ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2021, том 100, № 10, с. 1145–1158

УДК 598.842.3

СИНТАКСИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕСНИ ПТИЦ

© 2021 г. В. В. Иваницкий[a], *, И. М. Марова[a]

[a] *Биологический факультет Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Москва, 119991 Россия*

**e-mail: vladivanit@yandex.ru*

Поступила в редакцию 10.08.2020 г.
После доработки 23.11.2020 г.
Принята к публикации 30.11.2020 г.

Пение птиц принадлежит к числу наиболее совершенных систем коммуникации у животных. Сложная синтаксическая организация песни, ее уникальная двойственная природа (сочетание генетической наследственности и вокального обучения) нередко рассматриваются как черты, сближающие ее с речью или с текстом. Изучение закономерностей в построении последовательностей дискретных сигналов в песне птиц в настоящее время является быстро развивающимся направлением биоакустики. В этом обзоре мы анализируем результаты исследований основных модусов синтаксической организации песни, таких как объем индивидуальных репертуаров, мера упорядоченности исполнения вокальных компонентов песни (линейный или комбинаторный синтаксис), способы группирования вокальных компонентов разных уровней организации песни (нот, фраз, типов песен) в составе композиций и программ, наличие в последовательностях сигналов точек ветвления и конвергенции, а также скрытые связи между вокальными компонентами в их последовательностях. Мы рассмотрим все разнообразие синтаксических моделей, описанных к настоящему времени, и приведем примеры их реализации в песне разных видов птиц.

Ключевые слова: биоакустика, синтаксис, коммуникация животных

DOI: 10.31857/S0044513421100068

Пение певчих птиц (Oscines) находится в центре внимания орнитологов, биоакустиков и любителей птиц уже свыше двухсот лет (Barrington, 1773; Lucanus, 1907; Witchell, 1896). Хотя в настоящее время оно, без сомнения, представляет собой одну из самых изученных форм поведения животных, темпы накопления новых сведений не снижаются. За два минувших десятилетия по этой теме опубликованы несколько монографий (Kroodsma, 2005; Catchpole, Slater, 2008; Звонов, 2009; Бёме, Горецкая, 2013) и сборников статей (Kroodsma, Miller, 1996; Marler, Slabbecoorn, 2004; Zeigler, Marler, 2004; Bolhius, Everaert, 2013). Непреходящий интерес к песне птиц, помимо ее эстетической привлекательности, обусловлен рядом причин. Здесь и огромное разнообразие песен у разных видов птиц, и их впечатляющая географическая изменчивость, и важность биологических функций, и уникальная двойственная природа песни, сочетающая наследственность и обучение. Широкую известность в этой связи получило высказывание Чарльза Дарвина о том, что “звуки, издаваемые птицами, во многих отношениях представляют собой ближайшую аналогию языка” (Дарвин, 1899). Закономерно, что в настоящее время, наряду с биологами, огромный интерес к песне птиц проявляют и представители гуманитарной науки, вслед за Дарвином увидевшие в песне близкую аналогию с человеческой речью (Doupe, Kuhl, 1999; Bolhuis et al., 2010; Beckers et al., 2012; Miyagawa et al., 2014; Rohrmeier et al., 2016; Suzuki et al., 2018; Sainburg et al., 2019). Ярким свидетельством интереса гуманитариев к изучению песни птиц выглядит предисловие к одному из сборников работ на эту тему, написанное Робертом Бервиком и Ноамом Хомским – двумя видными американскими лингвистами (Berwick, Chomsky, 2013). Название сборника: “Песня птиц, речь и язык: исследования эволюции сознания и мозга” выглядит амбициозно, но вполне в духе времени.

Привлекательность птичьей песни, как объекта междисциплинарных исследований, помимо того, что она имеет двойственную природу, объясняется, как мы полагаем, двумя причинами. Во-первых, структура песни у многих видов чрезвычайно сложна. Нередко поющие самцы оперируют сотнями элементарных фонетических единиц, создавая из них сотни и тысячи вокальных паттернов разного уровня (слогов, фраз, строф и т.д.). Например, в репертуаре одного самца южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) может содержаться до 280 разных и притом строго стереотипных типов песен, каждый из которых в свою

очередь состоит из множества составляющих элементов (Hultsch, Todt, 1989; Sprau, Mundry, 2010). Во-вторых, это ярко выраженная комбинаторная природа песни. Даже самые сложные вокальные конструкции певчих птиц состоят из четко дифференцированных (морфологически хорошо различимых), дискретных и строго стереотипных элементарных звуков. Эти звуки, как правило, очень короткие и простые по структуре, сочетаясь друг с другом, образуют сложно организованную вокальную последовательность – подобно тому, как отдельные фонемы формируют последовательность устной речи, а буквы сливаются в последовательность слов и предложений письменного текста. Продолжая аналогию, можно отметить, что птичья песня, также как речь или текст, может быть описана и проанализирована как объект с несколькими уровнями организации: отдельные ноты группируются в слоги, слоги – во фразы, фразы объединяются в отдельные (единичные) песни, которые исполняются друг за другом в определенной последовательности.

Синтаксическая организация – одна из черт птичьих песен, которые сближают их с речью или текстом. Применительно к "акустическим текстам" птиц синтаксисом принято называть набор правил, регламентирующий порядок последовательного исполнения стереотипных вокальных компонентов, принадлежащих данному уровню организации песни (Berwick et al., 2011; Иваницкий, 2015; Suzuki et al., 2019). Это может быть последовательность, состоящая из отдельных нот и слогов – простейших элементов песни (Gil, Slater, 2000; Панов и др., 2004), более сложных фраз (Irwin, 2000; Ivanitskii, Monakhova, 2020) или типов песен (Weiss et al., 2014; Опаев, Колесникова, 2019). Изучение принципов построения последовательностей дискретных сигналов птиц ("акустических текстов") является бурно развивающимся направлением биоакустики. Интенсификации исследований в этой области способствовало появление цифровой техники, позволяющей записывать и анализировать фонограммы практически неограниченной длительности и использовать для анализа сложных последовательностей сигналов мощные статистические методы. В особенности продуктивными оказались подходы, основанные на теории социальных сетей (Sasahara et al., 2012), методах лингвистики (построение "деревьев суффиксов") (Markowitz et al., 2013) и теории информации (анализ *n*-грамм) (Briefer et al., 2010; Kershenbaum, 2014). Во многих работах наблюдаемые последовательности вокальных паттернов сравниваются с генерированными на компьютере случайными последовательностями тех же самых паттернов (Deslandes et al., 2014; Weiss et al., 2014; Hedley, 2016).

В этом обзоре вначале мы остановимся на общих принципах построения и методах описания песни и далее рассмотрим результаты исследований основных модусов синтаксической организации песни, к которым мы относим объем индивидуальных репертуаров, меру упорядоченности исполнения вокальных компонентов песни (линейный или комбинаторный синтаксис), способы группирования вокальных компонентов разных уровней организации песни (нот, слогов, фраз, типов песен), наличия в последовательностях сигналов точек ветвления и конвергенции, а также скрытых связей между вокальными компонентами в их последовательности. В заключение мы рассмотрим все разнообразие синтаксических моделей, описанных к настоящему времени, и приведем примеры их реализации в песне разных видов птиц.

Общие принципы построения песни и подходы к ее описанию

В основе современного подхода к описанию песни птиц лежат представления о ней как о иерархически структурированной акустической конструкции. Песня может содержать несколько уровней организации, построенных из разнотипных вокальных компонентов (Catchpole, Slater, 2008; Панов, Опаев, 2011). Первый (низший) уровень образуют ноты – элементарные фонетические единицы, монолитные и обычно очень короткие звуковые импульсы, которые не имеют внутри себя разрывов амплитуды и которые отделены от других единиц столь же короткими паузами. Сочетаясь друг с другом в определенном порядке, ноты образуют все разнообразие вокальных компонентов на более высоких уровнях организации песни. Во-первых, ноты объединяются в слоги – устойчивые, стереотипные сочетания 2–3 нот, никогда не исполняемых порознь. Несколько слогов (или несколько нот) в том случае, если они представляют собой устойчивую структуру, многократно повторяющуюся по ходу пения, образуют фразу, при этом фразы, составленные плотно упакованными одинаковыми нотами или слогами, часто именуют трелями. Далее слоги, фразы и отдельные ноты образуют единичные песни (строфы) – относительно сложные и протяженные конструкции, разделенные четкими паузами. Длительность таких пауз всегда намного превосходит длительность пауз между составляющими нотами. Все множество единичных песен (одинаковых или разных), последовательно исполняемых друг за другом, образует вокальную сессию (вокальный цикл, сеанс пения).

