрого преобразования Фурье 2048 и 8192, Blackman-Harris, ширине полосы фильтрации от 21 Гц до 22050 Гц.

Видовые призывные крики черных дроздов на спектрограммах имели достаточно сложную и изменчивую структуру, что усложняло использование многих параметров, применяемых для статистической оценки и описания сигналов (Fristrup and Watkins 1992, 1993). На спектрограммах они выглядят в виде одной или двух сильно модулированных полос (Рис. 1). В последнем случае полосы чаще всего были разделены отчетливым промежутком, реже – почти сливались друг с другом. Чтобы иметь возможность сравнивать призывные крики отдельных птиц, мы выбрали такие характеристики, которые можно было описать и (или) измерить у каждого отдельного сигнала: 1) структуру (наличие одной или двух частотных полос); 2) длительность (в миллисекундах); 3) максимальную частоту в начале и конце сигнала, 4) минимальную частоту в начале и конце сигнала.

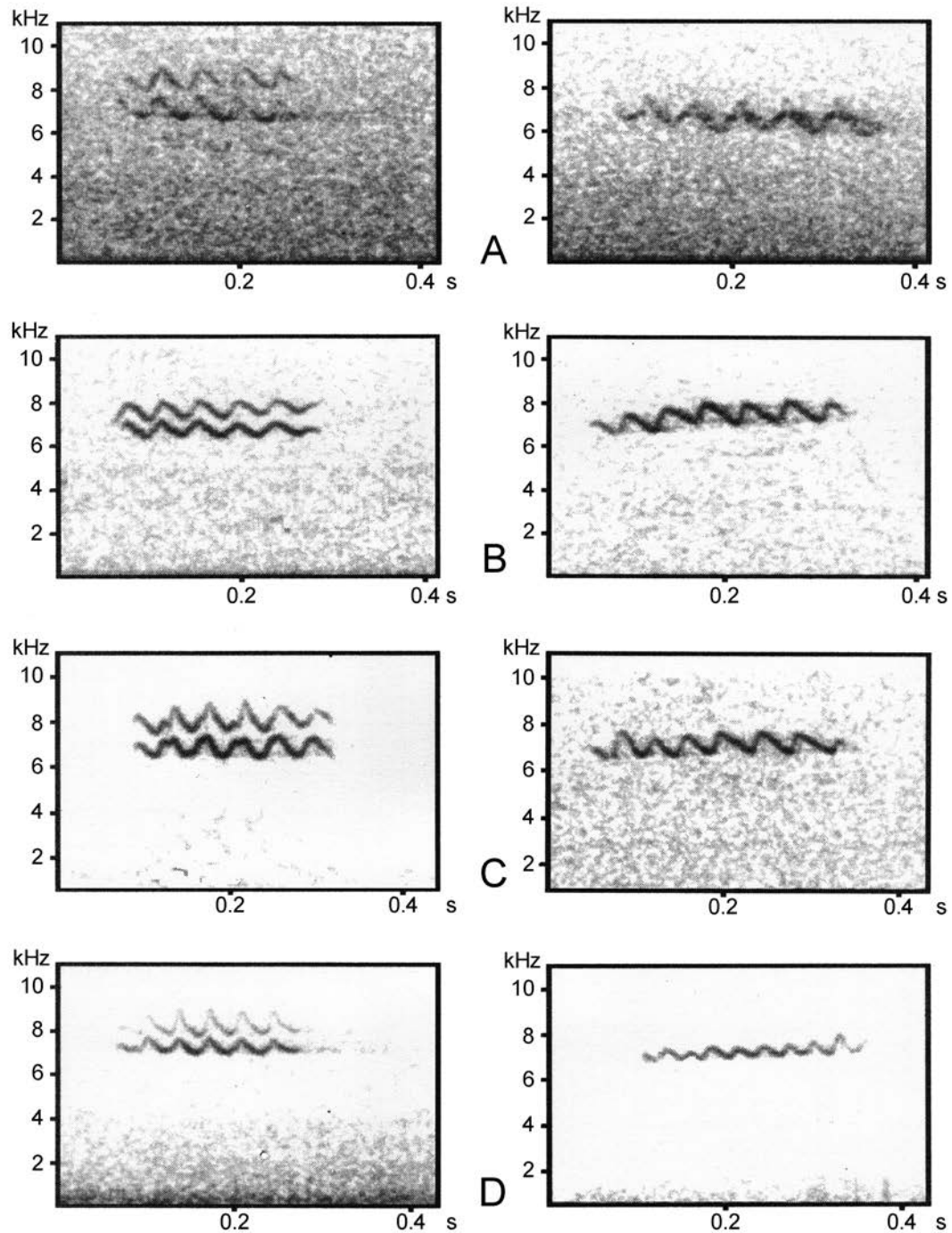


Рис. 1. Образцы спектрограмм призывных сигналов черных дроздов с одной (справа) и с двумя (слева) частотными полосами в период сезонных миграций и размножения: А – во время ночного миграционного полета; В – во время дневного миграционного полета; С – на миграционной остановке; D – во время выкармливания птенцов. По вертикальной оси – частота, кГц; по горизонтальной оси – длительность, с.

Fig. 1. Samples of spectrograms of the Blackbird species-specific attraction calls with one (on the right) and two (on the left) frequency bands during season migration and breeding: A – during the night flight; B – during the daytime flight; C – during migration stopovers; D – during feeding of nestlings. The vertical axis is frequency, kHz; the horizontal axis is duration, sec.

ла; 5) ширину частотного спектра в начале и конце сигнала (в кГц).

