

ДИАЛЕКТЫ ПЕСНИ ЗЯБЛИКА НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕСНОЙ И ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОН УКРАИНЫ И РЕГИОНА УКРАИНСКИХ КАРПАТ

Е.Д. Яблоновская-Грищенко, В.Н. Грищенко

Dialects of the Chaffinch song in forest and forest-steppe zones of Ukraine and in the Ukrainian Carpathians. - E.D. Yablonovska-Grishchenko, V.N. Grishchenko. - Berkut. 16 (1). 2007. - Geographic variation of Chaffinch song was studied during breeding seasons of 2002–2007. In total, 16790 songs of 2209 males in 45 points (Fig. 1) were recorded using digital camcorder Sony TRV 110 E and Sony TRV 550 E with external microphone. Song types were described on the base of original method (Yablonovska-Grishchenko, 2006). All the song types found were grouped in 5 categories according to their distribution: universal (7, Fig. 4), dialect (41), regional (20), local (59) and unique (52). Universal and dialect types was joined in the group of dialect-forming types. Songs recorded on an area make a territorial complexes. Their similarity was determined by Chekanovsky-Sørensen index calculated for the all pairs of points. Tree clustering was created by Ward's method (using STATISTICA 5.1). There are many interpretations of term "dialect" in literature. We have used the hierarchical scale by analogy with linguistics. Dialect is a stable complex of song types characteristic for the large territory. Sub-dialect is a part of the dialect. It is possible to separate also smaller regional song complexes. The minimal unit in the geographic variation of bird song is the parcel. This is the local vocal group of birds described by G.N. Simkin on an example of the Chaffinch. We have separated dialects and sub-dialects using cartographic method and cluster analysis (Fig. 3). We have discovered three dialects of the Chaffinch in the study area: Carpathian, Right-bank and Left-bank. Two last dialects form the Dnieper contact area with the mixed song complex. They consist of two sub-dialects – northern (forest) and southern (forest-steppe). There are contact areas also between sub-dialects. Borders of dialects and sub-dialects coincide with zoogeographic zoning of Ukraine (Fig. 1). Right-bank dialect has the largest number of song types. Songs are long and have the complicated structure. Songs of the Left-bank dialect are simpler. Carpathian dialect includes the least number of song types. Song structure is simple. There are many harmonic elements in song. It does not form the contact area. This is the most original and archaic dialect. Stability and origin of dialects are discussed. The territorial song complexes can exist stably during the long time owing to the cultural transmission. The new complexes form mainly during the expansion of the species in new territories. In our opinion, origin of present song dialects of the Chaffinch in Ukraine is connected with changes in plant cover during the last (Würm) glaciation and in Holocene. The Carpathian dialect is probably relict. This song complex could remain in the Carpathians since the pre-glaciation time in Pleistocene. According to reconstruction of vegetation, even in maximum of the Würm glaciation forests remained in area of the Carpathians. The surrounding plains were covered at this time by periglacial steppes. [Russian].

Key words: Chaffinch, *Fringilla coelebs*, Ukraine, dialect, song type, song complex, cultural transmission.

Address: E.D. Yablonovska-Grishchenko, Kaniv Nature Reserve, 19000 Kaniv, Ukraine;
e-mail: aetos@narod.ru.

Зяблик (*Fringilla coelebs*), номинативный подвид которого *F. c. coelebs* распространен на всей территории Украины, кроме Крыма (Дементьев, 1954; Степанян, 1990), является удобным модельным видом для изучения изменчивости песни. Он широко распространен, доминирует в населении любого леса. Песни его не непрерывны, отделены одна от другой, четко структурированы и недлительны, репертуар каждой птицы незначителен.

Целью данного исследования было изучение закономерностей пространственной изменчивости песни зяблика.

Материал и методика

Исследования песни зяблика проводились на территории Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат в гнездовые периоды 2002–2007 гг. Всего было записано 16 790 песен 2209 особей в 45 точках в 17 областях. В 5 пунктах проводились многолетние наблюдения, в других материал собирали на протяжении 1–2 лет (рис. 1).

В большинстве точек записывали 30–50 особей. Такое количество записей позволяет зарегистрировать достаточное для харак-

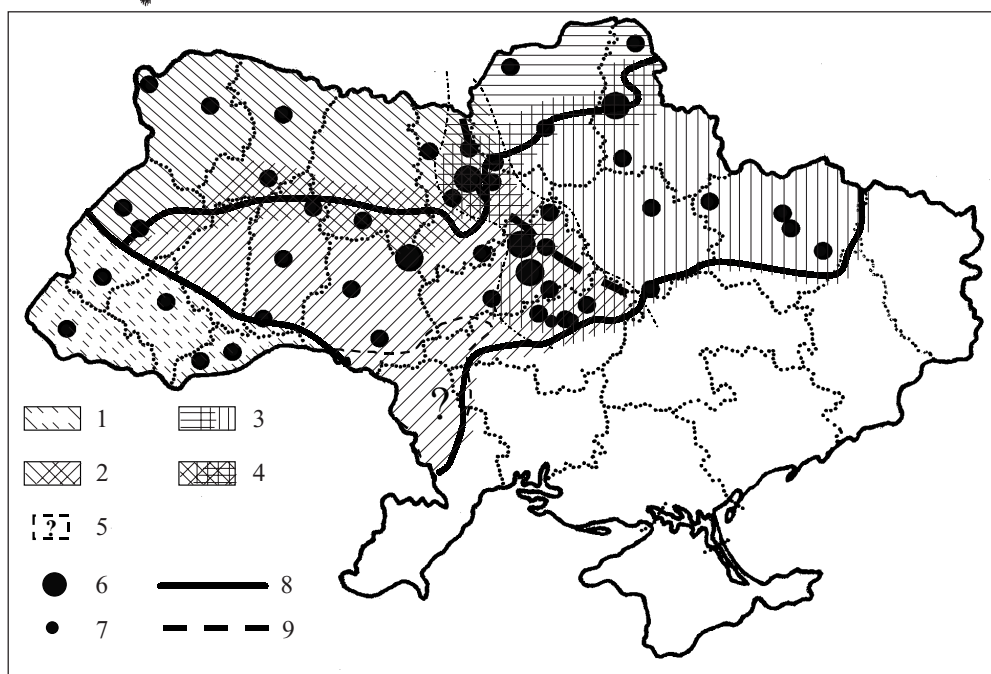


Рис. 1. Точки записи и диалекты песни зяблика на территории Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат.

Диалекты: 1 – карпатский, 2 – правобережный, 3 – левобережный, 4 – днепровская зона смешения, 5 – возможная территория диалекта; записи проводились: 6 – более 2 лет, 7 – 1–2 года; зоогеографическое районирование (по: Щербак, 1988): 8 – границы зон, 9 – границы подзон.

Fig. 1. Dialects of song types of the Chaffinch in forest and forest-steppe zones of Ukraine and in the Ukrainian Carpathians.

Dialects: 1 – Carpathian, 2 – Right-bank, 3 – Left-bank, 4 – Dnieper contact area, 5 – probable territory of the dialect; points of records: 6 – more than 2 years, 7 – 1–2 years; zoogeographic zoning of Ukraine (according to Shcherbak, 1988): 8 – borders of zones, 9 – borders of subzones.

теристики комплекса количество типов песен, давая максимальный приток новой информации, при этом при нормальных условиях такое количество птиц возможно записать на протяжении нескольких часов (Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2007). Выборки из некоторых близко расположенных точек (до 50 км) объединялись.

Запись производилась на цифровую видеокамеру Sony TRV 110 E и Sony TRV 550 E с выносным микрофоном. Данные переносили на компьютер с помощью программы Studio DV 1.0. Звуковые файлы сохраняли в Wave-формате, никакие способы

компрессии и очистки звука не использовались. Для их обработки и получения сонограмм использовалась программа Sound Forge 5.0 и Syrinx 5.2s (John Burt <http://www.syrinxpc.com>).