Разнообразие песен птиц являет собой "одно из самых впечатляющих свидетельств диверсификации поведения в мире животных" (Podos, Nowicki, 2004). Подотряд певчих птиц (Oscines) содержит свыше 5000 видов, и среди них, вероятно, нет ни одной пары видов с одинаковой песней. Важное различие проходит, в частности, между раздельной (дискретной) и слитной (континуальной) манерой исполнения песни. Для вокализации раздельного типа характерна упорядо-

ченная ритмическая организация сеанса пения, т.е. правильное чередование единичных песен и пауз при относительном постоянстве и сопоставимости их длительности. Для слитного пения, напротив, типично отсутствие жестких регламентов в отношении длительности песен и пауз между ними (песни с произвольной длительностью). Длительность единичных песен (т.е. отрезков непрерывного пения) отличается широкой изменчивостью, многие из них звучат десятки секунд и даже несколько минут без перерыва, что свойственно, например, многим представителям камышевок (*Acrocephalus* sp.) и сверчков (*Locustella* sp.). Длительность пауз между песнями также варьирует в широких пределах, однако в целом они намного короче песен (Иваницкий и др., 2006, 2008, 2009; Bhattacharya, 2008).

У многих видов певчих птиц, приверженных раздельной манере пения, единичные песни строго стереотипны и могут быть отнесены к определенным типам (типам песен). Тип песен – это все множество единичных песен, сходных по набору составляющих вокальных компонентов (нот, слогов, фраз) и порядку их исполнения внутри песни. Хотя в пределах типа всегда существует определенная изменчивость, ее размах намного уступает различиям между песнями, принадлежащими к разным типам (Podos et al., 1992; Иваницкий и др., 2013).

Разные виды певчих птиц с раздельной песней различаются по степени использования серийного повторения одинаковых вокальных конструкций. В этой связи различают периодическую вариативность (eventual variety) и непрерывную вариативность (immediate variety) (Hartshorne, 1956). Пример периодической вариативности дает пение зяблика (*Fringilla coelebs*). В индивидуальном репертуаре самца, как правило, имеется 2–3 типа песен (обычно легко различимых на слух), которые исполняются сериями различной протяженности с периодическими сменами напева: АААА-ББББ-ВВ-АА-ВВВ-БББ-АААА и т.д. (Riebel, Slater, 1999). Контрастом выступает пение южного соловья, у которого однотипные песни подряд практически никогда не повторяются, т.е. смена напева происходит всякий раз (т.е. непрерывно) после исполнения очередной песни (А-Б-В-Г-Б-Г-А и т.д.) (Todt et al., 2001). У восточного соловья (*L. luscinia*) также преобладает непрерывная вариативность, однако переключения между однотипными песнями (А-А) составляют почти пятую часть от общего числа переключений (Ivanitskii et al., 2017).

Объемы акустических репертуаров певчих птиц: замкнутые и открытые системы

Межвидовые различия в объеме индивидуальных репертуаров значительны. Известно немало видов, самцы которых в течение всей жизни исполняют единственный, строго стереотипный вариант песен: обыкновенная чечевица (*Carpodacus erythrinus*) (Bjorklund, 1989; Синежук, Кречмар, 2010), дрозд-белобровик (*Turdus iliacus*) (Мальчевский, 1958; Bjerke, Bjerke, 1981), белобровая зонотрихия (*Zonothrihia leucocephalus*) (Baptista, 1975; Baker, Cunningham, 1985), палестинская нектарница (*Nectarinia osea*) (Leader et al., 2000). Но у большинства видов певчих птиц (в общей сложности примерно 75% всех изученных видов) индивидуальные репертуары включают несколько типов песен (MacDougall-Shackleton, MacDougall-Shackleton, 2001). У зяблика – обычно 2–3 (до 6) (Slater et al., 1980), у восточного соловья – 8–10 (до 23) (Ivanitskii et al., 2017), у южного соловья – 160–180 (до 280) (Hultsch, Todt, 1989).

Примером поистине неисчерпаемого богатства репертуара у видов со слитной песней является болотная камышевка (*Acrocephalus palustris*). Песня этого вида представляет собой протяженную последовательность, состоящую из многих сотен плотно упакованных нот и трелей. По оценкам, полученным с помощью выборочных методов, индивидуальный репертуар самцов этого вида может содержать до 1150 разнотипных нот (Bell et al., 2004). За 2 мин непрерывного пения самцы исполняют в среднем 211 и максимально до 361 разных нот, причем темп ввода инноваций поддерживается постоянным на протяжении всей песни (Darolova et al., 2012).

Самые обширные репертуары среди всех певчих птиц с раздельной манерой пения описаны у представителей семейства американских пересмешников (Mimidae). В частности, коричневый пересмешник (*Toxostoma rufum*) во всех сводках уже 40 лет неизменно открывает список видов, обладающих самыми обширными вокальными репертуарами (см., например, Catchpole, Slater, 2008; с. 205). В 1977 г. Крудсма и Паркер предприняли попытку оценить размер репертуара этого вида выборочным методом. За 2 ч они записали 4654 песни одного самца и затем проанализировали частоту исполнений 45 случайно выбранных типов песен. В результате расчетов было установлено, что на фонограмме имелось 1805 типов песни. Но половина из них за 2 ч была исполнена только один раз. Это привело авторов к мысли о том, что эти уникальные песни представляют собой импровизации, результат непрестанного вокального творчества исполнителя (Kroodsma, Parker, 1977).

Позднее была предпринята еще одна попытка раскрыть загадку необъятного репертуара коричневого пересмешника (Boughey, Thompson, 1981). Было произведено полное секвенирование очень длительных фонограмм двух самцов, каждая из которых содержала около 2000 единичных песен. И, тем не менее, ни одна из двух кривых аккумуляции новых напевов не вышла на плато к концу фонограммы. Таким образом, хотя репертуар этого вида выглядит чрезвычайно обширным, коричневого пересмешника едва ли следует рас-

сматривать в одном ряду с теми видами, репертуар которых составляют строго стереотипные вокальные паттерны, длительно сохраняемые в памяти и многократно исполняемые при пении. По мнению авторов, коричневый пересмешник вообще не имеет фиксированного репертуара. Подавляющее большинство единичных песен представляют собой импровизации и исполняются только один раз, порождая эффект бесконечного разнообразия. Немногие повторяющиеся песни каждый раз исполняются в случайном месте.

Построение песни калифорнийского кривоклювого пересмешника (*T. redivivum*) в целом напоминает предыдущий вид, хотя размер репертуара меньше. Однако определить его конечный объём тоже не представляется возможным. Поющий самец то и дело вводит новые напевы – даже после 2500 спетых песен, хотя наклон линии аккумуляции указывает на то, что число повторений одинаковых песен здесь заметно больше, чем у коричневого пересмешника. Значительная доля импровизаций у калифорнийского кривоклювого пересмешника сочетается с использованием множества стереотипных песен, повторяемых по ходу пения многократно. Такие повторяющиеся песни обычно сгруппированы в несколько кластеров и исполняются вместе (Sasahara et al., 2012).

Близкой манеры пения придерживается бурая пеночка (*Phylloscopus fuscatus*), хотя объем индивидуальных репертуаров самцов у этого вида обычно не превышает 60–70 типов песен. Но точное число также определить невозможно. Новые типы песен исполняются по ходу вокальной сессии постоянно. У каждого самца имеются от 3 до 7 “любимых” типов песен, которые исполняются то и дело. На их долю приходится от 17.3 до 40.9% совокупного числа исполненных песен. Все остальное – это редкие типы песен, многие из которых даже на длительных фонограммах удается отметить только однажды. Примечательно, что разнообразие исполненных новых типов песен по ходу вокальной сессии увеличивается непрерывно, тогда как разнообразие типов песен, исполненных многократно, напротив, неуклонно падает. Возникает впечатление, что при пении параллельно работают два механизма. Один извлекает стереотипные песни из памяти, другой создает новые вокальные конструкции (Ivanitskii et al., 2012).

Таким образом, нельзя исключать, что вокализация (“вокальные системы”) некоторых видов птиц относится к тому классу систем, которые иногда называют “открытыми”. Действительно, индивидуальные репертуары некоторых видов птиц “открыты” для процессов перманентных изменений, в ряду которых можно назвать: 1) импровизацию, т.е. постоянное “изобретение” все новых и новых вокальных компонентов; 2) заимствование вокальных компонентов из репертуаров других особей – как своего, так и других видов; 3) выпадение (“забывание”) вокальных компонентов из репертуара (Иваницкий, 2015).

