

ФГБУН ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ

ИМ. А. Н. СЕВЕРЦОВА РАН

На правах рукописи

Колесникова Юлия Александровна

**Значение сложных песенных циклов в коммуникации некоторых
видов пеночек**

Специальность 03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание научной степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук

Опаев А. С.

МОСКВА – 2019

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1. Ситуативная изменчивость пения певчих воробьиных птиц ...	10
1.2. Особенности объекта исследования	16
1.2.1. Таксономия и филогения пеночек	16
1.2.2. Основные черты биологии и жизненных циклов пеночек	18
1.3. Структура и организация пения разных видов <i>Phylloscopidae</i> ...	19
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.....	23
1.2. Полевые исследования	23
1.3. Создание тестовых записей	25
1.4. Дизайн экспериментов с трансляцией	26
1.5. Методы обработки фонограмм	30
1.6. Изучение биотопической сегрегации очковых пеночек	32
1.7. Статистическая обработка.....	33
ГЛАВА 3. БОЛЬШЕКЛЮВАЯ ПЕНОЧКА (<i>PH. MAGNIROSTRIS</i>).....	39
3.1. Спонтанное пение	39
3.2. Изменения пения в эксперименте	41
3.3. Свисты и трески	46
ГЛАВА 4. ПЕНОЧКА СЛЕЙТЕРА (<i>PH. RICKETTI</i>).....	51

4.1. Спонтанное пение.....	51
4.2. Изменения пения в эксперименте.....	53
ГЛАВА 5. ПЕНОЧКА КЛАУДИИ (<i>PH. CLAUDIAE</i>)	61
5.1. Спонтанное пение.....	61
5.2. Изменения пения в эксперименте.....	63
5.3. Общие песни.....	68
5.4. Песни с пониженной амплитудой	68
ГЛАВА 6. ОЧКОВЫЕ ПЕНОЧКИ	74
6.1. Сравнительная характеристика спонтанного пения.....	74
6.2. Изменения пения трех видов очковых пеночек в эксперименте	80
6.2.1. Очковая пеночка Мартенса (<i>Ph. omeiensis</i>).....	80
6.2.2. Очковая пеночка Бианки (<i>Ph. valentini</i>).....	86
6.2.3. Сероголовая очковая пеночка (<i>Ph. tephrocephalus</i>)	92
6.3. Пространственное распределение очковых пеночек	98
ГЛАВА 7. ОБСУЖДЕНИЕ	101
7.1. Сравнительная характеристика спонтанного пения изученных видов	101
7.2. Пространственное распределение очковых пеночек	102
7.3. Разнообразие модификаций пения в контексте территориальных взаимодействий у симпатрических видов пеночек	103
7.4. Изменение в пении после эксперимента	114

7.5. Общие принципы проявления территориального поведения в пении разных видов пеночек.....	119
7.6. Проявление территориальности в пении разных видов пеночек в аспекте филогении	121
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	127
ВЫВОДЫ	129
ПУБЛИКАЦИИ АВТОРА.....	130
Статьи в журналах, рекомендованных ВАК.....	130
Статьи в сборниках и прочих изданиях.....	131
Тезисы конференций	131
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	132

Введение

Актуальность темы. Песня – важный инструмент коммуникации певчих воробьиных птиц (подотряд Passeri отряда Passeriformes) (Peake et al., 2005; Catchpole, Slater, 2008). Функции песни разнообразны. В песне отображается разнообразная информация о самце: его возраст, размер, здоровье и качество как производителя (Lambrechts, 1992; Fessl, 1996; Amy et al., 2008). Например, самки канареек (*Serinus canaria*) определяют по пению, кто из самцов лучше всех питается (Amy et al., 2008). Также песня играет важную роль в непосредственных контактах между особями, например, в конфликтных ситуациях или при установлении социального статуса птицы (Baker et al., 2012).

Пение – один из самых сложных сигналов в мире животных, поскольку оно может состоять из многих разных компонентов. В пении многих видов птиц можно выделить отдельные типы песен (Krebs et al., 1981). Разные типы песен отличаются друг от друга по набору звуков (слогов, нот, фраз и тд) (Krebs et al., 1981). Совокупность всех типов песен конкретного самца – это его репертуар. Размеры репертуаров варьируют от вида к виду. У одних видов в репертуаре всего 1 тип песни, как, например, у дрозда-белобровика (*Turdus iliacus*) (Bjerke, Bjerke, 1981; Espmark et al, 1989). А у других разнообразие типов песен может достигать нескольких сотен – до 200 у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) или до 400 у многоголосого пересмешника (*Mimus polyglottos*) (Derrickson, 1987; Kipper et al., 2004).

Песни разных типов при их исполнении формируют последовательности, которые называют песенным циклом. Разные типы песен в составе цикла могут чередоваться не случайно, а по определенным правилам. Такие правила – синтаксис пения – подчас бывают сложны, требуя значительных ресурсов памяти. Так, корольковая пеночка (*Phylloscopus proregulus*) «помнит»

композиции из нескольких десятков типов песен (Иваницкий, Марова, 2010; Ivanitskii, Marova, 2012).

Песня используется, во-первых, для саморекламиривания. В этом случае самец поет спонтанно, т.е. не взаимодействуя с другими особями, предупреждая других самцов о занятости участка и привлекая самок (Catchpole, Slater, 2008). Во-вторых, пение используется при взаимодействиях между птицами – территориальных спорах между самцами либо ухаживании самца за самкой (Catchpole, Slater, 2008). В этих случаях кратковременные изменения в пении могут указывать на мотивацию особи и/или быть ситуационно-специфичными.

Конкретные способы реализации ситуативной изменчивости и/или кодирования мотивационного состояния в пении варьируют от вида к виду. В крайних случаях выделяют два режима пения, использующиеся преимущественно в разных ситуациях. Это известно для бурой пеночки (*Ph. fuscatus*) (Forstmeier, 2001) и многих древесниц сем. Parulidae (Опаев, 2012). Но много чаще дискретные режимы пения выделить не удастся, хотя разные особенности пения обнаруживают зависимость от контекста. Хорошим примером служит пение при территориальных конфликтах самцов. В этом случае, по сравнению со спонтанным пением, могут меняться такие параметры, как частота смены напева, активность пения и количество (разнообразие) используемых типов песен (Kroodsma, Verner, 1978; Falls, d'Agincourt, 1982; Searcy, Yasukawa 1990; Riebel, Slater, 2000; Vehrencamp et al., 2007; Searcy, Beecher 2009; Szymkowiak, Kuczyński, 2017). Выявлены и более специфические акустические паттерны. Самцы одних видов для демонстрации агрессии копируют типы песен, только что спетые соперником (song matching). Других – перекрывают пение соперника, начиная исполнять очередную песню до того, как соперник закончил петь свою (song overlapping). Третьих – исполняют тихие песни (soft song) с пониженной амплитудой (Falls et al., 1982; Falls, d'Agincourt, 1982; Falls, 1985; Kramer et al., 1985; Brindley, 1991; Anderson et al., 2008; Ballentine et al., 2008).

Таким образом, к настоящему времени накоплены данные о ситуативной изменчивости пения ряда отдельных видов птиц. Неясными остаются причины выявленной межвидовой вариабельности в способах модификации пения: почему разные виды используют разные способы? В рамках ответа на этот вопрос перспективно сравнительное изучение ситуационно-специфичных изменений в пении близких видов. Такой сравнительный подход, традиционный для зоологии вообще, пока недостаточно используется в биоакустике и биокommunikации птиц. Именно это направление реализует данное исследование.

В качестве модельных были выбраны 6 симпатрических видов пеночек *Phylloscopus* s.l. разной степени эволюционной близости. Большеклювая пеночка (*Ph. magnirostris*) относится к подроду *Acanthopneuste*. Пеночки Слейтера (*Ph. ricketti*) и Клаудии (*Ph. claudiae*) – к *Cryptigata*. Прочие три – это сестринские криптические (почти не различимые внешне) виды из комплекса золотоглазая очковая пеночка *Ph. burkii* s.l. (подрод *Seicercus*): очковые пеночки Мартенса (*Ph. omeiensis*), Бианки (*Ph. valentini*) и сероголовая (*Ph. tephrocephalus*). Ранее всех *Ph. burkii* s.l. считали единым видом.

Цель работы: сравнительное изучение механизмов коммуникации сложными сигналами на примере ситуативной изменчивости пения 6 симпатрических видов пеночек разной степени эволюционной близости.

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи:**

1. Выявить характер модификации пения в условиях имитации территориального вторжения у изучаемых видов.
2. Сравнить способы модификации пения у разных видов с учетом их филогенетической близости.
3. Оценить пространственное распределение и роль пения в сосуществовании 3 (из 6 изучаемых) близких криптических видов (комплекс *Ph. burkii* s.l.) в условиях симбиотопии.

Положения, выносимые на защиту:

1. Большинство певчих воробьиных используют пение в территориальном контексте, ситуативно модифицируя его структуру и организацию. Конкретные способы такой модификации варьируют от вида к виду и не связаны с их филогенетическим родством. Но существует общий паттерн: увеличение разнообразия пения (тем или иным способом) в контексте территориального поведения.
2. Близкие сестринские виды птиц в условиях симпатрии обычно делят пространство с помощью межвидовой территориальности, либо распределяясь по разным (микро)биотопам. Мы выявили и описали уникальный случай сосуществования трех сестринских крипических видов в условиях симбиотопии без межвидовой территориальности и экологической сегрегации.

Научная новизна работы. Впервые подробно изучена и описана структура и организация пения 6 видов пеночек. Получены сравнительные данные о ситуативной изменчивости песенных циклов этих видов. Выявлены ранее не описанные инструментальные акустические сигналы большеклювой пеночки. Получены первые данные о сосуществовании трех крипических видов очковых пеночек в условиях симбиотопии и о роли пения во взаимодействии этих видов.

Теоретическая и практическая значимость работы. На примере ситуативной изменчивости пения 6 видов пеночек показано разнообразие стратегий модификации пения в контексте территориального поведения у близких видов. При этом связь между филогенетическим родством и способами модификации пения отсутствовала. Полученные результаты могут быть использованы в лекционных курсах по орнитологии и этологии.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на следующих международных и российских конференциях: 11th Conference of the

European ornithologists union (Turku, Finland, 2017), XXVI International Bioacoustics Congress (Haridwar, India, 2017), VI Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2017), Первый Всероссийский орнитологический конгресс (Тверь, 2018), Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г. П. Дементьева "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы" (Звенигород, 2018), 12th Conference of the European ornithologists union (Cluj-Napoca, Romania, 2019), а также на коллоквиумах ИПЭЭ РАН.

Личный вклад автора составляет около 90%.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, из них 6 статей в изданиях, рекомендуемых ВАК (в том числе 5 статей в журналах, входящих в базу данных Web of Science).

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Ситуативная изменчивость пения певчих воробьиных птиц

Самцы ряда видов птиц имеют в своём репертуаре более одного типа песен (Kramer, Lemon, Morris, 1985; Иваницкий и др., 2011). Песни разных типов отличаются друг от друга набором вокальных элементов (нот, слогов, фраз и т.д.) (Catchpole, Slater, 2008). Некоторые виды птиц используют в разных ситуациях преимущественно одни либо другие типы песен.

Например, все типы песен бурых пеночек (*Phylloscopus fuscatus*) можно разделить на две группы (Forstmeier, 2001). Стереотипное пение (S-пение – S-song: stereotyped song) образовано 1–3 типами песен, которые самец исполняет в виде монотонных (стереотипных) серий. Индивидуальные репертуары переменчивого пения (V-пение – V-song: variable song) включают до 60–70 типов песен. Предполагается, что S- и V-пение различаются функционально: первое обеспечивает опознавание самцами друг друга и регулирует территориальные отношения, а посредством второго самец привлекает самку (Forstmeier, 2001; Forstmeier, Valsby, 2002).

Два типа пения описаны и для многих древесниц сем. Parulidae (обзор на русском языке: Опаев, 2012). Так, у желтошапочного лесного певуна (*Setophaga pensylvanica*) самцы, лишенные пары, чаще исполняют песни с характерным окончанием. Те же самцы, у которых есть партнерша, в основном используют песни без окончания (Kroodsma et al., 1989).

У желтокрылых кустарниц (*Trochalopteron elliotii*) описано два типа песен. Песни первого типа состоят из 2 звуков и чаще используются в переключках соседних самцов между собой. Песни второго типа состоят из 3 звуков и в основном исполняются при вокальных взаимодействиях с самками. При этом во время вокальных взаимодействий (дуэтов) самец поет, а самка издаёт специфические тоновые звуки (Опаев и др, 2017).

Но для большинства видов птиц значение имеет не конкретный тип песни, а иные параметры вокализации. Например, наличие в песенной последовательности специфических позывок или укороченных песен. Для черношапочной гаички (*Poecile atricapillus*) характерно использование особых звуковых сигналов в агрессивных взаимодействиях. Птица, намереваясь атаковать противника, сначала ускоряет темп своего пения, а далее, непосредственно перед атакой, издает щебечущие звуки (Baker et al., 2012). А самцы больших синиц (*Parus major*), услышав пение соперника, начинают исполнять значительно более короткие песни по сравнению с исполняемыми ранее (Peake et al., 2005). Так, путем изменения длины песни, синицы могут «регулировать» уровень агрессии в пении (Langemann et al., 2000).

Одним из часто анализируемых параметров является частота смены напева – т.е. отношение количества переходов к песням другого типа к общему количеству переходов между песнями. При этом в территориальном контексте у одних видов может наблюдаться увеличение частоты смены напева, а у других – сокращение.

В репертуаре певчих воробьев (*Melospiza melodia*) насчитывается от 5 до 11 типов песен. В конфликтных взаимодействиях возрастает частота переключения между песнями разных типов (Kramer et al., 1985). В экспериментах с трансляцией пения конспецифика (имитация территориального вторжения) самцы этого вида также увеличивают частоту переходов с одного типа песен на другой. После завершения трансляции частота смены напева возвращается к исходным значениям (Searcy et al., 2000). Самцы увеличивают частоту смены напева и перед атакой (Searcy et al., 2006).

У западного (*Sturnella neglecta*) и восточного (*S. magna*) луговых трупиалов частота смены напева при проигрывании конспецифичного пения также увеличивается (Falls, d'Agincourt, 1982).

У зябликов (*Fringilla coelebs*) наблюдается обратная картина. Самец, услышав пение конспецифика, продолжает исполнять тот тип песни, который

исполнял ранее, долго не переключаясь на другой тип (Riebel, Slater, 1999, 2000).

Активность пения (количество песен в минуту, или темп) – еще один параметр, часто используемый птицами для выражения агрессивной мотивации в пении (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009). Уже упомянутая черношапочная гаичка увеличивает активность пения перед нападением на конспецифика (Baker et al., 2012). Подобным образом ведет себя и домовый крапивник (*Troglodytes aedon*) – самцы этого вида увеличивают активность пения перед атакой (Barnett et al., 2012). Увеличение активности пения в экспериментах с трансляцией видовой песни (имитация вторжения постороннего самца) показано для ряда видов пеночек: теньковки (*Ph. collybita*), веснички (*Ph. trochilus*) и зеленой (*Ph. trochiloides*) (Linhart et al., 2012; Scordato 2017; Szymkowiak, Kuczyński 2017). Певчие воробьи (*Melospiza melodia*) также увеличивают активность пения, однако у этого вида изменения данного параметра пения не связаны с вероятностью нападения на оппонента (Searcy et al., 2000; Searcy et al., 2006; Akçay et al., 2013).

Некоторые птицы перекрывают своим пением песни оппонента – самец как бы старается «перепеть» противника, тем самым демонстрируя серьезность своих намерений по защите территории. Явление перекрывания песни (song overlapping) описано, среди прочих, для зарянки (*Erithacus rubecula*) (Brindley, 1991) и акациевого кустарникового крапивника (*Thryothorus pleurostictus*) (Hall et al., 2006). При этом у самцов последнего вида наблюдалась дифференцированная реакция на трансляцию им двух вариантов контрпения двух особей – в одном из них песни разных птиц на записи перекрывали друг друга («перекрытое» пение), а в другом – нет («альтернативное» пение). Эффект сохранялся несколько дней, в течение которых тестируемые самцы старались держаться подальше от динамика, ранее воспроизводившего «перекрытое» пение; при этом на другой динамик (из которого доносилось «альтернативное» пение) такой реакции не было. Кроме того, на «альтернативное» пение чаще откликались самки (Hall et al., 2006).

Явление перекрытия песен характерно также для черношапочных гаичек и канареек (Fitzsimmons et al., 2008; Garcia-Fernandez et al., 2010). У канареек, чем чаще самец перекрывает пение соперников, тем большим успехом он пользуется у самок (Garcia-Fernandez et al., 2010).

У канареек также обнаружена связь между физическим состоянием птицы и сложностью пения. Так, при попадании в организм самцов антигенов и формировании иммунного ответа, в пении снижается доля наиболее сложных элементов, т.е. пение упрощается (Бёме и др., 2014).

Многим птицам свойственно явление копирования песен (song matching). В этом случае самец исполняет такой же или похожий тип песни, который только что пропел его оппонент. Очевидно, для копирования песен необходимо, чтобы соседние самцы имели одинаковые (общие) песни в своих репертуарах. Наличие таких общих песен называют «song sharing». А типы песен, каждый из которых характерен только для одного из изученных самцов, можно назвать индивидуальными песнями (Grießmann, Naguib 2005; Nordby et al., 2007).

Явление копирования песен лучше всего изучено у певчего воробья (Searcy et al., 1995; Beecher et al., 1996; Anderson et al., 2007). Копирование песни оппонента является у этого вида предвестником физической атаки (Searcy et al., 2006). Эксперименты показывают, что общие песни вызывают более выраженный (агрессивный) ответ, по сравнению с индивидуальными песнями (Beecher et al., 1996; Burt, Beecher, 2008). Выявлено также, что количество общих песен в пении самцов сокращается после окончательного установления границ участков – т.е. тогда, когда самцы меньше конфликтуют друг с другом (Beecher et al., 2000).

Более выраженная реакция на общие песни, по сравнению с индивидуальными, показана также для западного лугового трупиала (Falls, 1985) и большой синицы (Falls et al., 1982).

Зарянки по пению могут узнавать конкретных соседей, а также определять расстояние до поющей птицы. Показано, что самцы в большей степени реагируют на песни незнакомых птиц, чем знакомых (соседей). При

этом реакция усиливается по мере сокращения расстояния до поющего конспецифика, как знакомого, так и незнакомого. Однако реакцию в данном исследовании оценивали косвенно – как долю песен оппонента, перекрытых фокальным самцом (Brindley, 1991).

Громкость песни (её амплитуда) – еще один важный показатель. Хотя амплитуда пения в принципе может нести информацию о качестве птицы, ее роль здесь не очевидна. В частности, громкость пения далеко не всегда связана с размером птицы, как можно было бы ожидать (Brumm, 2009).

Для ряда видов описаны так называемые тихие песни (soft song), исполняемые заметно тише обычных (рекламных) песен. Самцы певчего воробья, помимо возможности тихого исполнения обычных песен, имеют также специальные песни, которые всегда поются тихо. Таким образом, у этого вида имеются две категории тихих песен (Anderson et al., 2008). Тихие варианты рекламных («громких») песен (soft long-range song) характерны для территориальных конфликтов самцов, а «собственно» тихие песни (не имеющие «громкой версии» short-range song) чаще используются самцом при ухаживании за самкой (Searcy, Nowicki, 2006; Searcy et al., 2006; Anderson et al., 2008).

У других видов, напротив, изменение социального контекста маркирует увеличение громкости пения. Так, южные соловьи (*Luscinia megarhynchos*) в ответ на трансляцию им конспецифичного пения повышали амплитуду своего собственного пения на 5 dB (Brumm, Todt, 2004). А зяблики активнее реагировали на проигрывание песен с повышенной амплитудой (Brumm, Ritschard, 2011).

Самцы зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) повышают громкость, чтобы «докричаться» до самок: показано, что амплитуда возрастает пропорционально расстоянию до самки (Brumm, Slater, 2006). Громкость вокализации этого вида зависит и от зашумленности среды (Cunx et al., 1998).

Птица при пении исполняет разные типы песен и прочие вокальные элементы в последовательности, называемой песенным циклом. Пение птиц имеет синтаксис – набор правил и закономерностей, определяющих

чередование разных акустических структур в составе песенного цикла, например – типов песен. В большинстве случаев их последовательность не случайна и в той или иной степени детерминирована (Kershenbaum et al., 2014). Чередование акустических структур в пении в последнее время часто анализируют методами теории информации (da Silva et al., 2000; Briefer et al., 2010; Kershenbaum, 2014; Palmero et al., 2014; Ораев, 2016). Данных о роли организации пения в коммуникации почти нет. Пожалуй, только для южного соловья показана изменчивость синтаксиса песенных последовательностей в зависимости от контекста (Weiss et al., 2014).

Эксперименты с проигрыванием (трансляцией) являются наиболее распространенным и удобным способом изучения акустической коммуникации птиц (Catchpole, Slater, 2008). Данный метод, как следует из названия, подразумевает проигрывание птицам определенных звуков и наблюдение за их ответом. Метод проигрывания возник в 1950-х годах, а основоположником его был Дж. Брюс Фолс (Catchpole, Slater, 2008). В дальнейшем этот метод использовался многими исследователями для изучения роли пения в коммуникации птиц, а также ситуативной изменчивости песенных циклов (Beecher et al., 1996; Burt, Beecher, 2008; Fitzsimmons et al., 2008; Szymkowiak, Kuczyński 2017; Горецкая, 2013).

1.2. Особенности объекта исследования

1.2.1. Таксономия и филогения пеночек

Объекты данного исследования – пеночки (*Phylloscopus*). Они встречаются почти по всему Старому Свету, кроме Австралии и большинства удаленных островов (Дементьев и др., 1951). В настоящее время род *Phylloscopus* выделяют в отдельное семейство Phylloscopidae (Alström et al., 2006, Alström et al., 2013; del Hoyo, Collar, 2016). Группа насчитывает около 80 видов, наибольшее разнообразие сосредоточено в Гималаях и соседствующих Сино-Тибетских горах (Price, 2010; Коблик и др., 2017). Видовая систематика группы сложна: характерны сложно-структурированные комплексы близких видов, в том числе слабо различающихся морфологически (Irwin et al., 2001a; Olsson et al., 2003; Olsson et al., 2005; Lei et al., 2010).

Обширный род *Phylloscopus* делят на несколько подродов (Коблик и др., 2017). Только в Африке живут представители *Pindalus* (6 видов), а 3 вида трещоток *Rhadina* характерны исключительно для Европы. Центры разнообразия прочих подродов локализованы в Южной и Восточной Азии и в большинстве случаев совпадают с центром разнообразия всего рода. Эти подроды таковы: пеночки очковые *Seicercus*, расписные *Pycnosphrys*, восточноазиатские *Cryptigata*, зеленые *Acanthopneuste*, зарнички *Abrornis*, настоящие *Phylloscopus*, а также «группа светлоголовой пеночки», филогенетические связи которой дискуссионны (Нечаев, Гамова, 2009; Коблик и др., 2017). К «светлоголовым пеночкам», впрочем, относятся только 4 близких вида, в данной работе не рассматриваемых.

Ранее всех пеночек делили на два рода: *Phylloscopus* и *Seicercus*. Однако, род *Seicercus* оказался полифилетичным. А монофилетична лишь клада *Phylloscopus+Seicercus*. Таким образом, всех пеночек пока считают единым родом (del Hoyo, Collar, 2016). Сейчас ряд видов, до недавнего времени именуемых *Seicercus*, относят к разным под родам *Phylloscopus*. Это собственно

Seicercus (очковые пеночки), а также расписные пеночки (*Pycnosphrys*) и обитающая в Гималаях *Ph. xanthoschistos* (ныне – подрод *Cryptigata*).

Особый интерес представляют очковые пеночки подрода *Seicercus*. В группе можно выделить комплекс *Ph. burkii* s.l. (6 видов). К подроду *Seicercus* примыкают еще два вида – *Ph. intermedius* (ранее – *Seicercus affinis*) и *Ph. poliogenys*. Все 8 видов внешне схожи, особенно – представители комплекса *Ph. burkii* s.l. Это типичный пример так называемых криптических видов, крайне сходных внешне, но различающихся пением и структурой ДНК (Alström, Olsson, 2000). Согласно данным последних исследований, группа монофилетична и отделилась от остальных *Phylloscopidae* около 5 млн. лет назад, а самые близкие виды (*Ph. burkii* и *Ph. tephrocephalus*) разделились около 2 млн. лет назад (Packert et al., 2004). На основе детальных и тщательных исследований, включающих генетические, биоакустические и морфологические методы, *Ph. burkii* s.l. удалось разбить как минимум на 6 видов: золотоглазую очковую пеночку (*Ph. burkii* s. str.) (Гималаи), очковую пеночку Уистлера (*Ph. whistleri*) [два подвида: *Ph. w. whistleri* (Гималаи) и *Ph. w. nemoralis* (северо-восточная Индия и север Мьянмы)], очковую пеночку Бианки (*Ph. valentini*) [два подвида: *Ph. v. valentini* (центральный и южный Китай) и *Ph. v. latouchei* (юго-восточный Китай)], очковую пеночку Мартенса (*Ph. omeiensis*) [от Сычуани до Мьянмы], очковую пеночку Альстрома (*Ph. soror*) [центральный и юго-восточный Китай] и сероголовую очковую пеночку (*Ph. tephrocephalus*) [центральный, южный и юго-восточный Китай, северо-запад Мьянмы, север Вьетнама] (Martens et al., 2006). Пеночки этой группы населяют горы от субтропической зоны (550 м.н.у.м.) Китая до холодного пояса субальпийских хвойных лесов на высоте 3800 м.н.у.м. в Непале (*Ph. whistleri*) и 4000 м в Китае (*Ph. valentini*) (Martens et al., 2006). Генетические различия у них в целом коррелируют с различиями в вокализации. В частности, абсолютные различия по частотным параметрам между пением разных видов растут с увеличением генетической дистанции между ними. Однако, есть признаки того, что различные вокальные элементы неоднократно появлялись, исчезали и

изменялись в разных ветвях филогенетического дерева очковых пеночек (Packert et al., 2004).

Помимо трех видов подрода *Seicercus*, объектами нашего исследования стали пеночки из еще двух подродов: *Acanthopneuste* (*Ph. magnirostris*) и *Cryptigata* (*Ph. ricketti* и *Ph. claudiae*).

1.2.2. Основные черты биологии и жизненных циклов пеночек

Большинство пеночек окрашены неброско. Верх преимущественно серо-зеленый, оливковый, бурый или желтоватого цвета, брюхо светлее спины. Однако, ряд южно-азиатских видов имеют более яркую окраску с желтыми и белыми полосами, кольцами вокруг глаз и/или ярко-желтым брюхом. Половой диморфизм не выражен (Дементьев и др., 1951).

Биология и поведение подробно изучены у немногих видов – в основном тех, которые обитают в умеренном поясе Европы и, в меньшей степени, Азии. Мы рассмотрим эти данные ниже. Что касается объектов нашего исследования, то их биологией и поведением до сих пор никто серьезно не занимался.

Для таких видов, как теньковка (*Phylloscopus collybita*), весничка (*Ph. trochilus*) и трещотка (*Ph. sibilatrix*), характерны индивидуальные территории площадью 3–4 га и диаметром около 700 м (Lapshin, 2000; Лапшин, 2001). Наиболее активно самцы поют тогда, когда самок еще нет. Далее, с появлением партнерши, интенсивность пения снижается. Но в период насиживания снова повышается и, наконец, опять снижается, когда вылупляются птенцы. Возможно повторное размножение (если гнездо разорили) и второй цикл гнездования (Lapshin, 2000). Если разорено гнездо с яйцами, самка может приступить к повторной кладке. Однако если разорить гнездо, в котором находятся птенцы, самка в этом сезоне больше не будет размножаться и покинет гнездовой участок (Рябицев, 1993).

Особенности пения перечисленных выше видов позволяют сделать вывод об их факультативной полигинии. Возобновление пения в период насиживания часто связано у воробьиных птиц с попытками привлечь дополнительную самку или самок, в том числе у пеночек (Termin, 1986, Рябицев, 1993). Полигиния действительно выявлена для них всех, в том числе политерриториальная. Политерриториальная полигиния показана для веснички, трещотки и зеленой пеночки. В этом случае самец, чтобы привлечь еще одну самку, занимает вторую территорию (Wesolowski, 1987). Известны внебрачные копуляции, когда птенцы в гнезде самки не являются отпрысками ее гнездового партнера (Лапшин и др., 2009).

У некоторых видов, обитающих симпатрично, территории распределяются по принципу межвидового исключения. Например, в тех биотопах, где веснички обитают симпатрично с таловками, последние для снижения межвидовой агрессии стараются петь на участках, не занятых весничками (Рябицев, 1993).

Гнезда европейские пеночки располагают в корнях упавших деревьев, в веточках молодых деревьев и кустарников, вплоть до высоты 13 м над землей, но чаще на земле и кочках среди травы и мха, на стволах деревьев и пнях (Lapshin, 2000; Лапшин, 2001, Lapshin, 2005).

1.3. Структура и организация пения разных видов *Phylloscopidae*

Пение пеночек чрезвычайно разнообразно и сильно варьирует от вида к виду. Пение разных видов отличается синтаксисом песенных циклов, размером репертуара и частотно-временными параметрами отдельных звуков. Тем не менее, у большинства (но не у всех) видов пение распадается на дискретные типы песен.

Пение корольковой пеночки (*Ph. proregulus*) состоит из отдельных песен. Каждая песня состоит обычно из нескольких быстрых трелей. Репертуары

самцов включают в среднем 216 типов таких трелей. При пении разные типы трелей объединяются в композиции. Каждая композиция включает уникальный набор типов трелей, до 20. Внутри композиции трели исполняются в свободном порядке, но при этом не встречаются в других композициях. В репертуаре самца может быть до 20 композиций, исполняемым по 4–6 программам в строгой очередности. Одна программа содержит от 2 до 11 композиций (Иваницкий, Марова, 2010).

Бурые пеночки (*Ph. fuscatus*) имеют в своём репертуаре по 60–70 различных песен, из которых 3–7 исполняются чаще других (Иваницкий и др., 2011). Согласно исследованиям, песни бурых пеночек можно разделить на два типа: S- и V-пение (см. выше). Интенсивность исполнения S-пения самца достигает пика в период фертильности его партнерши (Forstmeier et al., 2001; Forstmeier, Balsby, 2002). Амплитуда исполнения песен коррелирует с продолжительностью жизни самца и количеством его внебрачных потомков (Forstmeier et al., 2002).

Каждая песня голосистой, или толстоклювой, пеночки (*Ph. shwarzi*) представляет собой короткую трель – компактную конструкцию из нескольких одинаковых нот или одинаковых слогов, состоящих из двух или трех нот каждый. Некоторые песни состоят из двух частей (фраз), образованных разными нотами или слогами. Синтаксическая организация пения базируется на строгой очередности исполнения разных типов песен. Таким образом, вокализация каждого самца представляет собой высоко детерминированный процесс, обладающий периодической (циклической) организацией. Все песни, составляющие индивидуальный репертуар, исполняются по определенной программе. Закончив исполнение программы, самец тут же начинает исполнять ее с самого начала. Программа может включать свыше 20 разных типов песни (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019).

Самцы пеночек-трещоток (*Ph. sibilatrix*) имеют 2 разных типа песен. Первые начинаются с «сип-сип-сип» и заканчиваются быстрым «срррррр».

Вторые звучат как «тю-тю-тю...» и исполняются обычно между песнями первого типа (Termin, 1986).

Песня зеленой пеночки (*Ph. trochiloides*) длится около 3 сек и состоит из отдельных элементов, каждый из которых повторяется несколько раз, прежде чем меняется на другой. Песня начинается с запевки, обычно состоящей из 2-х элементов. Далее исполняется основная часть песни, составленная из 3–4 слогов. После основной части следует трель, и заканчивается песня «росчерком» из 3–5 элементов (Ковылов и др., 2012).