Для песни птиц можно выделить устойчивые типы. Для зяблика указывается наличие 1–5 (редко до 7) типов песен в репертуаре одной особи (Slater, 1981, Симкин, Штейнбах, 1988), и очень значительное их количество в популяции (Симкин, 1982, 1983; Султанов, 1984). Изучению различных типов песен зяблика, размеру репертуара, каталогизации, частоте появления



типов посвящено много работ (Slater et al., 1980; Slater, 1981; Герасимова, 1984; Султанов, 1984, 1988, 1991; Böhner, Wistel-Wozniak, 1995; Астахова, Бёме, 2006, 2007 и др.). Однако четкие критерии типа, как правило, не приводятся. Мы под типами песни подразумеваем последовательности элементов, объединенных в характерную для данного вида структуру, которые четко отличаются от других таких последовательностей и не изменяются или почти не изменяются при исполнении разными птицами.

Типы песни выделяли с помощью полуколичественного метода анализа песни (Yablonska-Grishchenko, 2006) и представляли в виде формул песни (Яблоновская-Грищенко, 2005; Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2005). Используемые в данной работе названия частей песни представлены на рисунке 2. Термины “фраза” и “элемент” (“нота”) определяются по В.Д. Ильичеву (1971). В анализ песни не включали конечной элемент “kit”. Сравнение производили по полному описанию (формуле) песни, а не только по росчерку, как это делал Э.Г. Султанов (1988), поскольку разные типы песни, имеющие разное распространение на территории Украины, могут иметь одинаковые росчерки.

Типы песни объединялись в территориальные комплексы, для определения степе-

ни сходства между которыми использовался индекс Чекановского-Сьеренсена. По полученной матрице методом Варда (методом минимизации внутригрупповой дисперсии – Песенко, 1982) в программе STATISTICA 5.1 была построена дендрограмма сходства комплексов типов песен из разных точек (рис. 3).

Результаты

Типы песен и диалекты

В ходе исследований было выявлено, что различные типы песни имеют разное распространение – от уникальных до универсальных. Всего по распространенности выделено 5 их категорий:

1) **универсальные** – встречаются на большей части территории исследований, в большинстве диалектов;

2) **диалектные** – встречаются в большинстве точек диалекта;

3) **региональные** – встречаются в нескольких близко расположенных точках в пределах одного диалекта или зоны смешения диалектов;

4) **локальные** – встречаются только в одной точке, но у достаточно большого количества особей;

5) **уникальные** – встречаются только у единичных особей.

Универсальные и диалектные типы составляют группу диалектообразующих. Это совокупность типов песни, характерная для данного диалекта.

Всего в ходе исследований было выделено 179 типов песни: 7 – универсальных (рис. 3), 41 – диалектный, 20 – региональных, 59 – локальных, 52 – уникальных.

В песнях отмечалось от 3 до 8 строк. Во всех типах преобладают песни из 5–6 строк. Наиболее простые и самые сложные песни характерны только для локальных и уникальных



Рис. 2. Типичная структура и формула песни зяблика.
Fig. 2. Typical structure and formula of the Chaffinch song.

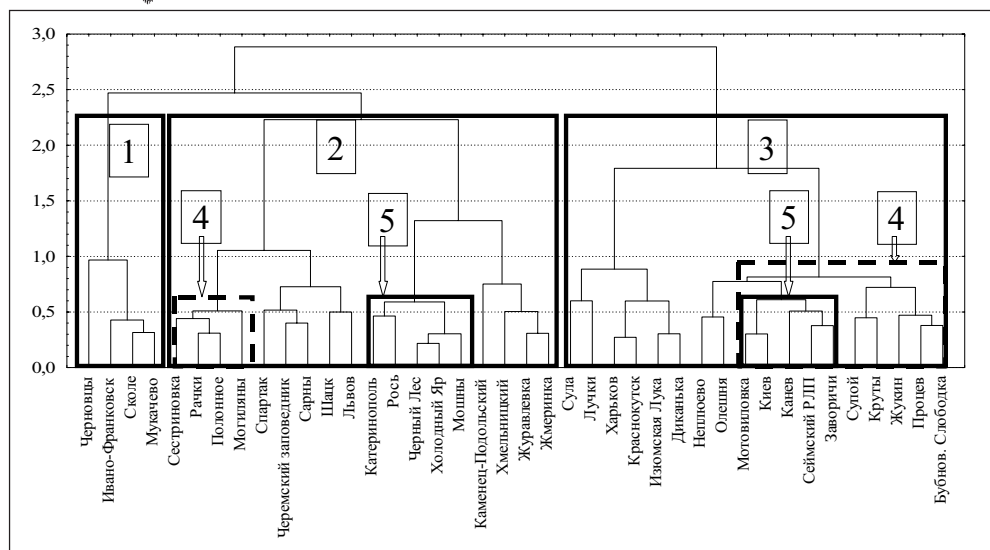


Рис. 3. Дендрограмма подобия территориальных комплексов песен зяблика Лесной и Лесостепной зон Украины и региона Украинских Карпат.

Диалекты и зоны смешения: 1 – карпатский; 2 – правобережный, 3 – левобережный, 4 – внутрдиалектные зоны смешения; 5 – днепровская зона смешения.

Fig. 3. Dendrogram of similarity of territorial song complexes.

Dialects and contact areas: 1 – Carpathian, 2 – Right-bank, 3 – Left-bank, 4 – intradialect contact areas, 5 – Dnieper contact area.

типов. Уникальные типы песни наиболее изменчивы – от коротких примитивных до 8-строфных с очень сложной структурой. Универсальные типы имеют довольно однообразную простую структуру. Они широко распространены и устойчивы.

Картографический анализ собранного материала показал наличие комплексов песен, распространенных на значительных территориях, которые можно определить как диалекты и субдиалекты. Кластерный анализ подтверждает результаты картирования территориальных комплексов.

В литературе существует значительный разброс в использовании термина “диалект”. Мы под диалектом (dialect) понимаем устойчивый комплекс типов песни, характерный для значительных территорий, который отличается от других комплексов, характерных для других территорий. Субдиалект (sub-dialect) – устойчивый комплекс типов песни, характерный для боль-

ших территорий в пределах диалекта, и в котором присутствуют как типы песни, присущие диалекту в целом, так и свои специфические. Зона смешения (contact area) – это полоса интерградации между диалектами или субдиалектами, в которой птицы исполняют песни, характерные для них обоих.

Нами были выделены 3 диалекта – карпатский, правобережный и левобережный. Как понятно из названий, граница между двумя последними проходит по Днепру, образуя хорошо заметную днепровскую зону смешения (рис. 1).

Расположение и структура диалектов пока изучены лишь в общих чертах. Для определения точных границ диалектов, субдиалектов, зон смешения необходимы более детальные многолетние исследования.

Границы диалектов и субдиалектов хорошо совпадают с физико-географическим (Маринич, Шищенко, 2003) и зоогеографическим (Щербак, 1988) районированием



Украины. Так, карпатский диалект не выходит за пределы Карпатской зоогеографической провинции. Правобережный занимает территории, относящиеся к Волинскому и Центральному Полесью (северный субдиалект) и Днепровско-Днестровскому подучастку Восточноевропейского лиственного леса и Лесостепи (южный субдиалект), с зоной смешения по линии Шепетовка – Полонное – Киев. Левобережный диалект охватывает Левобережный подучасток Восточноевропейского лиственного леса и Лесостепи (южный субдиалект) и зону смешения по линии Киев – Нежин – Кролевец и севернее. Северный субдиалект представлен лишь на севере Черниговской области и в крайней северной части Сумской области, то есть в Восточном (Черниговском и Новгород-Северском) Полесье.

В связи с этим можно считать северные субдиалекты обоих равнинных диалектов лесными, южные – лесостепными.

