

ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

На правах рукописи

Опаев

Алексей Сергеевич

**ПЕНИЕ ПЕВЧИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (PASSERI):
СТРУКТУРА, ЭВОЛЮЦИЯ И РОЛЬ В
КОММУНИКАЦИИ**

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
---------------	---

ЧАСТЬ I. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ И ПОДХОДЫ К ЕЕ ИЗУЧЕНИЮ

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ

1.1. Происхождение, систематика и филогения певчих воробьиных птиц	10
1.2. Структура и организация пения певчих воробьиных птиц.....	15
1.3. Гипотезы эволюции пения/песен певчих воробьиных птиц.....	34
1.4. Модификации пения в территориальных взаимодействиях самцов.....	45

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Объем данных и источники материала, полевые исследования.....	50
2.2. Изучение роли пения в коммуникации избранных видов пеночек <i>Phylloscopus</i> и овсянок <i>Emberiza</i>	54
2.3. Описание структуры пения воробьиных птиц.....	54
2.4. Описание организации пения воробьиных птиц.....	57
2.5. Параметры, использованные для описания фонограмм.....	60
2.6. Статистический анализ.....	62

ЧАСТЬ II. СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕНИЯ ИЗБРАННЫХ ГРУПП ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ В ЭВОЛЮЦИОННОМ КОНТЕКСТЕ

Глава 3. БАЗАЛЬНЫЕ ГРУППЫ: АВСТРАЛИЙСКИЕ ЭНДЕМИКИ

3.1. Птицы-лиры (сем. Menuridae)	66
3.2. Кустарниковые птицы (сем. Atrichornithidae)	71
3.3. Ложнопищухи (сем. Climacteridae)	73
3.4. Малюры (сем. Maluridae)	75

3.5. Щетинкокловки (сем. <i>Dasyornithidae</i>)	79
3.6. Медососы (сем. <i>Meliphagidae</i>)	80
3.7. Пардалоты (сем. <i>Pardalotidae</i>)	90
3.8. Перепелиные дрозды (сем. <i>Orthonychidae</i>)	91

Глава 4. ПЕРВЫЕ ВЫСЕЛЕНЦЫ ИЗ АВСТРАЛИИ: ВРАНОПОДОБНЫЕ ПТИЦЫ (CORE CORVOIDEA)

4.1. Иволги (сем. <i>Oriolidae</i>)	93
4.1. Свистуны (сем. <i>Pachycephalidae</i>)	96
4.3. Птицы-бичи (сем. <i>Psophodidae</i>)	98
4.4. Флейтисты и ласточковые сорокопуть (сем. <i>Artamidae</i>)	101
4.5. Веерохвостки (сем. <i>Rhipiduridae</i>)	110
4.6. Дронго (сем. <i>Dicruridae</i>)	118
4.7. Сорокопуть (сем. <i>Laniidae</i>)	126

Глава 5. МОЛОДЫЕ И УСПЕШНЫЕ: СЛАВКОПОДОБНЫЕ ПТИЦЫ (НАДСЕМЕЙСТВО SYLVIOIDEA)

5.1. Камышевки (сем. <i>Acrocephalidae</i>)	137
5.2. Сверчки (сем. <i>Locustellidae</i>)	142
5.3. Бюльбюли (сем. <i>Pyronotidae</i>)	146
5.4. Пеночки (сем. <i>Phylloscopidae</i>)	161
5.5. Настоящие тимелии (сем. <i>Timaliidae</i>)	190
5.6. Кустарницы (сем. <i>Leiothrichidae</i>)	200

Глава 6. СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ ПЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ: АНАЛИЗ МАТЕРИАЛОВ ГЛАВ 3–5

6.1. Значения изученных параметров пения и корреляции между ними	207
6.2. К классификации пения воробьиных птиц: разнообразие организации песенных циклов	218
6.3. Филогенетический сигнал в параметрах пения	223

6.4. Эволюция пения и реконструкция предкового состояния признаков.....	226
6.5. Структура и организация пения в зависимости от географической широты.....	235

ЧАСТЬ III. КОММУНИКАТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЛОЖНЫХ ПЕСЕННЫХ ЦИКЛОВ

Глава 7. ПЕНОЧКИ <i>PHYLLOSCOPUS</i>	240
---	-----

Глава 8. ОВСЯНКИ <i>EMBERIZA</i>	252
---	-----

ЧАСТЬ IV. ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 9. ОБСУЖДЕНИЕ

9.1. Структура и организация пения певчих воробьиных птиц.....	259
9.2. Эволюция пения певчих воробьиных птиц.....	264
9.3. Коммуникативное значение сложных песенных циклов.....	268

ЗАКЛЮЧЕНИЕ	275
-------------------------	-----

ВЫВОДЫ	276
---------------------	-----

БЛАГОДАРНОСТИ	277
----------------------------	-----

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	278
--	-----

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	284
--------------------------------	-----

Приложение	324
-------------------------	-----

ВВЕДЕНИЕ

Среди всех животных птицы выделяются богатством своей вокализации. Для многих видов характерны высоко дифференцированные вокальные репертуары, подверженные колоссальной изменчивости – как на межвидовом уровне, так и на уровне таксонов более высокого ранга. Особенно разнообразна вокализация Воробьинообразных птиц (отряд Passeriformes). Важным компонентом их видоспецифических систем звуковой сигнализации служит «сложная» песня. Это сложно-структурированная последовательность звуков, контрастирующая с «простыми» позывками. Деление на эти две категории имеет смысл в основном (но не только) в отношении певчих птиц подотряда Passeri, который являются одним из самых эволюционно-молодых и богатых по числу видов среди птиц вообще.