Частотный диапазон песен веснички (*Ph. trochilus*) составляет 2–5 кГц, причем первый элемент исполняется в высокой тональности, а при исполнении последующих элементов частота постепенно понижается (Gil, Slater, 2000).

В пределах вида пеночка-теньковка (*Ph. collybita*) имеется, среди прочих, два заметно дифференцированных подвида: восточно-европейская *Ph. (c.) abietinus* и сибирская *Ph. (c.) tristis* теньковки. Пение этих подвидов отчетливо различается на сонограммах и легко распознается на слух. Сибирская теньковка исполняет торопливую и разнообразную по составу нот песню, делая лишь небольшие паузы между нотами. Песня восточно-европейской теньковки имеет заметно более медленный темп, широкий частотный диапазон, содержит меньшее разнообразие нот. Но главное различие вокализации сибирской и восточноевропейской теньковок состоит в том, что в песне последней отсутствуют ноты, начинающиеся с восходящей частотной модуляции, а в песне сибирской теньковки они типичны и присутствуют непременно (Шипилина, 2014).

Наконец, различия в организации песенных циклов могут проявляться даже среди особей одного вида. У разных самцов сероголовой очковой пеночки (*Ph. tephrocephalus*) наблюдаются разные типы синтаксиса: одни самцы располагают типы песен в строгом порядке (линейный синтаксис), в то время как у других разные типы песен следуют друг за другом с большей степенью случайности (комбинаторный синтаксис). Между этими крайними случаями наблюдаются переходные типы синтаксиса. При этом степень упорядоченности

пения коррелирует с размером репертуара – чем больше репертуар у самца, тем в более строгом и линейном порядке следуют разные типы песен (Ораев, 2016).

Для нескольких видов пеночек изучена ситуативная изменчивость пения. У зеленой пеночки и у веснички в ответ на пение конспецифика резко увеличивается изменчивость структуры песни, а у веснички также увеличивается длительность песен (Горецкая, 2013). В экспериментах пеночки-трещотки по-разному реагировали на проигрывание песен с обычной и увеличенной длительностью – во втором случае птицы улетали дальше от колонки и начинали петь позже (Горецкая, 2013). Ранее в тексте уже упоминалось увеличение активности пения в ответ на проигрывание песни конспецифика для ряда видов пеночек: теньковки (*Ph. collybita*), веснички (*Ph. trochilus*) и зеленой (*Ph. trochiloides*) (Linhart et al., 2012; Scordato 2017; Szymkowiak, Kuczyński 2017).

Таким образом, нельзя выявить какой-то общей модели пения, свойственной всем пеночкам. Песни разных видов различаются по структуре, организации, частотно-временным параметром. Всё это делает пеночек крайне интересной группой для изучения вокализации певчих птиц.

Глава 2. Материалы и методы

1.2. Полевые исследования

Материал собран в заповеднике Хупиньшань (Hupingshan National Nature Reserve), расположенном на севере провинции Хунань (Китай). Все эксперименты (см. ниже) проведены в период с 28 апреля по 16 июня 2016 г.



Рисунок 2.1. Окрестности стационара Dingping station. Фото А. С. Опаева.

База наших полевых исследований располагалась на стационаре заповедника – Dingping station (около 1800 м.н.у.м., 30°02.958' с.ш., 110°

31.378'). В этой местности преобладает низкоствольный вторичный лес, перемежаемый полями, в том числе заброшенными (рисунок 2.1). Возраст леса – около 20–30 лет. Высота деревьев не превышает 15–20 метров. Во многих местах имеется подлесок из бамбука (в основном двух видов: *Fargesia arathacea* и *Indocalamus shimenensis*). По опушкам и прогалинам встречаются заросли кустарников.

В ближайших окрестностях Dingping station живут 5 видов пеночек: большеклювая, Клаудии и три вида очковых пеночек – сероголовая, Мартенса и Бианки. Все они в заповеднике встречаются на высотах около 1500–1800 м.н.у.м. Большеклювых пеночек чаще всего можно услышать по опушкам, примыкающим к полянам. Такие поляны – это обычно искусственно расчищенные участки, где располагаются или располагались фермы и поля местных жителей. Это обуславливает тяготение вида к измененному человеком ландшафту. Прочие 4 вида занимают более широкий спектр лесных местообитаний и потому более многочисленны.



Рисунок 2.2. Местообитание пеночек Слейтера. Фото А. С. Опаева.

Пеночки Слейтера живут ниже, на высотах около 500–1000 м.н.у.м. Эксперименты с этим видом мы проводили во время однодневных экскурсий в нижний пояс гор – именно, в долину небольшой горной реки (900–1100 м.н.у.м, 30°00.805' с.ш., 110°33.566' в.д.). Это широкое ущелье, склоны

которого, местами крутые, заняты высокоствольным вторичным лесом возрастом около 40–60 лет. Бамбука в подлеске почти нет, но кустарники местами обыкновенны (рисунок 2.2). Эксперименты с пеночкой Слейтера проводили в мае 2016 г., вдоль трансекты длиной около 2 км.

1.3. Создание тестовых записей

В основу работы легли эксперименты с трансляцией самцам каждого вида записи типичного видового пения. Для составления тестовых записей использовали фонограммы, полученные А. С. Опаевым в этой же местности 7–14 июня 2012 г. и 21 апреля – 24 июня 2014 г. (эти записи частично обработаны: Ораев, 2016; Колесникова, Опаев, 2016). Для сравнения использовали аудиофайлы с сайта Xeno-canto (www.xeno-canto.org).

Количество самцов каждого вида, фонограммы которых были обработаны и использованы для создания тестовых записей, следующее: *Ph. magnirostris* – 5 самцов, *Ph. ricketti* – 5, *Ph. claudiae* – 3, *Ph. tephrocephalus* – 6, *Ph. omeiensis* – 10 и *Ph. valentini* – 3. Эти фонограммы обрабатывались следующим образом. В первую очередь для каждой из них мы составили каталог типов песен: пение каждого вида распадается на отдельные дискретные типы песен длительностью около 1–2 сек. Далее, измерили длительности песен и пауз и рассчитали параметры организации пения (подробнее см. следующий раздел): индекс линейности (S_{LIN}), индекс постоянства (S_{CONS}), индекс стереотипности (S), частота смены напева и относительная энтропия первого порядка (RE_1). Тестовую запись составляли таким образом, чтобы она имела типичные (т.е. средние) значения каждого из названных параметров (табл. 2.1). А конкретные типы песен для тестовой записи брались из репертуаров 2–4 разных самцов – при этом мы старались выбирать наиболее контрастные по частотно-временным параметрам песни.

Ранее было выяснено, что у сероголовой очковой пеночки организации пения варьирует – у одних самцов все типы песен исполняются в определенной последовательности (линейный синтаксис), а у других очередность варьирует (комбинаторный синтаксис) (Ораев, 2016). Поэтому для этого вида мы составили две тестовые записи. Они были одинаковы по набору песен, но различались упорядоченностью исполнения – в частности, индексами линейности и энтропией. Первая запись соответствовала комбинаторному синтаксису, а вторая – линейному (Таблица 2.1).

Таблица 2.1. Параметры тестовых записей.

Вид	Запись	Длительность записи, сек	Кол-во песен на записи	Длительность пауз между песнями, сек	Частота смены напева	S_{LIN}	RE_1	Размер репертуара (кол-во типов песен)
<i>Ph. magnirostris</i>	1	348	50	5.30	0.51	0.49	0.77	5
<i>Ph. ricketti</i>	1	292	50	4.00	0.37	0.63	0.41	8
<i>Ph. claudiae</i>	1	441	50	7.00	0.66	0.41	0.90	4
<i>Ph. omeiensis</i>	1	356	50	6.00	0.60	0.47	0.23	22
<i>Ph. valentini</i>	1	240	50	4.30	1.00	1.00	0.00	23
<i>Ph. tephrocephalus</i>	1	348	50	6.00	1.00	0.59	0.14	25
	2	364	50	6.00	1.00	1.00	0.00	25

1.4. Дизайн экспериментов с трансляцией

Эксперименты проводили в первую половину дня, с 7:30 до 13:00. В это время пеночки поют наиболее активно. Для записи пения использовали профессиональный магнитофон Marantz PMD-660 и микрофон Sennheiser ME66-K6.

Прежде всего, мы находили поющего самца и отмечали его положение с помощью GPS-навигатора Etrex Garmin. На расстоянии 10–20 метров от самца вешали колонку XqBeats PF305 на ветку на высоте 1.5–2 метра над землей. Колонка управлялась посредством Bluetooth-соединения через планшетный компьютер Asus K016, в память которого были загружены тестовые записи. Наблюдатель находился на расстоянии 10–15 метров от колонки.

Далее, мы записывали спонтанное пение каждой особи. Во всех случаях необходимым условием было, чтобы самец был один, и в непосредственной близости от него не наблюдались другие особи того же вида, особенно поющие самцы. Прочие конспецифики наблюдались не ближе, чем в 50 м. Мы старались записать 50 песен спонтанного пения, после чего приступали ко второй фазе эксперимента, включая тестовую запись (таблица 2.2). Во время трансляции мы продолжали записывать пение самца, помечая (наговаривая) его песни, для удобства последующего анализа. Кроме того, мы подсчитывали количество перелетов самца длиной более 1 м в радиусе 10 м от колонки: это служило показателем его реакции. Эксперимент считали удачным, если самец подлетал к колонке во время трансляции и активно перелетал с ветки на ветку. Абсолютное большинство пеночек явно реагировали на тестовую запись. Количество таких успешных экспериментов приведено в таблице 2.2.

Мы оценивали реакцию не только качественно (если самец приближался к колонке – реакция считалась положительной, если не приближался – отрицательной либо слабовыраженной), но и количественно, учитывая количество перелетов. Тем не менее, мы включали в анализ также некоторых самцов, которые не подлетали к колонке (но таких было очень мало). У этих самцов мы не могли полностью оценить поведенческую реакцию, т.к. чаще всего такие «не реагирующие» самцы пели в гуще крон и были недоступны для визуального наблюдения. Самец мог перемещаться в пределах кроны одного дерева, но в густой листве заметить эти передвижения

было проблематично. Однако, для отдельных самцов мы имели возможность заметить перемещения на значительные расстояния (не менее 6-10 метров). Подобные перемещения можно было определить на слух (в таких случаях изменялось местоположение источника звука, т.е. самца). Если удавалось на слух зафиксировать перемещение самца, мы считали реакцию положительной. Но, поскольку нельзя было установить точное количество перелетов, значение этого параметра было равно 0.

Сразу после завершения трансляции тестовой записи мы продолжали записывать пение фокального самца, стараясь зафиксировать не менее 50 песен в его исполнении (таблица 2.2).

В рамках изучения роли пения в сосуществовании трех криптических видов очковых пеночек, мы аналогичным образом предъявляли самцам каждого вида пение двух других. Количество межвидовых предъявлений приведено в таблице 2.3.

Таблица 2.2. Средние значения объема материала для одного самца разных видов. Для *Ph. tephrocephalus* приведены значения для двух экспериментов (для каждого из 10 изученных самцов этого вида проведено по два опыта).

Вид (в скобках – число самцов)	Длительность (мин) фонограммы каждой особи: среднее и разброс			Количество песен на фонограмме каждой особи: среднее и разброс		
	ДО трансляции	ВО ВРЕМЯ трансляции	ПОСЛЕ трансляции	ДО трансляции	ВО ВРЕМЯ трансляции	ПОСЛЕ трансляции
<i>Ph. tephrocephalus</i> (n=10)	7.5±2.7	4.7±1.1	4.3±2.1	67±28	40±17	44±17
	6.5±1.6	5.5±1.2	3.9±2.2	62±19	52±21	41±22
<i>Ph. omeiensis</i> (n=8)	7.2±2.5	4.6±1.6	5.0±0.9	51±7	43±17	46±9
<i>Ph. valentini</i> (n=11)	10.8±6.4	3.4±0.5	7.1±3.9	81±26	29±9	72±31
<i>Ph. claudiae</i> (n=14)	7.1±4.2	6.9±0.4	5.8±1.9	39±15	72±18	52±11
<i>Ph. magnirostris</i> (n=10)	7.0±2.5	5.1±0.3	5.8±1.6	48±14	40±17	59±18
<i>Ph. ricketti</i> (n=9)	4.9±1.4	4.5±0.6	3.6±1.1	48±12	41±10	51±19

Таблица 2.3. Количество самцов разных видов очковых пеночек, которым проигрывали тестовые записи другого вида.

Тип записи	<i>Ph. tephrocephalus</i>	<i>Ph. omeiensis</i>	<i>Ph. valentini</i>
Вид самца			
<i>Ph. tephrocephalus</i>		8	6
<i>Ph. omeiensis</i>	7		3
<i>Ph. valentini</i>	11	3	

1.5. Методы обработки фонограмм

Для обработки фонограмм мы использовали программу Syrinx PC v. 2.6 (John Burt, www.syrinxpc.com). В этой программе мы визуализировали звуки в виде спектрограмм – графиков зависимости частоты и амплитуды звуков от времени. При построении спектрограмм применяли окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье, равную 256 точкам.

Репертуар каждого самца всех исследованных видов четко распадается на дискретные типы песен. Поэтому на первом этапе в пении каждого самца мы выделяли типы песен и составляли каталоги репертуаров.

По нашим фрагментарным данным, разные самцы каждого из изученных видов могут иметь общие песни в репертуарах (явление song sharing). Выявлением общих песен специально мы занимались только для пеночки Клаудии. Это было продиктовано необходимостью уточнения результатов проведенных экспериментов: нам нужно было выяснить, используют ли самцы во время предъявления им записи конспецифичного пения какие-то особые типы песен или нет (см. Главу 5). Общие песни мы выявляли «на глаз», сравнивая попарно типы песен из каталогов всех самцов.

После составления каталога, каждый тип песни данной особи был обозначен цифрой, а пение было представлено в виде последовательности цифр. Для оценки параметров песенных циклов по этой последовательности в программе Past3 (Hammer et al., 2001) мы строили матрицы наблюдаемых

переходов (переключений с одного типа песен на другой) и матрицы переходных вероятностей. По матрицам наблюдаемых переходов рассчитывали индекс линейности (S_{LIN}), индекс постоянства (S_{CONS}) и индекс стереотипности (S) (Scharff, Nottebohm, 1991; см. также: Woolley, Rubel 1997; Roach et al., 2012; Okanoya, 2013; Ivanitskii et al., 2017) по формулам:

S_{LIN} = размер репертуара / кол-во разных вариантов переходов между типами песен;

S_{CONS} = \sum наиболее частых переходов (для каждого типа) / \sum всех переходов;

$$S = S_{LIN} + S_{CONS} / 2.$$

Затем, по матрицам переходных вероятностей, рассчитывали относительную энтропию первого порядка $RE_1 = E_1/E_0$ (Briefer et al., 2010), используя формулу Шеннона:

$$E_0 (\text{энтропия нулевого порядка}) = - \sum \frac{1}{K} \log_2 \left(\frac{1}{K} \right),$$

где K – размер репертуара;

$$E_1 (\text{энтропия первого порядка}) = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

где P_i – наблюдаемая вероятность каждого типа переходов между песнями разных типов.

Таким образом, E_0 описывает гипотетическую последовательность, где все переходы между всеми типами песен равновероятны. E_0 зависит только от размера репертуара. E_1 описывает наблюдаемые переходы. А отношение этих двух параметров (RE_1) можно использовать как показатель «свободы выбора» самцом каждой следующей песни. Например, в случае если $RE_1 = 0.70$, можно считать, что самец имеет 70% «свободы» при выборе следующей песни (Briefer et al., 2010).

Таким образом, для каждой фонограммы мы получали 5 показателей:

- (1) наблюдаемый размер репертуара (количество типов песен);
- (2) индекс линейности S_{LIN} ;
- (3) индекс постоянства S_{CONS} ;

(4) индекс стереотипности S ;

(5) относительная энтропия первого порядка RE_1 .

Кроме того, мы измеряли / рассчитывали такие параметры:

(6) медианная длительность песни;

(7) медианная длительность паузы между песнями;

(8) активность пения (количество песен в минуту);

(9) разнообразие пения (song type versatility) – медианна количества разных типов песен в каждых последовательных 10 песен в записи. Сначала подсчитывается количество разных типов песен в каждом отрезке из 10 песен, а далее из полученных значений рассчитывается медиана для всей последовательности.

(10) Частота смены напева (отношение количества переходов между песнями разных типов к общему количеству переходов).

Все названные 10 параметров мы измеряли / рассчитывали отдельно для фонограмм до, во время и после трансляции видовой песни (для каждого эксперимента с каждым самцом каждого вида).

1.6. Изучение биотопической сегрегации очковых пеночек

Для изучения возможной микробиотопической сегрегации разных видов очковых пеночек мы проводили учеты птиц на маршруте в 7.2 км. Маршрут состоял из двух частей: 3.7 и 3.5 км. На первой части маршрута мы учитывали птиц 24 и 25 мая 2016 г, а на второй – 21, 29 и 30 мая 2016 г. Во время учета мы отмечали положение каждого поющего самца с помощью GPS-навигатора Etrex Garmin точно до 10 м. Затем мы сопоставляли учеты разных дней, и на отдельной схеме картировали максимальное число единовременно поющих самцов.

Далее, с учетом построенных схем, мы выбрали на маршруте 40 точек с таким расчётом, чтобы (1) не далее 20 м от каждой из них пел хотя бы один

самец (любого вида) и (2) большинство учтенных самцов всех трех видов можно было отнести к одной из точек. Затем, не далее 20 м от каждой точки, мы выбирали полигон площадью около 50 м² (квадрат 7 х 7 м), для которого делали простейшее геоботаническое описание. Отмечали или рассчитывали следующие параметры: (1) количество деревьев с диаметром ствола не менее 5 см на высоте груди человека; (2) количество кустарников; (3) медиана диаметра всех стволов толщиной не менее 5 см на высоте груди человека; (4) высота деревьев (оценивали визуально и относили к одной из трех категорий: 5, 10 или 15 м); (5) степень покрытия кустарникового яруса (визуально, с точностью до 10%) и (6) степень покрытия травянистым ярусом (визуально, с точностью до 10%). Кроме того, мы классифицировали каждую точку либо как опушку (лесной участок, граничащий с поляной или полем), либо как лес (участок в глубине леса).

1.7. Статистическая обработка

Статистическая обработка проведена в среде программирования R 3.3.2 (R Core Team, 2016). Для построения графиков использовали пакеты «PairedData» (Champely, 2018) и «dplyr» (Wickham et al., 2018).

Чтобы выявить параметры пения, меняющиеся в ответ на трансляцию записи видового пения, мы сравнивали записи каждого самца до трансляции («контроль») с фонограммами во время и после трансляции. В анализе участвовали все описанные выше параметры, а для большеклювой пеночки мы использовали дополнительную переменную – количество тресков (см. Главу 3), почти нехарактерных для других видов.

Анализ проводили тремя разными методами. Каждый из них имеет как достоинства, так и недостатки, поэтому нам кажется уместным использовать разные статистические подходы. Методы были таковы:

1. Критерий Вилкоксона входит в пакет стандартных функций R. Это непараметрический метод для анализа зависимых данных, позволяющий сравнивать две связанные совокупности по одному параметру. Функция для теста Вилкоксона выглядит так:

```
res<-wilcox.test(parameter~context, data=file, paired=TRUE)
```

```
res;
```

где *parameter* – исследуемый параметр, *context* – ситуация (до, во время, после трансляции), *file* – исходные данные.

Результатами этой модели являются уровень значимости (*p*) и значение критерия (*V*).

2. Обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMM: generalized linear mixed models) – непараметрический метод, позволяющий оценивать влияние одной или нескольких зависимых переменных на одну фиксированную, с учетом влияния случайных факторов. В используемых моделях «контекст» (до и во время или после экспериментальной трансляции) был фиксированным эффектом. Номер самца, длительность фонограммы и количество песен на фонограмме являлись случайными эффектами. А в качестве зависимой (-ых) переменной (-ых) выступали один или несколько изученных параметров пения. Моделирование проводили с помощью пакета «lme4» (Bates et al, 2018). Функция выглядит так:

```
file<-glmer(parameter~context+(1|male), family=poisson)
```

```
summary(file);
```

где *file* – исходные данные, *parameter* – исследуемый параметр, *context* – ситуация (до, во время, после трансляции), *1|male* – первый случайный фактор (номер самца).

В качестве результатов рассматривали уровень значимости (*p*) и индекс стандартного отклонения (*Z-score*).

3. Обобщенная наименьшая квадратичная регрессия (GLS: generalized least square regression) строилась в пакете «nlme» (Pinheiro et al., 2017). GLS

– параметрический метод. Его преимущество и отличие от GLMM в том, что он специально адаптирован для анализа зависимых данных, таких, как повторные измерения от одних и тех же особей (Pekár, Brabec, 2016). В этом анализе фиксированный и случайные эффекты использовали те же, что и в GLMM. Использование параметрического метода в нашем случае не вполне корректно, так как распределения многих переменных отличаются от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова). Тем не менее, в ряде случаев распределения отличаются от нормального не сильно, поэтому нам кажется возможным использовать более «чувствительный» параметрический GLS в качестве одного из методов анализа, но не единственного. GLS считали с помощью следующей функции:

```
m1<-gls(parameter~context, corr=corCompSymm(form=~1|male)
summary(m1);
```

где *parameter* – исследуемый параметр, *context* – ситуация (до, во время, после трансляции), *1|male* – первый случайный фактор (номер самца).

В полученной модели в качестве результатов рассматривали уровень значимости (*p*) и отношение отклонения расчетного значения параметра от его предполагаемого значения к стандартной ошибке (*t-value*).

Ниже мы приводим более подробные описания использованных методов. GLS и GLMM являются регрессионными моделями. Смешанные модели применяются для данных, у которых за распределение по группам отвечают один или несколько классифицирующих факторов (Bates, Pinheiro, 1998). GLMM могут построить универсальную модель, когда требуется описать поведение данных внутри одной группы. Обобщенные линейные модели используются для анализа действия разных предикторов на зависимую переменную, имеющую строго определённое, но не обязательно нормальное распределение. Зависимая переменная может иметь биномиальное, дискретное или нормальное распределение. Данный тест позволяет оценить влияние сразу

нескольких предикторов на зависимую переменную и выявить достоверную связь. Мы использовали этот метод, во-первых, для оценки совокупного изменения всех параметров в зависимости от контекста, а во-вторых, для оценки каждого параметра по отдельности. В GLMM учитывалось влияние контекста и номера самца на: 1) все параметры в целом (т.е. в одной модели одновременно учитывались все 10 параметров), 2) каждый отдельный параметр.

Общий метод наименьших квадратов подбирает такую линию регрессии, чтобы общая сумма квадратов ошибок была наименьшей. GLS – параметрический тест, это – обобщение классического метода наименьших квадратов. По смыслу этот тест приближен к ANOVA. GLS специально адаптирован для анализа зависимых данных (например, повторных измерений одних и тех же особей, как в нашем случае). Причем в поведенческих исследованиях он считается лучше других тестов, таких как GLMM или тест Вилкоксона (Pekár, Brabec, 2016). GLS учитывает автокорреляции и временные интервалы между повторными измерениями. Также этот тест позволяет учесть индивидуальные различия между отдельными особями (которые в нашем случае могут привести к ложноотрицательному результату, т.е. к ошибке второго рода), принимая во внимание изменчивость случайного фактора (функция `corCompSymm`). В этом тесте мы включали количество песен в записи в качестве дополнительного случайного фактора для тех параметров, которые коррелируют с этим фактором. Это позволило снизить вероятность получения ошибки первого рода (поскольку различия в параметрах могли быть обусловлены количеством песен в записи, а не ситуативной изменчивостью). Недостатком GLS является то, что он параметрический, поэтому переменные должны иметь нормальное распределение. Однако, в случае если распределение незначительно отличается от нормального, этот тест также можно использовать, что мы и сделали.

Критерий Вилкоксона – непараметрический тест, используемый для сравнения повторных измерений. Этот тест применяется, в частности, при сопоставлении данных, полученных от одной и той же особи, но в разное время

или в разных условиях. Математически критерий Вилкоксона считает разницы между значениями в парных измерениях, а общая статистика выводится из наименьшего (по модулю) значения разницы. Таким образом, тест Вилкоксона не оценивает влияния фактора (т.е. условий измерения) на параметры, а только вычисляет, есть различия или их нет. В случае многомерных данных тест Вилкоксона проигрывает в том отношении, что он не учитывает всей совокупности параметров, а считает каждый из параметров отдельно от других. Кроме того, критерий Вилкоксона учитывает только один фактор (в нашем случае – контекст), высчитывая разницу в значениях параметров для каждого отдельного самца, в то время как другие факторы (количество песен в записи) учесть нельзя. Поэтому в нашем случае тест Вилкоксона менее предпочтителен, чем регрессии, и используется только как уточняющий (пост-хок) тест.

Так как мы проводили множественные сравнения, то уровень значимости (p) рассчитывали с поправкой Бонферрони.

Мы предположили, что значения изучаемых параметров могут зависеть от количества песен в записи, поэтому дополнительно провели корреляционный анализ (корреляция Спирмена) между всеми изучаемыми параметрами и количеством песен в записи. Результаты корреляционного анализа приведены в таблице 2.4. Затем мы включили количество песен в записи в качестве дополнительного случайного фактора в модель GLS для тех параметров, которые коррелируют с количеством песен в записи и изменения в которых достоверны.

Для изучения межвидовых различий в микробиотопах между разными видами очковых пеночек, а также анализа зависимости пространственного распределения самцов данного вида от двух других, использовали обобщенные линейные модели (GLM: general linear model).

Таблица 2.4. Результаты корреляционного теста (корреляция Спирмена) между всеми изучаемыми параметрами и количеством песен в записи. Красным выделены значения, для которых $p < 0.05$.

Вид	<i>Ph. magnirostris</i>		<i>Ph. ricketti</i>		<i>Ph. claudiae</i>		<i>Ph. omeiensis</i>		<i>Ph. valentini</i>		<i>Ph. tephrocephalus</i>	
	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p	R	p
Наблюдаемый размер репертуара	0.36	0.05	0.25	0.20	0.44	0.00	0.56	0.00	0.27	0.13	0.60	0.00
Медиана длительности песен, сек	0.13	0.51	0.03	0.88	-0.28	0.08	0.16	0.47	0.21	0.24	-0.11	0.42
Медиана длительности паузы между песнями, сек	0.34	0.07	-0.55	0.00	-0.56	0.00	-0.04	0.84	0.09	0.63	-0.24	0.06
Активность пения (песен / мин)	0.55	0.00	0.63	0.00	0.65	0.00	0.21	0.32	0.18	0.33	0.47	0.00
Частота смены напева	0.21	0.26	0.35	0.07	0.09	0.56	-0.12	0.57	-0.58	0.00	0.09	0.51
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	-0.02	0.91	0.11	0.57	0.18	0.26	-0.01	0.97	-0.40	0.02	0.14	0.29
Индекс линейности S_{LIN}	-0.34	0.07	-0.53	0.00	-0.27	0.09	-0.53	0.01	-0.77	0.00	-0.11	0.40
Индекс постоянства S_{CONS}	-0.17	0.36	-0.56	0.00	0.01	0.95	-0.50	0.01	-0.51	0.00	-0.06	0.62
Индекс стереотипности S	-0.24	0.20	-0.56	0.00	-0.06	0.68	-0.52	0.01	-0.67	0.00	-0.04	0.74
Относительная энтропия RE_1	-0.03	0.88	0.42	0.03	-0.33	0.03	0.49	0.01	0.70	0.00	-0.01	0.94

Глава 3. Большеклювая пеночка (*Ph. magnirostris*)

3.1. Спонтанное пение

Пение большеклювой пеночки состоит из отчетливых дискретных акустических единиц – песен, разделенных паузами. Каждая песня чаще всего представляет собой последовательность из 5 тоновых звуков с незначительной частотной модуляцией или вовсе без таковой (рисунок 3.1). Первый звук – одиночный, в песне он наиболее высокочастотный. Далее следуют две «пары» (второй–третий и четвертый–пятый по счету звуки) сходных звуков. Звуки каждой «пары» на первый взгляд очень похожи, но, тем не менее, четко различаются по частотным параметрам. Характерно прогрессивное снижение основной частоты звуков в песне. Именно, звуки первой «пары» (второй и третий) всегда более низкочастотные, чем первый звук. А частота звуков второй «пары» (четвертый и пятый) ниже, чем у первой.

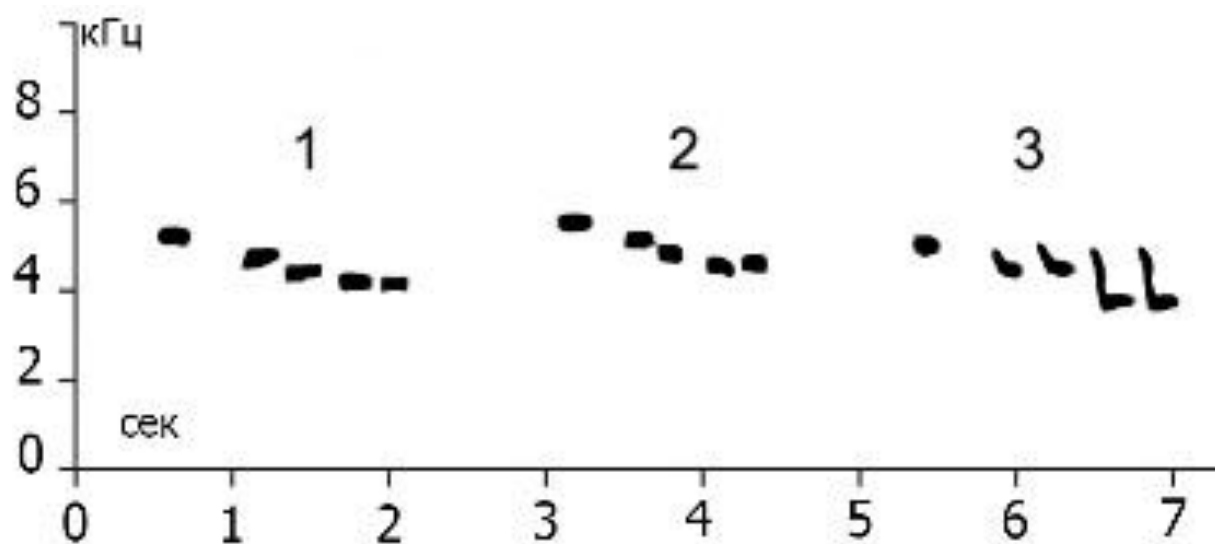


Рисунок 3.1. Три песни большеклювой пеночки

Пение конкретного самца распадается на несколько стереотипных типов песен. Полные размеры индивидуальных репертуаров (суммарно в пении до, во время и после трансляции) варьируют от 4 до 8 типов песен (медиана 7, $n=10$).

Параметры спонтанного пения большеклювой пеночки и пения, инициированного трансляцией записи конспецифичного пения, приведены в таблице 3.1.

В песенных циклах преобладает режим периодической вариативности – частота смены напева варьирует от особи к особи.

Порядок исполнения песен разных типов варьирует от случая к случаю. Об этом говорят низкие значения рассчитанных индексов и высокая энтропия.

Таблица 3.1. Параметры пения большеклювой пеночки до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения. Приведены медианы и разброс значений. Красным выделены параметры, достоверно ($p < 0.05$) меняющиеся в эксперименте: цветом выделены конкретные значения (цифры), меняющиеся по сравнению со спонтанным пением в вокализации во время и/или после экспериментальной трансляции (подробнее см. таблицы 3.2–3.4).