Распределение региональных и локальных типов песен на территории диалекта не является случайным, их можно считать достаточно четкими маркерами территориальной принадлежности птицы. Нами были выявлены несколько достаточно четко отделенных комплексов региональных и локальных типов, перекрывание которых на соседних территориях практически отсутствует. В правобережном диалекте это – волинско-львовский (11 типов) и центрально-правобережный (12 типов) комплексы. В днепровской зоне смешения – чернолесско-холодноярско-каневский (13 типов) и северо-восточный (9 типов). В левобережном – полтавский (4 типа) и харьковский (5 типов). В карпатском – западно-карпатский (12 типов) и черновицкий (11 типов).

Равнинные диалекты

Оба диалекта весьма богаты типами (12 диалектных и 7 универсальных для правобережного и 9 и 5 соответственно для левобережного). Структура песни сложная, количество строф в песнях диалектного уровня составляет 5–8, в среднем $6,4 \pm 0,3$ ($n = 12$) для правобережного и $5,8 \pm 0,2$ ($n =$

9) для левобережного. Почти все типы имеют предросчерковые элементы, в трех четвертях диалектных типов правобережного диалекта и почти в половине левобережных есть вставочные элементы.

Сходна и пространственная структура этих диалектов – наличие северного и южного субдиалектов и внутрдиалектной зоны смешения, наиболее богатой типами.

Правобережный диалект

Этот диалект имеет наиболее богатый комплекс не только диалектообразующих, а и вообще всех типов – 65 (не считая уникальных). По сравнению с другими диалектами типы песен диалектного уровня самые длинные, с самой сложной структурой. Среди них лишь незначительная часть имеет в своей структуре элементы-гармоники, среди первых строф и росчерков диалектообразующих типов они вообще отсутствуют. Росчерки диалектных типов трелевые. В этом диалекте представлены типы песен от 4- до 8-строфных, в которых обнаруживаются элементы всех типов – свистовые, трелевые, гармониковые.

Левобережный диалект

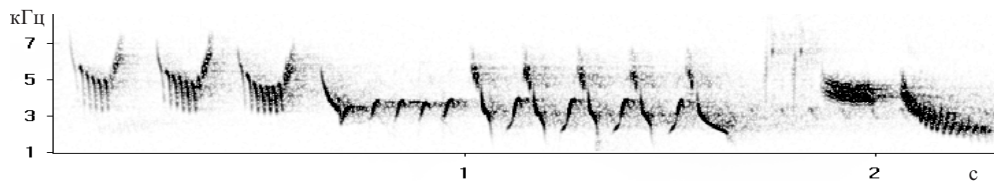
По общему количеству типов он беднее предыдущего – 43 типа (без уникальных), с меньшим количеством диалектообразующих типов. На территории Украины находится его южный субдиалект и внутрдиалектная зона смешения. Северный субдиалект заходит лишь краем на самый север Черниговской и Сумской областей. Структура песен левобережного диалекта несколько проще, чем правобережного. Самые сложные песни – 7-строфные. Все росчерковые элементы представлены трелями.

Днепровская зона смешения

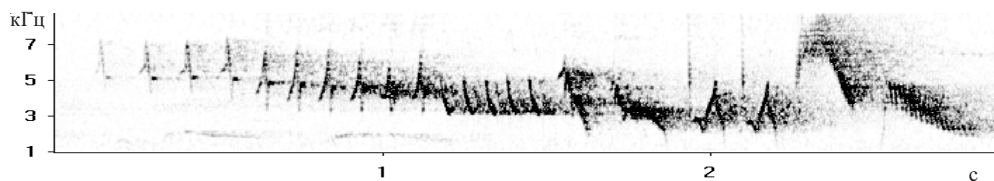
По Днепру проходит зона смешения право- и левобережного равнинных диалектов. Именно в Приднепровье было зарегистрировано максимальное количество типов песен, принадлежащих обоим диалектам, а также ряд специфических, характерных только для приднепровской полосы.



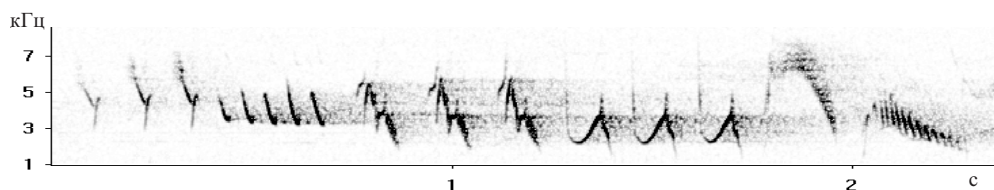
V3a c1a M2d N2B H1B B2B2



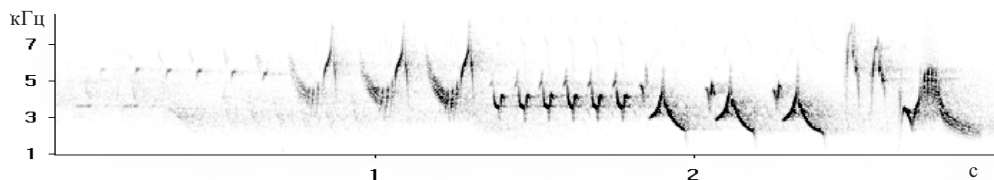
I1b I1a J4b N3e L2c1 M2A B2B



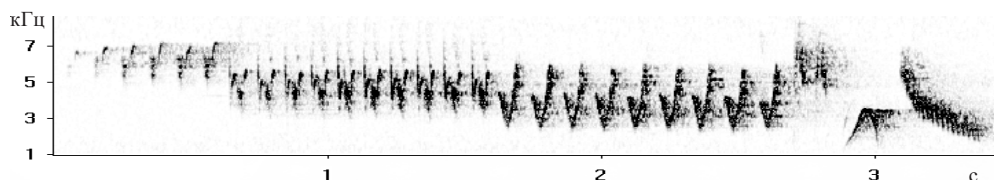
J1b J4b N3c L2f B2C B2B1



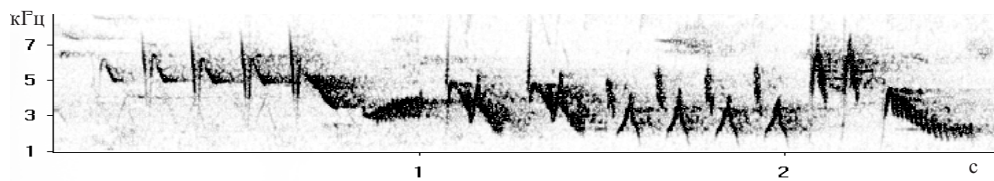
J1c A2f I2e L1c N2B I3B



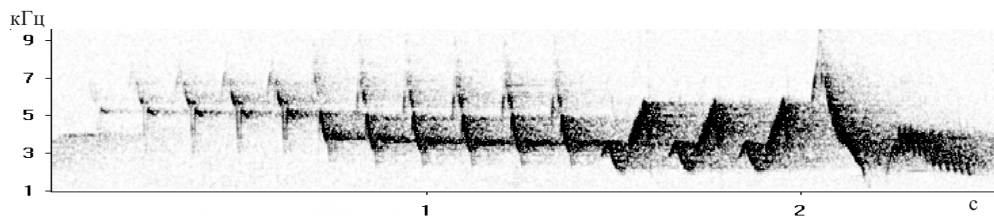
J4d J3b I2b N2B M2E B2B2



K2b c2d N3c L2e N2B B2B



N3f N3a I3a1 M2C B2B





Наибольшее количество типов отмечено в г. Киеве и его окрестностях, где проходит пересечение днепровской зоны смешения с внутрдиалектными зонами смешения.