Для проверки достоверности различий в средних значениях отдельных параметров сигналов двух групп использовали *t*-тест для независимых выборок (тест Стьюдента), а для сигналов трех групп – однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). В последнем случае, когда для отдельных параметров были выявлены статистически значимые различия между средними значениями, проводили парные сравнения средних значений с помощью критерия Бонферрони. Чтобы уменьшить вероятность ошибок типа 1, критический уровень значимости критерия Бонферрони составлял 0.017. Все измеренные показатели предварительно проверяли на нормальность распределения (тест Колмогорова-Смирнова). Чтобы посмотреть, с какой долей вероятности по отдельным параметрам видовой призывного крика можно различать группы дроздов, отмеченных при разных ситуациях, мы использовали дискриминантный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Видовой призывный крик в период сезонных миграций. Индивидуальное прослеживание нами черных дроздов во время ночного и дневного миграционного полета показало, что в этих ситуациях они издавали только один тип сигнала – видовой призывный крик, звучащий как короткое с явной модуляцией «тсиирр». Чаще всего это был одиночный, реже – двойной сигнал. Такие же сигналы птицы часто издавали на миграционных остановках во время кормежки, отдыха и локальных перемещений с дерева на дерево. На слух они практически не отличались от подобных сигналов, отмеченных во время ночного и дневного миграционного полета. На спектрограммах 56.5% и 68.4% этих сигналов, отмеченных во время дневного и ночного миграционного полета, имели две частотные полосы, тогда как на остальных спектрограммах они имели только одну частотную полосу. Среди сигналов, отмеченных на миграционных остановках, доли спектрограмм с одной и с двумя частотными полосами составляли соответственно 21.6% и 78.4%.

Длительность криков, которые были отмечены во время ночного миграционного полета, варьиро-

вала от 149 до 297 мс, а частотный диапазон – от 5.8 до 9.0 кГц. Длительность подобных сигналов, записанных во время дневного миграционного полета, варьировала от 102 до 249 мс, а частотный диапазон – от 5.9 до 9.5 кГц. Сравнивая сигналы черных дроздов, имеющих на спектрограммах только одну полосу, мы не нашли достоверных различий в средних измерениях отдельных параметров между ночными и дневными сигналами (Табл. 1). Такая же картина наблюдалась при сравнении частотных и временных характеристик ночных и дневных сигналов, имеющих на спектрограммах две частотные полосы (Табл. 1). Отсутствие значимых различий в отдельных параметрах между ночными и дневными группами сигналов позволило нам объединить обе группы сигналов в одну – группу «полетных» сигналов.

Видовые призывные крики черных дроздов, которые были записаны во время дневных остановок в периоды миграций, по длительности варьировали от 112 до 269 мс, а по частоте – от 5.1 до 9.9 кГц. В среднем значения длительности и частотных характеристик этих сигналов с одной частотной полосой практически не отличались от подобных полетных сигналов (Табл. 2). В отличие от этого, сигналы с двумя частотными полосами на остановках имели значимо более широкий частотный диапазон звучания, чем во время миграционного полета. Как видно из Табл. 3 и 4, это происходило как за счет увеличения максимальных частот диапазона, так и за счет уменьшения минимальных частот диапазона. По данным дискриминантного анализа вероятность разделения двухполосных сигналов по частотным и временным параметрам на группу полетных и группу остановочных видовых призывных криков была, однако, невысокой – 74.6% (каноническая корреляция=0.525, Wilks' Lambda=0.725, $\chi^2=17.54$, $P=0.004$).

Видовой призывный крик взрослых дроздов в период размножения. Наши наблюдения у гнезд показали, что взрослые черные дрозды начинали регулярно издавать призывные крики «тсиирр» только после того, как птенцы покидали гнездо и начинали уже активно перемещаться (примерно через 7–8 дней после их вылета из гнезда). До этого родители с кормом молча отыскивали вылетевших слетков поблизости от того места, где в последний раз их кормили, или ориентировались на их негромкий позыв, звучащий как «ци».

Таблица 1. Пределы и средние значения отдельных временных и частотных параметров видовых призывных криков черных дроздов, отмеченных во время ночного и дневного миграционного полета с одной и двумя частотными полосами.**Table 1.** Range and mean values of individual temporal and spectral measurements of the Blackbird species-specific calls with one and two frequency bands recorded during nocturnal and daytime migration flight.