	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	4 (1–7)	5 (3–7)	5 (3–7)
Медиана длительности песен, сек	1.69 (1.62–1.82)	1.69 (1.51–1.84)	1.73 (1.63–1.88)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	6.04 (4.04–10.67)	5.85 (3.51–8.23)	3.71 (2.12–6.22)
Активность пения (песен / мин)	6.87 (4.14–10.14)	8.40 (3.29–13.14)	9.9 (6.73–14.41)
Частота смены напева	0.49 (0.00–0.72)	0.63 (0.30–0.89)	0.65 (0.26–0.96)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	3 (1–4.5)	4 (2–5)	3 (2–5)
Индекс линейности S_{LIN}	0.36 (0.26–1)	0.38 (0.31–0.50)	0.40 (0.24–0.50)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.60 (0.42–1)	0.57 (0.27–0.83)	0.56 (0.43–0.85)
Индекс стереотипности S	0.47 (0.34–1)	0.48 (0.34–0.66)	0.49 (0.34–0.65)
Относительная энтропия RE_1	0.51 (0.00–0.90)	0.55 (0.31–0.69)	0.47 (0.27–0.76)
Количество тресков	0 (0–6)	11 (0–32)	0 (0–5)

3.2. Изменения пения в эксперименте

Во время трансляции мы наблюдали у 9 из 10 самцов ярко выраженную поведенческую реакцию: самцы подлетали и активно перелетали вокруг колонки. Во время перелетов они иногда издавали специфические инструментальные звуки – трески (см. ниже). Количество перелетов варьировало от 0 (для десятого самца, который не проявил такой двигательной

активности) до 55 (медиана 28, $n=10$) с частотой 0–9.2 в минуту (медиана 4.7 в минуту). Во время трансляции других самцов или самок в непосредственной близости от фокального самца мы не наблюдали.

Тем не менее, несмотря на выраженную поведенческую реакцию, мы не выявили статистически значимых различий в спонтанном пении и пении во время трансляции.

Однако, у отдельных самцов увеличилось количество используемых типов песен. Так, самец 2 при спонтанном пении использовал только 1 тип песни, а при включении записи пения конспецифика – 4. Но в целом размеры репертуаров составляют 3–7 типов песен (медиана 5), что не отличается от спонтанного пения.

При сравнении спонтанного пения и пения сразу после завершения трансляции мы выявили различия в следующих параметрах: активность пения и частота смены напева увеличиваются, медиана длительности пауз между песнями и медиана длительности песен уменьшаются. Активность пения и медиана длительности пауз между песнями отрицательно коррелируют между собой (корреляция Спирмена, $p<0.001$, $R=-0.48$). Поэтому неудивительно, что увеличение активности пения происходит одновременно с укорочением пауз между песнями. Корреляции между активностью пения и медианой длительности песен нет (корреляция Спирмена, $p=0.11$).

С применением поправки Бонферрони, различия в двух последних параметрах (медиана длительности пауз между песнями, медиана длительности песен) недостоверны.

Активность пения может быть связана с количеством песен в записи, о чем говорит корреляционный анализ (таблица 2.4). Поэтому для этого параметра мы дополнительно включили в модель GLS количество песен в записи – в качестве еще одного случайного фактора. Однако такое усложнение модели на результаты принципиально не повлияло (таблицы 3.2-3.4).

Таким образом, сразу после выключения записи пения конспецифика у большеклювой пеночки сокращаются паузы между песнями, и увеличивается, по сравнению со спонтанным пением, активность пения и частота смены напева (рисунок 3.2).

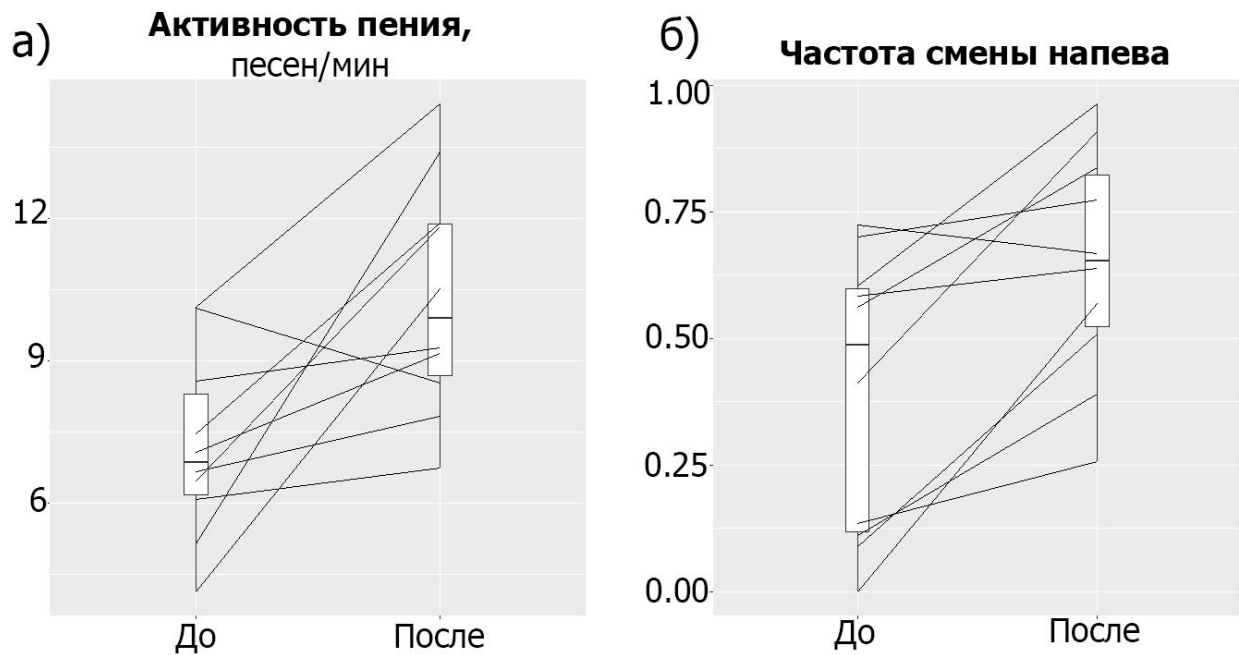


Рисунок 3.2. Различия в активности пения (а) и частоте смены напева (б) между спонтанным пением и пением после трансляции видовой песни. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квартили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Таблица 3.2. Значения статистических тестов при сравнении параметров спонтанного пения и пения во время проигрывания экспериментальной записи. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (т.е. недостоверные с поправкой Бонферрони). Для параметра «количество тресков» приведены значения моделей GLMM, анализируемыми параметрами в которых были (1) только трески и (2) трески и все изученные параметры пения (*Все параметры*). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение во время трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	<i>V</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	1.25	0.226	7.50	0.302	0.74	0.459	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-0.77	0.449	27.00	0.636	-0.05	0.958	0.72	0.471
Медиана длительности паузы между песнями, сек	-0.78	0.448	33.00	0.625	-0.48	0.632		
Активность пения (песен / мин)	0.57	0.575	21.00	0.557	0.58	0.565		
Частота смены напева	1.88	0.076	12.00	0.131	0.59	0.555		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	1.47	0.159	10.50	0.172	1.03	0.305		
Индекс линейности S_{LIN}	-0.68	0.507	24.00	0.906	-0.18	0.859		
Индекс постоянства S_{CONS}	-1.43	0.169	40.00	0.232	-0.35	0.728		
Индекс стереотипности S	-0.51	0.614	37.00	0.375	-0.27	0.787		
Относительная энтропия RE_1	0.42	0.676	25.00	0.846	0.11	0.910		
Количество тресков	3.12	0.006	1.50	0.015	7.61	<0.001	5.02	<0.001

Таблица 3.3. Значения статистических тестов при сравнении параметров спонтанного пения и пения сразу после выключения трансляции. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$. См. также пояснение к таблице 3.2. В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр								
Наблюдаемый размер репертуара	-1.30	0.210	21	0.265	-0.74	0.459	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	-1.38	0.183	40	0.241	-0.06	0.951	-1.04	0.297
Медиана длительности паузы между песнями, сек	4.37	<0.001	0	0.002	2.06	0.040		
Активность пения (песен / мин)	-3.29 (-3.67)	0.004 (0.002)	51	0.014	-2.38	0.017		
Частота смены напева	-3.97	0.001	53	0.006	-0.79	0.427		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	-1.47	0.158	22	0.201	-0.66	0.507		
Индекс линейности $SLIN$	1.14	0.267	17	0.308	0.23	0.820		
Индекс постоянства S_{CONS}	1.64	0.119	18	0.375	0.23	0.817		
Индекс стереотипности S	-1.54	0.140	17	0.322	0.23	0.819		
Относительная энтропия RE_1	-0.21	0.833	33	0.625	-0.04	0.970		
Количество тресков	0.16	0.878	5	0.583	0.24	0.808		

Таблица 3.4. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения во время трансляции и пения после выключения трансляции. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (т.е. недостоверные с поправкой Бонферрони). См. также пояснение к таблице 3.2. В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Пение во время VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр								
Наблюдаемый размер репертуара	0.00	1.000	12	0.824	0.00	1.000	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-2.19	0.042	52	0.010	-0.11	0.909	-0.32	0.747
Медиана длительности паузы между песнями, сек	2.85	0.011	4	0.014	1.59	0.111		
Активность пения (песен / мин)	-3.41 (-3.09)	0.003 0.006	52	0.010	-1.82	0.069		
Частота смены напева	-1.19	0.250	38	0.322	-0.21	0.832		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	0.97	0.345	12	0.388	0.37	0.714		
Индекс линейности S_{LIN}	0.48	0.640	15	0.726	0.05	0.960		
Индекс постоянства S_{CONS}	-0.65	0.527	32	0.695	-0.12	0.907		
Индекс стереотипности S	-0.75	0.463	29	0.922	-0.04	0.967		
Относительная энтропия RE_1	0.50	0.626	24	0.770	0.08	0.940		
Количество тресков	3.18	0.005	0	0.014	830.20	<0.001		

3.3. Свисты и трески

В дефинитивном акустическом репертуаре большеклювой пеночки, помимо песен, имеется еще как минимум 2 типа сигналов: свисты и трески.

Свисты (рисунок. 3.3 а) – тоновые звуки, относящиеся к категории позывок. Для свистов характерна восходящая частотная модуляция. Длительность свиста в среднем 0.56 сек, средняя минимальная частота 3.30 кГц, средняя максимальная частота – 6.09 кГц ($n=10$). Каждый свист состоит из двух посылок – короткой низкочастотной и длинной. Средняя длительность короткого звука 0.22 сек, средняя минимальная частота – 3.28 кГц, средняя максимальная частота – 3.56 кГц ($n=10$). Для длинного звука эти значения, соответственно: 0.29 сек, 4.48 кГц, 6.09 кГц ($n=10$). Свисты издавали как самцы, так и (в других ситуациях) самки. Из 10 экспериментальных особей, свисты зафиксированы у 7. Из них 1 самец издавал свисты только до эксперимента (т.е. при спонтанном пении). Из оставшихся 6 самцов 1 не издавал свисты во время спонтанного пения, а начал их издавать только во время проигрывания записи видового пения. После трансляции 4 пеночки продолжили издавать свисты. Достоверных различий в количестве свистов до и во время трансляции не выявлено (GLS, $p > 0.05$). Количество свистов приведено в таблице 3.5.

Трески (рисунок 3.3 б) – инструментальные (т.е. издаваемые без участия голосового аппарата) шумовые сигналы. Издаются трески во время перелетов, по всей видимости с помощью крыльев. Длительность тресков варьирует от 0.05 сек до 0.41 сек (медиана 0.25 сек, $n=10$). Во время спонтанного пения трески периодически издавали только 4 самца. Во время трансляции трески издавали уже 8 самцов, а их количество возросло (рисунок. 3.4 а, таблицы 3.2, 3.5). После завершения трансляции трески издавали только 2 самца, их количество снизилось (рисунок 3.4 б, таблицы 3.4-3.5). Таким образом, мы наблюдали тенденцию к изменению количества тресков в зависимости от ситуации. Общая тенденция к повышению числа перелетов с тресками во время трансляции вполне отчетлива (рисунок 3.4). Количество тресков приведено в таблице 3.5.

Таким образом, у большеклювой пеночки не происходит выраженных изменений в пении во время трансляции пения конспецифика. Однако у них значительно возрастает количество тресков. А сразу после экспериментальной

трансляции самцы в целом начинают петь чаще (увеличивается активность пения и сокращаются паузы между песнями), а также чаще меняют напев.

Таблица 3.5. Количество свистов и тресков, издаваемых большеклювыми пеночками в разных ситуациях.

Самец	Количество свистов			Количество тресков		
	Спонтанное пение	Во время шэйбэка	После шэйбэка	Спонтанное пение	Во время шэйбэка	После шэйбэка
1	0	19	1	0	18	5
2	0	0	0	0	19	0
3	0	0	0	0	1	0
4	55	8	0	6	12	3
5	0	0	0	0	0	0
6	82	15	8	0	3	0
7	7	6	13	0	10	0
8	8	5	3	1	25	0
9	9	4	0	1	32	0
10	14	0	0	1	0	0

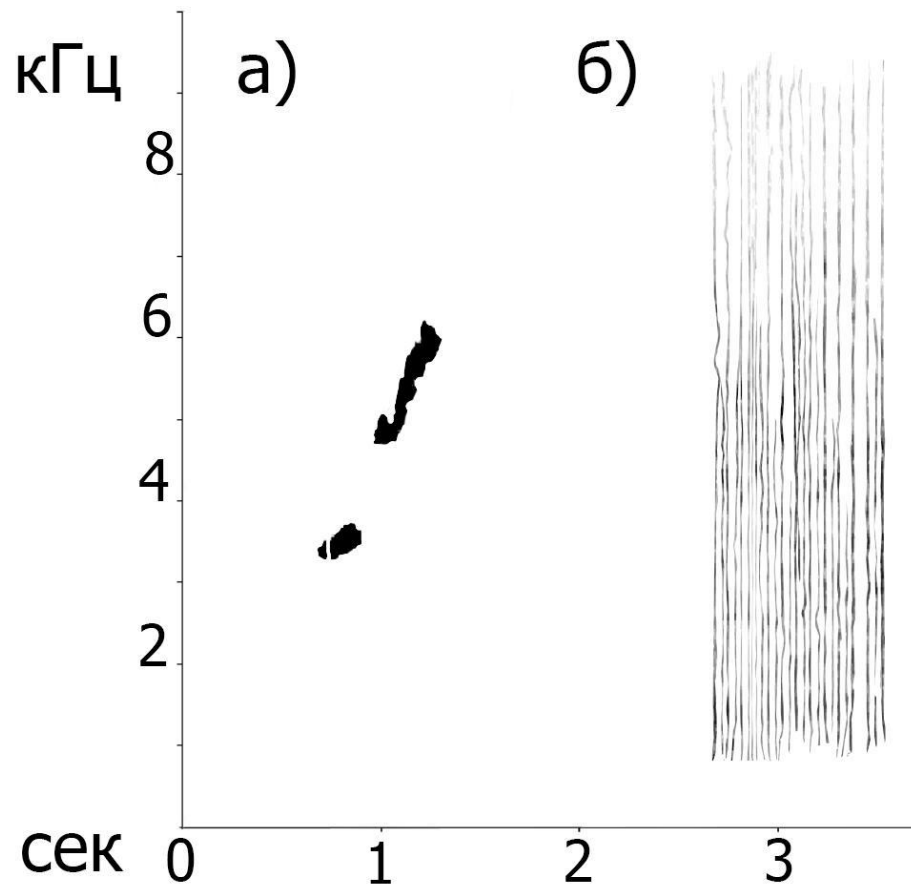


Рисунок 3.3. Акустические сигналы большеклювой пеночки: а) свисты, б) трески. Из: Kolesnikova et al., 2019.

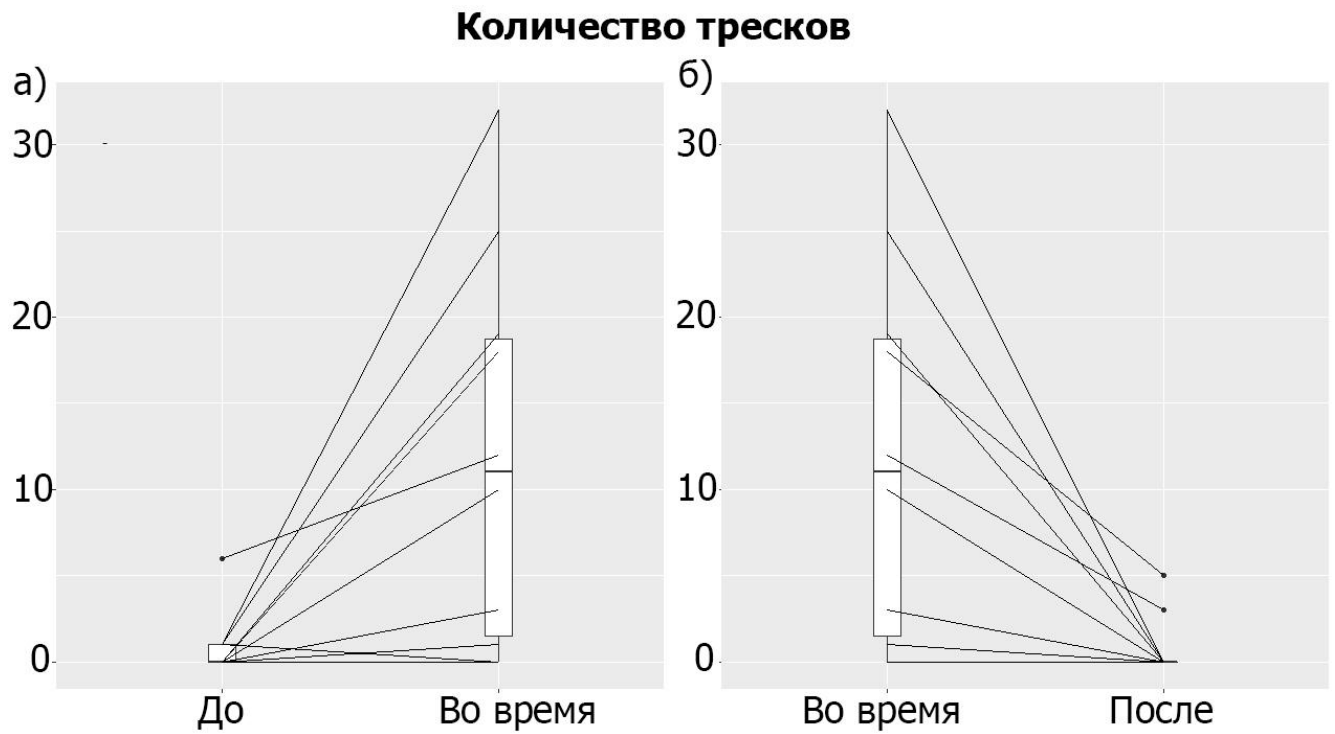


Рисунок 3.4. Изменение количества издаваемых тресков в зависимости от ситуации: а) во время спонтанного пения и во время экспериментальной трансляции, б) во время и после трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квантили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Глава 4. Пеночка Слейтера (*Ph. ricketti*)

4.1. Спонтанное пение

Пение пеночки Слейтера также состоит из отчетливых дискретных акустических единиц – песен, разделенных паузами. В песнях этого вида присутствуют 7–9 тоновых звуков, относящихся к 4–5 различным типам. Песня практически всегда начинается высоким и очень коротким звуком («вступление»). Далее идут 2–3 звука одного типа (или двух схожих типов), затем 2–3 звука – другого (-их). По особенностям частотной модуляции звуки разнообразны. Модуляция может быть восходящей, нисходящей, либо иметь V-образную огибающую. Однако завершается песня всегда нисходящим звуком (рисунок 4.1).

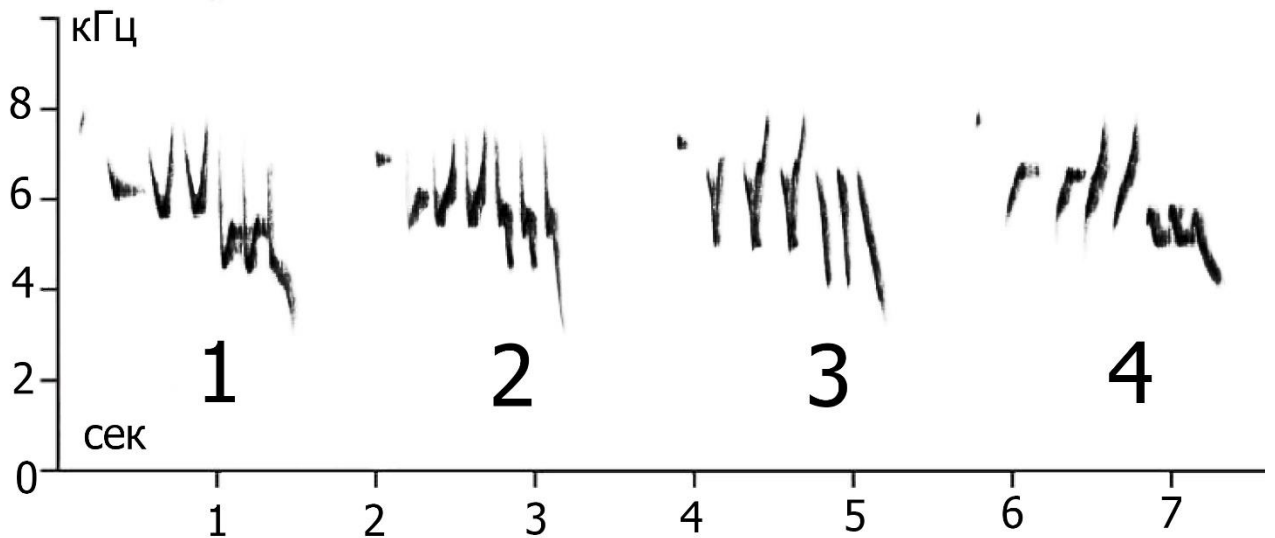


Рисунок 4.1. Четыре песни пеночки Слейтера.

Пение конкретного самца распадается на несколько стереотипных типов песен. Суммарные размеры индивидуальных репертуаров (включая пение до, во время и после трансляции) варьируют от 2 до 9 типов песен (медиана 7, $n=9$).

Параметры пения пеночки Слейтера до, во время и после трансляции экспериментальной записи подробно представлены в таблице 4.1.

Режим вариативности пения схож с таковым большеклювой пеночки: частота смены напева варьирует от 0 (самец на протяжении всего времени исполнял только 1 тип песни) до 0.85 ($n=9$).

Песенные циклы у пеночки Слейтера неупорядоченные. Это показывают низкие значения индексов и высокая энтропия.

Пеночки Слейтера также используют трески. Однако, в отличие от большеклювых пеночек, издают они эти звуки крайне редко. Мы зафиксировали всего 2 единичных треска от разных самцов, не включенных в исследование. Каким образом они издают трески – с помощью крыльев или вокально – установить не удалось.

Таблица 4.1. Параметры пения пеночки Слейтера до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения. Приведены медианы и разброс значений. Красным выделены параметры, достоверно ($p < 0.05$) меняющиеся в эксперименте: цветом выделены конкретные значения (цифры), меняющиеся по сравнению со спонтанным пением в вокализации во время и/или после экспериментальной трансляции.

	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	5 (1–9)	6 (2–8)	5 (1–8)
Медиана длительности песен, сек	1.51 (1.36–1.73)	1.46 (1.37–1.75)	1.51 (1.40–1.78)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	3.66 (2.22–11.64)	4.04 (3.61–10.94)	2.22 (1.61–4.86)
Активность пения (песен / мин)	11.65 (7.85–15.49)	9.67 (6.55–10.91)	15.16 (8.14–18.26)
Частота смены напева	0.50 (0.00–0.85)	0.56 (0.05–0.72)	0.87 (0.17–1)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	3 (1–4)	4 (1–4.5)	3 (1–4)
Индекс линейности S_{LIN}	0.44 (0.33–1)	0.32 (0.29–0.50)	0.38 (0.27–1)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.58 (0.50–1)	0.54 (0.41–0.95)	0.49 (0.37–1)
Индекс стереотипности S	0.52 (0.43–1)	0.43 (0.36–0.72)	0.41 (0.35–1)
Относительная энтропия RE_1	0.34 (0.00–0.81)	0.48 (0.25–0.65)	0.50 (0.00–0.83)

4.2. Изменения пения в эксперименте

Во время трансляции у всех 9 самцов мы наблюдали выраженную поведенческую реакцию: птицы подлетали и активно перемещались вокруг колонки. Количество перелетов варьировало от 1 до 27 (медиана 10, $n=9$) с частотой 0.2–5.4 перелета в минуту (медиана 2.0 перелета в минуту). Другие особи, кроме фокального самца, во время трансляции замечены не были.

Во время трансляции пения конспецифика у самцов пеночки Слейтера достоверно увеличилось разнообразие пения (таблица 4.2, рисунок 4.2.). Также мы выявили сокращение активности пения и индексов стереотипности и постоянства, однако это различия не дотягивают до достоверных с учетом поправки Бонферрони. Кроме того, результат с уменьшением активности пения мы склонны считать артефактом. Дело в том, что: 1) «связанный» параметр – длительность пауз между песнями (корреляция Спирмена, $p < 0.001$, $R = -0.48$) – не изменился и 2) после включения экспериментальной записи самцы сразу замолкали, подлетали к динамику, и начинали петь (отвечать) лишь через некоторое время: в результате усреднённое количество песен в минуту (т.е. активность пения) сокращалось.

При сравнении пения сразу после трансляции со спонтанным пением различия оказались еще более выражены. Помимо изменения разнообразия пения и двух индексов, мы зафиксировали также увеличение частоты смены напева, активности пения и индекса линейности, а также сокращение длительностей пауз между песнями (таблица 4.3, 4.4).

В данной выборке медианна длительности пауз между песнями и активность пения коррелируют с количеством песен в записи (таблица 2.4). Поэтому для этих параметров мы дополнительно включили в модель GLS количество песен в записи в качестве еще одного случайного фактора. Такое усложнение модели на результаты принципиально не повлияло (таблицы 4.2-4.4).

Таким образом, у пеночки Слейтера в ответ на проигрывание пения конспецифика увеличивается разнообразие пения. При этом пение становится менее упорядоченным, т.е. разные типы песен исполняются в более хаотичном порядке, чем до трансляции. Сразу после эксперимента самцы начинают петь чаще (увеличивается активность пения и сокращаются паузы между песнями) и увеличивают частоту смены напева. Говоря об упорядоченности пения, следует отметить, что экспериментальная трансляция никак не повлияла на значение относительной энтропии. Между тем, этот параметр является более точным,

особенно для видов с небогатыми репертуарами, такими как пеночка Слейтера. Поэтому реальность выявленного тренда к увеличению упорядоченности пения мы склонны поставить под сомнением.

Таким образом, мы заключаем, что в ответ на трансляцию видовой песни самцы пеночек Слейтера: (1) увеличивают разнообразие пения, (2) чередуют песни, возможно, более случайно, (3) увеличивают частоту смены напева и (4) увеличивают интенсивность (активность) пения. Причем наиболее заметные изменения в пении происходят сразу после завершения трансляции, а не во время нее (рисунки 4.2, 4.3).

Таблица 4.2. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и во время трансляции конспецифичного пения самцам пеночки Слейтера. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение во время трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	0.83	0.419	7	0.527	0.51	0.612	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	-1.59	0.133	35	0.164	-0.05	0.958	-0.14	0.893
Медиана длительности паузы между песнями, сек	0.93	0.369	14	0.359	0.31	0.758		
Активность пения (песен / мин)	-2.52 (-3.41)	0.023 (0.004)	40	0.039	-1.29	0.197		
Частота смены напева	0.52	0.609	14	0.624	0.11	0.916		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	4.47	<0.001	0	0.020	1.03	0.302		
Индекс линейности S_{LIN}	-1.95	0.069	37	0.097	-0.36	0.717		
Индекс постоянства S_{CONS}	-2.57	0.021	26	0.052	-0.12	0.908		
Индекс стереотипности S	-2.55	0.022	43	0.012	-0.23	0.821		
Относительная энтропия RE_1	1.34	0.200	8	0.098	0.39	0.697		

Таблица 4.3. Значения статистических тестов при сравнении параметров спонтанного пения и пения сразу после трансляции конспецифичного пения самцам пеночки Слейтера. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	0.27	0.788	8	0.672	0.21	0.833	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	-0.68	0.504	29	0.496	-0.04	0.972	-0.73	0.463
Медиана длительности паузы между песнями, сек	2.25 (2.32)	0.039 (0.034)	0	0.004	2.32	0.020		
Активность пения (песен / мин)	-3.35 (-2.41)	0.004 (0.029)	42	0.020	-1.97	0.049		
Частота смены напева	-3.40	0.004	45	0.004	-0.88	0.381		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	-2.86	0.011	15	0.054	-0.71	0.480		
Индекс линейности S_{LIN}	4.54	<0.001	0	0.022	0.17	0.863		
Индекс постоянства S_{CONS}	1.01	0.328	7	0.272	0.16	0.871		
Индекс стереотипности S	2.05	0.057	6	0.107	0.17	0.867		
Относительная энтропия RE_1	-1.34	0.199	28	0.183	-0.38	0.703		

Таблица 4.4. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения во время трансляции и пения сразу после трансляции конспецифичного пения самцам пеночки Слейтера. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Пение во время трансляции VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	1.42	0.174	4	0.202	0.72	0.473	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	-3.20	0.006	34	0.030	-0.09	0.930	-0.87	0.385
Медиана длительности паузы между песнями, сек	2.90 (3.02)	0.010 (0.008)	0	0.004	2.61	0.009		
Активность пения (песен / мин)	-4.77 (-4.79)	0.000 (0.000)	45	0.004	-3.23	0.001		
Частота смены напева	-2.88	0.011	43	0.012	-0.78	0.437		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	1.89	0.077	0	0.174	0.33	0.742		
Индекс линейности S_{LIN}	-0.92	0.372	29	0.496	-0.19	0.849		
Индекс постоянства S_{CONS}	0.29	0.774	22	1.000	0.05	0.962		
Индекс стереотипности S	-0.40	0.695	26	0.734	-0.06	0.952		
Относительная энтропия RE_1	0.03	0.975	22	1.000	0.01	0.993		

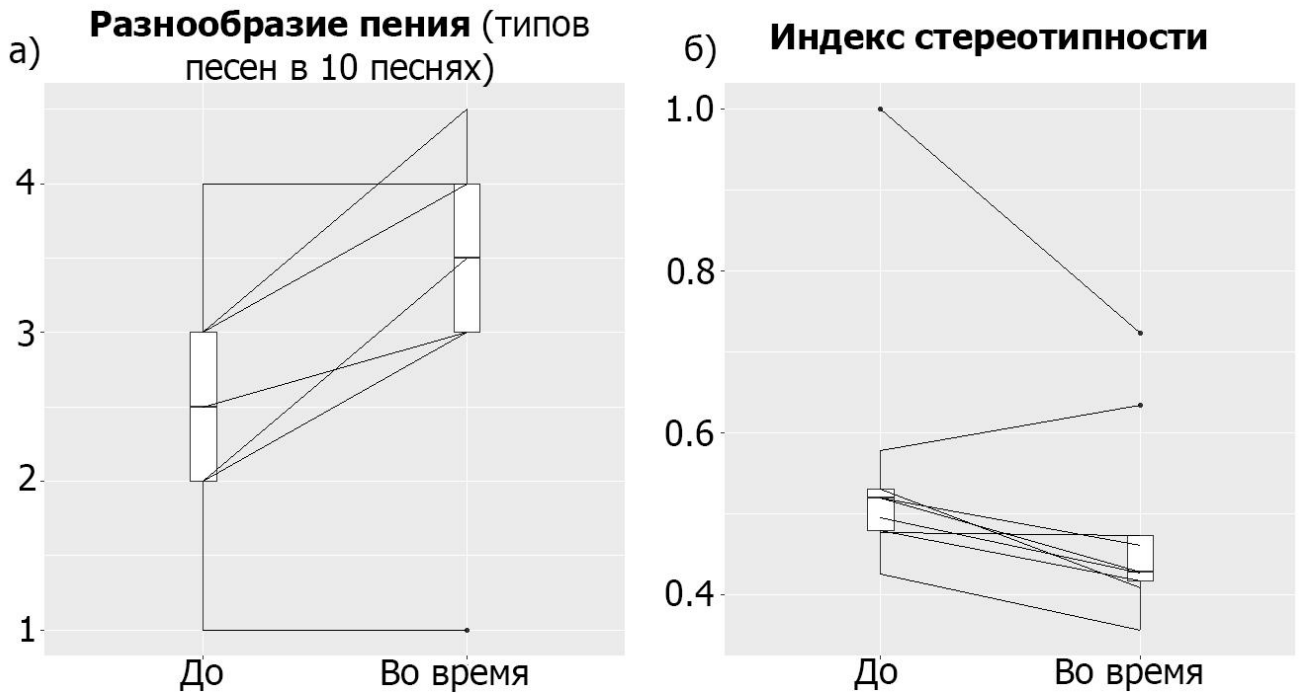


Рисунок 4.2. Различия в разнообразии пения (а) и индексе стереотипности (б) между спонтанным пением и пением во время трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квартили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

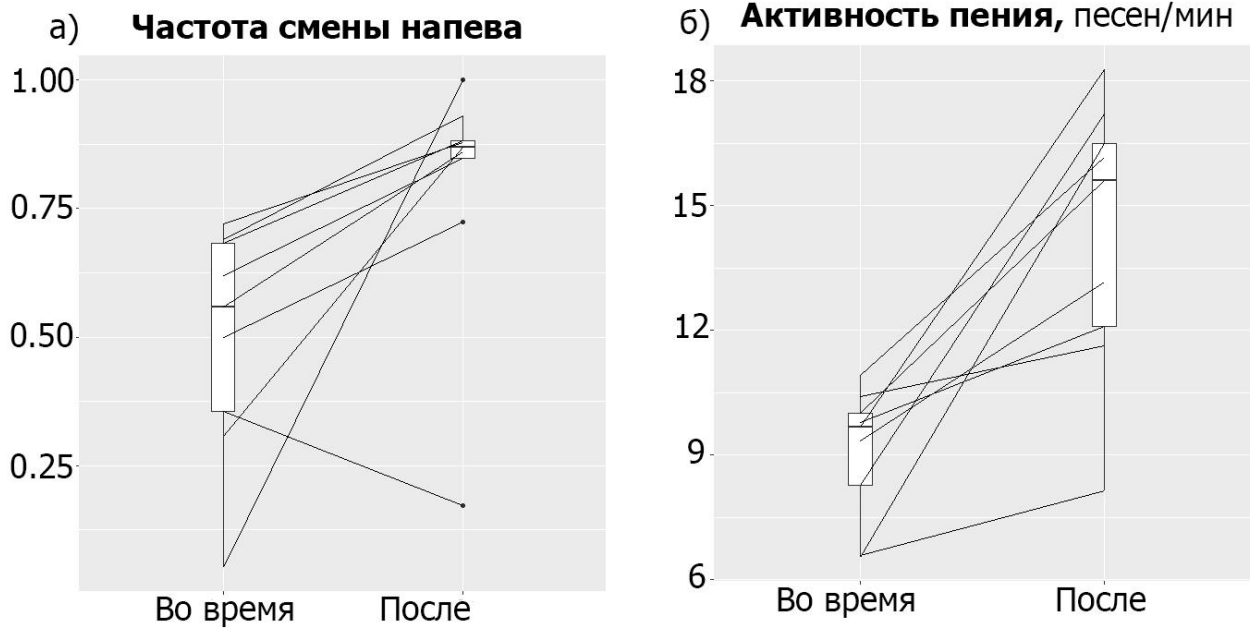


Рисунок 4.3. Различия в частоте смены напева (а) и активности пения (б) между пением во время и после трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квантили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Глава 5. Пеночка Клаудии (*Ph. claudiae*)

5.1. Спонтанное пение

Как и у предыдущих двух видов, пение пеночки Клаудии состоит из отчетливых дискретных акустических единиц – песен, разделенных паузами. Каждая песня состоит из 3–5 слогов. Каждый слог, в свою очередь, включает 1–3 звука (рисунок 5.1). Звуки тоновые, но очень разнообразные по особенностям частотной модуляции. Модуляция может быть восходящей, нисходящей, или иметь V-образную, Л-образную, N-образную и т.д. огибающую. Каждая песня, как правило, состоит из слогов одного типа. Но некоторые песни могут начинаться с отдельного звука – вступления (таковые все песни, изображенные на рисунке 5.1).