В зоне смешения наблюдается преимущественно проникновение левобережного диалекта на правый берег. Но такое проникновение отмечается лишь в пределах достаточно узкой приднепровской полосы. С отдалением от нее количество левобережных типов песни стремительно падает везде, кроме интересной территории разъединенных фрагментов единого в прошлом приднепровского лесного массива от Канева до Черного леса (Кировоградская область). Здесь на довольно значительном расстоянии от Днепра еще встречается много левобережных типов (Яблоновська-Грищенко, Грищенко, 2006).

Карпатский диалект

Это наиболее своеобразный диалект на исследованной территории (Яблоновська-Грищенко та ін., 2006; Яблоновська-Грищенко, Грищенко, в друкі). Индекс общности Чекановского-Сьеренсена между карпатским и правобережным диалектами по диалектообразующему комплексу типов песен составляет 0,14, между карпатским и левобережным – 0,08, в то время как между равнинными диалектами – 0,30. Карпатский диалект четко пространственно отделен от правобережного, зона смешения практически не выражена. В нем наименьший комплекс диалектообразующих типов – 8 диалектных и 2 универсальных. Общее количество типов также наименьшее – 33 (кроме уникальных). Количество строк в диалектных типах составляет 4–6, в среднем $4,8 \pm 0,3$ ($n = 8$). Именно в Карпатах были найдены самые короткие 3-строфные песни. Структура песни простая. Все диалектные типы имеет росчерки-гармоники.

Рис. 4. Универсальные типы песен зяблика, встречающиеся в Украине.
Fig. 4. Universal types of the Chaffinch songs in Ukraine.

Вообще, количество типов, имеющих в своем составе гармониковые элементы, в отношении к общему количеству типов в диалекте, в Карпатах намного больше, чем в равнинных диалектах.

Диалектные особенности распределения элементов

Большинство элементов в песне зяблика относится к свистовому типу (119 из 185 найденных элементов, 64,3%). Намного меньше трелей и гармоник (43 (23,2%) и 23 (12,4%) соответственно). Большая часть их распространена на всей исследованной территории, но некоторую часть элементов можно найти лишь на определенных территориях. Преимущественно это трели и гармоники, реже – свистовые элементы, иногда со включением гармониковых субэлементов. Именно такие специфические, нетипичные элементы, встречающиеся в отдельных регионах, могут быть использованы при анализе специфики диалектов, даже при условии, что они не встречаются в диалектообразующих типах песен. Ведь такие элементы являются своего рода маркерами диалектов, если они широко распространены на его территории в разных типах песен.

Наибольшее разнообразие специфических элементов наблюдается в правобережном диалекте, несколько меньшее – в левобережном. Для карпатского диалекта характерно значительное разнообразие только росчерковых элементов (заметное также в правобережном диалекте).

Характерной чертой карпатского диалекта является значительное количество гармониковых элементов, особенно среди росчерков. Хотя общее количество гармоник, найденных здесь, несколько меньше, чем в правобережном диалекте, но процент типов песен, в которых они используются, более чем вдвое превышает таковой для равнинных диалектов.

Правобережный диалект характеризуется наличием трелевых элементов в начале песни и во вставочных элементах, а также



гармониковых предросчерков и росчерков. Наличие гармоник в конце песни может рассматриваться как черта, сближающая карпатский и правобережный диалекты.

Особенностью левобережного диалекта является преобладание среди специфических элементов запева и вставок гармониковых.

Диалектные особенности изменчивости разных частей песни

Изменчивость различных частей песни существенно отличается по диалектам. Структура песни наиболее разнообразна и изменчива в правобережном диалекте, что вполне закономерно, поскольку он имеет наибольшее количество типов песен. Это также может служить показателем того, что он находится в состоянии развития. Левобережный диалект более стабилен как по длине и структуре песни, так и по степени изменчивости песни. Карпатский диалект по характеру изменчивости песни ближе к правобережному.

Карпатский и правобережный диалекты имеют большую вариацию количества строф (без учета вставочных, предросчерков и росчерка) – от 2 до 5, на Левобережье она составляет 2–4 строфы, количества вставочных элементов (0–2 и 0–1 соответственно) и предросчерков (0–2 и 1–2).

Росчерк – наиболее нестабильный элемент песни. Во всех диалектах наблюдаются его изменения в подтипах как самостоятельные, так и вместе с предросчерком. Особенностью левобережного диалекта является изменчивость в подтипах одновременно 1 строфы и росчерка. Другие варианты изменчивости характерны для правобережного и карпатского диалектов.

Обсуждение

Наличие диалектов звуковых сигналов – весьма распространенное явление в животном мире. Они описаны для десятков видов птиц, причем не только певчих (Munding, 1982). Так, есть много работ по ди-

алектам песни зяблика (Slater et al., 1983; Султанов, 1991; Joachim, Lauga, 1996), пеночек (Thielcke, 1983), овсянок (Glaubrecht, 1989; Osiejuk, Ratyńska, 2003; Nelson, Soha, 2004; Ehrenguber et al., 2006) пищух (Thielcke, 1992) и других птиц. Интересно, что диалекты песни могут существовать даже в местах зимовки (Warren, 2003 – для *Molothrus aeneus*). Обнаружены диалекты и для непесенных звуковых сигналов (Kramer, Thompson, 1979; Ficken et al., 1985; Bergmann et al., 1988; Knab, Bergmann, 1992; Корбут, 1996; Dufty, Hanson, 1999, Sorjonen, 2001 и др.). Хорошо известны они и для других групп животных, например млекопитающих (Van Parijs et al., 1999; Deecke et al., 2000 и др.).

Первым описал диалекты песни птиц, причем именно на примере зяблика, немецкий орнитолог Й. фон Пернау (1660–1731). Причем многие его выводы по географической изменчивости песни были подтверждены дальнейшими научными исследованиями (Thielcke, 1988).

Зоны смешения обнаружены у птиц как между диалектами (Orejuela, Morton, 1975; Rothstein, Fleischer, 1987; Janes, Ryker, 2006), так и между отдельными подвидами (Марова, 2006) и видами (Грабовский, Панов, 1992; Рубцов, 1997). Иногда в зоне смешения диалектов наблюдается даже клина изменения песни, причем устойчивая во времени (Tubaro et al., 1993 – для *Zonotrichia capensis*).

К сожалению, сравнимость полученных результатов усложняется тем, что в литературе нет ни единой трактовки понятия “диалект”, ни сколько-нибудь четкого его определения. Одни авторы выделяют “диалекты” на расстоянии всего нескольких сотен метров один от другого с наличием четких границ между ними (Leader et al., 2000), другие указывают, что диалекты занимают площадь в десятки и сотни квадратных километров, а между ними существуют протяженные зоны смешения (Munding, 1975; Baptista, 1977; Trainer, 1983; Nelson, Soha, 2004; Janes, Ryker, 2006 и др.).



В данном случае возможен тот же подход, что и для вида, у которого система коммуникаций изучена лучше всего – *Homo sapiens*. В лингвистике под территориальным диалектом подразумевается разновидность языка, используемая на определенной территории в качестве средства общения местного населения. Четких границ между диалектами нет. Существует “ядро диалекта” и “зона вибрации” – говоры, переходные от одного диалекта к другому*. В языковой систематике используется иерархическая шкала: язык – наречие – диалект – говор**. Хотя в научной литературе термин “диалект” может употребляться для обозначения различных языковых единиц (Касаткин, 1998).

Подобная иерархическая шкала вполне применима и при изучении диалектов песни птиц. Есть “язык” вида или подвида, в котором выделяются территориальные диалекты. Те, в свою очередь, могут состоять из субдиалектов. Далее возможно выделение более мелких региональных песенных комплексов, отличающихся от соседних. Минимальной единицей пространственной изменчивости песни птиц в таком случае оказывается описанная Г.Н. Симкиным на примере зяблика парцелла. Это локальная вокальная группировка со сложной социальной структурой, четко отделенная от других таких группировок. Существование ее поддерживается благодаря вокальным коммуникациям (Симкин, 1979, 1982; Симкин, Штейнбах, 1984, 1988). Наличие парцелл у зяблика легко наблюдать: при начале пения хотя бы одной птицы к вокализации присоединяются и другие особи из той же группировки, в то же время соседние парцеллы могут эту активность игнорировать. В переключку, как правило, вступают лишь доминанты из разных парцелл. Парцеллы отличаются одна от другой набором песен.