Параметр сигнала (Signal variable)	Сигналы с одной частотной полосой (Calls with one frequency band)		P	Сигналы с двумя частотными полосами (Calls with two frequency bands)		P
	Сигналы во время ночного полета среднее \pm SD lim	Сигналы во время дневного полета среднее \pm SD lim		Сигналы во время ночного полета среднее \pm SD lim	Сигналы во время дневного полета среднее \pm SD lim	
	(Nocturnal flight-calls mean \pm SD lim) n=6	(Daytime flight-calls mean \pm SD lim) n=10		(Nocturnal flight-calls mean \pm SD lim) n=13	(Daytime flight-calls mean \pm SD lim) n=13	
Длительность, мс (Duration, ms)	219 \pm 54 (154–297)	174 \pm 37 (102–220)	0.075	186 \pm 31 (149–247)	185 \pm 44 (112–249)	0.972
Максимальная частота в начале сигнала, кГц (Maximum frequency at the beginning of the signal, kHz)	7.8 \pm 0.2 (7.6–8.0)	7.7 \pm 0.4 (7.2–8.4)	0.397	8.2 \pm 0.5 (7.5–9.0)	8.4 \pm 0.6 (7.8–9.5)	0.401
Максимальная частота в конце сигнала, кГц (Maximum frequency at the end of the signal, kHz)	7.6 \pm 0.2 (7.4–8.0)	7.7 \pm 0.4 (7.2–8.4)	0.800	8.1 \pm 0.5 (7.3–9.0)	8.2 \pm 0.5 (7.5–9.0)	0.822
Минимальная частота в начале сигнала, кГц (Minimum frequency at the beginning of the signal, kHz)	6.5 \pm 0.2 (6.2–6.8)	6.7 \pm 0.3 (6.4–7.1)	0.066	6.7 \pm 0.2 (6.4–7.0)	6.5 \pm 0.4 (5.9–7.2)	0.080
Минимальная частота в конце сигнала, кГц (Minimum frequency at the end of the signal, kHz)	6.3 \pm 0.3 (5.8–6.5)	6.5 \pm 0.3 (6.2–7.1)	0.183	6.7 \pm 0.2 (6.4–7.0)	6.5 \pm 0.4 (6.0–7.1)	0.166
Ширина частотного диапазона в начале сигнала, кГц (Frequency band at the beginning of the signal, kHz)	1.3 \pm 0.3 (0.8–1.6)	0.9 \pm 0.3 (0.5–1.3)	0.051	1.5 \pm 0.4 (1.0–2.3)	1.9 \pm 0.7 (0.8–3.0)	0.109
Ширина частотного диапазона в конце сигнала, кГц (Frequency band at the end of the signal, kHz)	1.3 \pm 0.3 (0.9–1.7)	1.2 \pm 0.5 (0.5–2.0)	0.547	1.4 \pm 0.5 (0.9–2.4)	1.7 \pm 0.5 (0.9–2.5)	0.251

По-видимому, после увеличения подвижности и разлета молодых дроздов на большие расстояния, отыскивать их становилось все труднее. Это, скорее всего, и вынуждало родителей использовать призывный крик, чтобы можно было быстро

найти птенцов по их ответному сигналу и чтобы мотивировать их двигаться навстречу взрослой птице с кормом.

Видовые призывные крики «тсиирр» двух пар взрослых черных дроздов, записанные во время

Таблица 2. Пределы и средние значения отдельных временных и частотных параметров видовых призывных криков черных дроздов, отмеченных во время миграционного полета, на миграционных остановках и во время размножения, имеющих на спектрограммах одну частотную полосу.

Table 2. Range and mean values of individual temporal and spectral measurements of the Blackbird species-specific calls with one frequency band recorded during migration flight, at daytime stopovers and breeding period.

Параметр сигнала (Signal variable)	Сигналы во время полета (Flight-calls) n=16	Сигналы на миграционной остановке (Species-specific calls at daytime stopovers) n=11	Сигналы взрослых птиц во время размножения (Species-specific calls of adult birds during breeding) n=26	P
	среднее \pm SD lim (mean \pm SD lim)	среднее \pm SD lim (mean \pm SD lim)	среднее \pm SD lim (mean \pm SD lim)	
Длительность, мс (Duration, ms)	192 \pm 48 (102–297)	189 \pm 33 (121–223)	240 \pm 39 (177–317)	0.003
Максимальная частота в начале сигнала, кГц (Maximum frequency at the beginning of the signal, kHz)	7.7 \pm 0.3 (7.2–8.4)	7.8 \pm 0.4 (7.3–8.4)	8.0 \pm 0.2 (7.3–8.4)	0.029
Максимальная частота в конце сигнала, кГц (Maximum frequency at the end of the signal, kHz)	7.7 \pm 0.4 (7.2–8.4)	7.7 \pm 0.3 (7.3–8.1)	7.9 \pm 0.3 (7.1–8.4)	0.041
Минимальная частота в начале сигнала, кГц (Minimum frequency at the beginning of the signal, kHz)	6.6 \pm 0.3 (6.2–7.1)	6.7 \pm 0.3 (6.2–7.1)	7.0 \pm 0.3 (6.5–7.4)	0.003
Минимальная частота в конце сигнала, кГц (Minimum frequency at the end of the signal, kHz)	6.5 \pm 0.3 (5.8–7.1)	6.6 \pm 0.3 (6.2–7.0)	6.9 \pm 0.3 (6.5–7.5)	0.0002
Ширина частотного диапазона в начале сигнала, кГц (Frequency band at the beginning of the signal, kHz)	1.1 \pm 0.3 (0.6–1.6)	1.1 \pm 0.3 (0.7–1.9)	1.0 \pm 0.2 (0.6–1.3)	0.634
Ширина частотного диапазона в конце сигнала, кГц (Frequency band at the end of the signal, kHz)	1.2 \pm 0.4 (0.5–2.0)	1.1 \pm 0.3 (0.6–1.8)	1.0 \pm 0.3 (0.3–1.4)	0.099

размножения, на спектрограммах по структуре выглядели сходно с подобными сигналами, отмеченными в период сезонных миграций (Рис. 1). Большинство из них (90%) были с двумя частотными полосами. Практически все они были одиночными. Их средняя продолжительность была значительно выше аналогичного параметра видового призывного крика, который птицы издавали во время миграционного полета и на остановках в период миграций (Табл. 2, 3, 4).

Сравнение частотных характеристик видовых призывных криков с одной и с двумя полосами в период размножения, с одной стороны, и во время миграций, с другой стороны, показало, что крики взрослых дроздов, записанных при выкармливания вылетевших из гнезд птенцов, имели более высокие минимальные частоты, чем во время миграционного полета, а в сравнении с криками на остановках – также и значительно более низкие максимальные частоты (Табл. 2, 3, 4).