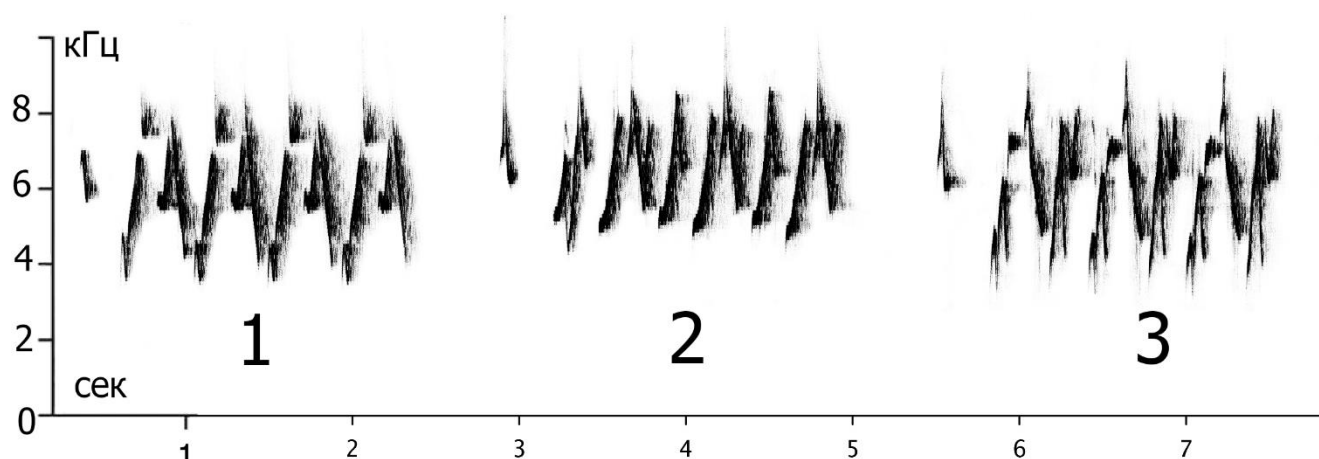


Рисунок 5.1. Три песни пеночки Клаудии

Пение конкретного самца распадается на несколько стереотипных типов песен. Полные размеры индивидуальных репертуаров (включая спонтанное

пение и пение во время и после трансляции) варьируют в широких пределах – от 3 до 33 типов песен (медиана 15, $n=14$). Но репертуары спонтанного пения меньше и включают всего 2–11 типов песен (медиана 3, $n=14$). Параметры пения пеночки Клаудии до, во время и после трансляции экспериментальной записи подробно представлены Таблице 5.1.

Порядок исполнения разных типов песен в составе песенного цикла варьирует от случая к случаю. Об этом говорят низкие значения рассчитанных индексов и высокая энтропия.

Таблица 5.1. Параметры пения пеночки Клаудии до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения. Приведены медианы и разброс значений. Красным выделены параметры, достоверно ($p < 0.05$) меняющиеся в эксперименте: цветом выделены конкретные значения (цифры), меняющиеся по сравнению со спонтанным пением в вокализации во время и/или после экспериментальной трансляции.

	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	3 (2–11)	11 (3–18)	5 (2–14)
Медиана длительности песен, сек	1.84 (1.72–2.37)	1.79 (1.29–4.44)	1.86 (1.55–2.15)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	7.29 (2.08–12.28)	2.92 (1.76–6.76)	5.46 (1.87–12.86)
Активность пения (песен / мин)	5.36 (2.74–16.37)	10.64 (6.39–15.85)	9.86 (5.32–15.78)
Частота смены напева	0.49 (0.34–0.76)	0.47 (0.22–0.94)	0.40 (0.18–0.95)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	3 (2–5)	4 (2–7.5)	4 (2–6)
Индекс линейности S_{LIN}	0.45 (0.27–0.50)	0.33 (0.21–0.63)	0.38 (0.27–0.67)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.57 (0.33–0.72)	0.61 (0.32–0.80)	0.65 (0.40–0.83)
Индекс стереотипности S	0.49 (0.30–0.61)	0.48 (0.29–0.68)	0.54 (0.34–0.74)
Относительная энтропия RE_1	0.84 (0.26–0.98)	0.37 (0.14–0.86)	0.42 (0.18–0.89)

5.2. Изменения пения в эксперименте

Во время проигрывания записи видового пения мы наблюдали у всех самцов ярко выраженную поведенческую реакцию: самцы подлетали и активно перелетали вокруг колонки. Количество перелетов варьировало от 8 до 60 (медиана 44, $n=14$) с частотой 0.4–8.1 в минуту (медиана 4.5 в мин, $n=14$). Во время трансляции мы не наблюдали других птиц, кроме фокальной, на данном участке.

Мы выявили четкие различия между спонтанным пением и пением во время трансляции (таблица 5.2). Во время трансляции у пенок Клавдии увеличивается активность пения (рисунок 5.2, а) и наблюдаемый размер репертуара (рисунок 5.2, б), и одновременно сокращаются паузы между песнями и уменьшается энтропия (рисунок 5.3, а). Активность пения и медиана длительностей пауз между песнями отрицательно коррелируют между собой (корреляция Спирмена, $p < 0.001$, $R = -0.81$), поэтому неудивительно, что изменения затронули оба этих параметра. Наблюдаемый размер репертуара и относительная энтропия первого порядка также обратно связаны между собой (корреляция Спирмена, $p < 0.001$, $R = -.57$).

При сравнении спонтанного пения и пения сразу после завершения трансляции сохраняются различия в наблюдаемом размере репертуара. Также есть некоторые различия в активности пения и энтропии, однако они недостоверны с применением поправки Бонферрони (таблица 5.3).

При сравнении пения во время трансляции и пения сразу после ее завершения мы выявили достоверные различия в медианных длительностях пауз между песнями (рисунок 5.3, б) и в индексах постоянства и стереотипности. Однако различия в последних двух параметрах недостоверны с применением поправки Бонферрони (таблица 5.4).

Наблюдаемый размер репертуара, медианная длительность пауз между песнями и активность пения в нашей выборке были скоррелированы с количеством песен в записи (таблица 2.4). Поэтому для этих параметров мы дополнительно включили в модель GLS количество песен в записи – в качестве еще одного случайного фактора. Однако, результаты от этого принципиально не поменялись (таблицы 5.2–5.4).

Таким образом, при включении записи пения конспецифика в пении пенок Клавдии возрастает количество используемых типов песен (размер наблюдаемого репертуара) и активность пения. При этом пение становится более упорядоченным, что иллюстрирует сокращение относительной энтропии первого порядка. Изменение синтаксиса в пении пенок Клавдии наглядно

представлено на рисунке 5.4. Сразу после завершения трансляции большинство изменений в пении сохраняется, но активность пения начинает постепенно уменьшаться, о чем говорит увеличение медианных длительностей пауз между песнями.

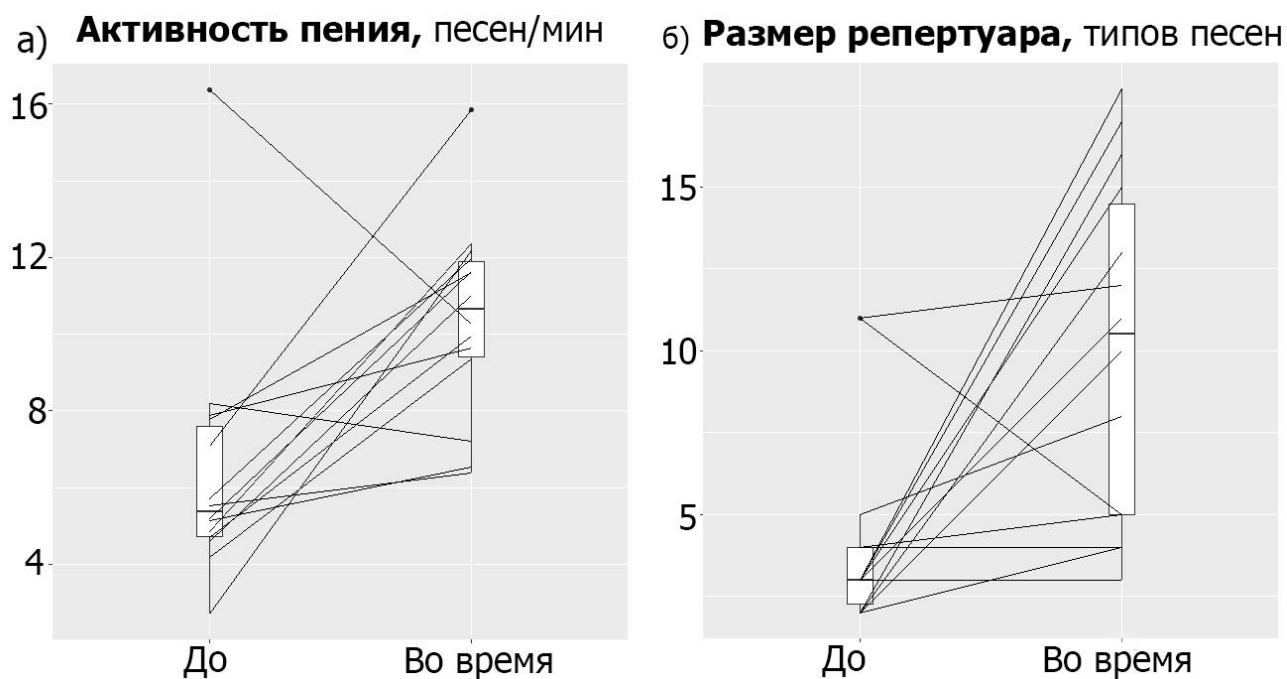


Рисунок 5.2. Различия в активности пения (а) и наблюдаемом размере репертуара (б) между спонтанным пением и пением во время трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квантили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

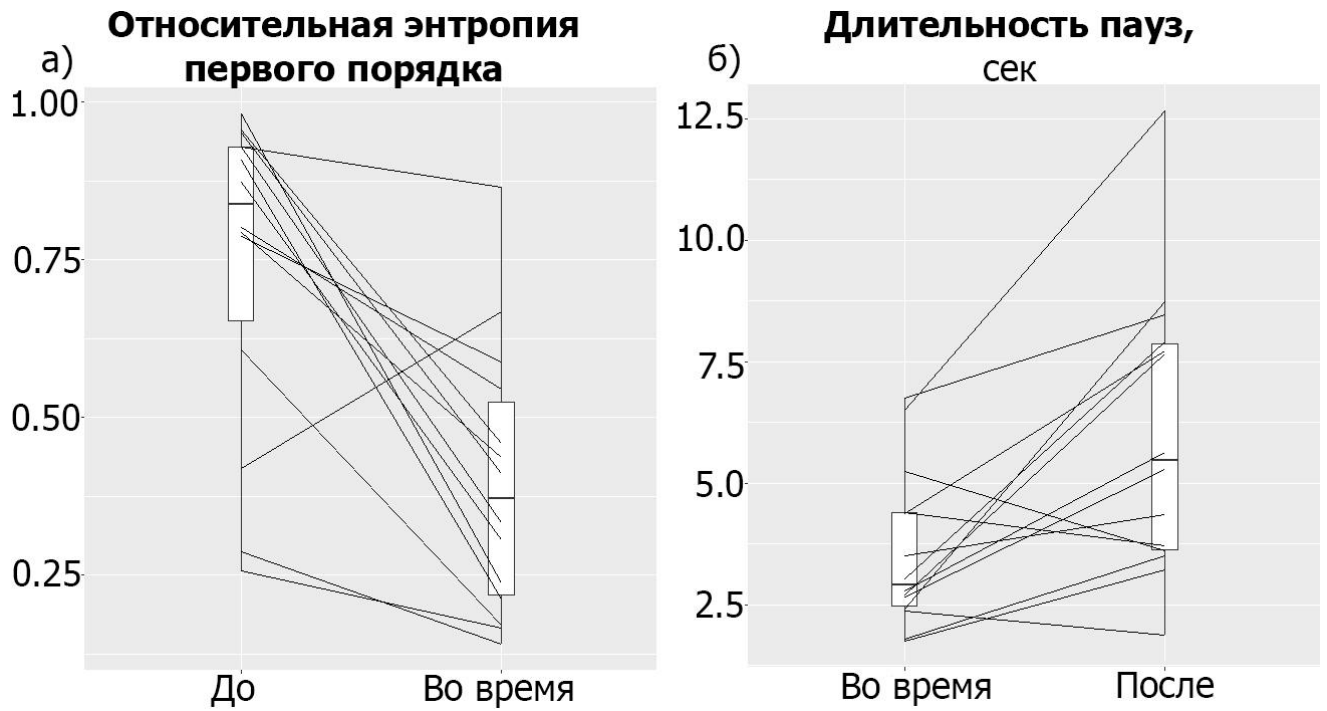


Рисунок 5.3. Различия: а) в относительной энтропии первого порядка между спонтанным пением и пением во время трансляции; б) в длительности пауз между пением во время трансляции и пением сразу после завершения трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квантили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

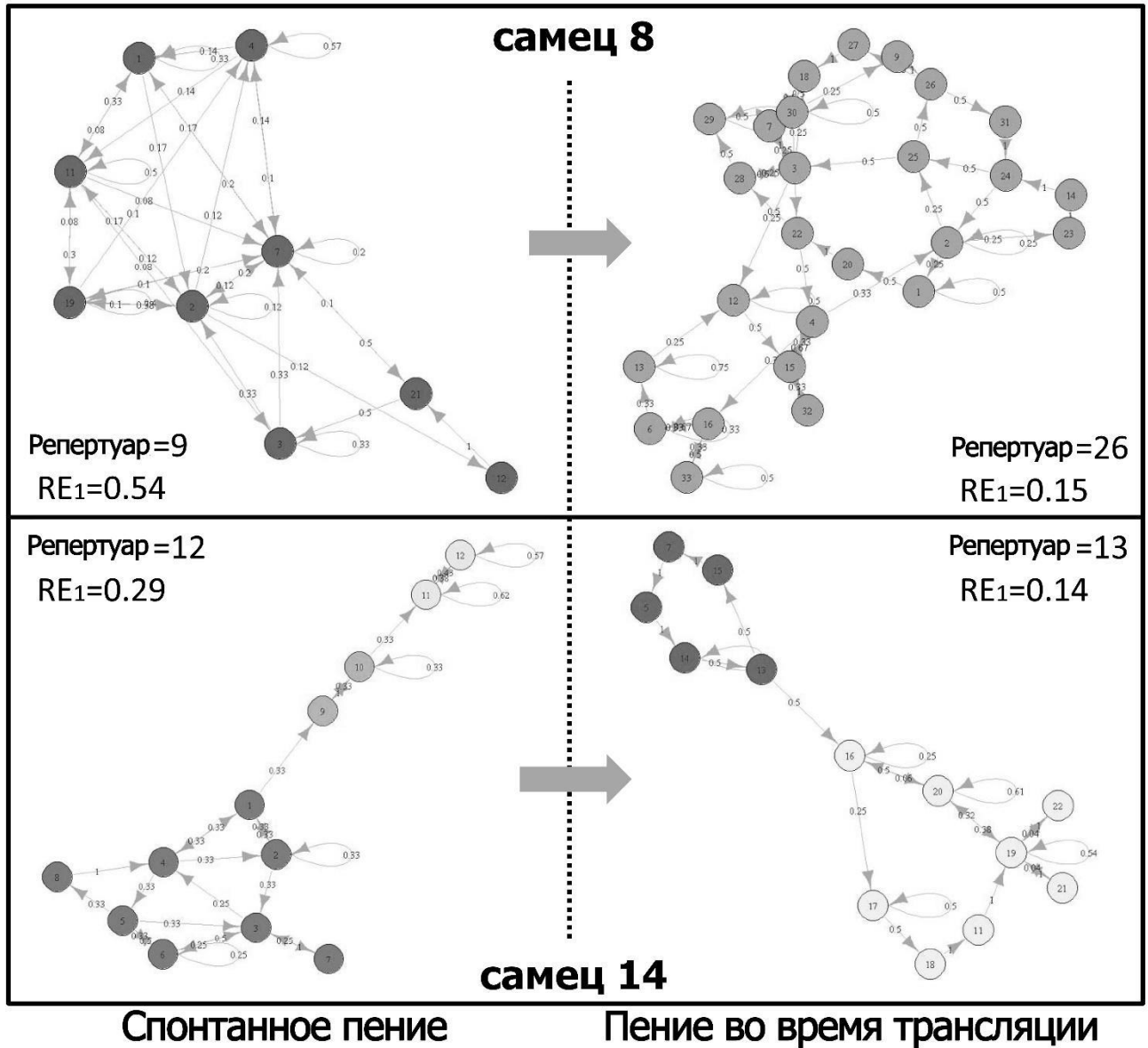


Рисунок 5.4. Переходы между разными типами песен (круги) у двух самцов пеночки Клаудии (8 и 14). Разница между спонтанным пением и пением во время проигрывания трансляции. Круги с цифрами показывают типы песен. Переходы показаны стрелками, а цифры показывают наблюдаемые переходные вероятности. Для каждого самца приведен размер репертуара спонтанного пения, а также значения относительной энтропии (RE₁). Из: Ораев et al., 2019, с изменениями.

5.3. Общие песни

Совокупный репертуар изученных 14 самцов включал 107 типов песен. Из них 42 типа песен – общие, т.е. встречались у 2-х и более самцов, а 65 остальных типов песен – индивидуальные, т.е. встречались только у одного самца. Распределение общих типов песен не отличалось от случайного, основанного на предположении, что все типы песен с одинаковой вероятностью встречаются как во время спонтанного пения, так и в пении во время экспериментальной трансляции ($\chi^2 = 28.51$, $p \gg 0.05$, $n=42$). Из 42 общих типов песен, 23 встречались, как и во время спонтанного пения, так и при пении во время трансляции, 5 общих типов песен встречались только при спонтанном пении, 14 – только во время трансляции. Это говорит о том, что в пении пеночек Клаудии нет специальных типов песен, используемых только в территориальных взаимодействиях. Увеличение наблюдаемого репертуара в ответ на проигрывание пения конспецифика происходит за счет тех же самых типов песен, которые этот вид использует и в спонтанном пении.

5.4. Песни с пониженной амплитудой

При включении записи пения конспецифика 8 из 14 самцов резко снижали амплитуду некоторых, иногда всех, песен. Самцы исполняли тихие песни на всем протяжении трансляции. Измерить численное значение амплитуды пения не представлялось возможным, т.к. самцы постоянно меняли местоположение и, как следствие, менялось расстояние до микрофона. Мы определяли тихие песни только качественно – на слух. В данном случае это не составляло большого труда, так как тихие песни значительно отличались по амплитуде от обычных «громких».

При спонтанном пении песни всех самцов звучали громко и были слышны на расстоянии не менее 20 м. При включении трансляции пение часто

становилось значительно тише и слышалось только с расстояния 5–7 метров. Сразу после завершения трансляции самцы некоторое время пели с пониженной амплитудой, однако амплитуда постепенно нарастала и примерно через 10 песен после завершения трансляции достигала своего максимума, характерного для спонтанного пения.

Мы обнаружили ряд закономерностей между использованием тихих песен и прочими параметрами. Самцы, исполняющие песни с пониженной амплитудой, совершали больше перелетов (тест Манн-Уитни, $Z=-2.19$, $p=0.028$). Активность пения во время трансляции у самцов, исполняющих тихие песни, была выше, чем у прочих особей (рисунок 5.5). Далее, у самцов, исполняющих тихие песни, увеличение активности пения и размера наблюдаемого репертуара было выражено сильнее, чем у самцов, не исполняющих низкоамплитудные песни (рисунок 5.5). На основе этих данных можно предполагать, что тихие пеночки у пеночки Клаудии играют роль в территориальном поведении.

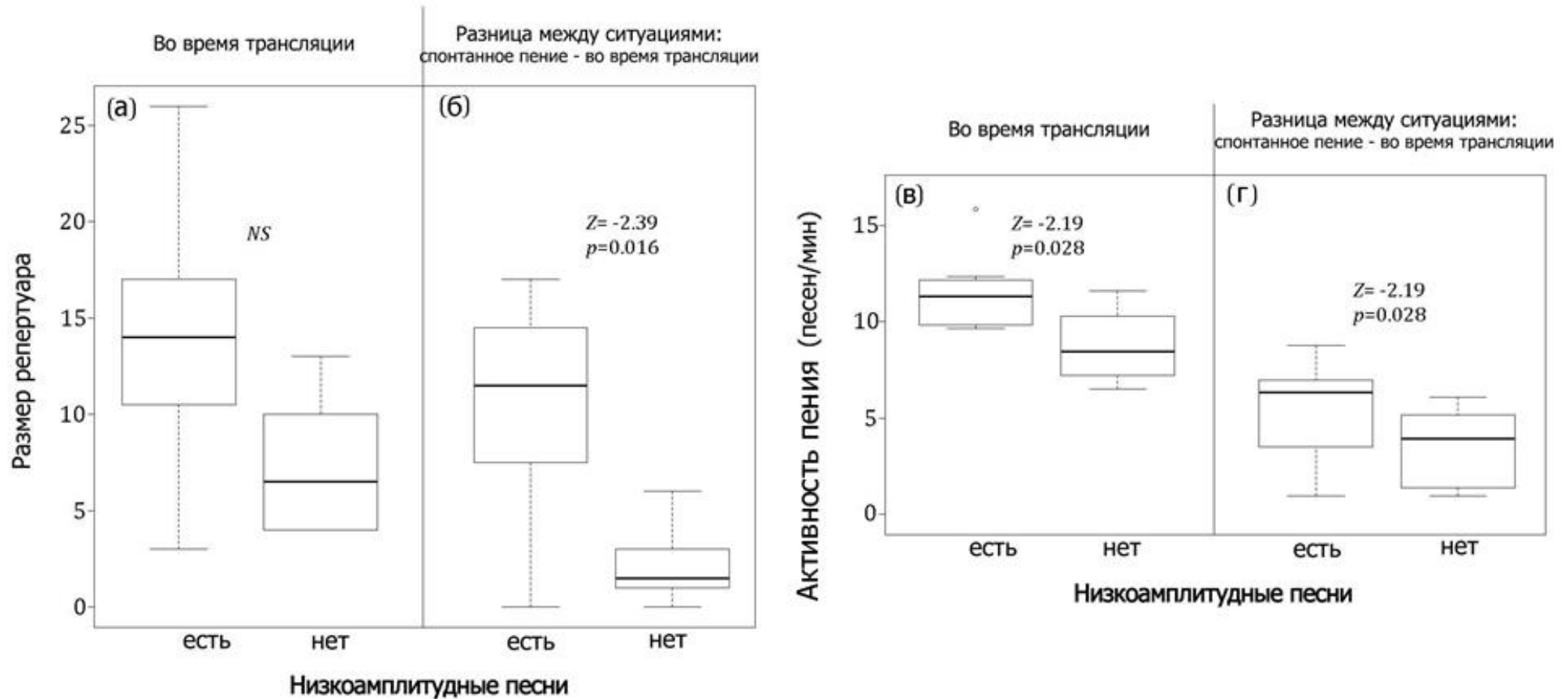


Рисунок 5.5. Изменения в пении у самцов, исполняющих низкоамплитудные песни («есть», $n=8$) и не исполняющих низкоамплитудные песни («нет», $n=6$). Медианы и межквартильные диапазоны показывают: а) наблюдаемый размер репертуара в пении во время трансляции, б) относительную разницу в наблюдаемом размере репертуара между спонтанным пением и пением во время трансляции, в) активность пения во время трансляции, г) относительную разницу в активности пения между спонтанным пением и пением во время трансляции. Значения Z и p (тест Манн-Уитни) даны при $p < 0.05$.

Таблица 5.2. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и во время трансляции конспецифичного пения самцам пеночки Клаудии. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение во время трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	<i>V</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	3.35 (2.43)	0.003 (0.022)	5	0.009	5.72	0.000	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-1.84	0.078	76	0.153	-0.20	0.839	3.45	0.001
Медиана длительности паузы между песнями, сек	-4.34 (-5.04)	0.000 (0.000)	100	0.001	-4.05	0.000		
Активность пения (песен / мин)	3.53 (2.66)	0.002 (0.013)	10	0.005	3.61	0.000		
Частота смены напева	0.80	0.428	43	0.583	0.22	0.823		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	1.89	0.070	6	0.092	1.62	0.106		
Индекс линейности S_{LIN}	-0.99	0.330	55	0.529	-0.15	0.881		
Индекс постоянства S_{CONS}	-0.06	0.951	55	0.903	-0.01	0.991		
Индекс стереотипности S	-0.23	0.819	57	0.808	-0.04	0.967		
Относительная энтропия RE_1	-4.69	0.000	100	0.001	-1.21	0.225		

Таблица 5.3. Значения статистических тестов при сравнении параметров спонтанного пения и пения сразу после трансляции конспецифичного пения самцам пеночки Клаудии. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	-3.35 (-3.46)	0.003 (0.002)	73	0.009	-5.72	0.000	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	0.01	0.995	44	0.626	0.00	0.999	-4.06	0.000
Медиана длительности паузы между песнями, сек	1.73	0.096	25	0.091	1.24	0.216		
Активность пения (песен / мин)	-2.97 (-2.16)	0.006 (0.040)	93	0.009	-3.00	0.003		
Частота смены напева	0.11	0.917	48	0.808	0.03	0.977		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	-1.09	0.287	16	0.293	-0.77	0.441		
Индекс линейности S_{LIN}	-0.20	0.845	37	0.790	-0.02	0.982		
Индекс постоянства S_{CONS}	-2.02	0.054	80	0.091	-0.36	0.716		
Индекс стереотипности S	-2.08	0.048	83	0.058	-0.24	0.808		
Относительная энтропия RE_1	2.87	0.008	18	0.030	0.95	0.342		

Таблица 5.4. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения во время трансляции и пения сразу после трансляции конспецифичного пения самцам пеночки Клаудии. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Пение во время трансляции VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	0.00	1.000	0	NA	0.00	1.000	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-1.57	0.129	73	0.217	-0.20	0.839	-0.62	0.534
Медиана длительности паузы между песнями, сек	-3.62 (-1.01)	0.001 (0.324)	97	0.003	-2.90	0.004		
Активность пения (песен / мин)	1.11	0.276	35	0.296	0.64	0.523		
Частота смены напева	0.99	0.330	37	0.358	0.25	0.801		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	1.00	0.327	15	0.405	0.85	0.393		
Индекс линейности SLIN	-1.16	0.256	53	0.290	-0.17	0.863		
Индекс постоянства SCONS	-2.76	0.011	92	0.011	-0.38	0.707		
Индекс стереотипности S	-2.31	0.029	81	0.078	-0.28	0.777		
Относительная энтропия RE ₁	-0.94	0.355	63	0.542	-0.28	0.777		

Глава 6. Очковые пеночки

6.1. Сравнительная характеристика спонтанного пения

Пение трех изученных видов очковых пеночек – Мартенса, Бианки и сероголовой – состоит из отдельных дискретных песен, разделенных паузами (таблица 6.1). На первый взгляд, пение всех трех видов очень схоже. Каждая песня состоит из одного или нескольких слогов. Каждый слог, в свою очередь, включает 1–3 звука. Звуки тоновые и очень разнообразны по длительности и форме частотной модуляции (рисунок 6.1).