Песня птиц как одномерная последовательность дискретных сигналов: линейный и комбинаторный синтаксис

Во всем многообразии синтаксической организации песни птиц можно выделить два полярных варианта синтаксиса: линейный и комбинаторный. В первом случае порядок исполнения вокальных компонентов фиксирован. Число перестановок, реверсий очередности минимально или их не бывает вовсе. Склонность данного вида к линейному синтаксису ведет к преобладанию жестко организованных, строго стереотипных вокальных конструкций. По ходу вокальной сессии они тиражируются практически в неизменном виде. Напротив, комбинаторный синтаксис допускает изменения очередности исполнения вокальных компонентов. После исполненного данного компонента в разных случаях может следовать разное продолжение. В пении широко используются рекомбинации – варьирование очередности исполнения в рамках того набора вокальных компонентов, который доступен на данном уровне организации песни. Способность птиц к рекомбинации привлекает особое внимание и нередко расценивается как аналог умения генерировать и из ограниченного числа слов понимать бесконечное множество высказываний, которое признается одним из фундаментальных проявлений языковой компетенции у человека (Gentner et al., 2006; Пинкер, 2009; Suzuki et al., 2018).

Изменения синтаксической организации с эволюционной точки зрения могут, судя по всему, происходить довольно быстро. Например, строго линейный синтаксис при исполнении нот в слитной песне дикой чешуйчатой мунии (*Lonchura punctulata*) сменился на преимущественно комбинаторный синтаксис в песне ее одомашненной формы – японской амадины (*L. punctulata* var domestica) примерно за 250 лет ее доместикации. В настоящее время эти различия закреплены генетически. Эксперименты с перекрестным воспитанием птенцов показали, что молодые мунии лучше запоминали и воспроизводили синтаксис при обучении конспецифичными воспитателями, чем мунии, которые обучались пению амадинами, т.е. от приемными родителями. В противоположность этому, эффективность обучения молодых амадин была одинаковой вне зависимости от того, к какой форме принадлежали их взрослые воспитатели. При этом, однако, способности к обучению у мунии были развиты в целом лучше, чем у амадины (Okanoya, 2004, 2012).

Значительные различия синтаксиса песни можно видеть при сравнении близкородственных видов, например бурой и голосистой (*Ph. schwarzi*) пеночек (рис. 1). Пение голосистой пеночки представляет собой типичный пример линейного синтаксиса. Это высоко детерминированный процесс, обладающий периодической (циклической) организацией. Все типы песен (короткие

трели), составляющие индивидуальный репертуар самца этого вида, исполняются по определенной программе. Закончив исполнение программы, самец тут же начинает исполнять ее с самого начала. Напротив, у бурой пеночки последовательность исполнения типов песен, фонетически и по звучанию очень похожих на песни голосистой пеночки, является преимущественно случайной. Как отмечалось выше, индивидуальные репертуары самцов этого вида включают до 60–70 типов песни, частота исполнения которых резко различается, причем многие из них, по-видимому, представляют собой типичные импровизации и исполняются лишь один раз (Ivanitskii et al., 2012). Глубокие синтаксические различия между голосистой и бурой пеночкой, несомненно, имеют видоспецифическую природу, поскольку выражены в разных географических популяциях, удаленных на тысячи километров друг от друга (Forstmeier, 2001; Ivanitskii et al., 2012; Опаев, Колесникова, 2019).

В то же время, синтаксис песни голосистой пеночки подвержен значительной индивидуальной и ситуационной изменчивости. Многие самцы действительно представляют свой репертуар в виде практически идеальной линейной и притом строго циклической последовательности. Она может включать до 22 типов песен, что свидетельствует о незаурядных мнемонических способностях исполнителя. Еще более впечатляющие способности к запоминанию циклической последовательности типов песен (фонетически сходных с песней голосистой пеночки) найдены у сероголовой расписной пеночки (*Seicercus tephrocephalus*), у которой объем индивидуального репертуара достигает 48 типов песен (Opaev, 2016). Вместе с тем у обоих видов пеночек имеются самцы со значительно менее упорядоченной песней, при этом репертуар некоторых исполнителей содержит группировки взаимно ассоциированных типов песен с разным стилем исполнения. Типы песен из одной группировки всегда исполняется по строго постоянной очередности (линейный синтаксис), тогда как очередность исполнения типов песен из другой группировки варьирует от случая к случаю (Ivanitskii et al., 2012; Opaev, 2016).

При этом самцы сероголовой расписной пеночки с более богатым репертуаром были в значительно большей степени привержены линейному синтаксису, нежели самцы с бедным репертуаром, пение которых было менее упорядоченным, т.е. способности к запоминанию разнообразия типов песен и последовательности их исполнения у этого вида коррелируют (Opaev, 2016). Ранее аналогичная зависимость была выявлена у скального крапивника (*Salpinctes obsoletus*): последовательность исполнения типов песен у двух размножающихся самцов с богатым репертуаром была детерминирована в гораздо большей степени, чем у самца с бедным репертуаром, остававшегося без пары в течение всего сезона размножения (Kroodsma, 1975).

Данные о зависимости степени упорядоченности секвенций вокальных паттернов разного уровня от социального контекста противоречивы. При сравнении вокализации самцов японской амадины, поющих в изоляции и при ухаживании за самкой, установлено, что в первом случае акустические параметры составляющих песню нот и слогов, а также последовательность их исполнения были более вариабельны (Sakata et al., 2008). Самцы голосистой пеночки в ответ на трансляцию на их территориях пения других самцов пели менее упорядоченно нежели при спонтанном пении, причем непосредственно во время трансляции никаких изменений не наблюдалось; характер пения изменился сразу после ее окончания (Опаев, Колесникова, 2019). В противоположность этому, каждый самец лисьей овсянки (*Passerella iliaca*) все типы песен из своего репертуара всегда исполнял в одинаковой очередности в соответствии с линейным синтаксисом, вне зависимости от того, пел ли он в одиночестве или же одновременно с соседними самцами. Хотя все самцы в популяции исполняли одинаковые типы песен, последовательность их исполнения у всех самцов была строго индивидуальна и жестко фиксирована (Martin, 1990). Самцы певчей овсянки (*Melospiza melodia*) при спонтанном пении представляют свой репертуар в виде циклической стереотипной последовательности нескольких типов песен. Реагируя на проигрывание пения другого самца, хозяин территории обычно не меняет привычную очередность исполнения или же исполняет тип песен, который в его собственном репертуаре должен следовать за только что услышанной им песней (Searcy, Okampo, Nowicki, 2019). Последний эффект, названный “предварением песни”, описан у нескольких видов певчих птиц с раздельной манерой пения и его непрерывной вариативностью (Todt, 1971; Whitney, 1985; Hedley et al., 2017).

Циклические, строго линейные секвенции, подобные тем, которые можно наблюдать в пении певчей овсянки, голосистой и сероголовой расписной пеночек, распространены и у других видов, например у североамериканских лесных дроздов *Hylocichla ustulata* (Dobson, Lemon, 1977), *H. mustelinus* (Whitney, 1985) и *Catharus guttatus* (Rivers, Kroodsma, 2000), а также восточного соловья (Ivanitskii et al., 2017). С математической точки зрения последовательности такого рода могут быть представлены как относительно простая марковская цепь первого порядка, где вероятность появления некоего события (например, очередного типа песен) зависит только от непосредственно предшествующего события.

Но в ряде случаев для наиболее полного описания и моделирования последовательности вокальных паттернов целесообразно использование марковских цепей более высокого уровня. На-