Таблица 3. Пределы и средние значения отдельных временных и частотных параметров видовых призывных криков черных дроздов, отмеченных во время миграционного полета, на миграционных остановках и во время размножения, имеющих на спектрограммах две частотных полосы.

Table 3. Range and mean values of individual temporal and spectral measurements of the Blackbird species-specific calls with two frequency bands recorded during migration flight, at daytime stopovers and breeding period.

Параметр сигнала (Signal variable)	Сигналы во время полета (Flight-calls) n=26	Сигналы на миграционной остановке (Species-specific calls at daytime stopovers) n=40	Сигналы взрослых птиц во время размножения (Species-specific calls of adult birds during breeding) n=227	P
	среднее \pm SD lim (mean \pm SD lim)	среднее \pm SD lim (mean \pm SD lim)	среднее \pm SD lim (mean \pm SD lim)	
Длительность, мс (Duration, ms)	186 \pm 37 (112–249)	198 \pm 38 (112–269)	243 \pm 39 (149–359)	<0.0001
Максимальная частота в начале сигнала, кГц (Maximum frequency at the beginning of the signal, kHz)	8.3 \pm 0.5 (7.5–9.5)	8.6 \pm 0.5 (7.7–9.9)	8.3 \pm 0.4 (7.6–9.6)	0.0002
Максимальная частота в конце сигнала, кГц (Maximum frequency at the end of the signal, kHz)	8.2 \pm 0.5 (7.3–9.0)	8.5 \pm 0.5 (7.6–9.6)	8.2 \pm 0.4 (7.3–9.4)	0.0003
Минимальная частота в начале сигнала, кГц (Minimum frequency at the beginning of the signal, kHz)	6.6 \pm 0.3 (5.9–7.2)	6.4 \pm 0.5 (5.2–7.1)	6.7 \pm 0.3 (5.9–7.5)	<0.0001
Минимальная частота в конце сигнала, кГц (Minimum frequency at the end of the signal, kHz)	6.6 \pm 0.3 (6.0–7.1)	6.3 \pm 0.4 (5.1–7.0)	6.8 \pm 0.3 (6.0–7.4)	<0.0001
Ширина частотного диапазона в начале сигнала, кГц (Frequency band at the beginning of the signal, kHz)	1.7 \pm 0.6 (0.8–3.0)	2.2 \pm 0.6 (1.3–3.7)	1.6 \pm 0.3 (0.7–2.7)	<0.0001
Ширина частотного диапазона в конце сигнала, кГц (Frequency band at the end of the signal, kHz)	1.6 \pm 0.5 (0.9–2.5)	2.2 \pm 0.5 (1.3–3.4)	1.4 \pm 0.3 (0.7–2.3)	<0.0001

Важно отметить, что если по длительности сигналы взрослых птиц из обеих пар были в среднем практически одинаковыми, то по остальным измеренным параметрам они существенно различались. Сигнализация птиц из одной пары проходила в среднем на более высоких частотах и в более широком частотном диапазоне, чем у другой пары. Так, у видовых призывных криков с двумя частотными полосами максимальная и минимальная частота в начале сигналов у од-

ной пары составляла в среднем соответственно 8.7 \pm 0.4 и 7.0 \pm 0.2 кГц (n=67), а у другой – 8.1 \pm 0.2 и 6.6 \pm 0.2 кГц (n=160) (t-тест: t=13.9, P<0.0001). Такие же значения у этих пар были отмечены и в конце сигнала. Полученные данные свидетельствуют о наличии значительных индивидуальных различий видового призывного крика. Подобные различия между отдельными птицами могли давать возможность вылетевшим из гнезд слеткам индивидуально опознавать взрослых птиц.

Таблица 4. Апостериорные попарные сравнения средних значений отдельных временных и частотных измерений видовых призывных криков черного дрозда, записанных во время миграционного полета, на дневных остановках и у взрослых птиц во время размножения при выкармливании слетков. Сравнения выполнены с помощью критерия Бонферрони (с установленным уровнем значимости $P < 0.017$). Результаты показаны только для сравнений с достоверными эффектами.

Table 4. Post hoc pairwise comparisons of mean values of the individual temporal and spectral measurements of the Blackbird species-specific calls recorded during migration flight, at daytime stopovers and in adults during breeding when feeding of the nestlings. For post-hoc tests, the P -values are given after Bonferroni corrections. The level of significance was set at $P < 0.017$. The results are shown only for comparisons with significant effects.

Число частотных полос (Number of frequency bands)	Параметр сигнала (Signal variable)	Сравнение видовых призывных криков (Comparisons of species-specific calls)	P
Сигналы с одной частотной полосой (Calls with one frequency band)	Длительность, мс (Duration, ms)	Сигналы во время полета vs сигналы во время размножения (Flight-calls vs calls during breeding)	0.002
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	0.003
	Минимальная частота в начале сигнала, кГц (Minimum frequency at the beginning of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время размножения (Flight-calls vs calls during breeding)	0.003
	Минимальная частота в конце сигнала, кГц (Minimum frequency at the end of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время размножения (Flight-calls vs calls during breeding)	<0.0001
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	0.001
Сигналы с двумя частотными полосами (Calls with two frequency bands)	Длительность, мс (Duration, ms)	Сигналы во время полета vs сигналы во время размножения (Flight-calls vs calls during breeding)	<0.0001
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	<0.0001
	Максимальная частота в начале сигнала, кГц (Maximum frequency at the beginning of the signal, kHz)	Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	<0.0001
	Максимальная частота в конце сигнала, кГц (Maximum frequency at the end of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время остановок (Flight-calls vs calls during stopovers)	0.012
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	0.0003
	Минимальная частота в начале сигнала, кГц (Minimum frequency at the beginning of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время остановок (Flight-calls vs calls during stopovers)	0.008
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	<0.0001
	Минимальная частота в конце сигнала, кГц (Minimum frequency at the end of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время остановок (Flight-calls vs calls during stopovers)	0.0004
	Сигналы во время полета vs сигналы во время размножения (Flight-calls vs calls during breeding)	<0.0001	
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	<0.0001

Таблица 4. Продолжение.