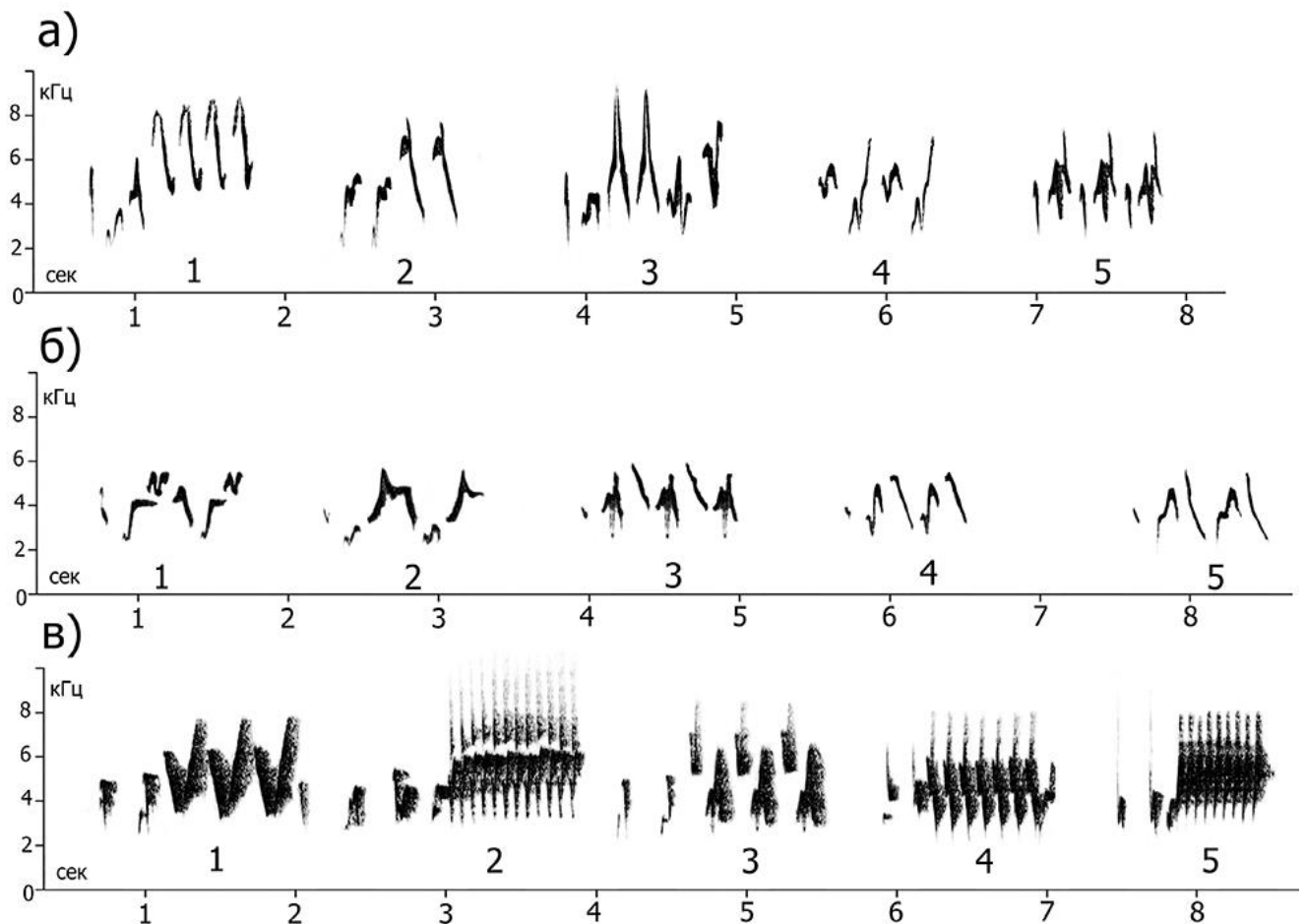


Рисунок 6.1. Пение очковых пеночек: а) Мартенса; б) Бианки; в) сероголовой. Для каждого вида показаны по 5 песен.

Однако, песни каждого вида имеют свои особенности. У очковой пеночки Мартенса они состоят из 2–7 слогов одного или нескольких типов (рисунок 6.1, а). Слоги включают, как правило, 1–2, реже 3 звука. Разные слоги в песнях могут чередоваться (песни 4 и 5 на рисунок 6.1, а), либо птица может сначала исполнять слоги одного типа, а затем – другого (песня 2). Звуки в слогах по форме частотной модуляции разнообразны: модуляция может быть восходящая, нисходящая, N-образная, V-образная и проч. Максимальная основная частота песен очковых пеночек Мартенса как правило превышает 8 кГц.

Самая характерная черта пения сероголовой очковой пеночки (рисунок 6.1, в) – наличие трелевых песен, основу которых составляет трель (песни 2, 4, 5). Трели состоят из коротких звуковых импульсов, число которых обычно не менее 10-ти. Максимальная основная частота трелей – до 9 кГц. Трели всегда издаются после характерного вступления из 1–2 коротких звуков. Эти две особенности (трели и наличие вступления) надежно отличают пение сероголовой очковой пеночки от похожей, на первый взгляд, вокализации пеночки Мартенса. Дело в том, что, помимо трелей, у сероголовой очковой пеночки также встречаются песни из слогов, очень напоминающих таковые пеночки Мартенса. В этом случае хорошим отличительным признаком является именно наличие 1–2 коротких низкочастотных тресков, составляющих вступление (песни 1 и 3).

У очковой пеночки Бианки максимальная основная частота песен менее 6 кГц. А каждая песня, как правило, состоит из 2–3 одинаковых слогов (каждый содержит 2–3 звука), и потому на слух довольно монотонна. Эти две особенности хорошо отличают пение этого вида от двух других, в том числе и на слух.

Самцы всех трёх видов имеют репертуары из нескольких дискретных типов песен. Размеры индивидуальных репертуаров, суммарно выявленные на записях спонтанного пения и пения во время и после экспериментальной трансляции, составили у очковой пеночки Мартенса 39–62 типов песен (медиана 45, $n=8$), у пеночка Бианки 13–44 типов песен (медиана 25, $n=11$), у

сероголовой пеночки 29–64 типов песен (медиана 44, $n=10$). Таким образом, самый бедный репертуар имеют пеночки Бианки (рисунок 6.2, а). По «общему» (т.е. суммарному) размеру репертуара самцы этого вида отличаются от двух других видов (критерий Манна-Уитни, $p<0.01$), которые, в свою очередь, между собой не различаются (критерий Манна-Уитни, $p>0.05$).

Таблица 6.1. Параметры спонтанного пения трех видов очковых пеночек, показан также общий размер репертуара (суммарно на фонограммах до, во время и после экспериментальной трансляции). Приведены медианы и разброс значений.

	<i>Ph. omeiensis</i>	<i>Ph. valentini</i>	<i>Ph. tephrocephalus</i>
Общий репертуар	45 (39–62)	25 (13–44)	44 (29–64)
Репертуар спонтанного пения	36 (5–40)	25 (12–43)	34 (11–38)
Медиана длительности песен, сек	0.98 (0.84–1.03)	0.93 (0.81–1.07)	1.32 (0.99–1.51)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	5.8 (4.43–11.95)	5.08 (3.72–08.30)	4.88 (3.24–6.80)
Активность пения (песен / мин)	7.71 (4.95–10.85)	8.72 (3.94–12.65)	8.86 (5.82–12.67)
Частота смены напева	0.96 (0.76–1)	0.93 (0.65–1)	0.98 (0.52–1)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	9 (3–10)	7 (5–10)	9 (4–10)
Индекс линейности S_{LIN}	0.8 (0.33–1)	0.55 (0.31–0.74)	0.73 (0.52–0.97)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.81 (0.63–1)	0.67 (0.43–0.83)	0.79 (0.63–0.99)
Индекс стереотипности S	0.8 (0.48–1)	0.61 (0.39–0.78)	0.745 (0.58–0.98)
Относительная энтропия RE_1	0.05 (0.02–0.55)	0.15 (0.07–0.33)	0.06 (0.01–0.20)

В чередовании песен разных типов у всех видов преобладает режим непрерывной вариативности (рисунок 6.1) – т.е. последовательные песни обычно разные.

Ранее А.С. Опаев выявил у сероголовой очковой пеночки изменчивость в организации пения (Опаев, 2016). В песенных циклах у одних самцов песни чередовались по принципу линейного синтаксиса – т.е. каждый конкретный тип песни четко определял следующий за ним тип песни. А для других самцов было характерно более свободное чередование песен разных типов в составе цикла (комбинаторный синтаксис). При выполнении данной работы мы выяснили, что такая изменчивость песенного цикла характерна для всех трех изученных видов очковых пеночек, а не только для сероголовой. Однако, в нашей выборке для большинства самцов очковых пеночек Мартенса и сероголовой был характерен линейный синтаксис. А у пеночки Бианки чаще встречался комбинаторный синтаксис. По этой причине в спонтанном пении пеночки Бианки значения индексов линейности, постоянства и стереотипности, а также относительной энтропии достоверно отличались от значений данных параметров в пении двух других видов (критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$), которые между собой по этим показателям не различались (критерий Манна-Уитни, $p > 0.05$) (рисунок 6.2, б; таблица 6.1). Тем не менее, яркие примеры обоих типов синтаксиса встречены, в том числе, и у очковой пеночки Бианки (рисунок 5.3).

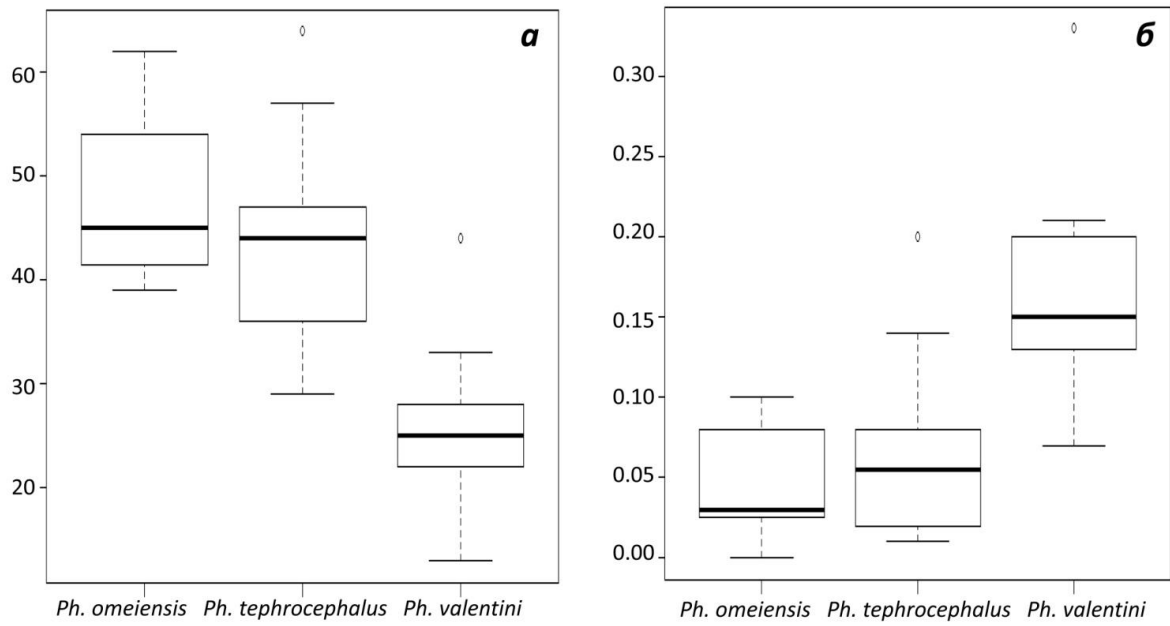


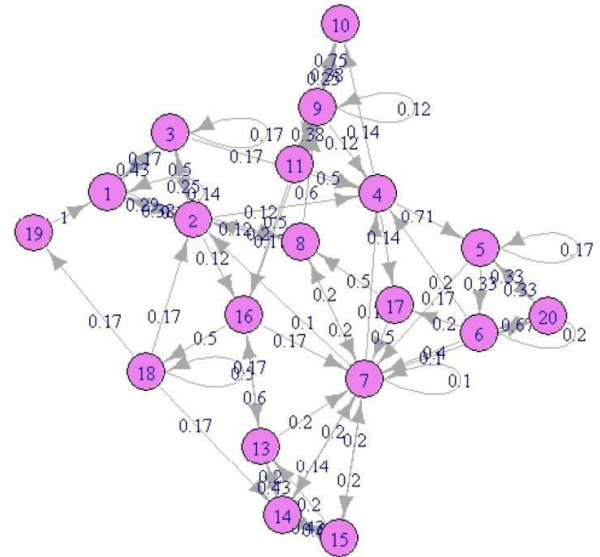
Рисунок 6.2. Индивидуальные размеры репертуаров (суммарно для записей до, во время и после экспериментальной трансляции) трех видов очковых пеночек (а) и значения относительной энтропии для их спонтанного пения – т.е. до экспериментальной трансляции (б).



Самец №23 – 28 типов песен

$$RE_1 = 0.07$$

$$S = 0.78$$



Самец №5 – 19 типов песен

$$RE_1 = 0.33$$

$$S = 0.39$$

Рисунок 6.3. Отмеченные переходы между песнями разных типов (отмечены номерами) при спонтанном пении двух самцов очковой пеночки Бианки. Круги с цифрами – типы песен. Переходы показаны стрелками, а цифры показывают наблюдаемые переходные вероятности. Для каждого самца приведен размер репертуара спонтанного пения, а также значения относительной энтропии (RE_1) и индекса стереотипности (S). У самца, изображенного слева, организация пения соответствовала линейному синтаксису, а справа – комбинаторному.

6.2. Изменения пения трех видов очковых пеночек в эксперименте

6.2.1. Очковая пеночка Мартенса (*Ph. omeiensis*)

Во время проигрывания экспериментальной записи мы наблюдали у всех самцов ярко выраженную поведенческую реакцию: они подлетали и активно перелетали вокруг колонки. Количество перелетов в радиусе 10 м от динамика варьировало от 4 до 23 (медиана 12, $n=8$), средняя частота перелетов – 0.5–3.4 в минуту (медиана 1.7 в минуту, $n=8$). Других птиц, кроме фокального самца, во время опытов рядом с колонкой мы не отмечаем.

Таблица 6.2. Параметры пения очковой пеночки Мартенса до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения. Приведены медианы и разброс значений. Красным выделены параметры, различающиеся между пением до и во время или после трансляции (подробнее см. таблицы 6.3–6.5).

	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	36 (5–40)	34 (19–45)	35 (21–44)
Медиана длительности песен, сек	0.98 (0.84–1.03)	0.94 (0.89–1.04)	0.95 (0.88–0.99)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	5.8 (4.43–11.95)	4.8 (4.04–11.71)	5.0 (3.93–7.80)
Активность пения (песен / мин)	7.71 (4.95–10.85)	9.3 (6.88–11.22)	9.1 (5.78–12.04)
Частота смены напева	0.96 (0.76–1)	1 (0.97–1)	1 (0.89–1)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	9 (3–10)	10 (9–10)	10 (7.5–10)
Индекс линейности S_{LIN}	0.80 (0.33–1)	0.87 (0.76–1)	0.92 (0.76–0.97)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.81 (0.63–1)	0.88 (0.76–1)	0.93 (0.78–0.96)
Индекс стереотипности S	0.80 (0.48–1)	0.87 (0.76–1)	0.92 (0.77–0.96)
Относительная энтропия RE_1	0.05 (0.02–0.55)	0.03 (0.00–0.07)	0.02 (0.01–0.07)

Параметры спонтанного пения пеночки Мартенса и пения, инициированного трансляцией записи конспецифичного пения, приведены в таблице 6.2. Результаты сравнения песенных параметров между пением до, во время и после трансляции показаны в таблицах 6.3–6.5. Видно, что во время трансляции, по сравнению со спонтанным пением, во-первых, увеличиваются интенсивность (сокращаются паузы между песнями и повышается активность пения: таблица 6.3), во-вторых – пение становится более разнообразным (увеличивается количество типов песен в 10-ти последовательных песнях), а в третьих – повышается частота смены напева.

Активность пения и медиана длительности пауз между песнями коррелируют (корреляция Спирмена, $p < 0.001$, $R = -0.68$). Частота смены напева и разнообразие пения также коррелируют. Поэтому одновременные изменения этих параметров вполне закономерны (корреляция Спирмена, $p < 0.001$, $R = 0.77$).

Сразу после завершения трансляции, большинство параметров стремится к начальному уровню, характерному для спонтанного пения. Однако, интенсивность пения остается несколько повышенной (таблицы 6.1, 6.3–6.5). Отметим, что все выявленные закономерности недостоверны с поправкой Бонферрони.

Некоторые из выявленных различий, в принципе, могут быть связаны с различиями в количестве песен на фонограммах. Однако, корреляционный анализ (корреляция Спирмена) показал, что ни один из параметров, достоверно ($p < 0.05$) различающихся между пением до и/или во время и/или после трансляции не связан с количеством песен (таблица 2.4). Поэтому включать дополнительный случайный фактор (количество песен) в модель в данном случае не потребовалось.

Таким образом, в ответ на трансляцию видовой песни очкивые пеночки Мартенса увеличивают (1) интенсивность пения и (2) разнообразие пение – т.е. количество типов песен в 10 последовательных песнях (рисунок 6.4). Последний тренд, скорее всего, связан с увеличением частоты смены напева

(таблицы 6.2–6.3): частота смены напева положительно коррелирует с разнообразием ($R=0.86$, $p<0.001$).

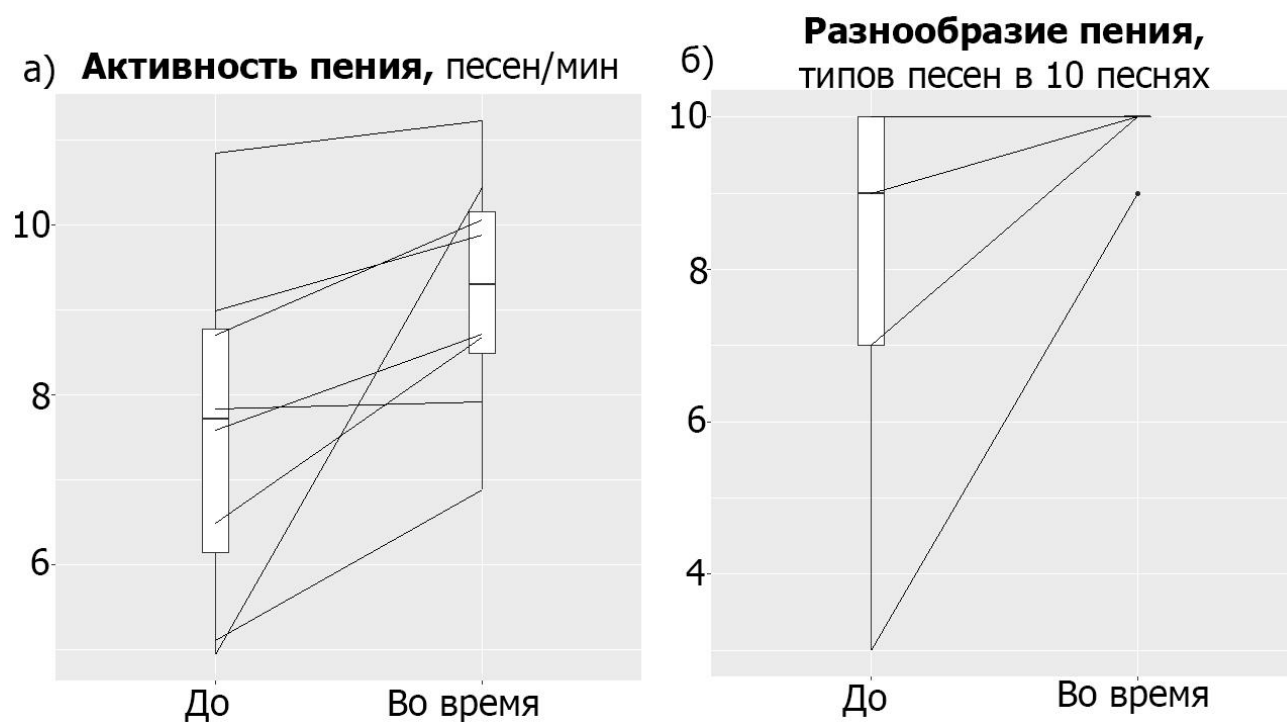


Рисунок 6.4. Различия в активности (а) и разнообразии пения (б) между спонтанным пением и пением во время трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квантили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Таблица 6.3. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и во время трансляции конспецифичного пения самцам очковой пеночки Мартенса. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Синим шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.05$. Однако, они недостоверны с учетом поправки Бонферрони (т.е. при $p < 0.005$).

Спонтанное пение VS пение во время трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	<i>V</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	0.18	0.854	15	0.933	0.31	0.756	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	-0.41	0.687	21	0.742	-0.02	0.986	0.87	0.387
Медиана длительности паузы между песнями, сек	-2.73	0.016	36	0.008	-1.01	0.315		
Активность пения (песен / мин)	2.77	0.015	0	0.008	1.15	0.252		
Частота смены напева	2.49	0.026	0	0.036	0.17	0.868		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	2.33	0.035	0	0.057	1.17	0.244		
Индекс линейности S_{LIN}	1.26	0.227	11	0.383	0.28	0.777		
Индекс постоянства S_{CONS}	1.09	0.293	12	0.461	0.19	0.853		
Индекс стереотипности S	1.21	0.223	11	0.383	0.23	0.815		
Относительная энтропия RE_1	-1.18	0.258	24	0.461	-0.56	0.574		

Таблица 6.4. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и после трансляции конспецифичного пения самцам очковой пеночки Мартенса. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Синим шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.05$. Однако, они недостоверны с учетом поправки Бонферрони (т.е. при $p < 0.005$).

Спонтанное пение VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	-0.45	0.659	22	0.674	-0.62	0.537	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	1.63	0.124	4	0.108	0.05	0.964	-0.86	0.392
Медиана длительности паузы между песнями, сек	1.57	0.138	5	0.078	1.21	0.225		
Активность пения (песен / мин)	-2.23	0.042	30	0.109	-1.12	0.261		
Частота смены напева	-2.29	0.038	27	0.034	-0.12	0.906		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	-1.91	0.077	19	0.090	-0.12	0.906		
Индекс линейности SLIN	-2.04	0.061	30	0.109	-0.30	0.763		
Индекс постоянства SCONS	-2.20	0.045	30	0.109	-0.21	0.834		
Индекс стереотипности S	-2.17	0.048	30	0.109	-0.26	0.799		
Относительная энтропия RE ₁	1.30	0.215	7	0.148	0.57	0.571		

Таблица 6.5. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения во время и после трансляции конспецифичного пения самцам очковой пеночки Мартенса. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Синим шрифтом выделен тест, для которого $p < 0.05$. Однако, он недостоверен с учетом поправки Бонферрони (т.е. при $p < 0.005$).

Пение во время VS после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	Z	p	V	p	Z	p	Z	p
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	-0.19	0.850	20	0.833	-0.31	0.759	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	0.75	0.466	14	0.641	0.03	0.977	0.01	0.993
Медиана длительности паузы между песнями, сек	0.21	0.833	23	0.547	0.21	0.834		
Активность пения (песен / мин)	0.06	0.948	16	0.844	0.02	0.982		
Частота смены напева	1.44	0.169	1	0.201	0.05	0.962		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	2.54	0.023	0	0.095	0.40	0.686		
Индекс линейности S_{LIN}	-0.15	0.880	20	0.844	-0.02	0.986		
Индекс постоянства S_{CONS}	-0.27	0.794	21	0.742	-0.02	0.981		
Индекс стереотипности S	-0.18	0.857	20	0.844	-0.02	0.983		
Относительная энтропия RE_1	-0.02	0.978	19	0.945	0.01	0.994		

6.2.2. Очковая пеночка Бианки (*Ph. valentini*)

Во время проигрывания экспериментальной записи мы наблюдали у 10 из 11 самцов ярко выраженную поведенческую реакцию: они подлетали и активно перелетали вокруг колонки. Количество перелетов в радиусе 10 м от динамика варьировало от 2 до 25 (медиана 7, $n=10$), средняя частота перелетов – 0.4–4.2 в минуту (медиана 0.8 в минуту, $n=10$). Других птиц, кроме фокального самца, во время опытов рядом с колонкой мы не отмечали.

Таблица 6.6. Параметры пения очковой пеночки Бианки до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения. Приведены медианы и разброс значений. Красным выделены параметры, различающиеся между пением до и во время или после трансляции (подробнее см. таблицы 6.7–6.9).

	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	25 (12–43)	19 (13–27)	23 (13–32)
Медиана длительности песен, сек	0.93 (0.81–1.07)	0.90 (0.83–0.95)	0.91 (0.86–0.98)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	5.08 (3.72–08.30)	4.32 (3.05–8.99)	4.13 (2.60–8.28)
Активность пения (песен / мин)	8.72 (3.94–12.65)	8.82 (4.48–13.33)	10.24 (6.20–16.45)
Частота смены напева	0.93 (0.65–1)	1 (0.78–1)	0.94 (0.72–1)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	7 (5–10)	9 (6–10)	7 (6–10)
Индекс линейности S_{LIN}	0.55 (0.31–0.74)	0.76 (0.48–0.95)	0.63 (0.32–0.69)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.67 (0.43–0.83)	0.78 (0.62–0.95)	0.67 (0.50–0.93)
Индекс стереотипности S	0.61 (0.39–0.78)	0.77 (0.57–0.95)	0.65 (0.41–0.79)
Относительная энтропия RE_1	0.15 (0.07–0.33)	0.06 (0.01–0.15)	0.13 (0.07–0.33)

Параметры спонтанного пения пеночки Бианки и пения, инициированного трансляцией записи конспецифичного пения, приведены в таблице 6.6. А

достоверность различий по разным параметрам между пением до, во время и после трансляции, рассчитанная разными методами, показана в таблицах 6.7–6.9. Во время трансляции увеличиваются значения индексов стереотипности и постоянства и уменьшается энтропия, что говорит о том, что пение становится более упорядоченным. Одновременно с этим увеличивается разнообразие пения и частота смены напева. Однако птицы при этом используют меньшее количество типов песен, о чем говорит уменьшение наблюдаемого репертуара. Однако изменения в ряде параметров (размер репертуара, частота смены напева, разнообразие пения и индекс постоянства) недостоверны с поправкой Бонферрони. Сразу после завершения трансляции наблюдаются обратные изменения. Индексы и энтропия стремятся к своим изначальным значениям (таблицы 6.6, 6.7–6.9).

Мы обнаружили корреляцию между разнообразием пения и частотой смены напева (корреляция Спирмена, $p=0.006$, $R=0.47$), а также индексами линейности и постоянства (корреляция Спирмена, $p<0.001$, $R=0.85$). Эти параметры изменяются одновременно. В свою очередь, индекс стереотипности рассчитывается из двух других индексов, поэтому его изменение тоже закономерно.

Ряд параметров, по которым выявлены достоверные различия в том или ином случае, зависят от числа песен в записи (таблица 2.4). Поэтому для этих параметров мы дополнительно включили в модель GLS количество песен в записи – в качестве еще одного случайного фактора. Наши результаты такое усложнение модели никак не изменило (таблицы 6.7, 6.9).

Таким образом, очковые пеночки Бианки в ответ на проигрывание записи пения конспецифика: 1) упорядочивают пение, 2) увеличивают разнообразие пения и 3) увеличивают частоту смены напева (рисунок 6.5).

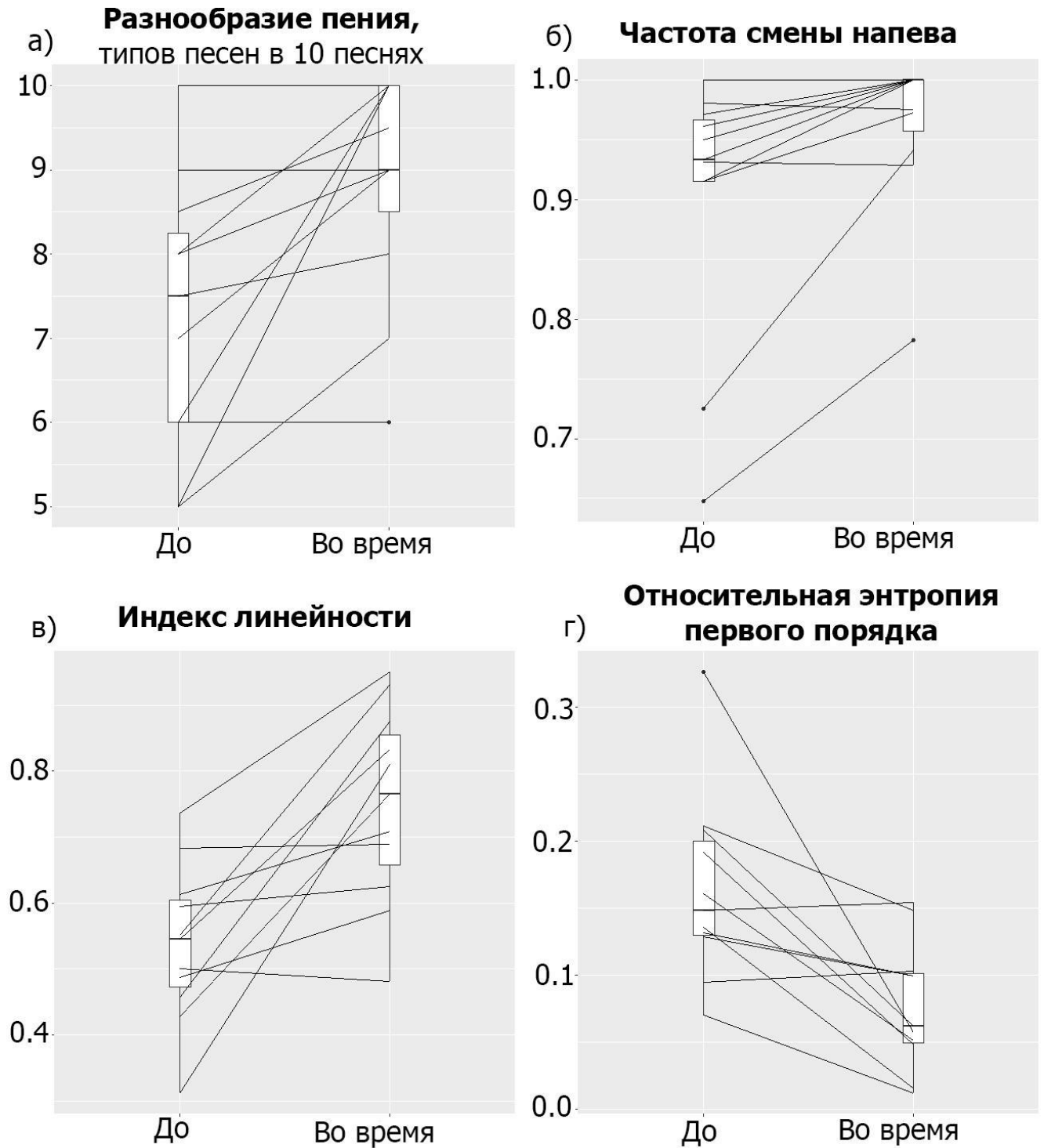


Рисунок 6.5. Различия в: разнообразии пения (а), частоте смены напева (б), индексе линейности (в) и относительной энтропии первого порядка (г) между спонтанным пением и пением во время трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квантили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Таблица 6.7. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и во время трансляции конспецифичного пения самцам очковой пеночки Бианки. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение во время трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
Параметр	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Наблюдаемый размер репертуара	-3.11	0.006	44	0.015	-2.72	0.007	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-1.24	0.231	45	0.320	-0.06	0.949	-1.46	0.144
Медиана длительности паузы между песнями, сек	-1.79	0.089	50	0.148	-1.06	0.290		
Активность пения (песен / мин)	0.10	0.920	32	0.966	0.08	0.935		
Частота смены напева	3.04 (2.67)	0.006 (0.118)	3	0.014	0.15	0.883		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	3.19	0.005	0	0.014	1.31	0.190		
Индекс линейности SLIN	3.91 (3.48)	0.001 (0.002)	2	0.003	0.62	0.535		
Индекс постоянства SCONS	2.50 (2.28)	0.021 (0.034)	10	0.042	0.37	0.713		
Индекс стереотипности S	3.26 (3.04)	0.004 (0.006)	6	0.014	0.49	0.623		
Относительная энтропия RE ₁	-3.53 (-3.27)	0.002 (0.004)	63	0.005	-0.57	0.567		

Таблица 6.8. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и после трансляции конспецифичного пения самцам очковой пеночки Бианки. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Синим шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.05$. Однако, они недостоверны с учетом поправки Бонферрони (т.е. при $p < 0.005$).