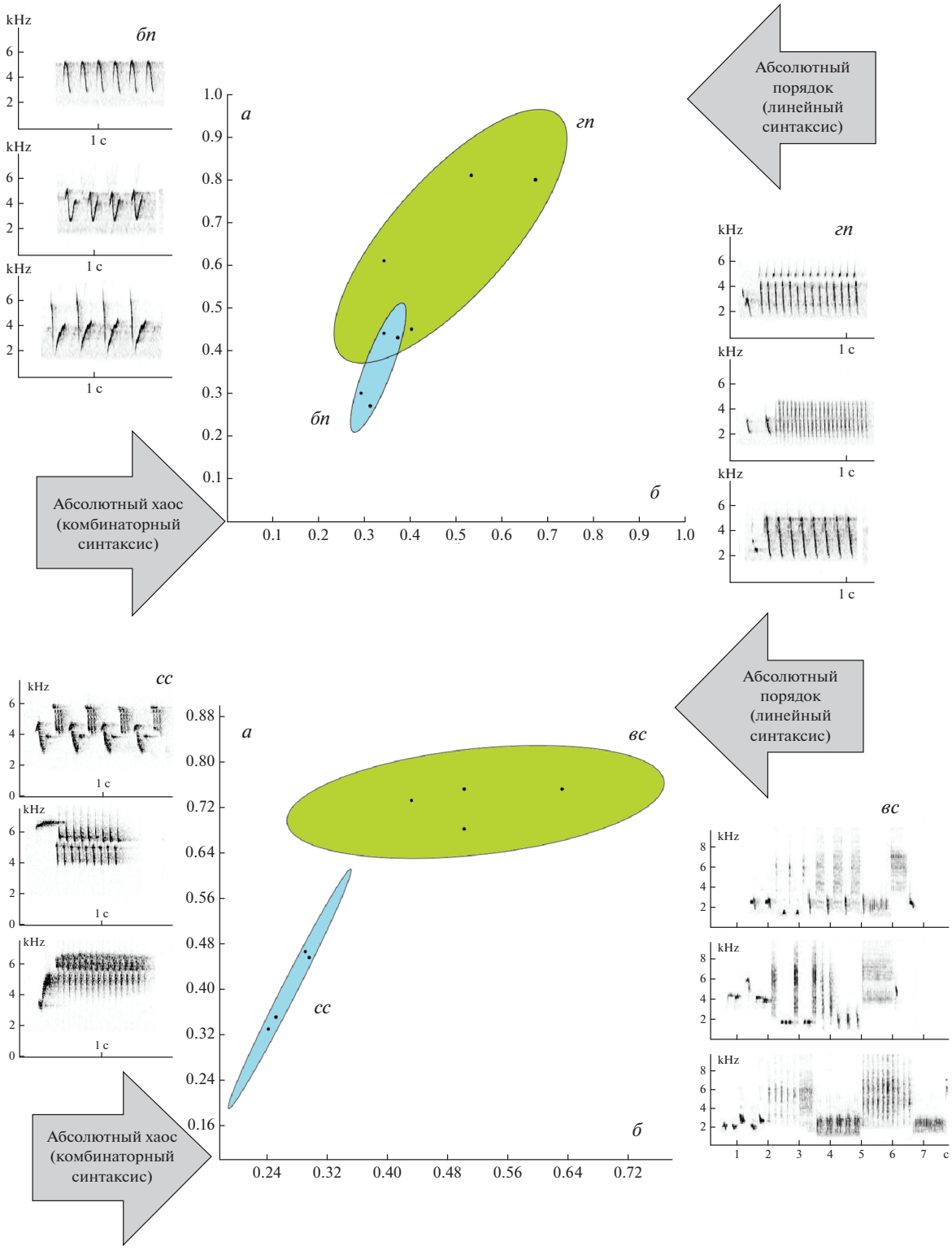

Рис. 1. Образцы типов песен и положение вокальных сессий двух видов пеночек и двух видов соловьев в пространстве двух индексов линейности. Каждая точка соответствует одной вокальной сессии одного самца. Индекс *а* – отношение числа строк в матрице переходов к числу заполненных (ненулевых) ячеек матрицы, индекс *б* – отношение суммы самых частых переходов (в каждой строчке матрицы) к общей сумме переходов данной вокальной сессии. Пределы вариации индексов от 1 (абсолютно детерминированная последовательность) до бесконечно малой величины (чисто случайная последовательность). Эллипсы аппроксимируют 95% случаев. *гп* – голосистая пеночка, *бп* – бурая пеночка, *сс* – синий соловей, *вс* – восточный соловей.

пример, в песне домашней канарейки (*Serinus canaria*) выявлены удаленные взаимодействия между паттернами, которые не являются непосредственными соседями и которые разделены другими паттернами. Единичная песня канарейки состоит из разнотипных фраз (трелей), образованных сериями быстро повторяющихся одинаковых нот. Число нот, исполненных в составе трели (ее продолжительность), зависит от типа составляющих нот, а также от того, какие ноты предшествовали данной трели и какие ноты были исполнены сразу после нее. По ходу исполнения песни выбор очередной фразы часто зависит не только от непосредственно предшествующей фразы, но и от фразы, исполненной некоторое время назад. Промежуток между удаленными, но секвенционально связанными фразами может достигать 10 с. В этом промежутке могут быть исполнены 5–6 других фраз, содержащих в общей сложности несколько десятков нот (Markowitz et al., 2013).

В пении японской амадины выбор очередной ноты также зависит не только от типа непосредственной предшествующей ноты, но и от более удаленных нот. Например, если перед нотой *б* была исполнена нота *а*, то после *б* обычно (или всегда) следует *в*. Но если ноте *б* предшествовала нота *г*, то после ноты *б* вместо ноты *в* обычно (или всегда) будет исполняться другая нота, запускающая совершенно иную последовательность дальнейшего исполнения песни. Или же нота *б* становится точкой ветвления, и после нее с разными (но близкими) вероятностями могут быть исполнены разные (обычно 2–3) ноты, запускающие соответствующие последовательности. Таким образом, последовательность вокальных паттернов, которая не аппроксимируется марковской моделью первого порядка и потому выглядит как случайная, в действительности содержит в себе скрытые закономерности, которые могут быть выявлены при использовании моделей более высокого порядка. В песне японской амадины последовательность исполнения нот удовлетворительно описывается марковской моделью второго порядка (Katahira et al., 2011).

Авторы этого, а также другого исследования синтаксиса песни японской амадины (Jin, Kozhevnikov, 2011), полагают, однако, что наиболее точная аппроксимация последовательности нот в ее песне может быть достигнута на основе использования так называемых скрытых марковских цепей, где постулируется связь между ненаблюдаемыми дискретными внутренними (контролирующими) состояниями и наблюдаемыми вокальными паттернами. Переход из одного состояния в другое контролирует переключения нот в песне. При этом для наиболее точного прогнозирования очередности их исполнения следует допустить, что исполнение одной ноты контролируется несколькими гипотетическими состояниями. Иными словами, число контролирующих состояний должно быть больше, чем число контролируемых ими нот. При таком положении вещей сложная последовательность нот, представляющаяся чисто стохастическим процессом, может генерироваться набором состояний, последовательность переключений между которыми представляет собой относительно простой марковский процесс первого порядка.

Противоположность линейного и комбинаторного синтаксиса вполне очевидна при непосредственном наблюдении за очередностью исполнения вокальных паттернов, в чем можно легко убедиться при сравнении пения вышеупомянутых голосистой и бурой пеночки. В первом случае мы имеет строгую очередность исполнения многих типов песен, практически идеально соответствующую марковскому процессу первого порядка. Во втором случае последовательность исполнения типов песен внешне (например, при использовании стандартной матрицы переходных вероятностей) выглядит как преимущественно стохастический процесс. Тем не менее новейшие исследования, выполненные с использованием сложных моделей, свидетельствуют о том, что оба варианта синтаксиса могут моделироваться весьма сходными процессами в ЦНС, для описания которых могут быть с успехом использованы скрытые марковские цепи первого порядка (Jin, 2013; Katahira et al., 2011). Что, в частности, делает весьма вероятным предположение о возможности самоорганизации последовательности вокальных паттернов даже в тех случаях, когда наблюдаемая очередность их исполнения лишена какой бы то ни было упорядоченности (Панов и др., 2004).

На разных уровнях организации песни может использоваться разный синтаксис. Так, у чернобровой камышевки (*A. bistrigiceps*) при построении отдельных песен широко используется комбинаторика (перестановки фраз внутри песни), тогда как последовательность разнотипных песен преимущественно линейна (Иваницкий и др., 2008). В песне королькoвой пеночки (*Ph. proregulus*), структура которой отличается чрезвычайной сложностью, на разных уровнях организации также используется разный синтаксис. Пение этой птицы представляет собой непрерывную череду разнообразных трелей, быстро сменяющих друг друга. Репертуары самцов исключительно богаты и включают от 184 до 269 (в среднем 216.4 ± 22.3) типов трелей. Основным структурным подразделением песни являются вокальные композиции, состоящие из большого числа разнообразных трелей. Внутренняя организация композиций базируется на относительно свободном комбинировании последних. Каждая композиция содержит уникальный набор взаимно ассоциированных трелей (до 20). Все трели типичны именно для данной композиции и, как правило, не встречаются в составе других композиций. Таким образом, композиции имеют четкую комбинаторную

структуру. Порядок следования компонентов, составляющих данную композицию, меняется по ходу ее исполнения. Индивидуальный репертуар включает до 20 разных композиций, которые обычно исполняются по нескольким (4–6) программам, предусматривающим строгую очередность их исполнения. Продолжительность таких программ – от 25 до 275 с (в среднем 101.3 ± 60.2 с). Одна программа содержит от 2 до 11 (в среднем 3.7 ± 2.1, медиана – 3) композиций. Порядок их следования друг за другом подчиняется линейному синтаксису, т.е. остается неизменным при повторных исполнениях данной программы (Ivanitskii, Marova, 2012).