Table 4. Continued.

Число частотных полос (Number of frequency bands)	Параметр сигнала (Signal variable)	Сравнение видовых призывных криков (Comparisons of species-specific calls)	P
Сигналы с двумя частотными полосами (Calls with two frequency bands)	Ширина частотного диапазона в начале сигнала, кГц (Frequency band at the beginning of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время остановок (Flight-calls vs calls during stopovers)	<0.0001
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	<0.0001
	Ширина частотного диапазона в конце сигнала, кГц (Frequency band at the end of the signal, kHz)	Сигналы во время полета vs сигналы во время остановок (Flight-calls vs calls during stopovers)	<0.0001
		Сигналы во время остановок vs сигналы во время размножения (Calls during stopovers vs calls during breeding)	<0.0001

ОБСУЖДЕНИЕ

Черные дрозды в своем репертуаре имеют несколько отличающихся друг от друга акустических сигналов, которые они используют при разных ситуациях: беспокойстве, тревоги, агрессии, поддержании контакта между собой (Messmer and Messmer 1956; Snow 1958; Stamp 1988; см. образцы звучания и спектрограммы этих сигналов на сайте www.xeno-canto.org/species/turdus-merula). Как уже отмечалось выше, для поддержания контакта между собой черные дрозды используют видовой призывный крик, звучащий как «тсиирр».

Полученные нами данные показали, что длительность видового призывного крика варьировала в пределах 102–359 мс, а его частотный диапазон находился в области промежуточных и высоких частот от 5.1 до 9.9 кГц (Табл. 2, 3). На спектрограммах большинство сигналов «тсиирр» были с двумя (высокочастотной и более низкочастотной) модулированными полосами (Рис. 1). Такая структура данного сигнала позволяет птицам, по-видимому, не только поддерживать контакты между собой на большом расстоянии, но и определять положение друг друга в пространстве. Как известно (Naguib and Wiley 2001), общая ширина частотного диапазона, а также временной рисунок звука сильно влияют на его распространение в конкретной среде. С увеличением расстояния до источника звука происходит прогрессивная деградация структуры акустического сигнала. При этом поглощению и рассеянию в большей степени подвержены высокие частоты. Оценивая степень

разрушения высокочастотной составляющей сигнала птицы могут оценивать расстояние друг от друга, что может быть выгодно всем участникам коммуникации (Marten and Marler 1977; Roberts et al. 1981; Larom et al. 1997; Larom 2002; Venuto and Teylor 2002). В то же время наличие низкочастотной составляющей сигнала позволяет распространяться ему на большие расстояния.

Деградация верхней полосы в результате сильного поглощения высоких частот при распространении звука в среде могла быть одной из причин наличия отмеченных нами сигналов с одной частотной полосой. О том, что такая деградация сигнала происходила именно за счет верхней частотной полосы указывает отсутствие значительных различий в нижних частотах между сигналами с одной и двумя частотными полосами (сравни Табл. 2 и 3). С другой стороны, тот факт, что у некоторых сигналов с одной частотной полосой ее параметры вполне соответствовали частотным характеристикам верхнего компонента сигналов с двумя полосами, позволяет предполагать, что некоторые сигналы изначально были однослойными.

Благодаря вариациям максимальной частоты и общей ширины частотного диапазона, сигналы черного дрозда могут отличаться человеком даже на слух. Так, отдельные сигналы «тсиирр», которые имели небольшой частотный диапазон и были отмечены в верхней части частотного спектра, на слух воспринимались почти как «тсии» дрозда-белобровика, тогда как широкополосные сигналы имели жесткое трелевое звучание «тсииррррр»,

характерное для видового призывного крика черного дрозда.

Как показали наши наблюдения за двумя парами взрослых черных дроздов во время размножения, различия в звучании видового призывного крика могут быть связаны не только с деградацией сигнала при его распространении в среде, но и в результате значительных индивидуальных различий между отдельными птицами. Предположение о том, что призывные крики черного дрозда могут иметь значительные индивидуальные особенности звучания, было впервые высказано немецкими исследователями (Messmer and Messmer 1956). Полученные нами факты показывают это на большом статистическом материале. Мы также обнаружили, что одна и та же особь может издавать сигналы как с двумя, так и с одной частотной полосой. Подобная индивидуальная изменчивость в частотных характеристиках сигнала могла быть вызвана как различиями во внутреннем эмоциональном состоянии и в закодированной информации, которую птица вкладывала в сигнал, так и различиями в ее реакции на определенные внешние факторы (ветровые условия, структуру растительности, дальность до конспецифичных особей, которым был адресован сигнал, и др.).