Спонтанное пение VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	t-value	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Наблюдаемый размер репертуара	1.55	0.137	6	0.202	1.10	0.272	Все параметры	
Медиана длительности песен, сек	0.83	0.414	27	0.638	0.03	0.977	0.19	0.850
Медиана длительности паузы между песнями, сек	2.05	0.053	9	0.032	1.19	0.235		
Активность пения (песен / мин)	-3.01	0.007	61	0.010	-1.70	0.089		
Частота смены напева	-1.42	0.171	40	0.221	0.02	0.982		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	-2.14	0.045	32	0.054	-0.43	0.669		
Индекс линейности S_{LIN}	-0.65	0.525	41	0.520	-0.05	0.958		
Индекс постоянства S_{CONS}	-1.00	0.331	43	0.413	-0.07	0.946		
Индекс стереотипности S	-0.91	0.375	41	0.520	-0.06	0.952		
Относительная энтропия RE_1	0.29	0.771	28	0.700	0.02	0.982		

Таблица 6.9. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и после трансляции конспецифичного пения самцам очковой пеночки Бианки. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Синим шрифтом выделены тесты, для которого $p < 0.05$. Однако, они недостоверны с учетом поправки Бонферрони (т.е. при $p < 0.005$). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Пение во время VS после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	Z	p	V	p	Z	p	Z	p
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	-1.25	0.225	40	0.044	-1.63	0.103	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	0.75	0.461	36	0.824	-0.04	0.972	-1.27	0.204
Медиана длительности паузы между песнями, сек	0.22	0.826	23	0.413	0.13	0.895		
Активность пения (песен / мин)	-1.68	0.108	49	0.175	-1.62	0.105		
Частота смены напева	1.50	0.150	7	0.142	0.08	0.934		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	2.32	0.031	5	0.042	0.89	0.375		
Индекс линейности SLIN	3.03 (3.16)	0.007 (0.005)	6	0.014	0.57	0.569		
Индекс постоянства SCONS	2.09 (2.22)	0.049 (0.038)	13	0.083	0.30	0.763		
Индекс стереотипности S	2.66 (2.80)	0.015 (0.011)	10	0.042	0.43	0.666		
Относительная энтропия RE ₁	-2.78 (-2.97)	0.012 (0.008)	58	0.024	-0.55	0.581		

6.2.3. Сероголовая очковая пеночка (*Ph. tephrocephalus*)

Каждому из 10 изученных самцом этого вида мы предъявляли с интервалом в 1–4 дня два типа экспериментальных записей: чередование песен в одной из них соответствовало комбинаторному синтаксису, а в другой – линейному. Порядок предъявления менялся: 6 самцам первой была предъявлена запись с комбинаторным синтаксисом, а оставшимся 4 – с линейным. Поэтому для начала мы сравнили, зависит ли реакция от типа предъявляемой записи и порядка предъявления (т.е. первый или второй). Для этого мы сравнили пение во время трансляции. Оказалось, что ни один из параметров пения, ни количество перелетов вокруг динамика, не зависели от порядка предъявления (GLS и GLMM: $p > 0.05$ для всех параметров). Что касается влияния типа записи, мы выявили различие только в одном параметре: разнообразии пения, т.е. количестве разных типов песен в 10 последовательных песнях – GLS, $p=0.015$. Однако, это различие недостоверно с применением поправки Бонферрони. Мы ставим данный результат под сомнение и по другой причине. Дело в том, что разнообразие пения во время трансляции сильно коррелирует (и, вероятно, определяется) с частотой смены напева и энтропией: $R=0.88$, $p \ll 0.01$, $n=20$ и $R=-0.75$, $p=0.0001$, $n=20$. Между тем, активность пения и энтропия не зависят от типа предъявляемой записи: GLS, $p > 0.05$. Таким образом, полученные нами данные скорее свидетельствуют в пользу отсутствия дифференцированной реакции в зависимости от типа предъявляемой записи и порядка предъявления.

Поэтому в анализе мы объединили все 20 экспериментов, по два с каждым из 10 изученных самцов. Параметры пения сероголовых очковых пеночек до, во время и после трансляции приведены в таблице 6.10. Размер репертуара и активность пения в нашей выборке скоррелированы с количеством песен в записи (таблица 2.4). Поэтому для этих параметров мы дополнительно включили в модель GLS количество песен в записи (таблицы 6.11–6.13).

Таблица 6.10. Параметры пения сероголовой очковой пеночки до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения. Приведены медианы и разброс значений. Красным выделены параметры, различающиеся между пением до и во время или после трансляции (подробнее см. таблицы 6.11–6.13).

	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	34 (11–41)	29 (8–40)	29 (5–38)
Медиана длительности песен, сек	1.31 (0.99–1.61)	1.30 (0.97–1.52)	1.30 (0.98–1.69)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	4.87 (3.24–7.45)	4.37 (2.31–6.38)	3.97 (2.36–10.38)
Активность пения (песен / мин)	8.86 (5.82–12.67)	8.46 (4.02–13.84)	10.26 (5.85–14.97)
Частота смены напева	0.98 (0.52–1)	0.98 (0.55–1)	0.97 (0.55–1)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	9 (4–10)	10 (4–10)	8 (4.5–10)
Индекс линейности S_{LIN}	0.79 (0.52–1)	0.82 (0.02–1)	0.90 (0.59–1)
Индекс постоянства S_{CONS}	0.79 (0.63–1)	0.84 (0.60–1)	0.92 (0.67–1)
Индекс стереотипности S	0.74 (0.58–1)	0.82 (0.45–1)	0.89 (0.63–1)
Относительная энтропия RE_1	0.06 (0.00–0.20)	0.04 (0.00–0.19)	0.02 (0.00–0.13)

Анализ показал, что в пении во время трансляции, по сравнению со спонтанным пением до нее, увеличивается разнообразие пения (таблица 6.11). Также анализ выявил изменение в наблюдаемом размере репертуара. Однако размер репертуара коррелирует с количеством песен в записи (таблица 2.4), и после включения количества песен в качестве дополнительного случайного фактора в модель GLS различия становятся недостоверными.

Сразу после трансляции изменения выражены в большей степени. Именно, увеличивается активность пения, а также песенные циклы становятся более упорядоченными (линейными) (таблицы 6.11–6.13). Эти тренды, впрочем, вырисовываются и для пения во время трансляции (таблица 6.11), но они не

достоверны. Таким образом, сероголовые очки после эксперимента начинали петь более часто и упорядоченно. Разнообразие пения, в свою очередь, связано с энтропией (корреляция Спирмена, $p=0.0001$, $R= -0.75$). В пении после трансляции, по сравнению со спонтанным пением, также уменьшен размер репертуара.

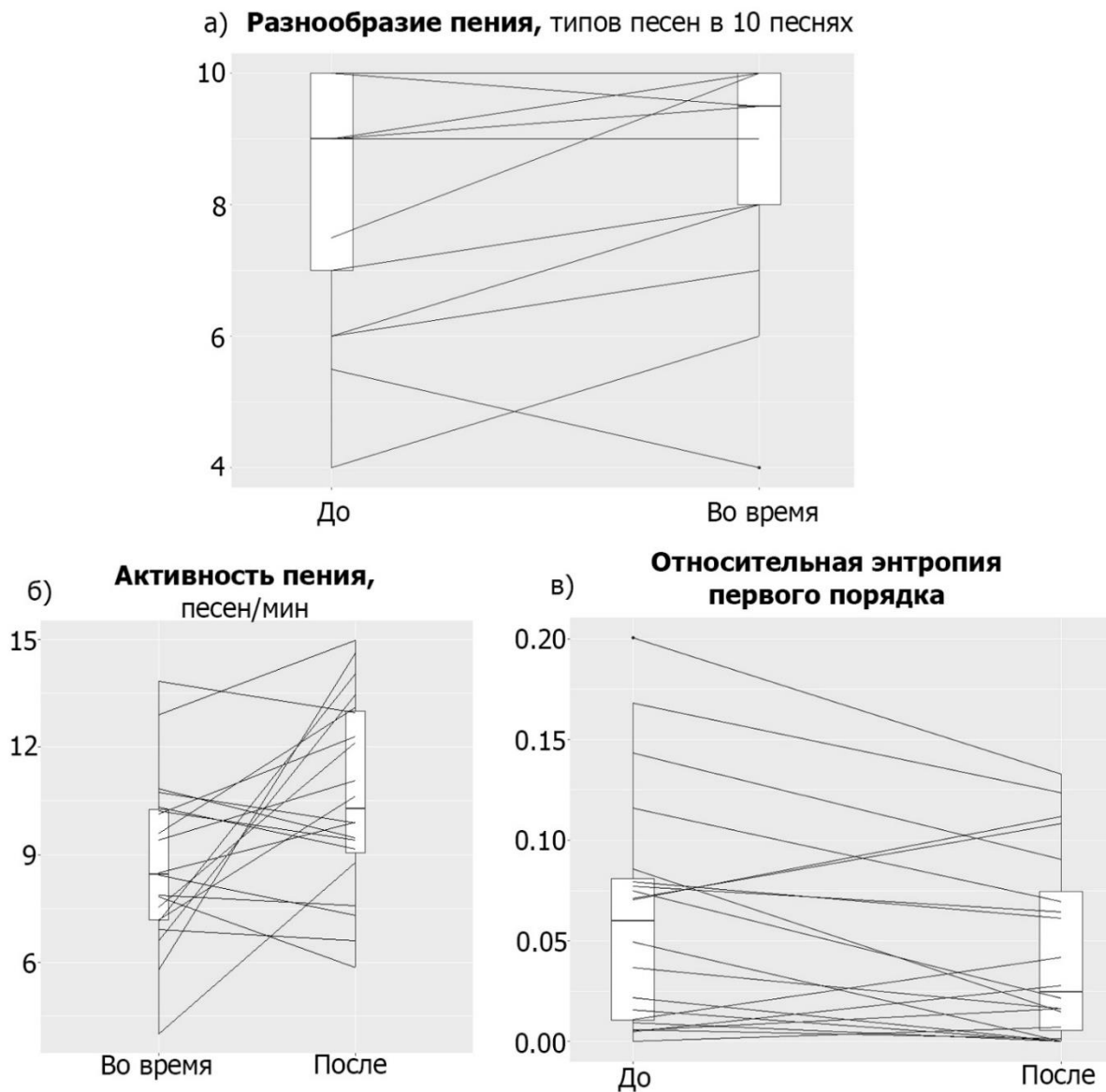


Рисунок 6.6. Различия в: разнообразии пения между спонтанным пением и пением во время трансляции (а), активности пения между пением во время и после трансляции (б), относительной энтропии первого порядка между спонтанным пением и пением после трансляции (в). Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квартили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Таблица 6.11. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и во время трансляции конспецифичного пения самцам сероголовой очковой пеночки. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони). В скобках указаны значения теста GLS после включения в модель дополнительного случайного фактора (количество песен в записи).

Спонтанное пение VS пение во время трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
Параметр	<i>t-value</i>	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Наблюдаемый размер репертуара	-3.91 (-0.69)	<0.001 (0.497)	145	0.001	-1.94	0.053	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-1.67	0.102	150	0.097	-0.07	0.945	-1.55	0.121
Медиана длительности паузы между песнями, сек	-1.32	0.196	137	0.246	-0.60	0.549		
Активность пения (песен / мин)	-0.88	0.383	125	0.475	-0.48	0.635		
Частота смены напева	1.34	0.190	38	0.625	0.07	0.941		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	2.63	0.012	13	0.043	0.51	0.609		
Индекс линейности S_{LIN}	0.26	0.796	69	0.305	0.05	0.964		
Индекс постоянства S_{CONS}	0.99	0.328	73	0.387	0.07	0.947		
Индекс стереотипности S	0.55	0.585	77	0.481	0.06	0.955		
Относительная энтропия RE_1	-1.95	0.058	129	0.178	-0.16	0.871		

Таблица 6.12. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и после трансляции конспецифичного пения самцам сероголовой очковые пеночки. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони).

Спонтанное пение VS пение после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	t-value	<i>p</i>	V	<i>p</i>	Z	<i>p</i>	Z	<i>p</i>
Наблюдаемый размер репертуара	2.64 (1.85)	0.012 (0.072)	17.5	0.017	3.024	0.003	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	0.99	0.328	77	0.312	0.053	0.957	0.634	0.526
Медиана длительности паузы между песнями, сек	1.07	0.289	50	0.040	0.733	0.464		
Активность пения (песен / мин)	-2.45 (-2.02)	0.019 (0.050)	167	0.019	-1.42	0.156		
Частота смены напева	-0.83	0.414	86.5	0.352	-0.043	0.965		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	0.71	0.481	41	0.776	0.247	0.805		
Индекс линейности S_{LIN}	-1.04	0.306	172	0.011	-4.324	0.000		
Индекс постоянства S_{CONS}	-2.76	0.009	163	0.030	-0.18	0.857		
Индекс стереотипности S	-1.06	0.295	166	0.021	-2.664	0.008		
Относительная энтропия RE_1	2.29	0.028	52	0.048	0.229	0.819		

Таблица 6.13. Значения статистических тестов при сравнении параметров пения до и после трансляции конспецифичного пения самцам сероголовой очковой пеночки. Приведены результаты анализа тремя разными тестами/моделями. Красным шрифтом выделены тесты, для которых $p < 0.005$, синим – тесты, для которых $p < 0.05$ (недостовверные с поправкой Бонферрони).

Пение во время VS после трансляции								
Тест/модель	GLS		Тест Вилкоксона		GLMM			
	t-value	<i>p</i>	<i>V</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>
Параметр Наблюдаемый размер репертуара	0.90	0.374	68	0.704	1.09	0.276	<i>Все параметры</i>	
Медиана длительности песен, сек	-0.27	0.787	122	0.538	-0.02	0.980	-0.92	0.359
Медиана длительности паузы между песнями, сек	0.22	0.830	82	0.409	0.14	0.893		
Активность пения (песен / мин)	-2.79 (-2.29)	0.008 (0.028)	163	0.030	-1.89	0.059		
Частота смены напева	0.53	0.599	45	0.660	0.03	0.975		
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	2.22	0.033	15	0.064	0.76	0.448		
Индекс линейности S_{LIN}	-1.03	0.310	139	0.216	-4.30	0.000		
Индекс постоянства S_{CONS}	-1.67	0.103	149	0.105	-0.11	0.910		
Индекс стереотипности S	-1.04	0.304	141	0.189	-2.62	0.009		
Относительная энтропия RE_1	0.62	0.540	63	0.205	0.07	0.946		

6.3. Пространственное распределение очковых пеночек

Всего на учетном маршруте мы учли 72 самца, из них 23 (31.9%) были сероголовыми очковыми пеночками (3.19 самца/км), 35 (48.6%) – очковыми пеночками Мартенса (4.89 самца/км) и 14 (19.5%) – очковыми пеночками Бианки (1.94 самца/км) (рис. 5.15, а).

Из 72 учтенных самцов 60 были отнесены к одной из 40 описанных точек. В 35 точках был учтен только один самец данного вида. В 3 точках мы учли по 2 самца сероголовой расписной пеночки и в 2 других точках – по 2 самца очковой пеночки Мартенса.

Количество разных видов в одной точке варьировало от 1 до 3 (медиана 1, $n=40$). В 3 точках мы зафиксировали одновременное присутствие самцов всех трех видов (рис. 5.15, а). В 2 из этих точек самцы каждого вида по очереди (с интервалом в несколько минут) подлетали к установленному в одном месте динамику, по мере того как мы последовательно проигрывали записи пения каждого их трех видов.

Присутствие в данной точке самца сероголовой очковой пеночки не влияло на наличие или отсутствие в этих точках самцов очковой пеночки Мартенса (GLM: $z = -1.09$, $p=0.28$) и очковой пеночки Бианки (GLM: $z = -0.96$, $p=0.34$). Пространственное распределение пеночек Мартенса и Бианки на учетном маршруте также не зависело друг от друга (GLM: $z = -1.55$, $p=0.12$).

Распределение по маршруту самцов всех трех видов не было связано ни с одним из изученных геоботанических параметров (GLM: $p>0.05$). Тем не менее, мы обнаружили некоторые статистически недостоверные тенденции. Сероголовые очковой пеночки более характерны для опушек, а очковой пеночки Бианки преимущественно попадались в глубине леса (рисунок 6.7, б). Очковые пеночки Мартенса чаще встречались в точках с минимальным развитием кустарникового яруса, а пеночки Бианки – в точках с большим развитием кустарников (рисунок 6.7, е-ж).

При проигрывании записи конспецифичного пения все самцы активно реагировали на него, подлетая к динамику и перелетая вокруг него. При проигрывании гетероспецифичного пения ни один из исследуемых самцов каждого из трех видов не среагировал на пение двух других видов. Птицы не подлетали к динамику, их поведение заметным образом не менялось. В 2 точках при последовательном включении записей пения всех трех видов мы наблюдали реакцию самцов каждого из исследуемых видов. При включении записи пения пеночки Бианки самец этого вида подлетел к динамику и активно пел. Затем мы выключили эту запись, сменив ее на запись пения пеночки Мартенса. Самец пеночки Бианки перестал подлетать к колонке, а вместо него запел самец пеночки Мартенса, до этого молчавший, и подлетел к динамику. Далее эту запись мы выключили и сменили её записью пения сероголовой расписной пеночки. В ответ на эту запись самец сероголовой пеночки, также до этого молчавший, запел и подлетел к динамику. Количество самцов, участвовавших в экспериментах с проигрыванием гетероспецифичной записи, приведено в таблице 2.3.

Таким образом, изученные виды очковых пеночек, обитающие симбиотопично, не разделяются по микробиотопам. Межвидовой территориальности у них, вероятно, нет: самцы активно реагируют лишь на конспецифичное пение, но не обращают внимания на трансляцию песен другого вида.

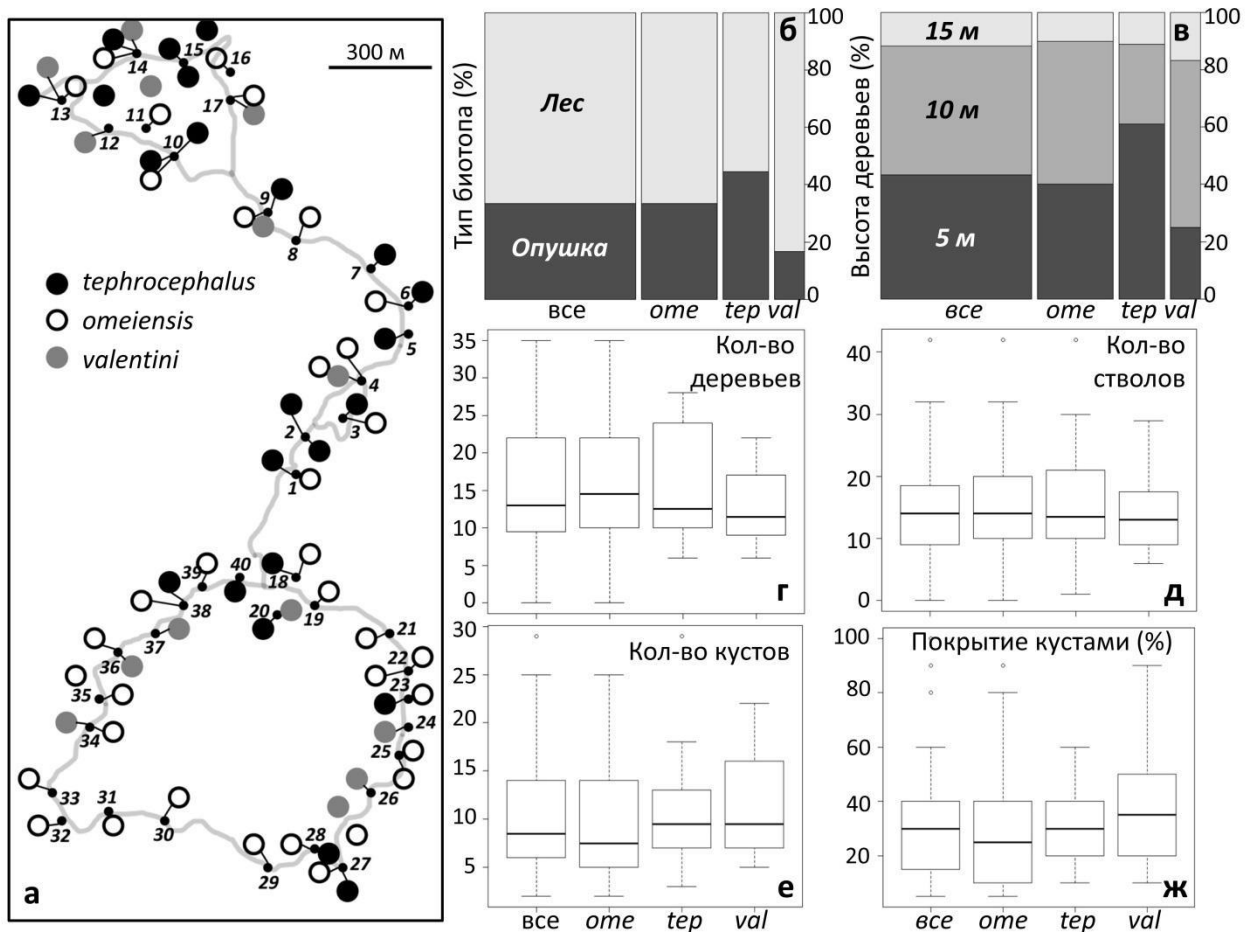


Рисунок 6.7. Пространственное распределение очковых пенок по маршруту. а – распределение самцов трех видов очковых пенок по учетному маршруту, показанному серой линией; номерами обозначены точки, где проводили геоботаническое описание. На графиках показано распределение всех точек (все) и точек, где учтены самцы пеночки Мартенса (*ome*), сероголовой пеночки (*tep*) и пеночки Бианки (*val*) по типам биотопов (б) и высоте деревьев (в). Также приведены медианы, квартили и разброс значений для количества деревьев (г), количества стволов диаметром >5 см (д), количества кустарников (е) и покрытия (%) кустарникового яруса (ж) в этих четырех группах точек. Черные линии соединяют точки и тех самцов, которых мы считали относящимися к этим точкам.

Глава 7. Обсуждение

7.1. Сравнительная характеристика спонтанного пения изученных видов

У шести изученных видов структура песенных циклов довольно сильно отличается. У пеночек большеклювой и Слейтера самые маленькие репертуары, а преобладающий тип синтаксиса – комбинаторный (о чём говорят низкие индексы и высокая энтропия). Для обоих видов характерен режим периодической вариативности со сходными значениями частоты смены напева. Пение пеночки Клаудии по большинству параметров сходно с пением перечисленных выше видов, однако размеры репертуаров у самцов этого вида сильно разнятся от особи к особи. У одних самцов репертуары по своим размерам близки к таковым у пеночек большеклювой и Слейтера, в то время как у других размеры репертуаров приближаются к очковым пеночкам, и даже превосходят отдельных особей пеночки Бианки. В целом же пеночка Клаудии по размеру репертуара занимает промежуточное положение между очковыми пеночками и пеночками Слейтера и большеклювой.

Очковые пеночки по размерам репертуаров в несколько раз превосходят большеклювую пеночку и пеночку Слейтера. Для всех трех видов характерен режим непрерывной вариативности. При этом у пеночек Мартенса и сероголовой наблюдался в основном линейный синтаксис, а у пеночки Бианки – комбинаторный. Однако, пеночка Бианки по степени упорядоченности песенного цикла всё же превосходит виды, перечисленные в предыдущем абзаце.

Таким образом, изученные виды можно условно разделить на 2 группы: виды с маленькими репертуарами и неупорядоченным пением и виды с большими репертуарами и упорядоченным пением. При этом на одном полюсе этой градации располагаются пеночки большеклювая и Слейтера, а на другом –

сероголовая и Мартенса, а пеночки Клаудии и Бианки занимают в некотором роде промежуточное положение.

7.2. Пространственное распределение очковых пеночек

Известно, что близкие сестринские виды обычно так или иначе делят пространство, избегая конкуренции. Эта идея известна как принцип конкурентного исключения Вольтерры-Гаузе. Близкие виды птиц избегают конкуренции не только разделяясь по разделяясь по пищевым предпочтениям и/или кормовому поведению, но также занимая разные микробиотопы и демонстрируя межвидовую территориальность.

В нашем исследовании мы не обнаружили межвидовой территориальности у трех очень близких крипических видов очковых пеночек, а также не обнаружили каких-либо различий в микробиотопах, предпочитаемых этими видами. Самцы всех трех видов встречались в одних и тех же точках, что говорит о том, что их участки могли перекрываться. При этом самцы не отвечали на гетероспецифичную запись, строго реагируя только на запись пения конспецифика. Агрессивных взаимодействий между разными видами вне эксперимента мы также не наблюдали (подробнее см.: Опаев, Колесникова, 2018). Кормовое поведение обсуждаемых видов мы специально не изучали.

В последние десятилетия выяснилось, что многие виды воробьиных, обитающие в Гималаях и Сино-Тибетских горах (Китай), на самом деле представляют собой не один вид, как думали ранее, а комплекс очень близких видов, чаще всего аллопатрических (Johansson et al. 2007; Martens et al. 2011; Rackert et al. 2012; Alström et al. 2013). Тем не менее, известны отдельные примеры близкородственных симпатрических видов, например, в комплексе белобровый короткокрылый дрозд (*Brachypteryx montana sinensis* и *B. m. cruralis*) в провинции Сычуань (Alström et al. 2018). Но, судя по всему, чаще всего в Сино-Тибетских горах симпатрические сестринские виды населяют

разные высоты, как это показано, например, для представителей комплекса малой пестрогрудки (*Bradypterus thoracicus s. l.*) (Alström et al. 2008).

У очковых пеночек наблюдается довольно необычная ситуация. Эти сестринские виды не только обитают симпатрично, но и делят среду обитания. Поскольку они обладают сходной окраской оперения и имеют общую среду обитания, у них должна наблюдаться межвидовая территориальность (Murray 1971; Losin et al. 2016). Межвидовая территориальность показана для множества сестринских таксонов (Murray 1971; Cody 1978; Martin, Martin 2001; Losin et al. 2016). Однако, мы не выявили ее у изученных нами видов очковых пеночек.

Таким образом, вопреки общепринятой концепции конкурентного исключения, очковые пеночки не делят пространство (и, вероятно, ресурсы), успешно при этом сосуществуя. Изученная ситуация скорее соответствует нейтральной теории биоразнообразия. Согласно этой концепции, особи всех видов одного трофического уровня могут не отличаться пищевыми предпочтениями, но иметь при этом равные шансы к выживанию и размножению (Hubbell, 2001; Rosindell et al., 2011). Иными словами, близкие виды со сходными или идентичными кормовыми и иными потребностями могут обитать совместно, не вытесняя друг друга, как это постулирует классическая теория.

7.3. Разнообразие модификаций пения в контексте территориальных взаимодействий у симпатрических видов пеночек

Способы модификации пения в эксперименте у рассмотренных видов пеночек оказались разнообразными (таблица 7.1).

Прежде всего, виды различались выраженностью реакции – т.е. тем, насколько заметно менялось их пение в эксперименте. Наименее выраженной такая реакция оказалась у большеклювой пеночки: в изученных песенных параметрах нет достоверных отличий между спонтанным пением и пением во

время проигрывания пения конспецифика. При этом самцы этого вида продемонстрировали высокую степень реакции: к колонке подлетали 9 из 10 самцов. Получается, что этот вид активно реагирует на пение конспецифика (т.е. пение само по себе является сигналом, индуцирующим территориальное поведение), но в данной ситуации не использует модификацию пения для обозначения своей мотивации. Вместо этого большеклювые пеночки во время территориальных взаимодействий активно используют специфические сигналы – трески. Количество тресков достоверно возрастает во время проигрывания экспериментальной записи, что соответствует ожидаемому критерию агрессивности сигнала (в понимании: Searcy, Beecher, 2009).

Некоторые самцы бледноногих пеночек (*Ph. tenellipes*) в ответ на проигрывание пения конспецифика также издают трески с помощью крыльев при перелетах (Опаев и др, 2019). А бурые пеночки (*Ph. fuscatus*) в аналогичной ситуации издают короткие шумовые звуки – щелчки (Опаев и др, 2019). Использование специфических сигналов в агрессивных взаимодействиях известно также у других видов воробьиных птиц. Самцы черношачной гаички (*Poecile atricapillus*) издают булькающие звуки непосредственно перед атакой (Baker et al., 2012). Самцы и самки домового крапивника (*Troglodytes aedon*) часто издают высокочастотные и низкоамплитудные звуки, когда отвечают на пение конспецифика (Krieg, Burnett, 2017).

Мортон в 1977 году предположил, что и у млекопитающих, и у птиц вокализация, используемая для демонстрации агрессии, должна быть низкочастотной и шумовой, в то время как вокализация, используемая для умиротворения противника или в состоянии страха, должна быть высокочастотной и узкополосной (Morton, 1977). Структура «агрессивных» тресков большеклювых пеночек соответствует этому правилу, поскольку эти звуки довольно «резкие» и широкополосные. По всей видимости, трески большеклювой пеночки – это инструментальные звуки, издаваемые с помощью быстрого биения крыльев во время перелетов. Инструментальные звуки, хоть и не очень характерны для воробьиных птиц, тем не менее известны и для других

видов. Например, для длиннохвостого красноного манакина (*Chiroxiphia linearis*) и синеголового астрильда (*Uraeginthus cyanocephalus*) (Trainer, McDonald, 1993; Ota et al., 2017). В единичных случаях мы отмечали подобные трески и у других видов пеночек. Два раза – у пеночки Слейтера, еще один – у какого-то из трех исследуемых видов очковых пеночек (точно определить вид в этом мимолетном наблюдении не удалось). В обоих случаях птицы активно трещали во время перелета. Однако точно установить, как издавались эти звуки – с помощью крыльев или сиринкса – нам не удалось.

Таблица 7.1. Изменения в песенных параметрах во время проигрывания тестовой записи (по сравнению со спонтанным пением) для всех изученных видов. Значения символов: - параметр не изменяется; ↑ - параметр увеличивается; ↓ - параметр уменьшается. Красным выделены достоверные различия ($p < 0.005$), синим – различия, которые становятся недостоверными при применении поправки Бонферрони ($p < 0.05$).

	<i>Ph. magnirostris</i>	<i>Ph. ricketti</i>	<i>Ph. claudiae</i>	<i>Ph. omeiensis</i>	<i>Ph. tephrocephalus</i>	<i>Ph. valentini</i>
Размер репертуара	-	-	↑	-	-	↓
Длительность песен	-	-	-	-	-	-
Длительность пауз	-	-	-	-	-	-
Активность пения	-	-	↑	↑	-	-
Частота смены напева	-	-	-	↑	-	-
Разнообразие пения	-	↑	-	↑	↑	↑
S (lin)	-	-	-	-	-	↑
S (cons)	-	↓	-	-	-	↑
S	-	↓	-	-	-	↑
RE1	-	-	↓	-	-	↓

В вокальном репертуаре большеклювой пеночки имеются также звуки, которые можно отнести к категории позывок – это свисты. Свисты имеют специфическую форму частотной модуляции (рисунок 2.3 а) и издаются в разных ситуациях представителями обоих полов. Самцы, в частности, могут перемежать песни отдельными свистами, либо в течении длительного времени издавать в виде продолжительной серии одни только свисты. Не исключено, что эти звуки используются при взаимодействии самца и самки.