Вокальные композиции и программы как формы группирования вокальных компонентов

Отдельный интерес, наряду с линейным или комбинаторным синтаксисом пения, представляет способность некоторых видов певчих птиц, обладающих, как правило, достаточно богатыми репертуарами, группировать разные вокальные паттерны одного уровня организации, например типы песен, в "непересекающиеся множества". В этом случае типы песен, принадлежащие одному множеству, исполняются последовательно друг за другом чаще, чем вместе с типами песен из других множеств. В простейшем случае это могут быть лишь 2 типа песен, которые всегда следуют один за другим, иногда объединяясь в монолитную вокальную конструкцию, т.е. исполняются без разделяющей паузы (в континуальном режиме). Такие эпизоды слитного исполнения нередко встречаются в пении красного кардинала (*Cardinalis cardinalis*) (Lemon, Chatfield, 1971) и восточного лугового трупиала (*Sturnella magna*) (Lemon et al., 2000).

Более продвинутые способности к группированию типов песен в вокальные композиции с фиксированным составом ("гнезда") были описаны на примере туркестанского подвида южного соловья (*L. m. hafizi*) (Панов и др., 1978). Впоследствии эти способности стали предметом тщательных исследований немецких орнитологов, изучавших онтогенез песни европейского подвида (*L. m. megarhynchos*). Южный соловей исполняет типично раздельную песню с непрерывной вариативностью и имеет очень богатый репертуар (до 280 типов песен в репертуаре одного самца). В опытах с молодыми птицами, которые были взяты из гнезд птенцами и которых содержали в неволе до полного формирования песни, установлено, что ученик запоминает обучающую фонограмму ("пение учителя") двояким образом. Во-первых, запоминается весь набор песен, прослушанных в течение нескольких сеансов обучения. Эти песни образуют в памяти так называемую "контекстную группу" – несколько десятков (от 20 до 60) типов песен, исполняемых обычно одна за другой, хотя очередность их следования варьирует. Для запоминания требуется от 10 до 20 прослушиваний. В итоге всего курса обучения ученик может запомнить несколько "контекстных групп", соответствующих разным фонограммам (разным "контекстам"). Впоследствии песни из разных "контекстных групп", в отличие от песен одной группы, по ходу исполнения обычно не перемешиваются. Все множество песен из данной "контекстной группы" фиксируется в памяти в виде коротких кластеров ("упаковок"), состоящих из нескольких типов песен (в среднем 4, максимально до 7). Песни из одной "упаковки" исполняются вместе друг с другом чаще, чем вместе с другими песнями из данной "контекстной группы". Таким образом, каждая обучающая фонограмма запоминается и как целое – в виде "контекстной группы", и по частям – в виде набора "упаковок". Общий объем информации, запоминаемой в ходе формирования песни, представляется весьма значительным, поскольку в составе индивидуального репертуара может быть несколько контекстных групп и соответственное число "упаковок" (Hultsch, Todt, 1989; Todt, Hultsch, 1998; Todt et al., 2001).

Степень упорядоченности исполнения типов песен варьирует. Южные соловьи, выращенные в неволе и выучившие песню с магнитофонных записей, в дальнейшем в процессе пения относительно свободно комбинируют и отдельные песни в составе "упаковок" ("гнезд"), и отдельные "упаковки" в составе "контекстных групп" (Hultsch, Todt, 1989). Однако в природе последовательность исполнения может быть детерминирована более жестко, хотя в составе репертуара обычно имеются наборы типов песен ("гнезда", "упаковки"), всегда исполняемых вместе, но всякий раз в разной очередности (Todt, 1971; Панов и др., 1978). Детальное исследование структуры песни южного соловья, выполненное с применением анализа сетевой структуры последовательностей, подтвердило, что последовательность исполнения типов песен у всех изученных самцов достоверно отличалась от случайной последовательности, сгенерированной с теми же параметрами, что и реальная песня, т.е. была организована по принципу топологии "малого мира" ("small world"). Вместе с тем обнаружены почти двукратные индивидуальные различия в степени упорядоченности презентации репертуара, оцениваемой по соответствующим параметрам ("small-worldness"). Лишь менее половины всех типов песен были исполнены в строго детерминированном режиме, т.е. непосредственно до данного типа песен и непосредственно после него исполнялись лишь определенные типы песен. Прочие типы песен квалифицированы либо как разветвления (после данного типа песен в разных случаях исполняются разные типы песен), либо как "бутылочные горлышки" (данному типу песен могут предшествовать разные типы песен) (Weiss et al., 2014).

Восточный соловей считается ближайшим родственником южного соловья, в том числе и по молекулярно-генетическим данным (Sangster et al., 2010). Оба вида в целом придерживаются раздельной манеры пения с непрерывной вариативностью (восточный соловей иногда поет слитно и нередко повторяет 2–3 одинаковые песни подряд), в структуре их единичных песен имеется немало сходных черт (Симкин, 1981; Марова и др., 2015). Восточный соловей почти на порядок уступает южному в объеме индивидуальных репертуаров, обычно не превышающих два десятка типов песен, но значительно превосходит его в своей приверженности к линейному синтаксису (Naguib, Kolb, 1992; Grieβmann, Naguib, 2002; Ivanitskii et al., 2017). Для восточного соловья типично исполнять все типы песен один за другим по строгой очередности. При относительно ограниченном репертуаре (8–10 типов песен) это приводит к ярко выраженной цикличности. В пении восточных соловьев, обладающих богатыми репертуарами (свыше 15–20 типов песен), выделяются группы взаимно ассоциированных типов песен, аналогичные вышеописанным "упаковкам" южного соловья. Отличие восточного соловья состоит в том, что все песни, образующие такие "упаковки", всегда исполняются друг за другом в одном и том же порядке, т.е. в соответствии с фиксированной программой. Таким образом, в составе репертуаров восточного соловья имеются программы, включающие от 2 до 6 типов песен, всегда исполняемых по строгой очередности. В большинстве случаев исполнение программы начинается с первой песни, но может оборваться на любой песне из числа включенных в данную программу. Последовательность исполнения разных программ в составе репертуара зачастую также фиксирована. В московской популяции восточного соловья мы обнаружили универсальные программы. Эти программы свойственны многим самцам, обитающим по всему городу и даже далеко за его границами. Подобные программы, наряду с собственно типами песен, составляют неотъемлемую часть вокальной культуры любой популяции восточного соловья практически по всему ареалу вида (Марова и др., 2015; Ivanitskii et al., 2017).

Вполне возможно, что кластеризация типов песен у певчих птиц с типично раздельной манерой пения, его непрерывной вариативностью и богатыми репертуарами может иметь более широкое распространение, чем это известно к настоящему времени. К примеру, она описана для нескольких видов североамериканских виреонов (*Vireo* sp.). В частности, все типы песен в богатых индивидуальных репертуарах очкового виреона (*V. cassinii*), включающих до 60 типов песен, сгруппированы в композиции фиксированного состава, которые автор называет "темами". Одна "тема" содержит от 2 до 7 взаимно ассоциированных типов песен, всегда исполняемых вместе, хотя и в произвольном порядке. Завершив исполнение текущей темы, самец переходит к следующей и теперь исполняет уже совершенно другие типы песен (Hedley, 2016, 2016a).

Таким образом, птицы обладают способностью запоминать и воспроизводить большое множество стереотипных вокальных конструкций (например, десятки и сотни различных типов песен) в виде нескольких наборов непересекающихся множеств значительно меньшего объема: "упаковок", "тем", "гнезд", "программ", "композиций" и т.д. Отметим, что в психологии и зоопсихологии процесс оперативного разделения множества объектов или действий на относительно обособленные подмножества ("chunking") признается распространенным приемом, повышающим эффективность запоминания последовательности расположения объектов, порядка их следования во времени или же очередности исполнения отдельных поведенческих актов (Terrace, 1991).

В этой связи обращает на себя внимание, что в песне птиц отдельные "упаковки" содержат не более шести типов песен. Обычно в одной "упаковке" бывает 2–4 типа песен, причем это число не зависит ни от объемов индивидуальных репертуаров, ни от степени структурной сложности самих по себе типов песен. Например, среди трех изученных нами видов соловьев единичные песни восточного соловья самые сложные и продолжительные, синий соловей исполняет намного более короткие и простые песни, южный соловей по обоим параметрам занимает промежуточное положение и намного превосходит два других вида по объему индивидуальных репертуаров. И тем не менее число типов песен, объединяемых в кластеры, у всех трех видов – равно как и у вышеупомянутого виреона Кассина с его относительно простыми песнями, но богатым репертуаром, – в сущности одинаково и обычно не превышает четырех (Hultsch, Todt, 1989; Hedley, 2016, 2016a; Ivanitskii et al., 2017, 2017a).