Мы не нашли, чтобы во время ночного и дневного миграционного полета видовые призывные сигналы черных дроздов значимо в среднем отличались друг от друга. Иная картина была обнаружена при сравнении видовых призывных криков, отмеченных во время миграционного полета, с подобными сигналами, отмеченными на миграционных остановках. Видовой призывный крик во время миграционного полета из-за более высоких частот в нижней части и особенно из-за более низких частот в верхней части частотного спектра имел в среднем значительно более узкий диапазон звучания, чем на остановках (Табл. 1). Эти различия могли быть вызваны, прежде всего, более сильной деградацией структуры миграционных полетных сигналов при их распространении, чем сигналов, отмеченных во время остановок, поскольку сигналы мигрирующих птиц в полете записывались, как правило, с большего расстояния, чем птиц во время миграционных остановок (см. Материал и методы). Сходная тенденция в изменении структуры сигналов в зависимости от увеличения расстояния от птицы до микрофона была отмечена нами у певчего дрозда

(Bolshakov et al. 2017) и белобровика (Bulyuk et al. 2017), а также в экспериментальных условиях у древесных славков американскими исследователями (Horton et al. 2015).

Сравнение параметров видового призывного крика черных дроздов, отмеченных на миграционных остановках и во время размножения у взрослых птиц, показывает, что сигналы мигрирующих особей на остановках были более короткими и более широкополосными, чем у взрослых размножающихся дроздов. Эти различия могли быть вызваны следующими причинами. Во-первых, тем, что сигналы птиц у гнезд записывались в густой растительности, а на миграционных остановках – в основном на открытых участках. Чтобы уменьшить отрицательное влияние реверберации в густой растительности, взрослые птицы могут издавать более длительные сигналы. Во-вторых, у черного дрозда, как и у некоторых видов воробьиных, включая дроздов (см. Бёме [Beme] 1988, 2006), могут существовать возрастные различия видового призывного крика. Поскольку на миграционных остановках черные дрозды записывались в основном во время осеннего пролета и в прибрежных районах, то подавляющее большинство записанных и проанализированных голосов в этот период имели отношение к молодым дроздам (Bolshakov et al. 2002), у которых видовой призывный крик мог еще отличаться от взрослых птиц, участвующих в размножении. В-третьих, по крайней мере, более широкополосные сигналы у дроздов на миграционных остановках могли быть связаны с тем, что для анализа частотных характеристик сигналов были использованы данные от многих особей, тогда как для анализа сигналов взрослых размножающихся дроздов использовали данные для четырех птиц.

Изучая видовые призывные крики черных дроздов и двух других видов: певчего дрозда (Bolshakov et al. 2017) и белобровика (Bulyuk et al. 2017), мы нашли для них общие особенности, из которых можно сделать следующие заключения:

1) Во время дневного и ночного миграционного полета исследуемые виды дроздов используют только один тип сигнала – видовой призывный крик. Этот тип сигнала птицы также используют для коммуникации во время миграционных остановок. Какие-либо специализированные «миграционные» сигналы у всех трех видов в периоды сезонных миграций отсутствуют.

2) У всех трех видов дроздов видовые призывные крики находятся в области промежуточных и высоких частот: у черного дрозда – в среднем от 6.3 до 8.6 кГц, белобровика – от 6.2 до 8.7 кГц, певчего дрозда – от 6.7 до 10.3 кГц. Первые удобны для передачи информации на достаточно большие дистанции, вторые могут использоваться птицами для определения расстояния до источника звука.

3) Для всех видов обнаружена общая тенденция изменения видового призывного крика с увеличением расстояния от микрофона до птиц: у сигналов уменьшалась их длительность, максимальная частота и общая ширина диапазона частоты, тогда как минимальная частота увеличивалась. Известно, что с увеличением расстояния от источника происхождения, сигнал ослабляется, особенно в его высокочастотной части, в большей степени подверженной поглощению и рассеянию в воздухе.

4) Призывные крики дроздов на дневных остановках были наиболее длительные и высокочастотные. Это, по-видимому, отражает максимально «призывное поведение по отношению к другим особям», связанное с готовностью к полету, а также содержащуюся в них дополнительную информацию.

5) В полете дрозды издают более короткие, низкочастотные и узкополосные сигналы, чем во время дневных остановок. Сигналы летящих ночью птиц в среднем продолжительнее и выше по частоте, чем при дневной миграции. Предполагается, что ночью, при отсутствии визуального контакта между птицами в условиях низкой освещенности, более продолжительные и высокочастотные сигналы могут позволять птицам лучше поддерживать контакт в рыхлых стаях и ориентироваться в пространстве.

6) При сравнении на спектрограммах параметров разных типов сигналов необходимо учитывать степень деградации структуры акустического сигнала при его распространении в воздухе в зависимости от расстояния до источника звука и погодных условий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны анонимному рецензенту. Мы особенно признательны А.С. Опаеву, чьи конструктивные замечания позволили значительно улучшить первоначальный текст статьи. Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ 15-04-04710-а и

Зоологического института РАН (исследовательский проект АААА-А16-116123010004-1).