* <http://www.krugosvet.ru/articles/77/1007720/1007720a1.htm>

** http://ru.wikipedia.org/wiki/Языковая_систематика

Наблюдения в Каневском заповеднике показали, что территориальная структура парцеллы сохраняется постоянной, птицы занимают из года в год одни и те же гнездовые участки, хотя некоторые из них могут и пустовать (Яблоновська-Грищенко, 2006).

В связи с “безразмерностью” понятия “диалект”, для зяблика на территории Украины можно было бы описать разное их количество. Все зависит от принимаемого уровня различий между территориальными комплексами. Однако, как оказалось, есть возможность “калибровки” количественных критериев при кластерном анализе, что помогло избежать субъективности. Карпатский комплекс песен резко отличается и четко отделен от других, поэтому данный уровень различий мы и взяли за основу при выделении диалектов. Они выделялись при расстоянии между кластерами не менее 2,4, субдиалекты – от 1,5 до 2,3. Зоны смешения обособливаются как кластеры с расстояниями от 0,5 до 1,5 (рис. 3).

Интересно, что при использовании разных способов кластеризации ядра диалектов стабильно отделяются, в то же время кластеры зон смешения могут присоединяться то к одному, то к другому из соседних диалектов или субдиалектов. Это также свидетельствует об их промежуточном положении.

В связи с наличием сложной пространственной структуры территориальных комплексов песен птиц возникает вопрос об их устойчивости. Без такой устойчивости никакие диалекты существовать продолжительное время не могут. Если считать комплексы песен нестабильными (Ince et al., 1980), их выделение просто теряет всякий смысл. Однако работы многих орнитологов подтверждают долговременную устойчивость как самих диалектов, так и зон смешения (Baptista, 1977; Heinemann, 1981; Baker, Thompson, 1985; Rothstein, Fleischer, 1987; Симкин, 1990; Tubaro et al., 1993 и др.). Наши исследования в Приднпровье показали, что после фрагментации единого лесного массива песенные комплексы



зяблики сохраняют сходство на протяжении как минимум сотен лет. Точно так же сохраняются различия, возникшие из-за первичной разобщенности лесных массивов (Яблоновская-Грищенко, Грищенко, 2006).

Несмотря на всю изменчивость песни, территориальные комплексы песен оказываются довольно консервативными структурами. Их стабильность поддерживается во времени благодаря механизму культурной трансмиссии – ненаследственной передачи информации (в данном случае – комплекса звуковых коммуникаций) в популяциях животных.

Основа песни птицы генетически детерминирована, но ее особенности (как и речь человека) передаются ненаследственным путем через обучение (Hughes, Hultsch, 1997; Lachlan, Slater, 2003; Бёме, 2006, 2007 и др.). Птенцы, не имевшие возможности слышать пение взрослых птиц, не способны сформировать нормальную песню, но исполняют видоспецифические элементы (Бёме, 2006). Причем они могут заучивать и предьявленные им искусственно видеоизмененные песни (Riebel, Slater, 1998).

Птенцы изучают песни не обязательно от своих родителей, а запоминают те, которые исполняются большинством самцов на данной территории. Так, птенцы певчего воробья (*Melospiza melodia*) начинают петь песни из репертуара 2–3 ближайших соседей (Beecher et al., 1994a, 1994b). А у белощапочной зонотрихии (*Zonotrichia leucophrys*) комплексы песен птенцов совпадают с песнями не отца, а других самцов (Bell et al., 1998). То есть птенцы при обучении запоминают песни, наиболее распространенные на данной территории. Необходимость их использования поддерживается реакцией других птиц на исполнение “правильных” и “неправильных” песен. Как самцы, так и самки более активно отвечают на песни своего диалекта (Baptista, Morton, 1982; Thompson, Baker, 1993; Dufty, Hanson, 1999; Tracy, Baker, 1999; Melman, Searcy, 1999; Nelson, Soha, 2004). Интересно, что интенсивность ответа возрастает даже в пределах одного диалекта: птицы более активно

реагируют на песни сородичей из близких поселений, чем из дальних (Rich, 1981; O’Loughlen, Rothstein, 1995; Searcy et al., 1997, 2002; Bradbury et al., 2001).

В культурной трансмиссии эквивалентом гена выступает мем – единица информации, которая передается из поколения в поколение ненаследственным путем. Процесс передачи мемов и приводит к стабильности информации во времени (Baker, Boylan, 1995). Такими мемами, согласно разным авторам, могут выступать как отдельные элементы песни (Baker, Boylan, 1995), так и целые последовательности элементов, причем с синтаксисом, характерным данной группировке (Ficken, Popp, 1995) и даже с половыми различиями в сигналах (Enggist-Dueblin, Pfister, 2002), и, что особенно важно в данном случае, комплексы вокального поведения (Marler, Tamura, 1964). Мемы имеют свойство передаваться на протяжении длительного времени именно в целостном неизменном виде.

Противоположный процесс – культурная эволюция, ведущий к изменению типов песни и песенных комплексов.

Из выше изложенного следует, что перенести комплекс типов песни на новую территорию может только целая группировка птиц, а не отдельные особи. Поэтому процессы дисперсии в популяциях не приводят к размыванию территориальных комплексов песен. При отсутствии кардинальных изменений среды обитания они могут поддерживаться длительное время.

Новые песенные комплексы могут образовываться при заселении видом пустующих территорий. Например, при восстановлении ранее сведенного лесного массива зяблики заселяют его из разных соседних лесов. В результате исходные наборы песен смешиваются, возникает новый, несколько отличающийся комплекс.

Могут существовать и реликтовые комплексы песен, сохраняющие свои характерные черты, несмотря на изменения среды.

Большие территориальные комплексы песен ранга диалектов и субдиалектов возникают, по видимому, или при изоляции от-



дельных частей популяции (Baptista, King, 1980; Bretagnolle, Genevois, 1997; Kroodsma et al., 1999; Rogers, 2003; Päckert, Martens, 2004), или при расселении вида на новые территории – как вследствие естественных процессов, так и в результате интродукции. Тогда происходит изменение всей системы неврожденных сигналов, которая приспосабливается к новой среде обитания. Примером этого может служить стремительное изменение песни при расселении зяблика после интродукции в Новой Зеландии (Lynch et al., 1989) или полевого воробья (*Passer montanus*) в Северной Америке (Lang, Barlow, 1997).

Если исходить из этого механизма, то диалекты и субдиалекты зяблика на территории Украины могли сформироваться после кардинальных перемен среды обитания вследствие изменений климата. Ледники оттесняли леса и их обитателей далеко на юг, после их отступления огромные территории заселялись лесными птицами вновь.

Наиболее интересной в этом отношении нам представляется гипотеза украинского географа В.Г. Пазинича (2004, 2007). Проанализировав размеры палеорусел малых рек Левобережья Днепра, он пришел к выводу, что они не могли образоваться в условиях современной водности. По его мнению, это связано с таянием больших массивов льда во время последнего оледенения. В максимум валдайского (вюрмского) оледенения, как известно, ледник доходил на юг лишь до Валдайской возвышенности (Величко, Фаустова, 1982; Рослый, 1986 и др.), однако В.Г. Пазинич предполагает, что на Левобережье существовала большая пассивная снежно-ледниковая шапка, образовавшаяся на месте, и доходившая до Северного Приазовья. В то же время на Правобережье Украины оледенения не было. Долина Днепра послужила тепловым барьером, воспрепятствовавшим продвижению льдов на юго-запад.