В этой связи стоит вспомнить известную закономерность организации краткосрочной памяти у человека, впервые описанную Джорджем Миллером в его знаменитой статье "Магическое число, семь плюс-минус два" (Miller, 1956). Миллер экспериментально установил, что в зависимости от типа объектов (отдельные буквы, двоичные сочетания букв, односложные слова) число надежно запоминаемых объектов варьирует от пяти (односложные слова) до девяти (отдельные буквы или цифры). Если число предъявляемых объектов превышает эти лимиты, эффективность запоминания может быть увеличена благодаря процедуре разбиения всего множества на короткие отрезки. В психологии работа Миллера относится к разряду хрестоматийных, а ее основные положения нашли и некоторое практическое применение, в частности они используются дизайнерами web-страниц для управления вниманием посетителей сайтов. Среди работ, развивающих эту те-

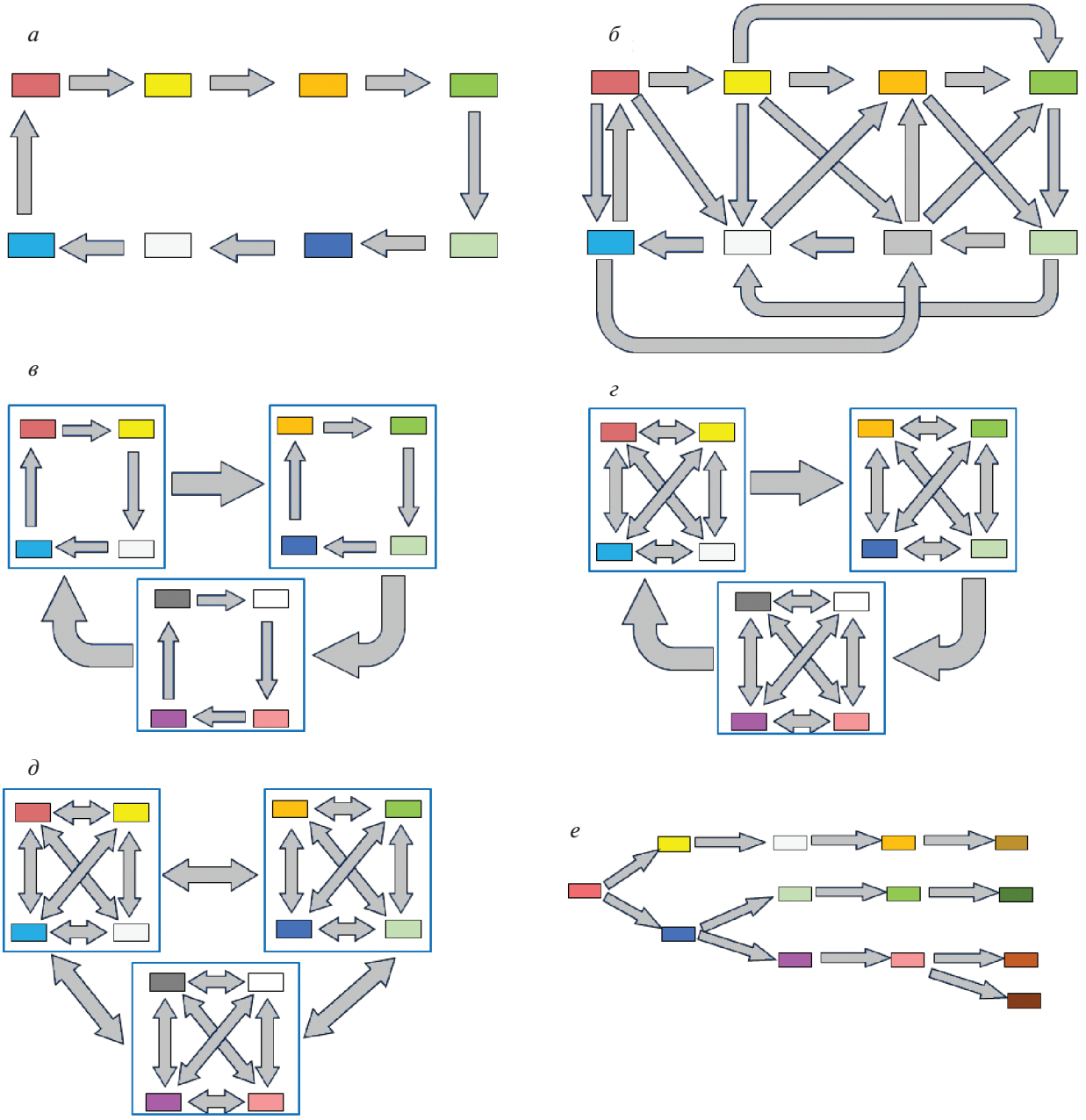

Рис. 2. Разнообразие синтаксических моделей в песне птиц: *а* – линейный синтаксис с циклической организацией вокальной сессии у голосистой пеночки (Ivanitskii et al., 2012) и сероголовой расписной пеночки (Opaev, 2016); *б* – комбинаторный синтаксис с преобладанием случайных связей между вокальными компонентами песни у камышевки-барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus*) (Панов и др., 2004) и бурой пеночки (Ivanitskii et al., 2012); *в* – линейный синтаксис при переключениях как внутри программ, так и между программами у восточного соловья (Ivanitskii et al., 2017); *г* – комбинаторный синтаксис внутри композиций и линейный синтаксис при переключениях между ними у корольковой пеночки (Ivanitskii, Marova, 2012); *д* – комбинаторный синтаксис на обоих уровнях организации песни у синего соловья (*Larvivora cyane*) (Ivanitskii et al., 2017); *е* – линейный синтаксис с разветвлениями у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) (Gil, Slater, 2000), садовой горихвостки (*Phoenicurus phoenicurus*) (Thimm, 1972) и соловья-красношейки (*Calliope calliope*) (Ivanitskii, Monakhova, 2020). Цветные прямоугольники – дискретные вокальные компоненты (типы песен, ноты в составе песни); контурные квадраты – группы взаимно ассоциированных вокальных компонентов (композиции и программы); стрелки – переходы между вокальными компонентами.

му, интерес представляет, на наш взгляд, статья Кована (Cowan, 2001). Эксперименты привели его к выводу о том, что Миллер переоценил ресурсы памяти. Главный результат, полученный Кованом, зафиксирован в названии его статьи "Магическое число четыре в кратковременной памяти". По мнению Кована, большинство людей может одновременно оперировать тремя-четырьмя объектами, и лишь незначительному меньшинству это удается с пятью объектами. Таким образом по оценке Кована, предел оперативной человеческой памяти, скорее всего, обозначен четырьмя единицами, что на удивление точно совпадает с числом взаимно ассоциированных типов песен в богатых и сложно организованных репертуарах певчих птиц.

В настоящее время сходство и различия между песней птиц и речевым поведением человека составляет одну из самых обсуждаемых тем в мировой биоакустике (Doupe, Kuhl, 1999; Collier et al., 2014; Miyagawa et al., 2014). Накапливается все больше свидетельств того, что среди всех изученных к настоящему времени систем общения животных песня птиц действительно выглядит наиболее точной имитацией некоторых поведенческих и физиологических паттернов речи и, похоже, справедливо рассматривается как привлекательная модель для исследований принципов построения и путей эволюции сигнально-информационных систем, включающих механизмы генетической детерминации, вокального обучения, обширные акустические репертуары и их сложную синтаксическую организацию (Иваницкий, 2015).

Разнообразие синтаксических моделей песни птиц и примеры их реализации в песне разных видов птиц представлены на рис. 2. Синтаксическая организация варьирует в зависимости от степени слитности или дискретности исполнения песни, от способов группирования вокальных компонентов разных уровней организации песни (нот, слогов, фраз, типов песен), а также от степени упорядоченности их исполнения. При использовании линейного синтаксиса очередность исполнения вокальных компонентов строго фиксирована, преобладают стереотипные последовательности, которые во многих случаях имеют циклическую природу (рис. 2*а*). Напротив, комбинаторный синтаксис подразумевает постоянное варьирование порядка исполнения компонентов, открывая тем самым широкие возможности для импровизации (рис. 2*б*). Использование линейного или комбинаторного синтаксиса видоспецифично, однако некоторые виды на разных уровнях организации песни могут применять разный синтаксис (рис. 2*г*). У многих видов певчих птиц, исполняющих десятки и сотни разных типов песен, в составе индивидуальных репертуаров формируются дискретные группировки последних, причем типы песен, принадлежащие к одной группировке, всегда исполняются по ходу пения вместе друг с другом и никогда не перемежаются песнями из других группировок. Очередность исполнения песен в таких группировках у разных видов может быть как произвольной (композиции), так и строго фиксированной (программы). Заслуживает внимания модель "ветвящегося синтаксиса", использование которой подразумевает умение исполнителя попеременно и примерно с равной вероятностью выбирать в данной точке последовательности (точке ветвления) только 2–3 стереотипных продолжения при том, что общее число возможных продолжений у видов с богатым репертуаром может исчисляться десятками и сотнями (рис. 2*е*).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование поддержано РФФИ по результатам конкурса "Экспансия" (19-14-50229).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бёме И.Р., Горецкая М.Я., 2013. Песни птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 78 с.