ЛИТЕРАТУРА

- Alerstam T. 1990.** Bird Migration. Cambridge University Press, Cambridge, 420 p.
- Ball S. C. 1952.** Fall bird migration on the Gaspé Peninsula. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History, Yale University*, 7: 1–211.
- Beme I.P. 1988.** The formation of the sound repertoire of redwing and song thrush. *Ornithology*, 23: 165–174. [In Russian].
- Beme I.R. 2006.** Formation of the vocalization of passeriform birds (Passeriformes) in ontogenesis. The current state of the problem. *Zhurnal Obshchei Biologii*, 67(4): 268–279. [In Russian].
- Bergmann H.H. and Helb H.W. 1982.** Stimmen der Vögel Europas. BLV Verlags-gesellschaft, München, 415 S.
- Berthold P. 2001.** Bird migration. Second edition. Oxford University Press, 272 p.
- Bolshakov C.V. 1970.** To the methods of studying nocturnal migration of birds by the observation results from Leningrad Region. Proceedings of VII Eastern Baltic Ornithological Conference. Riga, part 2: 62–65. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1972.** About acoustic signals of birds migrating at night. Abstracts of VIII Eastern Baltic Ornithological Conference. Tallinn: 20–22. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1974.** Social behaviour of birds during nocturnal migration. Proceedings of Conference “Study of Migration and Conservation of Birds of Baltic Basin”. Tallinn: 8–10. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1975.** Some special features of acoustic signals of birds migrating at night (field observations). *Communication of Baltic Commission Study Bird Migration*, 9: 137–147. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1976.** Study of nocturnal migration of birds (methodological aspect). In: V.D. Ilitchev (Ed.). Methods of bird migration research. Moscow: 76–106. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1977a.** On the complex study of nocturnal bird migration. In: Research techniques of avian species' productivity and structure within their ranges. Moskklas, Vilnius, part 1: 56–69. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1977b.** Study of nocturnal bird migration (methodological aspect). In: V.D. Ilitchev (Ed.). Methods of bird migration research. Proceedings of All-Union Workshop. Moscow: 77–96. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1981.** Reconstruction of the total picture of nocturnal passage and effectiveness of several methods of its estimation. In: V.R. Dolnik (Ed.). Methods of bird migration discovery and estimation. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, 104: 95–123. [In Russian].

- Bolshakov C.V. 1992.** Evening movements of the nocturnal migratory flight in the Fieldfare (*Turdus pilaris*): preliminary results. In: V.A. Payevsky (Ed.). Problems of birds' population ecology. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **247**: 18–42. [In Russian].
- Bolshakov C.V. 1997.** The phenomenon of nocturnal bird migration (field research). Abstract of the Doctor of Biological Sciences thesis. Saint Petersburg, 69 p. [In Russian].
- Bolshakov C.V., Evstigneeva M.D. and Bulyuk V.N. 2017.** Acoustic signalization of song thrush (*Turdus philomelos*) during migration: comparison of nocturnal and daytime signals. *Zoologicheskii Zhurnal*, **96**: 676–683.
- Bolshakov C.V. and Bulyuk V.N. 1978.** The method of illuminated area and its possibilities for the study of nocturnal bird migration. Abstracts of the II All-Union Ornithological Conference. Study Bird Migration. Alma-Ata: 177–179. [In Russian].
- Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Žalakevičius M, Rezvyi S.P. and Yakovlev V.V. 1981.** A comparison of results of nocturnal migration counts by seven methods of observations at the Kurische Nehrung during autumn 1977. In: V.R. Dolnik (Ed.). Methods of bird migration discovery and estimation. (*Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **104**): 79–94. [In Russian].
- Bolshakov C.V. and Rezvyi S.P. 1974.** Methods of quantitative estimates of migration. Proceedings of Conference “Study of Migration and Conservation of Birds of Baltic Basin”. Tallinn: 23–31. [In Russian].
- Bolshakov C.V. and Rezvyi S.P. 1976.** Methods of quantitative estimates of bird migration. In: Bird Migration. Tallinn: 23–31. [In Russian].
- Bolshakov C.V., Žalakevičius M. and Švažas S. 2002.** Nocturnal Migration of Thrushes in the Eastern Baltic Region. Publishing House “AKSTIS”, Vilnius: 117 p.
- Browne P. W. P. 1953.** Nocturnal migration of thrushes in Ireland. *British Birds*, **46**: 370–374.
- Bulyuk V.N., Bolshakov C.V. and Evstigneeva M.D. 2017.** Do flight-calls of Redwings differ during nocturnal and diurnal migration and daytime stopovers? *Ornis Fennica*, **94**: 128–135.
- Cramp S. (Ed.) 1988.** Birds of the Western Palearctic, vol. 5. Oxford University Press, Oxford: 1084 p.
- Dierschke V. 1989.** Automatisch-akustische Erfassung des natürlichen Vogelsuges bei Helgoland im Sommer 1987. *Vogelwarte*, **35**: 115–131.
- Dorka V. 1966.** Das jahres- und tageszeitliche Zugmuster von Kurz- und Landstreckenziehern nach Beobachtungen auf den Alpenpassen Cou/Bretolet (Wallis). *Ornithologischer Beobachter*, **63**: 165–223.
- Evans W. R. 1994.** Nocturnal flight-call of Bicknell's Thrush. *Wilson Bulletin*, **106**: 55–61.
- Evans W.R. and Rosenberg K.V. 2000.** Acoustic monitoring of night-migrating birds: a progress report. Strategies for Bird Conservation: Creating the Partners in Flight Planning Process. In: (R.E. Bonney, Jr., D.N. Pashley and R. Cooper (Eds). Proceedings of the 3rd Partners in Flight Workshop; 1995 October 1–5; Cape May, NJ. Proceedings RMRS-P-16. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station: 151–159.
- Evans W.R. and Mellinger D.K. 1999.** Monitoring grassland birds in nocturnal migration. *Studies in Avian Biology*, **19**: 219–229.
- Farnsworth A. 2005.** Flight calls and their value for future ornithological studies and conservation research. *Auk*, **122**: 733–746.
- Farnsworth A. 2007a.** Flight calls of wood-warblers are not exclusively associated with migratory behaviors. *Wilson Journal of Ornithology*, **119**: 334–341.
- Farnsworth A. 2007b.** Ecological and evolutionary characteristics of flight-calls of the wood-warblers (Parulidae). Dissertation. Cornell University, Ithaca, New York, USA, 227 p.
- Farnsworth A., Gauthreaux Jr S.A. and van Blaricom D. 2004.** A comparison of nocturnal call counts of migrating birds and reflectivity measurements on Doppler radar. *Journal of Avian Biology*, **35**: 365–369.
- Farnsworth A. and Russell R.W. 2007.** Monitoring flight calls of migrating birds from an oil platform in the northern Gulf of Mexico. *Journal of Field Ornithology*, **78**: 279–289.
- Fristrup K.M. and Watkins W.A. 1992.** Characterizing acoustic features of marine animal sounds. *Woods Hole Oceanographic Institution Technical Report WHOI-92-04*.
- Fristrup K. M. and Watkins W. A. 1993.** Marine animal sound classification. *Woods Hole Oceanographic Institution Technical Report WHOI-94-13*.
- Gagnon F., Belisle M., Ibarzabal J., Vaillancourt P. and Savard J.L. 2010.** A comparison between nocturnal aural counts of passerines and radar reflectivity from a Canadian weather surveillance radar. *Auk*, **127**: 119–128.
- Gal A., Evans B., Leshem Y. and Yom-Tov Y. 1998.** Preliminary result from a new method to follow nocturnal migration over Israel. *Torgos*, **28**: 179–182.
- Graber R.R. and Cochran W.W. 1960.** Evaluation of aural record of nocturnal migration. *Wilson Bulletin*, **72**: 253–273.
- Hamilton I.W. 1962.** Evidence concerning the function of nocturnal call notes of migratory birds. *Condor*, **64**: 390–401.
- Horton K.G., Stepanian P.M., Wainwright C.E. and Tegeler A.K. 2015.** Influence of atmospheric properties on detection of wood-warbler nocturnal flight calls. *International Journal of Biometeorology*, **59**: 1385–1394.
- Hüppop O. and Hilgerloh G. 2012.** Flight call rates of migrating thrushes: effects of wind conditions, humid-