Распространение и некоторые характерные особенности диалектов зяблика на территории Украины хорошо согласуются с концепцией В.Г. Пазинича. Левобережье

после потепления климата заселялось зябликами повторно, что и привело к формированию нового песенного диалекта. Он имеет достаточно большое сходство с правобережным диалектом, по-видимому расселение зябликов шло прежде всего с юго-запада. Правобережный диалект имеет наиболее богатый комплекс типов песен и наиболее сложную их структуру. Это объясняется тем, что он эволюционировал более продолжительное время. Левобережный же диалект более молодой.

Карпатский диалект зяблика является, вполне вероятно, реликтовым, сохранившимся в мало измененном виде с древних времен. Он имеет значительное количество специфических, возможно, архаичных, черт, с очень своеобразным набором типов песен (Яблоновська-Грищенко та ін., 2006, Яблоновська-Грищенко, Грищенко, у друці). Пространственно этот диалект четко отделен от равнинных. Его распространение ограничивается сугубо регионом Украинских Карпат, а находки птиц с песнями, характерными для этого диалекта, на других территориях единичны. Правобережный диалект имеет отдельные общие с карпатским типы песен, особенно в южном субдиалекте, но резко отличается от него по структуре песни и набору элементов. Г.Н. Симкин (1983) предполагал, что короткие песни простой структуры являются наиболее архаичными. По его мнению, самые древние популяции зяблика обитают на юге – в районе Карпат, в Молдавии, Крыму, на Кавказе. Песни их менее развиты, чем у северных зябликов.

Согласно реконструкции растительности для максимума валдайского оледенения ок. 20 тыс. лет назад, проведенной В.П. Гричуком (по: Рослый, 1986), в районе Карпат сохранялись хвойные леса, в то время как на окружающих равнинах были перигляциальные степи. Благодаря этому в Карпатах и мог сохраниться древний доледниковый (плейстоценовый) песенный комплекс. В дальнейшем, после потепления климата, он распространился немного шире, но далеко на равнину не продвинулся. Причина этого



может быть общая для всех реликтов, как таковых (как растений и животных, так и реликтовых этносов человека) – они менее конкурентоспособны по сравнению с более продвинутыми формами.

Совпадение границ диалектов и субдиалектов с физико-географическим и зоогеографическим районированием Украины говорит в пользу предположения Г.Н. Симкина (1983), что историческое расселение зяблика шло в основном в соответствии с ландшафтными зонами. Для других видов также известно прохождение границ диалектов по линии изменения растительности (Loughheed et al., 1989).

По мнению О.В. Смирновой и ее коллег, придерживающихся антигляциалистских взглядов, в конце плейстоцена в Восточной Европе как таковой природной зональности не было. Благодаря деятельности крупных травоядных млекопитающих, прежде всего мамонта (*Mammuthus primigenius*), на обширных пространствах существовали экосистемы пастбищного типа. Биоценотический покров имел сложную мозаичную структуру. В периоды похолоданий из-за влияния климата и усиления давления фитофагов леса отступали, сохраняясь в рефугиумах. На большей части территории Восточной Европы в это время господствовали травяные экосистемы с фрагментами лесов. В периоды потеплений леса снова распространялись на значительные территории. Структура растительного покрова, таким образом, была мозаично-пульсирующей. Образование современных природных зон было следствием истребления мамонта и других крупных фитофагов человеком в конце плейстоцена – начале голоцена и развитием впоследствии производящего хозяйства (Смирнова и др., 2001, 2004; Турубанова, 2002 и др.).

П.В. Пучков (1993 и др.) также пришел к выводу, что истребление ключевых видов мегафауны привело к катастрофической перестройке среды обитания.

В таком случае формирование нынешних диалектов и субдиалектов песни зяб-

лика могло произойти в голоцене в процессе дифференциации природных зон и совпадение их границ с физико-географическим и зоогеографическим районированием вполне логично.

Здесь можно отметить один интересный момент. По данным О.В. Смирновой с соавторами (2004), зона степей на юге Восточной Европы сформировалась в среднем голоцене вследствие человеческой деятельности, прежде всего развития скотоводства и земледелия. Когда-то леса доходили до Черного моря. В связи с этим на юге Украины возможно обнаружение реликтовых локальных песенных комплексов зяблика, отличающихся по своим характеристикам от соседних территорий, поскольку в степной зоне происходило повторное его расселение благодаря активному лесонасаждению во второй половине XX в.

Вообще вопросы истории климата (наличие или отсутствие покровных оледенений, причины изменений и т. п.) являются, наверное, наиболее дискуссионными в палеогеографии. Но, так или иначе, в плейстоцене и голоцене в Восточной Европе происходили кардинальные перестройки растительности, что, по нашему мнению, и послужило причиной формирования современной картины песенных диалектов у зяблика.

Литература

- Астахова О.А., Бёме И.Р. (2006): Типологическая организация песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в популяции Куршской косы. - Популяционная экология животных. Мат-лы Межд. конф. "Проблемы популяционной экологии животных", посвящ. памяти акад. И.А. Шилова. Томск: Томский гос. ун-т. 207-208.
- Астахова О.А., Бёме И.Р. (2007): Макрогеографическая изменчивость песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в популяциях Европейской части России. - Сб. тез. IV Всерос. конф. по повед. животн. 149-150.
- Бёме И.Р. (2006): Взаимоотношение врожденных и приобретенных компонентов в песне птиц. - Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. XII Междунар. орнитол. конф. Сев. Евразии. Ставрополь. 78-79.
- Бёме И.Р. (2007): Эволюция системы позывов воробьиных птиц. - Сб. тез. IV Всерос. конфер. по поведению животных. 445-446.