Все 9 самцов пеночки Слейтера демонстрировали ярко выраженную поведенческую реакцию на экспериментальную запись. Они перелетали с ветки на ветку, пытались приблизиться к колонке. Сразу после включения записи самцы обычно на некоторое время замолкали и перелетали вокруг колонки молча. Пение возобновлялось спустя некоторое время, в результате такая задержка приводила к артефактному (на наш взгляд), но достоверному снижению активности пения. Кроме того, в песенных циклах во время трансляции записи возрастает разнообразие пения, что вероятно, является следствием возрастания частоты смены напева. Однако, медианные значения разнообразия пения меняются мало (3 во время спонтанного пения и 4 во время трансляции), что позволяет поставить этот результат под сомнение.

На основании того, что сразу после включения трансляции самцы этого вида переставали петь и некоторое время молча перелетали с ветки на ветку, мы предположили, что у пеночек Слейтера основным способом демонстрации территориальной агрессии является приближение к противнику, а не пение. Сходная ситуация наблюдается у зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*). У этих высокосоциальных птиц имеется ярко выраженная поведенческая реакция на появление хищника. Однако, в их вокальном репертуаре, по-видимому, отсутствуют специфические сигналы опасности (Butler et al., 2017). Мы предположили, что пеночки Слейтера сначала пытаются приблизиться к противнику с целью атаки, а пение включается в демонстрацию в тех случаях, когда атака невозможна (т.е., если вместо противника колонка). В подтверждение этого предположения говорит тот факт, что после завершения

трансляции (т.е. когда «противник» окончательно исчезает) изменения в пении пеночек Слейтера выражены значительно сильнее, чем во время эксперимента (см. ниже). К сожалению, мы не наблюдали естественных столкновений между самцами, поэтому проверить это предположение в настоящий момент невозможно.

Наиболее ярко выраженную реакцию на проигрывание записи пения конспецифика продемонстрировали пеночки Клаудии. Это единственный вид, у которого мы выявили различия между спонтанным пением и пением во время трансляции с помощью анализа GLMM по совокупности всех параметров (все параметры одновременно были включены в модель). В ответ на пение конспецифика пеночки Клаудии начинали петь с большей активностью, увеличивали наблюдаемый размер репертуара и снижали относительную энтропию. Изменения первых двух параметров выявлены в аналогичных экспериментах с трансляцией и у других видов.

Увеличение активности пения (и, соответственно, сокращение пауз между песнями) маркирует территориальное поведение у многих видов птиц (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009), в том числе и у одного из видов пеночек (Szymkowiak, Kuczyński, 2017). Активность пения – гибкий параметр. Птицы легко могут изменять активность пения, оперативно сигнализируя о кратковременных сменах в своем мотивационном состоянии (Searcy et al., 2000; Baker et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński 2017). Изменение активности пения чаще всего используют виды с простой структурой песен. Однако, и виды со сложной организацией пения и большим репертуаром, например, южный соловей (*Luscinia megarhynchos*), также могут менять активность пения во время вокальных взаимодействий (Hultsch, Todt, 1982). Пеночки Клаудии обладают средним по размеру репертуаром, поэтому вполне ожидаемо, что они меняют активность пения в контексте территориального поведения.

В ответ на проигрывание записи пения конспецифика пеночки Клаудии также увеличивают размер наблюдаемого репертуара, т.е. используют большее количество разных типов песен. Разнообразие типов песен играет важную роль

в коммуникации многих видов птиц, что впервые было продемонстрировано Кребсом (Krebs, 1976; Krebs, 1977). Позднее были получены дополнительные данные на этот счет. Например, самцы травяного короткоклювого крапивника (*Cistothorus platensis*) стремятся использовать больше разных типов песен, когда рядом поют другие особи (Kroodsma, Verner, 1978). Желтошапочные лесные певуны во время проигрывания записи конспецифичного пения намного чаще использовали редкие типы песен, чем при спонтанном пении (Byers, 2017). Некоторые виды используют свой репертуар при межполовых взаимодействиях. Например, красноплечий чёрный трупиял (*Agelaius phoeniceus*) исполняет больше разных типов песен, когда рядом находится самка (Searcy, Yasukawa, 1990). Таким образом, самцы многих видов птиц, включая пеночку Клаудии, увеличивают количество разных типов песен в пении, когда происходят изменения в окружающей обстановке, такие как появление самки или самца-конкурента. Важно также отметить, что пеночки Клаудии не используют во время территориальных взаимодействий какие-то особенные типы песен. Для того, чтобы установить это, мы проанализировали репертуары всех самцов и выявили общие типы песен (т.е. такие типы песен, которые встречаются у двух и более самцов). Далее мы выяснили, что одни и те же общие типы песен с равной вероятностью встречаются в спонтанном пении, и в пении во время трансляции. Это говорит о том, что увеличение разнообразия типов песен во время территориальных взаимодействий происходит за счет «обычных» песен, а каких-то особых «агрессивных» песен в репертуаре этого вида нет. Для сравнения, у некоторых других видов есть специальные песни, используемые исключительно или преимущественно при территориальных взаимодействиях и конфликтах с другими самцами. Таково, например, «агрессивное» пение некоторых каменок (Панов, 1999). Другие подобные примеры можно найти в обзоре А.С. Опаева (2012).

Песенные циклы пеночек Клаудии во время проигрывания трансляции оказались более упорядоченными и детерминированными, чем при спонтанном пении, о чем свидетельствует уменьшение энтропии. Однако этот результат

нельзя назвать однозначным, поскольку связанные параметры, такие как индексы линейности, постоянства и стереотипности, не изменялись в ответ на трансляцию. Вероятно, такая несогласованность изменения этих параметров вызвана следующей причиной. При спонтанном пении значения указанных индексов были довольно высоки – около 0.5. Это было связано с небольшими размерами наблюдаемых репертуаров (2–3 типа песен), т.к. при этом осуществлялись все возможные переходы между этими типами песен. В свою очередь энтропия была близка к 1, т.е. все эти переходы имели одинаковую вероятность.

Можно предположить, что упорядочивание песенных циклов может являться способом увеличить разнообразие типов песен. Например, разнообразие в 10 или 20 последовательных песен будет максимально при прочих равных условиях тогда, когда пение самца линейно, т.е. переходы между разными типами песен четко определены и предсказуемы (Ораев, 2016). В свою очередь, разнообразие типов песен может играть роль во взаимодействиях между самцами, о чем было сказано выше.

Помимо изменений в структуре пения, пеночки Клаудии также меняют амплитуду пения в ответ на проигрывание записи видового пения. Низкоамплитудные (или тихие) песни характерны для многих видов птиц (Anderson et al., 2008; Searcy, Nowicki, 2006; Searcy et al., 2006). В целом тихие песни можно разделить на 2 категории: 1) тихие «рекламные» песни, которые идентичны по структуре обычным песням, но поются с более низкой амплитудой, и 2) собственно тихие песни, которые отличаются по структуре от «рекламных» песен (Reichard, Anderson, 2015). Для нескольких видов показано, что песни второго типа чаще всего используются при ухаживании (Dabelsteen et al., 1998; Reichard et al., 2011; Reichard et al., 2013) Исключение – горная короткокрылая камышовка (*Horornis fortipes*), у которой такие песни используются при взаимодействии соперничающих самцов (Xia et al., 2015). А тихие «рекламные» песни, напротив, используются в качестве предпосылки

атаки и являются у ряда видов надежным сигналом агрессивных намерений самца (Ballentine et al., 2008; Hof, Hazlett, 2010; Templeton et al., 2012).

Тихие песни, исполняемые пеночками Клаудии, можно отнести к категории тихих «рекламных» песен. По-видимому, они используют в качестве предвестников атаки. Мы предполагаем это по косвенным данным: самцы, исполнявшие тихие песни, совершили больше перелетов в пределах 10 м от колонки, т.е. теоретически с большей вероятностью могли атаковать соперника. Другой вид пеночек – зелёные (*Ph. trochiloides*) – также исполняют тихие песни в ответ на трансляцию пения конспецифика (Scordato, 2017).

Особый интерес представляют очковые пеночки подрода *Seicercus*. В отличие от трех других видов, они чрезвычайно близки, как внешне, так и эволюционно (Olsson et al., 2003; Alström, 2012). Поэтому сравнение способов модификации пения в проведенных экспериментах позволяет судить о самых первых этапах эволюции этого типа коммуникативного поведения.

Три исследованных вида являются очень близкими, фактически криптическими: по внешнему виду они различимы с большим трудом. Все они обладают сходной, но, тем не менее, разной организацией пения. Пеночка Бианки выделяется на фоне других видов. Во-первых, у этого вида самый маленький репертуар (13–44 типов песен против 39–65 у пеночки Мартенса и 29–64 у сероголовой пеночки). Во-вторых, максимальная частота звуков в пении пеночки Бианки ниже, чем у двух других видов. В-третьих, структура отдельных песен у этого вида наиболее простая: каждая песня состоит из 2–3 одинаковых повторяющихся слогов. Благодаря низкой частоте и простой структуре песен пение пеночки Бианки легко отличается на слух (чего нельзя сказать касательно различия прочих двух видов). Показатели упорядоченности песенных циклов у пеночки Бианки самые низкие: относительно низкие значения индексов и высокие – энтропии.

Пение пеночки Бианки претерпевает наибольшие изменения в ответ на проигрывание записи пения конспецифика по сравнению с двумя другими видами очковых пеночек. Как и в случае с пеночкой Клаудии, песенные циклы

пеночки Бианки становятся более упорядоченными. Индекс линейности возрастает, а энтропия снижается. Разнообразие пения (количество разных типов песен на каждые 10 последовательных песен) также увеличивается, хоть и недостоверно. Вероятно, пеночки Бианки, также, как и пеночки Клаудии, стремятся разнообразить пение при взаимодействии с соперниками, «делая» его более упорядоченным.

Пение пеночек Мартенса и сероголовой на первый взгляд очень похоже и различается на слух только после некоторой тренировки. В пении обоих видов попадаются очень схожие по структуре и звучанию песни. Главные отличительные черты пения сероголовой пеночки – это короткие вступления перед песнями и обилие песен с завершающей трелью. Сероголовая пеночка практически каждую песню предваряет вступлением, чего не наблюдается у пеночки Мартенса. Далее, большинство типов песен в репертуаре сероголовой пеночки – трелевые, состоящие в основном из очень коротких и многократно повторяющихся звуков или слогов. В репертуаре пеночки Мартенса трелей нет. Кроме того, песни сероголовой пеночки несколько длиннее, чем у пеночки Мартенса, вероятно, за счет трелей.

Песенные циклы обоих видов отличаются значительной упорядоченностью (линейностью), о чем говорят высокие значения индексов и низкие – энтропии. Это типичный линейный синтаксис. У обоих видов не выявлено достоверных различий между спонтанным пением и пением в ответ на трансляцию. Однако, в пении обоих видов наблюдается некоторое увеличение (пусть и недостоверное с применением поправки Бонферрони) разнообразия пения. Активность пения также нарастает (у сероголовой пеночки только после трансляции).

Мы предположили, что степень изменений линейности в пении зависит от изначальных значений этих параметров. У пеночки Бианки спонтанное пение наименее упорядочено, а в ответ на проигрывание пения самцы начинают петь более упорядочено и линейно. За счет существенной разницы в упорядоченности между спонтанным пением и пением в эксперименте эти

различия легко выявляются статистическими тестами. Однако у двух других видов пение изначально достигает почти максимальных показателей упорядоченности, поэтому еще больше упорядочивать его у них фактически нет возможности.

Известно, что у сероголовой пеночки линейность спонтанного пения варьирует у разных самцов, при этом чем больше размер репертуара – тем больше индекс линейности (Ораев, 2016). В связи с этим имело бы смысл отдельно сравнить реакцию самцов с высокими и низкими значениями индекса линейности, но в данной работе это не позволяет сделать выборка.

Сразу после завершения трансляции у пеночек Мартенса и Бианки повышается активность пения. У пеночки Бианки при этом падают показатели упорядоченности, что может говорить о снижении мотивации в контексте территориального поведения.

Территориальное поведение и реакция на трансляцию конспецифичного пения могут зависеть от структуры популяции (Goretskaya, 2004; Scordato, 2017). Плотность популяции пеночек Бианки в районе исследования была наименьшей – в 1.6 раз меньше плотности популяции сероголовых пеночек и в 2.5 раз меньше плотности популяции пеночек Мартенса. Вместе с тем, пеночки Бианки продемонстрировали наиболее яркие изменения в пении в ответ на трансляцию. Пеночки Мартенса и сероголовая, обитающие плотными популяциями, могут быть более толерантны к пению других самцов своего вида, т.к. постоянно находятся в их окружении. Пеночки Бианки живут более разреженно и, соответственно, реже сталкиваются с конспецификами. Разреженное окружение не способствует выработке толерантности к другим самцам своего вида, что, вероятно, и приводит к более резкой реакции на их появление.

Для остальных исследуемых видов мы не проводили учёты, поэтому сопоставить плотность популяции с реакцией на трансляцию не представляется возможным.

Таким образом, даже у чрезвычайно близких видов способы модификации пения могут в той или иной степени различаться.

7.4. Изменение в пении после эксперимента

Мы также сравнили пение после завершения трансляции со спонтанным пением и пением во время эксперимента. Обобщенные результаты представлены в таблицах 7.2 и 7.3.

Пение пеночки Клаудии после завершения трансляции отличается от спонтанного. По значениям параметров оно занимает промежуточное положение между спонтанным пением и пением во время трансляции. Очевидно, в данном случае мы наблюдаем постепенное затухание реакции и приведение параметров к состоянию, характерному для спонтанного пения.

У очковой пеночки Мартенса пение после трансляции отличается от спонтанного по активности пения и частоте смены напева. Впрочем, эти параметры не различаются между пением во время и после трансляции, поэтому можно предположить, что после трансляции просто сохраняются те же самые изменения, что наблюдались и во время трансляции. Сходная картина выявлена и у очковой пеночки Бианки. Однако, у сероголовой очковой пеночки изменения в пении сразу после выключения трансляции (по сравнению со спонтанным пением) заметно более выражены, чем во время эксперимента (таблица 7.2). После трансляции у сероголовых пеночек заметно возрастает активность пения и упорядоченность песенного цикла (увеличиваются индексы и снижается энтропия).

Пение пеночек Слейтера и большеклювой сразу после выключения экспериментальной записи отличается от спонтанного пения значительно сильнее, чем во время трансляции (рисунок 7.1). У большеклювой пеночки эти изменения особенно заметны, т.к. во время трансляции заметных (достоверных) изменений в песенных параметрах этого вида мы вообще не зарегистрировали (таблица 7.2). У обоих видов после выключения трансляции возрастает активность пения и частота смены напева.

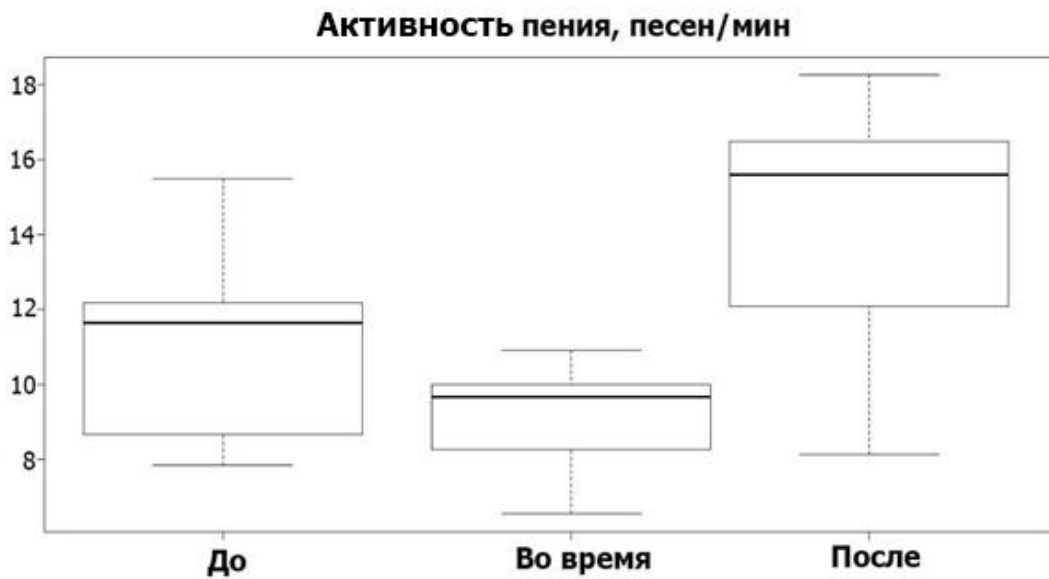


Рисунок 7.1. Активность пения пеночки Слейтера до, во время и после эксперимента.

Таким образом, у половины изученных видов пение по ряду параметров претерпевает после трансляции бóльшие изменения, чем во время трансляции. Этот результат на первый взгляд кажется странным, т.к. после выключения записи пения конспецифика исчезает и «потенциальный соперник». Сходная картина (т.е. более яркие изменения в пении сразу после, а не во время трансляции) наблюдается и у голосистой пеночки (*Ph. schwarzi*) (Опаев, Колесникова, 2019), а также у ряда других видов воробьиных птиц (Горецкая, 2013).

Чтобы объяснить, почему у нескольких видов модификация пения сильнее выражена после трансляции, чем во время него, мы выдвинули следующее предположение. Во время трансляции самец реагирует на пение другого самца, поющего на его участке, как на сигнал «захвата» территории. Об этом говорит поведенческая реакция (перелеты). В данной ситуации основу мотивации самца будет составлять агрессия, он будет стремиться атаковать противника. Так, пеночки Слейтера, услышав пение вторгнувшегося самца, на какое-то время перестают петь и перелетают в поисках противника. В качестве агрессивных сигналов можно рассматривать трески большеклювых пеночек, согласно концепции Мортон (Morton, 1977). Песню же можно рассматривать как одну из форм ритуализированного поведения, используемого вместо прямой агрессии в тех случаях, когда птицы хотят избежать драки (Тинберген, 1978; Лоренц, 2009). В частности, в качестве ритуализированной агрессии можно рассматривать тихие песни пеночек Клаудии, поскольку у других видов вслед за тихими песнями следует прямая агрессия (Ballentine et al., 2008; Hof, Hazlett, 2010; Templeton et al., 2012). Поскольку в ситуации вторжения самец, вероятно, стремится в первую очередь напрямую атаковать «соперника», пение, как ритуализированная агрессия, у ряда видов «отходит» на второй план. Поэтому оно вовсе (пеночки Слейтера) либо практически не модифицируется. После выключения трансляции исчезает и «противник». Однако, не исключено, что «возбуждение», вызванное конфликтом, не только сохраняется, но проявляется в пении еще заметнее.

Таблица 7.2. Изменения в песенных параметрах после проигрывания тестовой записи (по сравнению со спонтанным пением) для всех изученных видов. Значения символов: - параметр не изменяется; ↑ - параметр увеличивается; ↓ - параметр уменьшается. Красным выделены достоверные различия ($p < 0.005$), синим – различия, которые становятся недостоверными при применении поправки Бонферрони ($p < 0.05$).

	<i>Ph. magnirostris</i>	<i>Ph. ricketti</i>	<i>Ph. claudiae</i>	<i>Ph. omeiensis</i>	<i>Ph. tephrocephalus</i>	<i>Ph. valentini</i>
Размер репертуара	-	-	↑	-	↓	-
Длительность песен	-	-	-	-	-	-
Длительность пауз	↓	↓	-	-	↓	↓
Активность пения	↑	↑	↑	↑	↑	↑
Частота смены напева	↑	↑	-	↑	-	-
Разнообразие пения	-	↑	-	-	-	↑
S (lin)	-	↓	-	-	↑	-
S (cons)	-	-	-	-	↑	-
S	-	-	-	-	-	-
REI	-	-	↓	-	↓	-

Таблица 7.3. Изменения в песенных параметрах после проигрывания тестовой записи (по сравнению с пением во время трансляции) для всех изученных видов. Значения символов: - параметр не изменяется; ↑ - параметр увеличивается; ↓ - параметр уменьшается. Красным выделены достоверные различия ($p < 0.005$), синим – различия, которые становятся недостоверными при применении поправки Бонферрони ($p < 0.05$).

	<i>Ph. magnirostris</i>	<i>Ph. ricketti</i>	<i>Ph. claudiae</i>	<i>Ph. omeiensis</i>	<i>Ph. tephrocephalus</i>	<i>Ph. valentini</i>
Размер репертуара	-	-	-	-	-	↑
Длительность песен	↓	↑	-	-	-	-
Длительность пауз	↓	↓	↑	-	-	-
Активность пения	↑	↑	-	-	↑	-
Частота смены напева	-	↑	-	-	-	↓
Разнообразие пения	-	-	-	↓	↓	↓
S (lin)	-	-	-	-	↑	↓
S (cons)	-	-	↑	-	-	↓
S	-	-	↑	-	↑	↓
REI	-	-	-	-	-	↑

Остается только неясным, почему одни виды модифицируют пение преимущественно во время трансляции, а другие – после её завершения. Это может связано, например, с особенностями структуры популяции. Виды, живущие разреженно, могут более агрессивно реагировать на вторжение. У видов, обитающих плотными популяциями, вторжения могут носить частый характер, в частности, соседи могут периодически нарушать границы друг друга. В таких случаях самцы могут предпочитать прямой агрессии ритуализированный песенный ответ, поскольку частые драки будут негативно сказываться на всей популяции в целом. В данной работе мы не проводили целенаправленные учёты пеночек большеклювой, Клаудии и Слейтера, однако, по нашим наблюдениям, популяции большеклювых пеночек наиболее разреженные, в то время как пеночки Клаудии и Слейтера живут достаточно плотно. При этом большеклювая пеночка модифицирует пение после трансляции, а пеночка Клаудии – во время трансляции, что в целом соответствует нашему предположению. Пеночка Слейтера занимает промежуточное положение – она модифицирует пение как до, так и после трансляции. Однако из этой картины выпадает сероголовая пеночка, т.к. популяция этого вида более плотная, чем у пеночки Бианки, и при этом модификации в большей степени выражены после трансляции. Очевидно, что для проверки этой гипотезы нужны более детальные исследования, в том числе разных популяций одного вида.

7.5. Общие принципы проявления территориального поведения в пении разных видов пеночек

В данном исследовании мы сравнили, как разные виды пеночек реагируют на проигрывание записи пения конспецифика (что является имитацией территориального вторжения). Большеклювые пеночки не используют песню для демонстрации территориального поведения при непосредственных

взаимодействиях между самцами, что является довольно необычным для птиц, поскольку песня, помимо всего прочего, у многих видов птиц имеет и функцию обозначения территории (Catchpole, Slater, 2008). При этом у большеклювой пеночки мы наблюдали не вполне обычное для птиц явление – использование инструментальных звуков (тресков) в территориальной коммуникации, а изменения в собственно пении проявлялись уже после завершения трансляции. У остальных пяти видов мы выявили те или иные изменения песенных параметров в ситуации, имитирующей территориальное вторжение. Эти пять видов так или иначе стремились разнообразить пение при взаимодействии с соперником. Большеклювая пеночка также в какой-то степени стремилась разнообразить пение (о чем говорит увеличение частоты смены напева), но уже после взаимодействия с соперником.

Пеночки Клаудии, Бианки и сероголовая в той или иной степени упорядочивают пение посредством увеличения линейности и снижения энтропии. Мы предположили, что во время территориальных взаимодействий самцы стремятся как можно больше разнообразить свое пение. Для того, чтобы максимизировать количество используемых типов песен, самцы упорядочивают пение: поют более линейно и менее хаотично, т.к. если песни исполняются в строгом порядке, то меньше вероятность, что какой-то тип песни «потеряется». Из этого тренда выбивается только пеночка Слейтера, у которой вместе с разнообразием пения возрастает и энтропия. В свою очередь, пеночки Слейтера, Клаудии и Мартенса также увеличивают активность пения в ответ на проигрывание пения конспецифика.

В результате, у всех видов количество разных песен в единицу времени повышается: как вследствие увеличения разнообразия, так и в следствии повышения активности пения. Мы предполагаем, что это общий принцип для рассмотренных видов: увеличение разнообразие как акустический способ выражения территориального поведения (Опаев и др., 2019). У большеклювой пеночки идейно наблюдается то же самое, но уже после непосредственно трансляции ей видového пения.

7.6. Проявление территориальности в пении разных видов пеночек в аспекте филогении

Таким образом, в одной систематической группе птиц мы наблюдаем разные способы «территориальной» модификации пения. В ряде других работ также изучено акустическое поведение пеночек в экспериментах с трансляцией (Горецкая, 2013; Опаев, Колесникова, 2019; Linhart et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński, 2017). Наши материалы дополняют эти данные. Так, пеночки-теньковки (*Ph. sibilatrix*), веснички (*Ph. collybita*) и зеленые (*Ph. trochiloides*) увеличивают активность пения во время взаимодействий с другими самцами (Горецкая, 2013; Linhart et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński 2017; Scordato 2017), также как это делают пеночки Клаудии и Мартенса.

Явная связь между способами выражения территориального поведения и филогенетическим родством разных видов не прослеживается. Так, пеночки Клаудии и Слэйтера демонстрируют разные паттерны ситуативного изменения пения, но относятся к одному и тому же подроду *Cryptigata* (Olsson et al., 2005; Коблик и др., 2017). Зеленые и большеклювые пеночки также находятся в близком родстве (Olsson, 2005; Коблик и др., 2017), но проявляют разную реакцию на трансляцию (Scordato, 2017; наши данные). Точно также веснички и голосистые пеночки вполне родственны (Olsson, 2005; Коблик и др., 2017), но реагируют на трансляцию совершенно по-разному (Горецкая, 2013; Опаев, Колесникова, 2019; Szymkowiak, Kuczyński 2017). Напротив, пеночки Клаудии, Мартенса, веснички, зеленые пеночки и теньковки реагируют сходным образом на проигрывание пения конспецифика (увеличивают активность пения) (Горецкая, 2013; Linhart et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński, 2017; наши данные), но относятся к разным филогенетическим кладам (Olsson et al. 2005; Коблик и др., 2017). Голосистые пеночки и пеночки Клаудии находятся в отдаленных друг от друга кладах (Olsson et al. 2005; Коблик и др., 2017), однако оба вида в эксперименте увеличивают наблюдаемый размер репертуара (Опаев, Колесникова, 2019; наши данные). Исключение из общей картины составляют

большеклювая и бледноногая пеночки: только два этих вида используют в территориальных взаимодействиях специфические инструментальные звуки (трески крыльями) и при этом находятся в относительно близком родстве (Olsson et al. 2005; Коблик и др., 2017; Опаев и др., 2019; наши данные).

Для детализации и формализации связи филогении и способов модификации пения в эксперименте, мы проанализировали, кроме изученных 6 видов, данные еще по 4, приведенные в работе Опаева с соавторами (Опаев и др., 2019) и обработанные по такой же методике. Результаты показаны на рисунке 7.2. Видно, что несмотря на наличие некоторых общих тенденций (таких как увеличение разнообразия пения), совокупная (по всем параметрам) реакция на пение конспецифика у разных видов значительно различается, при этом степень различий не связана с филогенетическим родством.

Чтобы формализовать эту картину, мы посчитали филогенетический сигнал для каждого параметра, закодировав его изменения тремя категориями: «1» – значения данного параметра увеличивается в ответ на экспериментальную трансляцию, «0» – не изменяется, «-1» – уменьшается. Результаты приведены в таблице 7.4. Видно, что большинство способов модификаций пения в эксперименте не показывают достоверного сигнала. Это значит, что два близких вида сходны друг с другом по этим параметрам не больше, чем два наугад взятых вида. Или, по-другому, степень сходства не зависит от филогенетического родства. Единственное исключение – появление в ответ на экспериментальную трансляцию «иных звуков» – для этого параметра выявлено достоверное значение лямбды Пэйджеля. Однако, «иные звуки» здесь понимаются широко, как все акустические компоненты поведения, не являющиеся пением – это и инструментальные трески большеклювой и бледноногой пеночек и совершенно разные позывки пеночек бурой и светлоголовой. Что касается первого параметра в таблице 7.4 (длительность песен), то достоверное значение лямбды Пэйджеля здесь не имеет смысла. Оно получилось потому, что почти у всех видов из 10-ти изученных (кроме светлоголовой пеночки) этот параметр в эксперименте не менялся.

По этим же данным мы реконструировали предполагаемое предковое состояние – как реагировал на трансляцию видовой песни гипотетический общий предок изученных видов? Здесь ясного результата для большинства параметров также не получилось: разные состояния (например, параметр увеличивается или не меняется) фактически равновероятны. Результаты с длительностью песни снова не имеют смысла (т.к. этот параметр меняется только у одного вида из 10-ти). Единственный интересный (и важный) результат таков: общий предок всех изученных пеночек скорее всего увеличивал разнообразие пения в ответ на предъявление ему типичной видовой песни (вероятность этого 61% – таблица 7.5). Напомним, что увеличение разнообразия – это, по нашему мнению, общий принцип выражения территориального поведения у пеночек (Опаев и др., 2019).

Пение, а также реакция на трансляцию видовой песни может различаться в пределах одного вида или близких видов и зависеть от структуры популяции, например, плотности, как уже было сказано выше (Goretskaya, 2004; Scordato, 2017). Поэтому мы полагаем, что определенную роль в формировании вокальной реакции самца в ответ на симитированное в эксперименте территориальное вторжение могли играть структура популяции (в том числе – ее видоспецифичные черты) и особенности среды обитания, а не филогенетический аспект. Но мы не можем исключить и того, что межвидовые различия в способах модификаций пения в эксперименте связаны с действием и других неучтённых (в том числе – случайных) факторов.

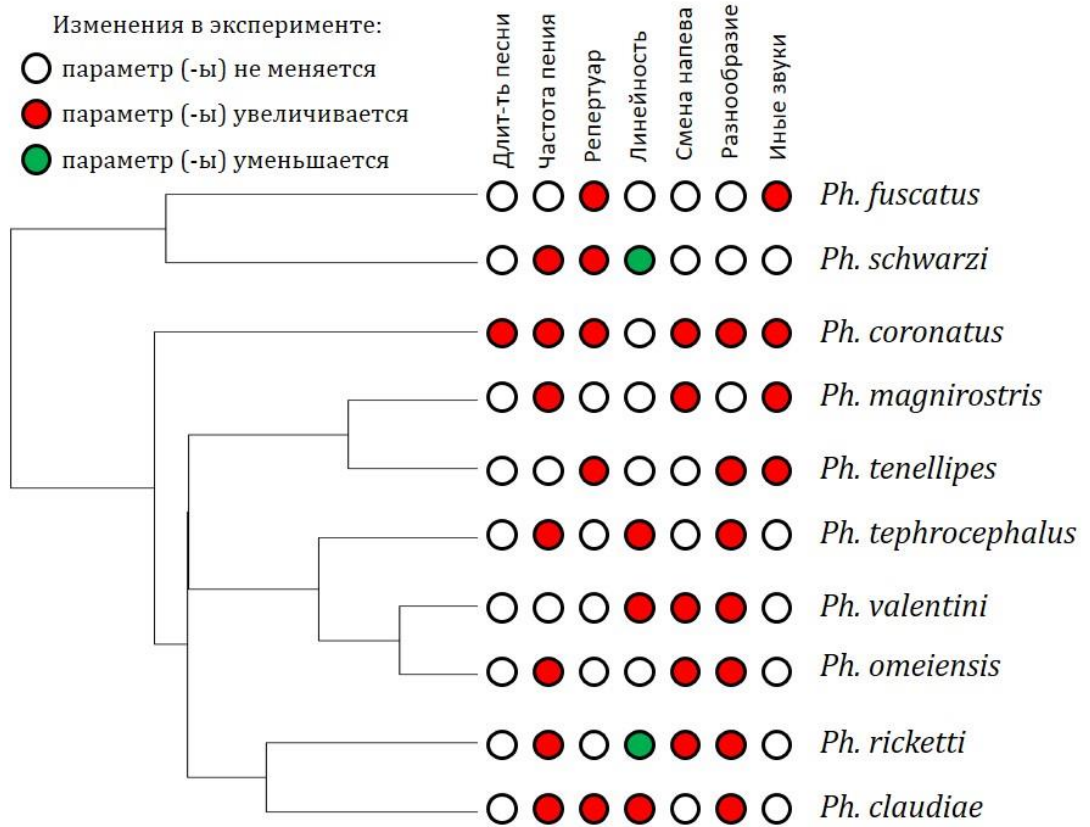


Рисунок 7.2. Филогенетическое древо 10 видов пеночек, построенное по данным сайта birdtree.org. Для каждого вида приведены способы модификации пения в эксперименте – по оригинальным данным и материалам из работы Опаев и др., 2019.