Литература, посвященная попыткам выявить функциональное значение «сложного» пения и его гипотетические преимущества перед более «простым», весьма обширна. Предполагается, что сложное пение могло возникнуть под действием полового отбора – в результате дифференцированного выбора самок (Catchpole, Slater, 2008). Однако в последнее время эта точка зрения ставится под сомнение (Garamszegi, Møller, 2004; Byers, Kroodsma, 2009; Cardoso, Hu, 2011). Некоторые авторы постулируют также важную роль сложности пения в регулировании территориальных отношений между соседними самцами (Byers, Kroodsma, 2009). При этом фактически отсутствуют исследования, анализирующие макроэволюцию пения в плане поисков трендов, отражающих исторические изменения в сложности его структуры и организации.

В предлагаемой работе впервые предпринята попытка проследить указанные тренды, наложив оценки степени сложности песен на филогенетическое древо птиц. Материалом для этого исследования послужил подробный анализ пения 80 видов певчих птиц из 20 семейств разного эволюционного возраста, от самых древних до наиболее молодых. Кроме того, в

работе экспериментально проанализирована роль сложности пения в территориальном поведении, чего также до сих пор сделано не было.

Говоря о сложности пения, я имею в виду, что она имеет под собой три составляющие. Во-первых, это размер репертуара, т.е. количество различных типов песен и/или звуков в арсенале данной особи. Во-вторых, количество «правил», определяющих чередование при пении элементарных акустических единиц (типов песен и/или звуков). В-третьих – конфигурация отдельной песни, т.е. разнообразие типов звуков и/или слогов в ней.

Прогрессу в выявлении неких общих закономерностей существенно препятствует чрезвычайно высокая изменчивость песенного поведения на всех уровнях таксономической диверсификации. Это обстоятельство потребовало разработки универсальных методик, пригодных для сравнительного анализа степени сложности песенного поведения у видов с самой разной структурой и организацией пения.

Цель работы: выявить направления эволюции структуры и организации пения певчих воробьиных птиц и их возможные причины.

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

1. Разработать методологические подходы описания пения птиц, подходящие для анализа его структуры и организации у разных видов.
2. В сравнительном аспекте проанализировать пение 80 видов певчих птиц из 20 семейств, занимающих разное положение на эволюционном древе – от самых древних групп до наиболее молодых.
3. В рамках изучения функции пения выявить его ситуативную изменчивость у семи видов пеночек и двух видов овсянок при помощи экспериментов с трансляцией самцам записи конспецифичного пения.

Положения, выносимые на защиту:

1. Пение всех воробьиных птиц состоит из стереотипных единиц, которые чередуются по определенным правилам. Объемы индивидуальных репертуаров и сложность организация пения связаны неочевидным образом: при увеличении размера репертуара количество способов организации пения не увеличивается, как можно было ожидать, а сокращается в пользу «сохранения» самых сложных вариантов.

2. В ходе эволюции певчих птиц широкое распространение у молодых групп получали все более сложные типы пения, на фоне сохранения простых (исходных). Т.е., на фоне увеличения сложности пения, расширялось межвидовое разнообразие.

3. Эмоциональное возбуждение особи (в том числе повышение её агрессивной мотивации) чаще всего находит выражение в повышении (максимизации) разнообразия пения. Одно из функциональных преимуществ сложного пения может состоять в расширении коммуникативных возможностей путем увеличения способов такой максимизации на коротких промежутках времени.

Научная новизна. Впервые разработан и успешно апробирован методологический подход к сравнительному описанию структуры и организация пения самых разных видов певчих птиц. Использование этой методологии позволило выявить основные направления изменений структуры и организация пения в макроэволюции птиц, а также описать его ситуативную изменчивость. Удалось показать, что гипотетический предок певчих птиц с наибольшей вероятностью имел простое пение. А в последующей эволюции широкое распространение получали все более сложные типы пения. Аргументировано, что одно из функциональных преимуществ сложного пения может состоять в расширении разнообразия коммуникативных возможностей.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Работа посвящена фундаментальной проблеме зоологии, связанной с выяснением принципов функционирования и эволюции «сложных» (состоящих из большого числа типов исходных элементов) коммуникативных систем животных. Песня птиц может служить примером такого рода сигналов, экстренно меняющихся в ответ на изменения социального контекста. В работе мне удалось показать, что высокая вариативность песенных сигналов оказывается действенным инструментом коммуникации. Это позволяет понять, почему в эволюции воробьиных птиц наблюдается тенденция к увеличению сложности видового пения.