- ity and time of day at an illuminated offshore platform. *Journal of Avian Biology*, **43**: 85–90.
- Lanzone M., Deleon E., Grove L. and Farnsworth A. 2009.** Revealing undocumented or poorly known flight calls of warblers (Parulidae) using a novel method of recording birds in captivity. *Auk*, **126**: 511–519.
- Larom D. 2002.** Auditory communication, meteorology, and the Umwelt. *Journal of Comparative Psychology*, **116**: 133–136.
- Larom D., Garstang D., Payne R., Raspel R. and Lid-
eque M. 1997.** The influence of surface atmospheric conditions on the range and area reached by animal vocalizations. *Journal of Experimental Biology*, **200**: 421–431.
- Lowery G.H. and Newman R.J. 1955.** Direct studies of nocturnal migration of birds. In: A. Wolfson (Ed.). *Recent Studies in Avian Biology*. Urbana: University of Illinois Press: 238–263.
- Malchevsky A.S. 1974.** Audio communication of birds and an attempt of sounds issued by them. Proceedings of the VI All-Union Ornithological Conference. Moscow State University, part 1: 94–97. [In Russian].
- Malchevsky A.S. 1982.** On the types of sound communication in terrestrial vertebrates on the example of birds. Abstracts of the I All-Union meeting on ecological and evolutionary aspects of animal behavior. Moscow: 138–139. [In Russian].
- Marten K. and Marler P. 1977.** Sound transmission and its significance for animal vocalizations. I. Temperate habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **2**: 271–290.
- Messmer E. and Messmer I. 1956.** Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula* L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **13**: 341–441.
- Naguib M. and Haven W. 2001.** Estimating the distance to a source of sound: mechanisms and adaptations for long-range communication. *Animal Behaviour*, **62**: 825–837.
- Newton I. 2008.** The migration ecology of birds. Academic Press, Oxford, 984 p.
- Palmgren P. 1949.** On the diurnal rhythm of activity and rest in birds. *Ibis*, **91**: 561–576.
- Roberts J., Hunter M.L. and Kacelnik A. 1981.** The ground effect and acoustic communication. *Animal Behaviour*, **29**: 633–634.
- Siivonen L. 1936.** Die Stärkevariation des nächtlichen Zuges bei *Turdus ph. philomelos* und *T. musicus*, auf Grund der Zuglaut geschätzt und mit der Zugruhe einer gekäftigten Singdrossel verglichen. *Ornis Fennica*, **13**: 59–63.
- Sanders C.E. and Mennill D.J. 2014a.** Acoustic monitoring of migratory birds over western Lake Erie: avian responses to barriers and the importance of islands. *Canadian Field-Naturalist*, **128**(2): 135–144.
- Sanders C.E. and Mennill D.J. 2014b.** Acoustic monitoring of nocturnally migrating birds accurately assesses the timing and magnitude of migration through the Great Lakes. *Condor*, **116**: 371–383.
- Smith A.D., Paton P.W.C. and McWilliams S.R. 2014.** Using Nocturnal Flight Calls to Assess the Fall Migration of Warblers and Sparrows along a Coastal Ecological Barrier. *PLoS ONE*, **9**(3): e92218.
- Snow D.W. 1958.** A study of Blackbird. London: 192 p.
- Spenser K.G. 1952.** Nocturnal movements of Redwings. *British Birds*, **45**: 18–42.
- Venuto V. and Teylor S. 2002.** High frequency utterance and perception in brown-headed parrot *Poicephalus cryptoxanthus*. *Bioacoustics*, **13**(1): 84–85.
- Vleugel D.A. 1960.** On the temporal pattern of nocturnal migration in thrushes. *Auk*, **77**: 10–18.

Представлена 14 октября 2017; принята 24 апреля 2018.