Дарвин Ч., 1899. Происхождение человека и половой отбор. СПб. 424 с.

Звонов Б.М., 2009. Акустическое опознавание у птиц: экспериментальное исследование. Щёлково: Издатель Мархотин П.Ю. 230 с.

Иваницкий В.В., 2015. Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. Алматы. Т. II. Доклады. С. 418–435.

Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М., 2008. На рубеже между раздельной и слитной песней: рекламная вокализация чернобровой камышевки, *Acrocephalus bistrigiceps* (Sylviidae, Aves) // Зоологический журнал. Т. 87. С. 319–330.

Иваницкий В.В., Квартальнов П.В., Марова И.М., 2006. Акустическая сигнализация и поведение индийской камышевки *Acrocephalus agricola* (Passeriformes, Aves) // Зоологический журнал. Т. 85. С. 971–983.

Иваницкий В.В., Марова И.М., Бочкарева Е.Н., 2009. Структура рекламной вокализации садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, Sylviidae): существует ли очередность в исполнении разных песен у вида с богатым репертуаром? // Зоологический журнал. Т. 88. С. 326–338.

Мальчевский А.С., 1958. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц // Вестник Ленинградского университета. Вып. 9. С. 109–119.

Марова И.М., Ивлиева А.Л., Вепринцева О.Д., Иваницкий В.В., 2015. Сравнительный анализ дифференциации песни восточного (*Luscinia luscinia*) и южного (*Luscinia megarhynchos*) соловьев на пространстве их ареалов // Зоологический журнал. Т. 94. С. 701–711.

Опаев А.С., Колесникова Ю.А., 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. Т. 98. С. 319–331.

Панов Е.Н., Костина Г.Н., Галиченко М.В., 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos* // Зоологический журнал. Т. 57. С. 569–581.

Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С., 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae) // Зоологический журнал. Т. 83. С. 464–479.

Панов Е.Н., Опаев А.С., 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). Электронный журнал "Этология и зоопсихология". 1 (3); http:// www. etholpsy.ru

Пинкер С., 2009. Язык как инстинкт. М.: Книжный дом "Либроком". 455 с.

Синежук Е.Б., Кречмар Е.А., 2010. Географическая изменчивость демонстративной песни обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* // Зоологический журнал. Т. 89. С. 1–14.

Симкин Г.Н., 1981. Песня восточного соловья как акустический маркер групповых и популяционных структур // Орнитология. Вып. 16. С.73–83.

Baker M.C., Cunningham M.A., 1985. The biology of birdsong dialects // Behavioral and Brain Sciences. V. 8. P. 85–133.

Baptista L.F., 1975. Song dialects and demes in sedentary populations of the white-crowned sparrow (*Zonotrichia leucophrys nuttalli*) // University of California publications. Zoology. V. 105. P. 1–52.

Barrington D., 1773. Experiments and observation on the singing of birds // Philosophical Transactions of the Royal Society London. V. 63. P. 249–291.

Beckers G.J.L., Bolhuis J., Okanoya K., Berwick R.C., 2012. Birdsong neurolinguistics: songbird context-free grammar claim is premature // NeuroReport. V. 23. P. 139–145.

Bell B.D., Borowiec M., Lontkowski J., Pledger S., 2004. Short records of marsh warbler (*Acrocephalus palustris*) song provide indices that correlate with nesting success // Journal of Ornithology. V. 145. P. 8–15.

Berwick R.C., Chomsky N., 2013. Foreword: A bird's view on human language and evolution // Bird song, speech, and language. Exploring the evolution of mind and brain. Bolhius J.J., Everaert M. (Eds). Cambridge, Massachusetts–London: The MIT Press.

Berwick R.C., Okanoya K., Beckers G.J.L., Bolhuis J.J., 2011. Songs to syntax: the linguistics of birdsong // Trends in Cognitive Sciences. V. 15. P. 113–121.

Bhattacharya H., Cirillo J., Todt D., 2008. Universal features in the singing of birds uncovered by comparative research // Our Nature. V. 6. P. 1–14.

Bjerke T.K., Bjerke T.H., 1981. Song dialects in the redwing, *Turdus iliacus* // Ornis Scandinavica. V. 12. P. 40–50.

Bjorklund M., 1989. Microgeographic variation in the song of the scarlet rosefinch *Carpodacus erythrinus* // Ornis Scandinavica. V. 20. P. 255–264.

Bolhius J.J., Everaert M., eds., 2013. Bird song, speech and language. Exploring the evolution of mind and brain. Cambridge, Massachusetts–London: The MIT Press. 542 p.

Bolhuis J.J., Okanoya K., Scharff C., 2010. Twitter evolution: converging mechanisms in birdsong and human speech // Nature Reviews Neuroscience. V. 11. P. 747–759.

Boughey M.J., Thompson N.S., 1981. Song variety in the brown trasher (*Toxostoma rufum*) // Zeitschrift für Tierpsychologie. V. 56. P. 47–58.

Briefer E., Osiejuk T.S., Rybak F., Aubin Th., 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // Journal of Theoretical Biology. V. 262. P. 151–164.

Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 335 p.

Collier K., Bickel B., van Schaik C.P., Manser M.B., Townsend S.W., 2014. Language evolution: syntax before phonology // Proc. R. Soc. B 281: 20140263. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.026

Cowan N., 2001. The magical number 4 in short-term memory: a reconsideration of mental storage capacity // Behavioral and Brain Sciences. V. 24. P. 87–185.

Darolova A., Kristofik J., Hoi H., Wink M., 2012. Song complexity in male marsh warblers: does it reflect male quality? // Journal of Ornithology. V. 153. P. 431–439.

Deslandes V., Faria L.R., Borgesa M.E., Piea P.M., 2014. The structure of an avian syllable syntax network // Behavioral Processes. V. 106. P. 53–59.

Dobson D.W., Lemon R.E., 1977. Markovian versus rhomboidal patterning in the song of Swainson's thrush // Behaviour. V. 62. P. 277–297.

Doupe A.J., Kuhl P.K., 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms // Annual Review Neuroscience. V. 22. P. 567–631.

Forstmeier W., 2001. Individual reproductive strategies in the dusky warbler (*Phylloscopus fuscatus*): female and male perspectives. PhD thesis. University of Wurzburg. Wurzburg, Deutschland.

Gentner T.Q., Fenn K.M., Margoliash D., Nusbaum H.C., 2006. Recursive syntactic pattern learning by songbirds // NATURE|0 2006|doi: 1 https://doi.org/10.1038/nature04675

Gil D., Slater P., 2000. Song organization and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus* // Behaviour. V. 137. P. 759–782.

Grießmann B., Naguib M., 2002. Song sharing in neighboring and non-neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implications for communication // Ethology. V. 108. P. 377–387.

Hartshorne C., 1956. The monotony threshold in singing birds // Auk. V. 73. P. 176–192.

Hedley R.W., 2016. Composition and sequential organization of song repertoires in Cassin's vireo (*Vireo cassinii*) // Journal Ornithology. V. 157. P. 13–22.

Hedley R.W., 2016a. Complexity, predictability and time homogeneity of syntax in the songs of Cassin's vireo (*Vireo cassinii*) // Plos one.| DOI: April 6, 2016 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150822

Hedley R.W., Denton K.K., Weiss R.E., 2017. Accounting for syntax in analyses of countersinging reveals hidden vocal dynamics in a songbird with a large repertoire // Animal Behavior. V. 131. P. 23–32

Hultsch H., Todt D., 1989. Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): evi-

dence for package formation // Journal of Comparative Physiology. V. A165. P. 197–203.

Irwin D.E., 2000. Song variations in an avian ring species. Evolution. V. 54. P. 998–1010.

Ivanitskii V., Ivlieva A., Gashkov S., Marova I., 2017. The song structure of the Siberian blue robin *Luscinia* [*Larvivora*] *cyane* and a comparison with related species // Ornithological Science. V. 16. P. 71–77.

Ivanitskii V.V., Marova I.M., 2012. Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of the Pallas's warbler *Phylloscopus proregulus* // Bioacoustics. V. 21. P. 87–105.

Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A., 2017a. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types // Bioacoustics. V. 26. P. 199–215.

Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M., 2012. Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song of the dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. schwarzi*) warblers // Journal of Ornithology. V. 153. P. 337–346.

Ivanitskii V.V., Monakhova M.V., 2020. The song structure of Siberian rubythroat (*Luscinia* [*Calliope*] *calliope*): branching syntax in the complex and variable vocalization // Ornithological Science. V. 19. P. 177–186.

Jin D.Z., 2013. The neural basis of birdsong syntax. In: Lu Z., Luo Y., eds. Progress in cognitive science: from cellular mechanisms to computational theories. Peking: Peking University Press. P. 1–20.

Jin D.Z., Kozhevnikov A.A., 2011. A compact statistical model of the song syntax in bengalese finch // Plos computational biology. V. 7 (3) e1001108

Katahira K., Suzuki K., Okanoya K., Okada M., 2011. Complex sequencing rules of birdsong can be explained by simple hidden Markov processes // Plos computational biology. V. 6 (9) e24516

Kershenbaum A., 2014. Entropy rate as a measure of animal vocal complexity // Bioacoustics. V. 23. P. 195–208.

Kroodsma D.E., 1975. Song patterning in the rock wren // Condor. V. 77. P. 294–303.

Kroodsma D.E., 2005. The singing life of birds: the art and science of listening to bird song. New York: Houghton Mifflin. 482 p.

Kroodsma D.E., Miller E.H., eds., 1996. Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca–London: Cornell University Press. 587 p.

Kroodsma D.E., Parker L.D., 1977. Vocal virtuosity in the brown thrasher // Auk. V. 94. P. 783–785.

Leader N., Wright J., Yom-Tov Y., 2000. Microgeographic song dialects in the orange-tufted sunbird (*Nectarinia osea*) // Behaviour. V. 137. P. 1613–1627.

Lemon R.E., Chatfield Ch. 1971. Organization of song in cardinals // Behaviour. V. 19. P. 1–17.

Lemon R.E., Falls J.B., Dickinson T., Perreault S., Tittler R., 2000. Song clustering by meadowlarks: is it related to repertoire size? // Behaviour. V. 137. P. 75–92.

Lucanus, 1907. Lokale Gesangserscheinungen und Vogeldialecte, ihre Uhrsachen und Enstehung // Ornithologische Monatsberichte. S. 7–8.

MacDougall-Shackleton E.A., MacDougall-Shackleton S.A., 2001. Cultural and genetic evolution in mountain white-crowned sparrows: song dialects are associated with population structure // Evolution. V. 55. P. 2568–2575.

Markowitz J.E., Ivie E., Kligler L., Gardner T.J., 2013. Long-range order in canary song // Plos computational biology. V. 9 (5): e1003052.

Marler P., Slabbekorn H., eds., 2004. Nature's Music – The Science of Birdsong. London: Elsevier Academic Press. 496 p.

Martin D.J., 1990. Song of the fox sparrow. III. Ordering of song // Wilson Bulletin. V. 102. P. 655–671.

Miller G.A., 1956. The magical number seven, plus or minus two: some limits of our capacity for processing information // Psychological Reviews. V. 63. P. 81–97.

Miyagawa S., Ojima S., Berwick R.C., Okanoya K., 2014. The integration hypothesis of human language evolution and the nature of contemporary languages // Frontiers in Psychology. Language Sciences. V. 5. Article 564. P. 1–6.

Naguib M., Kolb H., 1992. Vergleich des Strophenaufbaus und der Strophenabfolge an Gesängen von Sprosser (*Luscinia luscinia*) und Blaukehlchen (*Luscinia svecica*) // Journal of Ornithology. V. 133. P. 133–145.

Okanoya K., 2004. The Bengalese finch: a window on the behavioral neurobiology of birdsong syntax // Annals of the New-York Academy of Sciences. V. 1016. P. 724–735.

Okanoya K., 2012. Behavioral factors governing song complexity in Bengalese finches // International Journal of Comparative Psychology. V. 25. P. 44–59.

Opaev A., 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // Journal of Ornithology. V. 157. P. 949–960.

Podos J., Novicki S., 2004. Performance limits of bird song. In Nature's Music – The Science of Birdsong. London: Elsevier Academic Press. P. 322–346.

Podos J., Peters S., Rudnicky T., Marler P., Nowicki S., 1992. The organization of song repertoires in song sparrows: themes and variations // Ethology. V. 90. P. 89–106.

Riebel K., Slater P.J.B., 1999. Song type switching in the chaffinch: timing or counting? // Animal Behaviour. V. 57. P. 655–661.

Rivers J.W., Kroodsma D.E., 2000. Singing behavior of the hermit thrush // Journal of Field Ornithology. V. 71. P. 467–471.

Rohrmeier M., Zuidema W., Wiggins G.A., Constance S., 2016. Principles of structure building in music, language and animal song // Philosophical Transactions B | http// rstb.royalsocietypublishing.org

Sainburg T., Theilman B., Thielk M., Gentner T.G., 2019. Parallels in the sequential organization of birdsong and human speech // Nature communications | https://doi.org/10.1038/s41467-019-11605-y

Sakata J.T, Hampton C.M., Brainard M.S., 2008. Social modulation of sequence and syllable variability in adult birdsong // Journal of Neurophysiology. V. 99. P. 1700–1711.

Sangster J., Alström P., Forsmark E., Olsson U., 2010. Multilocus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily

and genus level (Aves; Muscicapidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 57. P. 380–392.

Sasahara K., Cody M.L., Cohen D., Taylor C.E., 2012. Structural design principles of complex bird songs: a network-based approach // PLoS ONE 7(9): e44436. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0044436

Searcy W.A., Ocampo D., Nowicki S., 2019. Constraints on song type matching in a songbird // Behavioral Ecology and Sociobiology V. 73: https://doi.org/10.1007/s00265-019-2708-6

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. V. 75. P. 207–218.

Sprau P., Mundry R., 2010. Song type sharing in common nightingales, *Luscinia megarhynchos*, and its implications for cultural evolution // Animal Behavior. V. 80. P. 427–434.

Suzuki T.N., Wheatcroft D., Griesser M., 2018. Call combinations in birds and the evolution of compositional syntax // Plos biology | https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2006532

Terrace H.S., 1991. Chunking during serial learning in a pigeon: I. Basic evidence // Journal of experimental Psychology: Animal Behavior. Proc. 17. P. 81–93.

Thimm F., 1972. Sequentielle und zeitliche Beziehungen im Reviergesang des Gartenrotschwanzes (*Phoenicurus phoenicurus* L.) // Journal of comparative physiology. V. 84. P. 311–344.

Todt D., 1971. Äquivalente und konvalente gesangliche Reaktionen einer extrem regelmäβig singenden Nachtigall (*Luscinia megarhynchos* L.) // Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Bd. 71. S. 262–285.

Todt D., Cirillo J., Geberzahn N., Schleuss F., 2001. The role of hierarhy levels in vocal imitations of songbirds // Cybernetics and Systems. V. 32. P. 257–283.

Todt D., Hultsch H., 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory // Biological Cybernetics. V. 79. P. 487–500.

Whitney C.L., 1985. Serial order in wood thrush song // Animal Behavior. V. 33. P. 1250–1265.

Witchell Ch.A., 1896. The evolution of bird-song, with observations on the influence of heredity and imitation. London: Adam and Charles Black. 253 p.

Weiss M., Hultsch H., Adam I., Scharff C., Kipper S., 2014. The use of network analysis to study complex animal communication systems: a study on nightingale song // Proceedings of the Royal Society B. V. 281. 20140460.

Zeigler H.P., Marler P. (eds), 2004. Behavioral neurobiology of birdsong. Annals of the New York Academy of Sciences. V. 1016. 788 p.

THE SYNTACTIC ORGANIZATION OF A BIRD SONG

V. V. Ivanitskii[1], *, I. M. Marova[1]

[1]*Faculty of Biology, M. V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

**e-mail: vladivanit@yandex.ru*

The bird song is one of the most advanced communication systems, and its complex syntactic organization, along with its unique dual nature that combines genetic inheritance and vocal training, is often considered in the modern literature as a feature that brings it closer to human speech or written text. The study of patterns in the construction of sequences of discrete signals in the song of birds is currently a rapidly developing field of bioacoustics. In this review, we consider the results of research on the main modes of syntactic organization of a song, such as the volume of individual repertoires, the measure of ordering the performance of vocal components of a song (linear or combinatorial syntax), the ways to group vocal components of different levels of the song organization (notes, phrases, song types) in compositions and programs, the presence of branching and convergence points in signal sequences, as well as hidden relations between vocal components in their sequences. In conclusion, we consider the entire diversity of syntactic models described to date, and provide examples of their implementation in the song of different types of bird.

Keywords: bioacoustics, syntax, animal communication