- Валлшлегер Д. (1979): Звуковая сигнализация зяблика. - Орнитология. М.: МГУ. 14: 177-184.
- Величко А.А., Фаустова М.А. (1982): Проблемы обоснования максимальной границы позднплейстоценового оледенения на севере Евразии. - Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука. 7-16.
- Герасимова Р.И. (1984): Индивидуальная и временная изменчивость песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.). - Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пушино. 206-226.
- Грабовский В.И., Панов Е.Н. (1992): Конвергенция песен каменки-пleshанки *Oenanthe pleshanka* и испанской каменки *Oenanthe hispanica* в зонах вторичного контакта. - Зоол. журн. 71 (4): 75-84.
- Дементьев Г.П. (1954): Семейство вьюрковые. - Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. 5: 157-306.
- Ильичев В.Д. (1971): Лекции по биоакустике. М.: МГУ. 1-91
- Касаткин Л.Л. (1998): Диалект. - Языкознание. Большой энциклопедический словарь. М.: Большая Рос. энциклопедия. 132-133.
- Корбут В.В. (1996): Географическое распределение и структура сигнала "рюмение" зяблика (*Fringilla coelebs* L.) на северо-западе Восточной Европы. - Докл. Акад. наук. 343 (5): 711-714.
- Маринич О.М., Шищенко П.Г. (2003): Фізична географія України. К.: Знання. 1-479.
- Марова И.М. (2006): Распределение вокальных диалектов сибирской *Phylloscopus collybita tristis* и восточноевропейской *P. c. abietinus* теньковок в зоне симпатрии на Южном Урале. - Орнитол. исследов. в Сев. Евразии. Тез. XII Междунар. орнитол. конфер. Северной Евразии. Ставрополь. 329-330.
- Пазинич В.Г. (2004): Подніпров'я в перигляціалі. Частина перша. Зміна водності річок. - Супутник Київ. геогр. щорічника. Київ. 2: 1-156.
- Пазинич В.Г. (2007): Геоморфологічний літопис Великого Дніпра. Ніжин: Гідромакс. 1-372.
- Песенко Ю.А. (1982): Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1-287.
- Промптов А.Н. (1930): Географическая изменчивость пения *Fringilla coelebs* L. в связи с общими вопросами сезонных перелетов птиц. - Зоол. журн. 3: 25-42.
- Пучков П.В. (1993): Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 5. Кризис в Палеарктике. - Вестн. зоол. 4: 59-67.
- Рослый И.М. (1986): Природа СССР в антропогене. Киев: Вища школа. 1-144.
- Рубцов А.С. (1997): Проблема вида и природная гибридизация у птиц на примере испанской каменки и пleshанки (*Oenanthe hispanica*, *O. pleshanka*). - Автореф. ... канд. биол. наук. М. 1-25.
- Симкин Г.Н. (1979): Парцеллярный анализ экологии животных и принцип модальных групп. - VII Всесоюз. зоогеограф. конф. Москва, 7-9 января 1980 г. Тез. докл. М.: Наука. 314-317.
- Симкин Г.Н. (1982): Актуальные проблемы изучения звукового общения птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 17: 36-54.
- Симкин Г.Н. (1983): Типологическая организация и популяционный филогенез песни у птиц. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 88 (1): 15-27.
- Симкин Г.Н. (1990): Певчие птицы. - М.: Лесная пром-сть. 1-399.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. (1984): Акустическое поведение и пространственно-этологическая структура поселений восточного соловья. - Орнитология. М.: МГУ. 19: 135-145.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. (1988): Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц. - Орнитология. М.: МГУ. 23: 175-182.
- Смирнова О.В., Калякин В.Н., Турубанова С.А., Бобровский М.В. (2001): Современная зональность Восточной Европы как результат преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов. - Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: Геос. 200-208.
- Смирнова О.В., Бобровский М.В., Турубанова С.А., Калякин В.Н. (2004): Современная зональность Восточной Европы как результат природного и антропогенного преобразования позднплейстоценового комплекса ключевых видов. - Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. М.: Наука. 1: 134-147.
- Степанян Л.С. (1990): Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука. 1-727.
- Султанов Э.Г. (1984): Песня как маркер популяций. - Докл. АН АзССР. 40 (9): 70-73.
- Султанов Э.Г. (1988): Сравнительный анализ изменчивости песни зяблика (*Fringilla coelebs* L.) на Кавказе и в Подмоскowie. - Докл. АН АзССР. 44 (6): 62-65.
- Султанов Э.Г. (1991): Песня как критерий пространственно-этологической структуры популяционной системы у птиц. Баку: Элм. 1-131.
- Турубанова С.А. (2002): Экологический сценарий истории формирования живого покрова Европейской России и сопредельных территорий на основе реконструкции ареалов ключевых видов животных и растений. - Автореф. ... канд. биол. наук. Москва. 1-24.
- Щербак Н.Н. (1988): Зоогеографическое деление Украинской ССР. - Вестн. зоол. 3: 22-31.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д. (2005): Каталог песен зяблика Каневского природного заповедника. - Запов. справа в Україні. 11 (1): 39-45.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д. (2006): Деякі спостереження за парцелами зяблика на території Канівського природного заповідника. - Запов. справа в Україні. 12 (1): 63-66.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. (2005): Каталог песен зяблика центральной части Сеймского регионального ландшафтного парка. - Запов. справа в Україні. 11 (2): 24-30.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д., Грищенко В.М. (2006): До питання стабільності територіальних комп-



- лексів типів пісень зяблика. - Запов. справа в Україні. 12 (2): 53-58.
- Яблоновская-Грищенко Е.Д., Грищенко В.Н. (2007): Связь между зарегистрированным количеством типов песен и количеством записанных особей у зяблика. - Запов. справа в Україні. 13 (1-2): 69-72.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д., Грищенко В.М. (у друці): Карпатський діалект пісні зяблика. - Наук. вісник Ужгородського ун-ту. Сер. Біологія. 23: 153-156.
- Яблоновська-Грищенко Є.Д., Грищенко В.М., Скільський І.В. (2006): Порівняння типів пісень зяблика (*Fringilla coelebs* L.) з парків Чернівців і Києва. - Наук. вісник Чернівецького університету. Біологія. 298: 286-293.
- Baker M.C., Boylan J.T. (1995): A catalog of song syllables of Indigo and Lazuli Buntings. - Condor. 97: 1028-1040.
- Baker M.C., Thompson D.B. (1985): Song dialects of White-crowned Sparrows: Historical processes inferred from patterns of geographic variation. - Condor. 87: 127-141.
- Baptista L.F. (1977): Geographic variation in song and dialects of the puget sound White-crowned Sparrow. - Condor. 79: 856-870.
- Baptista L.F., King J.R. (1980): Geographic variation in song and song dialects of montane White-crowned Sparrow. - Condor. 82: 267-284.
- Baptista L.F., Morton M.L. (1982): Song dialects and mate selection in montane White-crowned Sparrows. - Auk. 99 (3): 537-547.
- Beecher M.D., Campbell S.E., Burt J.M. (1994a): Song perception in the song sparrow: birds classify by song type but not by singer. - Animal Behaviour. 47 (6): 1343-1351.
- Beecher M.D., Campbell S.E., Stoddard P.K. (1994b): Correlation of Song Learning and Territory Establishment Strategies in the Song Sparrow. - Proc. of the National Academy of Sciences. 91: 1450-1454.
- Bell D.A., Trail P.W., Baptista L.F. (1998): Song learning and vocal tradition in Nuttall's white-crowned sparrows. - Animal Behaviour. 55 (4): 939-956.
- Bergmann H.-H., Flottmann E., Heitkamp W., Stehn-Nix K.-P., Ubozak F. (1988): Die Osnabrücker Dialektkarte von Regenrufen des Buchfinken *Fringilla coelebs* in Jahre 1987. - Vogelk. Ber. aus Niedersachsen. 20 (3): 89-96.
- Böhner J., Wistel-Wozniak A. (1995): Chaffinch *Fringilla coelebs* song in western and southern Poland: Song types, repertoire sizes, and the terminal element "kit". - Acta Ornithol. 30: 107-115.
- Bradbury J.W., Cortopassi K.A., Clemmons J.R. (2001): Geographical variation in the contact calls of Orange-fronted Parakeets. - Auk. 118 (4): 958-972.
- Bretagnolle V., Genevois F. (1997): Geographic variation in the call of the Blue Petrel: Effects of sex and geographical scale. - Condor. 99: 985-989.
- Deecke V.B., Ford J.K.B., Spong P. (2000): Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. - Animal Behaviour. 60 (5): 629-638.
- Dufty A.M. (Jr.), Hanson A. (1999): Vocal and behavioral responses of Brown-headed Cowbirds to flight whistles from different dialects. - Condor. 101: 484-492.
- Ehrengruber M.U., Pasinelli G., Egli T. (2006): Gesangsvariabilität der Rohrammer *Emberiza schoeniclus* in der Schweiz. - Orn. Beobachter. 103 (2): 87-96.
- Enggist-Dueblin P., Pfister U. (2002): Cultural transmission of vocalizations in ravens, *Corvus corax*. - Animal Behaviour. 64 (6): 831-841.
- Ficken M.S., Ficken R.W., Apel K.M. (1985): Dialects in the call associated with pair interactions in the Black-capped Chickadee. - Auk. 102 (1): 145-151.
- Ficken M., Popp J.W. (1995): Long-term persistence of a culturally transmitted vocalization of the black-capped chickadee. - Animal Behaviour. 50 (3): 683-693.
- Glaubrecht M. (1989): Geographische Variabilität des Gesangs der Goldammer, *Emberiza citrinella*, im norddeutschen Dialekt-Grenzgebiet. - J. Orn. 130 (3): 279-292.
- Heinemann D. (1981): Song dialects, migration, and population structure Puget Sound White-crowned Sparrows. - Auk. 98 (3): 512-521.
- Hughes M., Hultsch H. (1997): Is stereotypy in the song of the nightingale (*Luscinia megarhynchos*) learned? - Advances in Ethology. Contrib. to the XXV Intern. Ethological Conference, Vienna, Austria, 20-27 August, 1997. Supplements to "Ethology". 32: 116.
- Ince S.A., Slater P.J.B., Weismann C. (1980): Changes with time in the songs of a population of Chaffinches. - Condor. 82: 285-290.
- Janes S.W., Ryker L. (2006): Singing of Hermit Warblers dialects of type I songs. - Condor. 108 (2): 336-347.
- Joachim J., Lauga J. (1996): Populations et dialectes chez le pinson. - C. r. Acad. sci., Sér. 3, Sci. vie. 319 (3): 231-239.
- Knab N., Bergmann H.-H. (1992): Dialect borders in Chaffinch *Fringilla coelebs* rain call. - Bioacoustics. 4 (1): 64.
- Kramer H.G., Thompson N.S. (1979): Geographic Variation in the Bell Calls of the Blue Jay (*Cyanocitta cristata*). - Auk. 96 (2): 423-425.
- Kroodsma D.E., Byers B.E., Halkin S.L. et al. (1999): Geographic variation in Black-capped Chickadee songs and singing behavior. - Auk. 116 (2): 387-402.
- Lachlan R.F., Slater P. J. B. (2003): Song learning by chaffinches: how accurate, and from where? - Animal Behaviour. 65 (5): 957-969.
- Lang A.L., Barlow J.C. (1997): Cultural Evolution in the Eurasian Tree Sparrow: Divergence Between Introduced and Ancestral Populations. - Condor. 99: 413-423.
- Leader N., Wright J., Yom-Tov Y. (2000): Microgeographic song dialects in the Orange-tufted Sunbird (*Nectarinia osea*). - Behaviour. 137 (12): 1613-1627.
- Lougheed S.C., Lougheed A.J., Rae M., Handford P. (1989): Analysis of a dialect boundary in Chaco veg-