Таблица 7.4. Значения филогенетического сигнала (лямбда Пэйджэла) и его достоверность (p) для характера изменения разных параметров (или их групп) пения в эксперименте у 10 видов пеночек. В анализе данный параметр считался увеличивающимся или уменьшающимся, если соответствующие изменения были зафиксированы в пении во время и/или после трансляции, по сравнению со спонтанным пением. Красным выделены достоверные значения лямбды Пэйджэла.

Параметр	лямбда Пэйджэла	p
Длительность песен	1.22	0.002
Интенсивность пения (паузы между песнями, активность пения)	<0.01	1.000
Размер репертуара	0.37	0.689
Линейность (упорядоченность): (S_{LIN} , S_{CONS} , S , RE_1)	<0.01	1.000
Частота смены напева	<0.01	1.000
Разнообразие (в 10 песнях)	0.68	0.242
Иные (не песенные) звуки: позывки и инструментальные	1.21	<0.001

Таблица 7.5. Реконструкция гипотетического предкового состояния характера изменения разных параметров (или их групп) пения в эксперименте у 10 видов пеночек. В анализе данный параметр считался увеличивающимся или уменьшающимся, если соответствующие изменения были зафиксированы в пении во время и/или после трансляции, по сравнению со спонтанным пением.

Параметр	Увеличивается	Не изменяется	Уменьшается
Длительность песен	1%	99%	0%
Интенсивность пения (паузы между песнями, активность пения)	50%	50%	0%
Размер репертуара	51%	49%	0%
Линейность (упорядоченность): (S_{LIN} , S_{CONS} , S , RE_1)	33.3%	33.3%	33.3%
Частота смены напева	50%	50%	0%
Разнообразие (в 10 песнях)	61%	39%	0%
Иные звуки (трески)	58%	42%	0%

Заключение

Стратегии территориального поведения в вокализации воробьиных птиц чрезвычайно разнообразны и отличаются даже у близких видов. В ситуации территориального вторжения одни виды модифицируют своё пение, а другие – используют также иные, «не песенные» звуки.

Использование «не песенных» звуков в территориальных взаимодействиях у пеночек связано с филогенетическим родством видов. Из изученных видов такое поведение проявляет большеклювая пеночка. В территориальном поведении этот вид использует трески – инструментальные звуки, издаваемые биением крыльев. Ранее инструментальные звуки для пеночек описаны не были. Интересно, что большеклювая пеночка при этом не модифицирует свое пение непосредственно в ответ на пение конспецифика, а изменения в пении выявляются уже после взаимодействия.

Другие виды при территориальных взаимодействиях так или иначе модифицируют свое пение. Способы модификации пения не связаны с филогенетическим родством видов. Возможно, на способы модификации пения прежде всего влияет структура популяции, а не эволюционные взаимоотношения между видами. Но нельзя исключать, что видоспецифичный характер модификации пения в территориальном контексте сложился из-за случайных причин.

Способы модификации пения различаются от виду к виду. Однако, для большинства видов выявляется общий тренд – увеличение разнообразия и активности пения. Для ряда видов увеличение разнообразия идет совместно с возрастанием упорядоченности пения. Вероятно, чем более упорядочено пение, тем проще его разнообразить и не упустить в последовательности какой-либо тип песни.

Для пеночек Клаудии впервые описано явление тихих (низкоамплитудных) песен. Этот вид используют низкоамплитудные песни во

время территориальных взаимодействий. Реакция на пение конспецифика у особей, исполняющих тихие песни, более выражена, чем у особей, такие песни не исполняющих.

Криптические виды пеночек подрода очковых пеночек (комплекс *Ph. burkii s.l*) не разделяются по предпочитаемым микробиотопам. Межвидовой территориальности очковые пеночки также не проявляют. Самцы активно реагируют на пение конспецифика, однако, но проигрывание гетероспецифичного пения они реакции не проявляют. Вероятно, эти виды не только населяют одни и те же биотопы, но их гнездовые территории также широко перекрываются. Такая ситуация крайне нетипична для близких сестринских видов птиц: не исключено, что подобный случай описан нами впервые.

Выводы

1. Выявлена общая тенденция в способах модификации пения у изученных видов: большинство тем или иным способом повышают разнообразие пения в условиях имитации территориального вторжения.
2. Конкретные способы модификации пения в территориальном контексте не связаны с филогенетическим родством: близкие виды по этим параметрам не более схожи, чем более далекие.
3. Впервые описаны инструментальные звуки у пеночек. Большеклювая пеночка в территориальном контексте издает трески, получающиеся за счет биения крыльев.
4. У пеночки Клаудии впервые описаны тихие (низкоамплитудные) песни, характерные для территориальных взаимодействий и маркирующие агрессивный настрой самца.
5. У симбиотопично обитающих криптических видов комплекса *Ph. burki* s.l. не выявлено межвидовой территориальности и различий по предпочитаемым микробиотомам.

Публикации автора

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

1. **Колесникова Ю. А.**, Опаев А. С. 2016. Различия в организации песенных репертуаров двух видов пеночек (большеклювой *Phylloscopus magnirostris* и пеночки Рикетта *Ph. ricketti*: Phylloscopidae, Aves) // Зоологический журнал. Т. 95. № 10. С. 1207–1210.
 - 1.1. **Перевод на английский язык:** **Kolesnikova Yu. A.**, Опаев А. С. 2016. Differences in song repertoire organization in two Leaf Warbler species (*Phylloscopidae*), the Large-Billed Leaf Warbler (*Phylloscopus magnirostris*) and the Sulfur-Breasted Leaf Warbler (*Phylloscopus ricketti*) // Biology Bulletin. V. 43, №. 9. P. 121–130.
2. Опаев А., **Kolesnikova Y.**, Liu M., Kang Z. 2019. Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive contexts: role of song rate, song type diversity and song type transitional pattern // Journal of Ornithology. V. 160, Issue 2. P. 297–304.
3. **Kolesnikova Y.**, Liu M., Kang Z, Опаев А. 2019. Song Does Not Function as a Signal of Direct Aggression in Two Leaf-Warbler Species // Ornithological Science. V. 18. P. 17–26.
4. Опаев А. С., **Колесникова Ю. А.**, Антонов А. И. 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». Т. 53. №1. С. 133–147.
5. Опаев А.С., **Колесникова Ю.А.** 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 319–331.
6. Опаев А., **Kolesnikova Y.** 2019. Lack of habitat segregation and no interspecific territoriality in three syntopic cryptic species of the golden-spectacled warblers *Phylloscopus (Seicercus) burkii* complex // Journal of Avian Biology. DOI:10.1111/jav.02307.

Статьи в сборниках и прочих изданиях

1. Опаев А. С., **Колесникова Ю. А.** Симбиотопия трех криптических видов очковых пеночек (комплекс *Phylloscopus (Seicercus) burkii*) в горах центрального Китая: отсутствие экологической сегрегации и межвидовой территориальности // Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г. П. Дементьева "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы", Звенигород, 2018. С. 265-271.

Тезисы конференций

1. **Kolesnikova Y.**, Опаев А., Liu M., Kang Z. 2017. Claudia Leaf warblers (*Phylloscopus claudiae*) increase observed repertoire size and decrease entropy in response to simulated territorial intrusion //11th Conference of the European ornithologist's union, Turku, Finland, 2017. P. 120.
2. **Kolesnikova Y.**, Опаев А. 2017. Pattern of song sharing for the Martens's warbler (*Seicercus omeiensis*) // XXVI International Bioacoustics Congress, Haridwar, India, 2017. P. 179.
3. Опаев А. С., **Колесникова Ю. А.** Кодирование территориальной агрессии в пении пеночек // VI Всероссийская конференция по поведению животных, Москва, 2017. С. 113.
4. **Колесникова Ю. А.**, Опаев А. С. У расписной пеночки Мартенса типы песен, общие для нескольких самцов, имеют более простую структуру // Первый Всероссийский орнитологический конгресс, Тверь, 2018. С. 153.
5. **Kolesnikova Y.**, Опаев А. 2019. Ordering of song and responses to playback of conspecific song: a study of three sympatric species of *Seicercus (Phylloscopus) burkii* complex //12th Conference of the European ornithologist's union, Cluj-Napoca, Romania, 2019. P. 190-191.

Список литературы

1. Бёме И. Р., Горецкая М. Я., Москаленко В. Н. 2014. Иммунизация нереплицирующимся антигеном приводит к изменениям характеристик песни и уровня кортикостерона у воробьиных птиц. Доклады Академии наук 454 (1): 111–114.
2. Горецкая М. Я. 2013. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию. Зоологический журнал 92 (6): 718–730.
3. Дементьев Г. П., Мекленбурцев Р. Н., Судиловская А. М. 1951. Птицы Советского Союза. Советская наука.
4. Иваницкий В. В., Марова И. М. 2010. К проблеме вокальной памяти у певчих птиц: сверхсложные акустические конструкции в песне корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus*). Доклады Академии наук 432: 426–429.
5. Иваницкий В. В., Марова И. М., Малых И. М. 2011. Контрасты синтаксиса в рекламных песнях близких видов пеночек. Доклады академии наук 438: 570–573.
6. Коблик Е. А., Архипов В. Ю., Волков С. В., Мосалов А. А., Редькин Я. А. 2017. Гималаи – «ключ» к пониманию разнообразия и таксономии азиатских пеночек (*Phylloscopidae*). Российские гималайские исследования: вчера, сегодня, завтра. Издательство "Европейский Дом", Санкт-Петербург: 173–178.
7. Ковылов Н. С., Марова И. М., Иваницкий В. В. 2012. Изменчивость песни и окраски оперения западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus*) зеленых пеночек в зоне симпатрии: верна ли гипотеза кольцевого видообразования? Зоологический журнал 91 (6): 702–713.

8. Колесникова Ю. А., Опаев А. С. 2016. Различия в организации песенных репертуаров двух видов пеночек (Phylloscopidae): большеклювой (*Phylloscopus magnirostris*) и пеночки Рикетта (*Phylloscopus ricketti*). Зоологический журнал 95 (10): 1207–1217.
9. Лапшин Н. В. 2001. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии). Труды Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии», Республика Татарстан: 394–412.
10. Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Топчиева Л. В., Малышева И.Е., Токарева Н. П. 2009. Механизмы функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы. Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере: материалы доклады Всероссийской научной конференции с международным участием, Сыктывкар: 129–132.
11. Лоренц К. 2009. Агрессия. Римис. 352 с.
12. Нечаев В. А., Гамова Т. В. 2009. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный список). Владивосток. 564 с.
13. Опаев А. С. 2012. Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? Этология и зоопсихология 2: 1–14.
14. Опаев А. С., Колесникова Ю. А. 2018. Симбиотопия трех криптических видов очковых пеночек (комплекс *Phylloscopus (Seicercus) burkii*) в горах центрального Китая: отсутствие экологической сегрегации и межвидовой территориальности. Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г. П. Дементьева "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы", Звенигород: 265–271.
15. Опаев А. С., Колесникова Ю. А. 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*). Зоологический журнал 98 (3): 319–331.

16. Опаев А. С., Колесникова Ю. А., Антонов А. И. 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*). Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология» 53 (1): 133–147.
17. Опаев А. С., Мейши Лю, Кан Джу. 2017. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron (Garrulax) elliotii*, Timaliidae, Aves). 2. Вокальный репертуар. Зоологический журнал 96 (7): 805–817.
18. Панов Е. Н. 1999. Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 342 с.
19. Рябицев В. К. 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: 297 с.
20. Тинберген Н. 1978. Поведение животных. Мир. 195 с.
21. Шипилина Д. А. 2014. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus collybita abietinus*, *Ph. (c.) tristis*) в зоне симпатрии: морфологические, биоакустические и генетические аспекты. Автореф. Диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук.
22. Akçaya S., Tom M. E., Campbel E. S., Beecher M. D. 2013. Song type matching is an honest early threat signal in a hierarchical animal communication system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280 (1756): 2012–2517.
23. Alström P., 2012. Identification of *Phylloscopus* & *Seicercus* warblers in China. Pdf of lecture.
24. Alström P., Ericson P. G., Olsson U., Sundberg P. 2006. Phylogeny and classification of the avian superfamily Sylvioidea. *Molecular phylogenetics and evolution* 38: 381–397.
25. Alström P., Olsson U. 2000. Golden-spectacled Warbler systematics. *Ibis* 142: 495–500.
26. Alstrom P., Olsson U., Lei F. 2013. A review of the recent advances in the systematic of the avian superfamily Sylvioidea. *Chinese Birds* 4: 99–131.

27. Alström P., Rasmussen P. C., Olsson U., Sundberg P. 2008. Species delimitation based on multiple criteria: the Spotted Bush Warbler *Bradypterus thoracicus* complex (Aves: Megaluridae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 291–307.
28. Alström P., Rasmussen P. C., Sangster G., Dalvi S., Round P. D., Zhang R., Yao C.-T., Irestedt M., Manh H. L., Lei F., Olsson U. 2019. Multiple species within the Striated Prinia *Prinia crinigera*–Brown Prinia *P. polychroa* complex revealed through an integrative taxonomic approach. *Ibis*, doi.org/10.1111/ibi.12759.
29. Alström P., Rasmussen P. C., Xia C., Gelang M., Liu Y., Chen G., Zhao M., Hao Y., Zhao C., Zhao J., Yao C., Eaton J. A., Hutchinson R., Lei F., Olsson U. 2018. Taxonomy of the White-browed Shortwing (*Brachypteryx montana*) complex on mainland Asia and Taiwan: an integrative approach supports recognition of three instead of one species. *Avian Research* 9:34.
30. Amy M., Monbureau M., Durand C., Gomez D., They M., Leboucher G. 2008: Female canary mate preferences: differential use of information from two types of male–male interaction. *Animal Behaviour* 76: 971–982.
31. Anderson R. C., Searcy W. A., Nowicki, S. 2007. Testing the function of song-matching in birds: responses of eastern male song sparrows *Melospiza melodiata* partial song-matching. *Behaviour* 145: 347–363
32. Anderson R. C., Searcy W. A., Peters S., Nowicki S. 2008. Soft song in song sparrows: acoustic structure and implications for signal function. *Ethology* 114 (7): 662–676.
33. Baker T., Wilson D., Mennill D. 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees. *Animal Behavior* 84:965–974.
34. Ballentine B., Searcy W. A., Nowicki S. 2008. Reliable aggressive signaling in swamp sparrow. *Animal Behavior* 75: 693–703.

35. Barnett C. A., Thompson C. F., Sakaluk S. K. 2012. Aggressiveness, boldness and parental food provisioning in male house wrens (*Troglodytes aedon*). *Ethology* 118 (10): 984–993.
36. Bates D. M., Pinheiro J. C. 1998. Computational Methods for Multilevel Modelling. In: Technical Memorandum BL0112140-980226-01TM. Murray Hill, NJ: Bell Labs, Lucent Technologies.
37. Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2018. Package ‘lme4’. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4> .
38. Beecher M. D., Campbell S. E., Burt J. M., Hill C. E., Nordby J. C. 2000. Song-type matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 59: 21–27.
39. Beecher M. D., Stoddard P. K., Campbell S. E., Horning C. L. 1996. Repertoire matching between neighbouring song sparrows. *Animal Behaviour* 51: 917–923.
40. Bjerke, T. K., Bjerke, T. H. 1981. Song dialects in the redwing, *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica* 12: 40–50.
41. Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T. 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of Theoretical Biology* 262: 151–164.
42. Brindley E. L. 1991. Response of European robins to playback of song: neighbour recognition and overlapping. *Animal Behaviour* 41: 503–512.
43. Brumm H. 2009. Song amplitude and body size in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63 (8): 1157-1165.
44. Brumm H., Ritschard M. 2011. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. *Behavioral Ecology* 22 (2): 310–316.
45. Brumm H., Slater, P. J. B. 2006 b. Animals can vary signal amplitude with receiver distance: evidence from zebra finch song. *Animal Behaviour* 71: 699–705.
46. Brumm H., Todt D. 2004. Male-male vocal interactions and the adjustment of song amplitude in a territorial bird. *Animal Behaviour* 67: 281–286.

47. Burt J. M., Beecher M. D. 2008. The social interaction role of song in song sparrows: implications for signal design. *Comparative Cognition & Behavior Reviews* 3: 86–98.
48. Butler N.E., Magrath R.D., Peters R. A. 2017. Lack of alarm calls in a gregarious bird: models and videos of predators prompt alarm responses but no alarm calls by zebra finches. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 71: 113.
49. Byers B. E. 2017. Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive contexts. *Animal Behaviour* 125: 33–39.
50. Catchpole C. K., Slater P. J. B. 2008. Bird song: biological themes and variations. 2nd edn. Cambridge: Cambridge University Press, Cambridge.
51. Champely S. 2018. PairedData: Paired Data Analysis. <https://CRAN.R-project.org/package=PairedData>
52. Cynx J., Lewis R., Tavel B., Tse, H. 1998. Amplitude regulation of vocalizations in noise by a songbird, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour* 56: 107–113.
53. da Silva M. L., Piqueira J. R. C. , Vielliard J. M. E. 2000. Using Shannon entropy on measuring the individual variability in the rufous-bellied thrush *Turdus rufiventris* vocal communication. *Journal of Theoretical Biology* 207: 57–64.
54. Dabelsteen T., McGregor P. K., Lampe H. M., Langmore N. E., Holland J. 1998. Quiet song in song birds: an overlooked phenomenon. *Bioacoustics* 9: 89–105.
55. del Hoyo J., Collar N. J. 2016. HBW and BirdLife International illustrated checklist of the birds of the world. Volume 2: Passerines. Lynx Edicions, Barcelona. 1013 p.
56. Derrickson K. C. 1987. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *The Auk* 104: 198–207.

57. Espmark Y. O., Lampe H. M., Bjerke T. 1989. Song conformity and continuity in song dialects of redwings (*Turdus iliacus*) and some ecological correlates. *Ornis Scandinavica* 20: 1–12.
58. Falls J. B. 1985. Song matching in Western Meadowlarks. *Canadian Journal of Zoology* 63: 2520–2524.
59. Falls J. B., D'Agincourt L. G. 1982. Why do meadowlarks switch song types? *Canadian Journal of Zoology* 60: 3400–3408.
60. Falls J. B., Krebs J. R., McGregor P. 1982. Song-matching in the great tit: the effect of song similarity and familiarity. *Animal Behaviour* 30: 997–1009.
61. Fessl B., Hoi H. 1996. The significance of a two-part song in the moustached warbler (*Acrocephalus melanopogon*). *Ethology Ecology & Evolution* 8: 265–278.
62. Fitzsimmons L. P., Foote J. R., Ratcliffe L. M., Mennill D. J. 2008. Frequency matching, overlapping and movement behavior in diurnal countersinging interactions of black capped chickadees. *Animal Behaviour* 75: 1913–1920.
63. Forstmeier W. 2001. Individual reproductive strategies in the dusky warbler (*Phylloscopus fuscatus*): female and male perspectives. Online Publication Service of Würzburg University.
64. Forstmeier W., Balsby T. J. S. 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour* 139: 89–111.
65. Forstmeier W., Kempenaers B., Meyer A., Leisler B. 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity. *Proceedings. Biological sciences. The Royal Society* 269: 1479–1485.
66. Forstmeier W., Kuijper D. P. J., Leisler B. 2001. Polygyny in the dusky warbler, *Phylloscopus fuscatus*: the importance of female qualities. *Animal Behaviour* 62: 1097–1108.
67. Garcia-Fernandez V., Amy M., Lacroix A., Malacarne G., Leboucher G. 2010. Eavesdropping on male singing interactions leads to differential allocation in eggs. *Ethology* 116: 662–670.

68. Gil D., Slater P. J. B. 2000. Song Organisation and Singing Patterns of the Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour* 137: 759–782.
69. Goretskaia M. I. 2004. Song structure and singing behaviour of willow warbler *Phylloscopus trochilus acredula* in populations of low and high density. *Bioacoustics* 14: 183–195.
70. Griebmann B., Naguib M. 2005. Song Sharing in Neighboring and Non-Neighboring Thrush Nightingales (*Luscinia luscinia*) and its Implications for Communication. *Ethology* 108: 377—387.
71. Hall M. L., Illes A., Vehrencamp S. L. 2006. Overlapping signals in banded wrens: long-term effects of prior experience on males and females. *Behavioral Ecology* 17: 260–269.
72. Hammer Ø, Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
73. Hof D., Hazlett N. 2010. Low-amplitude song predicts attack in a North America wood warbler. *Animal Behaviour* 80: 821–828.
74. Hubbell S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
75. Hultsch H., Todt D. 1982. Temporal performance roles during vocal interactions in nightingales (*Luscinia megarhynchos*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 253–260.
76. Irwin D. E., Alström P., Olsson U., Benowitz-Fredericks Z. M. 2001a. Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers). *Ibis* 143: 233–247.
77. Ivanitskii V. 2017. Branching, clustering and sequencing: how many syntax modes are there in a bird song? XXVI Int Bioacoust Congress, India – Abstracts: 99.
78. Ivanitskii V., Marova I. 2012. Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of Pallas’s warbler (*Phylloscopus proregulus*). *Bioacoustics* (21): 87–105.

79. Johansson U. S., Alström P., Olsson U., Ericson P. G., Sundberg P., Price T. D. 2007. Build-up of the Himalayan avifauna through immigration: a biogeographical analysis of the *Phylloscopus* and *Seicercus* warblers. *Evolution* 61: 324–333.
80. Kershenbaum A. 2014. Entropy rate as a measure of animal vocal complexity. *Bioacoustics* 23: 195–208.
81. Kipper S., Mundry R., Hultsch H., Todt D. 2004. Long-term persistence of song performances rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size. *Behaviour* 141: 371–390.
82. Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z., Opaev A. 2019. Song does not function as a signal of direct aggression in two leaf-warbler species. *Ornithological Science* 18: 17–26.
83. Kramer H. G., Lemon R. E., Morris M. J. 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests. *Animal Behaviour* 33: 135–149.
84. Krebs J. R. 1976. Habituation and song repertoires in the great tit. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 1: 215–227.
85. Krebs J. R. 1977b. Song and territory in the great tit. In: *Evolutionary Ecology*, (ed. B. Stonehouse & C. Perrins), pp. 47–62. New York: Macmillan.
86. Krebs J. R., Ashcroft R., Orsdol K. V. 1981. Song matching in the great tit *Parus major* L. *Animal Behaviour* 29: 918–923.
87. Krieg C. A., Burnett A. 2017. Female house wrens may use a low-amplitude call as an aggressive signal. *Ethology* 123 (4): 316–327.
88. Kroodsma D. E., Verner J. 1978. Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens. *Auk* 95: 703–716.
89. Kroodsma D. E., Bereson R. C., Byers B. E., Minear E. 1989. Use of song types by the chestnut sided warbler: evidence for both intra- and intersexual functions. *Canadian Journal of Zoology* 67: 447–456.

90. Lambrechts M. M. 1992. Male quality and playback in the great tit. — In: Playback and studies of animal communication (P. K. McGregor, ed.). Plenum Press, New York, pp. 135–152.
91. Langemann U., Tavares J. P., Peake T. M., McGregor P. K. 2000. Response of Great Tits to escalating patterns of playback. *Behaviour* 137 (4): 451–471.
92. Lapshin N. V. 2000. Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia. *Avian Ecology and Behaviour* 4: 1–30.
93. Lapshin N. V. 2005. Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.) in the taiga zone of north-western Russia. *Avian Ecology and Behaviour* 13: 25–46.
94. Lei X., Yin Z., Lian Z., Chen C., Dai C., Kristin A., Lei F. 2010. Phylogenetic relationships of some Sylviidae species based on complete mtDNA cyt b and partial COI sequence data. *Chinese Birds* 1 (3): 175–187.
95. Linhart P., Slabbekoorn H., Fuchs R., 2012. The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs. *Behavioral Ecology* 23: 1338–1347.
96. Losin N., Drury J. P., Peiman K. S., Storch C., Grether, G. F. 2016. The ecological and evolutionary stability of interspecific territoriality. *Ecology Letters* 19: 260–267.
97. Martens J., Eck S., Päckert M., Sun Y.-H. 2006. S17-3 The golden-spectacled warbler (*Seicercus burkii* auct.) — a Sino-Himalayan species swarm. *Acta Zoologica Sinica* 52: 301–304.
98. Martens J., Tietze D. T., Päckert M. 2011. Phylogeny, biodiversity, and species limits of passerine birds in the Sino-Himalayan region – a critical review. *Ornithological Monographs* 70: 64–94.
99. Martin P. R., Martin, T. E. 2001. Behavioral interactions between coexisting species: song playback experiments with wood warblers. *Ecology* 82: 207–218.
100. Morton E. S. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist* 111: 855–869.

101. Murray B. G. 1971. The ecological consequences of interspecific territorial behavior in birds. *Ecology* 52: 414–423.
102. Nordby J. C., Campbell S. E., Beecher M. D. 2007. Selective attrition and individual song repertoire development in song sparrows. *Animal Behaviour* 74: 1413–1418.
103. Okanoya K. 2013. Finite–state song syntax in Bengalese finches: sensorimotor evidence, developmental processes, and formal procedures for syntax extraction. In: Bolhuis J. J., Everaert M. (ed) *Birdsong, speech, and language. Exploring the evolution of mind and brain*, The MIT Press, London, pp 229–242.
104. Olsson U., Alstrom P. G., Sundberg P. 2003. Non-monophyly of the avian genus *Seicercus* (Aves: Sylviidae) revealed by mitochondrial DNA. *Zoologica Scripta* 33 (6): 501–510.
105. Olsson U., Alstrom, Ericson G., Sundberg P. 2005. Non-monophyletic taxa and cryptic species – evidence from a molecular phylogeny of leaf-warblers (*Phylloscopus*, Aves). *Molecular phylogenetics and evolution* 36: 261–276.
106. Opaev A. S. 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in Grey-crowned Warblers (*Seicercus tephrocephalus*). *Journal of Ornithology* 157: 949–960.
107. Opaev A., Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z. 2019. Singing of Claudia’s Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive contexts: role of song rate, song type diversity and song type transitional pattern. *Journal of Ornithology* 160 (2): 297–304.
108. Ota N., Gahr M., Soma M. 2017. Songbird tap dancing produces non-vocal sounds. *Bioacoustics* 26: 161–168.
109. Päckert M., Martens J., Sun Y.-H., Veith M. 2004. The radiation of the complex and its congeners (Aves: Sylviidae): molecular genetics and bioacoustics. *Organisms Diversity & Evolution* 4: 341–364.
110. Packert M., Martens J., Sun Y.-H., Severinghaus L. L., Nazarenko A. A., Ting J., Topfer T., Tietze D. T. 2012. Horizontal and elevational phylogeographic

- patterns of Himalayan and Southeast Asian forest passerines (Aves: Passeriformes). *Journal of Biogeography* 39: 556–573.
111. Palmero A. M., Espelosín J., Laiolo P., Illera J. C. 2014. Information theory reveals that individual birds do not alter song complexity when varying song length. *Animal Behaviour* 87:153–163.
 112. Peake T. M., Matessi G., McGregor P. K., Dabelsteen T. 2005. Song type matching, song type switching and eavesdropping in male great tits. *Animal Behaviour* 69: 1063–1068.
 113. Pekár S., Brabec M. 2016. Marginal models via GLS: a convenient yet neglected tool for the analysis of correlated data in the behavioural sciences. *Ethology* 122: 621–631.
 114. Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., Heisterkamp S., Van Walliger B. 2017. Linear and nonlinear mixed effects models. <https://cran.r-project.org/web/packages/nlme>.
 115. Price T. D. 2010. The roles of time and ecology in the continental radiation of the Old World leaf warblers (*Phylloscopus* and *Seicercus*). *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 365: 1749–1762.
 116. Reichard D. G., Anderson R. C. 2015. Why signal softly? The structure, function and evolutionary significance of low-amplitude signals. *Animal Behaviour* 105: 253–265.
 117. Reichard D. G., Rice R. J., Schultz E. M., Schrock S. E. 2013. Low-amplitude songs produced by male dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) differ when sung during intra- and inter-sexual interactions. *Behaviour* 150: 1183–1202.
 118. Reichard D.G., Rice R.J., Vanderbilt C.C., Ketterson E. D. 2011. Deciphering information encoded in birdsong: male songbirds with fertile mates respond most strongly to complex, low-amplitude songs used in courtship. *The American Naturalist* 178: 478–487.
 119. Riebel K., Slater P. J. 2000. Testing the flexibility of song type bout duration in the chaffinch, *Fringilla coelebs*. *Animal Behaviour* 59: 1135–1142.

120. Riebel K., Slater P. J. B. 1999. Song type switching in the chaffinch, *Fringilla coelebs*: timing or counting. *Animal Behaviour* 57: 655–661.
121. Roach S. P., Johnson L., Phillmore L. S. 2012. Repertoire composition and singing behaviour in two eastern populations of the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*). *Bioacoustics* 21: 239–252.
122. Rosindell J., Hubbell S. P., Etienne R.S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 340–348.
123. Scharff C., Nottebohm F. 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the Zebra Finch song system: implication for vocal learning. *Journal of Neuroscience* 11: 2896–2913.
124. Scordato E. S. C. 2017. Geographic variation in male territory defense strategy in an avian ring species. *Animal Behaviour* 126: 153–162.
125. Searcy W. A., Anderson R. C., Nowicki S. 2006 Bird song as a signal of aggressive intent. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60 (2): 234–241.
126. Searcy W. A., Beecher M. D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour* 78: 1281–1292.
127. Searcy W. A., Nowicki S., 2006; Signal Interception and the use of soft song in aggressive interactions. *Ethology* 112 (9): 865–872.
128. Searcy W. A., Nowicki S., Hogan C. 2000. Song type variants and aggressive context. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 358–363.
129. Searcy W. A., Podos J., Peters S., Nowicki S. 1995. Discrimination of song types and variants in song sparrows. *Animal Behaviour* 49: 1219–1226.
130. Searcy W. A., Yasukawa K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual context by male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 123–128.
131. Szymkowiak J., Kuczyński L. 2017. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler. *Journal of Avian Biology* 48: 275–283.

132. Templeton C. N., Akçay Ç., Campbell S. E., Beecher M. D. 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrow. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 1503–1509.
133. Termin H. 1986. Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*). *Animal Behaviour* 34: 146–152.
134. Todt D., Naguib M. 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior* 29: 247–296.
135. Trainer J. M., McDonald D. B. 1993. Vocal repertoire of the long-tailed manakin and its relation to male-male cooperation. *The Condor* 95 (4): 769–781.
136. Vehrencamp S. L., Hall M. L., Bohman E. R., Depeine C. D., Dalziel A. H. 2007. Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective. *Behavioral Ecology* 18: 849–859.
137. 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* 281: 20140460.
138. Wesolowski, T. 1987. Polygyny in three temperate forest Passerines (with a critical reevaluation of hypotheses for the evolution of polygyny). *Acta Ornithologica* 23: 273–302.
139. Wickham H., François R., Henry L., Müller K. 2018. dplyr: A Grammar of Data Manipulation. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
140. Woolley S. M. N., Rubel E. W. 1997. Bengalese finches *Lonchura striata domestica* depend upon auditory feedback for the maintenance of adult song. *The Journal of Neuroscience* 17: 6380–6390.
141. Xia C., Liu B., Wang D., Lloyd H., Zhang Y. 2015. Reliability of the Brownish-flanked Bush Warbler's soft song in male-male conflict. *Avian Research* 6:6.