- etation in the Rufous-collared Sparrow. - Condor. 91: 1002-1005.
- Lynch A., Plunkett G.M., Baker A.J., Jenkins P.F. (1989): A model of cultural evolution of Chaffinch song derived with the Meme concept. - Am. Nat. 133 (5): 634-653.
- Marler P., Tamura M. (1964): Culturally transmitted patterns of vocal behavior in Sparrows. - Science. 146: 1483-1486.
- Melman D.S., Searcy W.A. (1999): Microgeographic song discrimination in a nonterritorial passerine, the Boat-tailed Grackle. - Condor. 101: 845-848
- Mundinger P. (1975): Song dialects and colonization in the House Finch, *Carpodacus mexicanus*, on the East Coast. - Condor. 77: 407-422.
- Mundinger P.C. (1982): Microgeographic and macrogeographic variation in acquired vocalizations of bird. - Acoustic communication in birds. 2: 147-208.
- Nelson D.A., Soha J.A. (2004): Perception of geographical variation in song by male Puget Sound white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys pugetensis*. - Animal Behaviour. 68 (2): 395-405.
- O'Loughlen A.L., Rothstein S.I. (1995): Culturally correct song dialects are correlated with male age and female song preferences in wild populations of brown-headed cowbirds. - Behavioral Ecology and Sociobiology. 36 (4): 251-259.
- Orejuela J.E., Morton M.L. (1975): Song dialects in several populations of Mountain White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) in the Sierra Nevada. - Condor. 77: 145-153.
- Osiejuk T.S., Ratyńska K. (2003): Song repertoire and microgeographic variation in song types distribution in the corn bunting *Miliaria calandra* from Poland. - Folia Zool. 52 (3): 275-286.
- Päckert M., Martens J. (2004): Song dialects on Atlantic islands: goldcrests of the Azores (*Regulus regulus azoricus*, *R. r. sanctae-mariae*, *R. r. inermis*). - J. Orn. 145 (1): 31-34.
- Rich T. (1981): Microgeographic variation in the song of the Sage Sparrow. - Condor. 83: 113-119.
- Riebel K., Slater P.J.B. (1997): Song type switching in the chaffinch *Fringilla coelebs*. - Advances in Ethology. Contributions to the XXV International Ethological Conference, Vienna, Austria, 20-27 August, 1997. Supplements to "Ethology". 32: 120.
- Riebel K., Slater P.J.B. (1998): Buchfinkenmännchen können Rufe vom Tonband lernen. - J. Orn. 139 (3): 353-355.
- Rogers D.J. (2003): Geographic song variation within and between populations and subspecies of the rufous bristlebird, *Dasyornis broadbenti*. - Austral. J. Zoology. 51 (1): 1-14.
- Rothstein S.I., Fleischer R.C. (1987): Vocal dialects and their possible relation to honest status signalling in the Brown-headed Cowbird. - Condor. 89: 1-23.
- Slater P.J.B. (1981): Chaffinch song repertoires: Observations, experiments and a discussion of their significance. - Z. Tierpsychol. 56: 1-24.
- Slater P.J.B., Clements F.A., Goodfellow D.J. (1983): Local and regional variations in chaffinch song and the question of dialects. - Behaviour. 88: 76-87.
- Slater P.J.B., Ince S.A., Colgan P.W. (1980): Chaffinch song types: Their frequencies in the population and distribution between repertoires of different individuals. - Behaviour. 75: 207-218.
- Searcy W.A., Nowicki S., Hughes M. (1997): The response of male and female Song Sparrows to geographic variation in song. - Condor. 99: 651-657.
- Searcy W.A., Nowicki S., Hughes M., Peters S. (2002): Geographic Song Discrimination in Relation to Dispersal Distances in Song Sparrows. - Am. Nat. 159: 221-230.
- Sorjonen J. (2001): Long-term constancy of two rain-call dialects of the Chaffinch *Fringilla coelebs* in Finnish and Russian Karelia: a consequence of site-fidelity? - Ornis Fennica. 78: 73-82.
- Thielcke G. (1983): Entstanden Dialekte des Zilpzalps *Phylloscopus collybita* durch Lernentzug? - J. Orn. 124 (4): 333-368.
- Tielcke G. (1988): Neue Befunden bestätigen Baron Pernaus Angaben über Lautäußerungen des Buchfinkes (*Fringilla coelebs*). - J. Orn. 129 (1): 55-70.
- Thielcke G. (1992): Stabilität und Änderungen von Dialekten und Dialektgrenzen beim Gartenbaumläufer (*Certhia familiaris*). - J. Orn. 133 (1): 43-59.
- Thompson A.D. (Jr.), Baker M.C. (1993): Song dialect recognition by male White-crowned Sparrows: effects of manipulated song components. - Condor. 95: 414-421.
- Tracy T.T., Baker M.C. (1999): Geographic variation in syllables of House Finch songs. - Auk. 116 (3): 666-676.
- Trainer J.M. (1983): Changes in song dialect distributions and microgeographic variation in song of White-crowned Sparrows (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*). - Auk. 100 (3): 568-582.
- Tubaro P.L., Segura E.T., Handford P. (1993): Geographic variation in the song of the Rufous-collared Sparrow in Eastern Argentina. - Condor. 95: 588-595.
- Van Parijs S.M., Hastie G.D., Thompson P.M. (1999): Geographical variation in temporal and spatial vocalization patterns of male harbour seals in the mating season. - Animal Behaviour. 58 (6): 1231-1239.
- Warren P.S. (2003): Winter dialects in the bronzed cowbird and their relationship to breeding-season dialects. - Animal Behaviour. 65 (6): 1169-1178.
- Yablonska-Grishchenko E.D. (2006): Semi-quantitative method of song similarity analysis on an example of Chaffinch songs in Ukraine. - Berkut. 15 (1-2): 197-203.

Е.Д. Яблоновская-Грищенко,
Каневский заповедник, г. Канев,
19000, Черкасская обл.,
Украина (Ukraine).