Разработанная методология сравнительного анализа структуры и организации пения в будущем поможет получить новые данные по коммуникации, поведению, экологии и эволюции воробьиных птиц, а также адекватно их интерпретировать. Представленные в работе материалы могут быть полезны для различных сфер орнитологической безопасности, где используются акустические репелленты – к примеру, это отпугивание птиц от взлетно-посадочных полос аэропортов. Полученные результаты говорят о том, что акустические последовательности из сигналов разных типов эффективнее воздействуют на птиц, чем секвенции из звуков одного типа (которые обычно используются в акустических репеллентах). Материалы диссертации могут быть использованы в учебных курсах по орнитологии, экологии, этологии и эволюции в высших учебных заведениях.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на следующих российских и международных конференциях: XIII Международная орнитологическая конференция «Орнитология в Северной Евразии» (Оренбург, 2010), IV и VI Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН (Москва, 2010, 2014), 8-ая, 9-ая и 11-й Конференции европейского союза орнитологов (Рига, 2011; Норидж, 2013; Турку, 2017); Международная научно-практическая конференция «Теоретические и практические аспекты оологии в

современной зоологии» (Киев, 2011); Международная конференция, посвященная памяти Н.А. Зарудного «Наземные позвоночные животные аридных экосистем» (Ташкент, 2012); Международная научно-практическая конференция «Экология, эволюция и систематика животных» (Рязань, 2012); XXVI Международный орнитологический конгресс (Токио, 2014); XXVI Международный биоакустический конгресс (Хардвар, 2017); VI Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2017); Первый Всероссийский орнитологический конгресс (Тверь, 2018); Всероссийская конференция, посвященная 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Дементьева «Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы» (Звенигородская биостанция МГУ, 2018). Материалы работы неоднократно обсуждались на коллоквиумах ИПЭЭ РАН.

Личный вклад автора составляет около 90%.

Публикации результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 40 научных работ, из них 19 статей в изданиях, рекомендуемых ВАК.

ЧАСТЬ I
ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ И ПОДХОДЫ К ЕЕ ИЗУЧЕНИЮ

ГЛАВА 1

ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ

Цель этой главы – обобщить литературные данные по тематике моей работы. Свою задачу я видел в некоем синтезе, т.е. попытке создания интегральной картины современных представлений в этой области. Поэтому некоторые приведенные в разделах 1.2 и 1.3 обобщения – мои собственные.

1.1. Происхождение, систематика и филогения певчих воробьиных птиц

Отряд Воробьинообразные (Passeriformes) включает более половины всех современных птиц (del Hoyo, Collar, 2014, 2016; Коблик, 2001). Традиционно их делили на два подотряда сопоставимых объемов – это Кричащие воробьиные (Tyranni) и Певчие воробьиные (Passeri). Недавно в еще одну реликтовую группу выделили новозеландских крапивников (подотряд Acanthisitti). Этих птиц (два вида одного семейства) поместили в основание всех Passeriformes (рисунки 1.1–1.2; Ericson et al., 2002*a, b*; Ericson et al., 2003; Barker et al., 2004).

Самая ранняя на сегодняшний день находка ископаемой воробьинообразной птицы сделана на территории Австралии. Она датируется ранним эоценом (Boles, 1997). Сблизить эту форму с какой-либо из современных сложно из-за значительного остеологического сходства всех представителей отряда. Между тем в Европе наиболее древняя Passeriformes известна только из позднего олигоцена Франции. Более поздних находок миоценового возраста уже довольно много, из самых разных частей земного шара (Boles, 1997). А вот остатки ближайших (вымерших) родственников Воробьинообразных – Zygodactilidae – пока найдены только в Северном полушарии (Волкова, 2017).

Молекулярно-генетические исследования последних двух десятилетий, частично дополненные данными палеонтологии (Maug, 2013, 2014), существенно расширили имеющиеся представления о филогении и эволюции отряда, позволив

нарисовать непротиворечивую картину основных этапов диверсификации. Эти представления суммированы на рисунке 1.1.

Предполагается, что Воробьинообразные произошли на суперконтиненте Гондвана, там же проходили первые этапы диверсификации, приведшие к появлению трех подотрядов. Напомню, что Гондвана включала территории современных Антарктиды, Австралии, Новой Зеландии, Африки (с Аравией и Мадагаскаром), Индии и Южной Америки. [Таким образом, география ископаемых находок *Zygodactilidae* (см. выше) не вполне укладывается в эту схему.] Одной из первых отделилась от Гондваны Новая Зеландия: именно здесь сейчас живут реликты той эпохи – новозеландские крапивники. Следующие этапы связаны с обособлением Южной Америки и Африки (с Индостаном). Так появились *Tyranni*. В последнюю очередь сформировалась самая молодая ветвь отряда – певчие воробьиные.

Большинство эволюционных линий певчих воробьиных (или просто – певчих) птиц произошли путем очень быстрой радиации. В результате такой стремительной диверсификации не было возможности приобретения синапоморфий. Это, в свою очередь, привело к морфологически «размытым» группам, что затрудняет реконструкцию филогении по признакам внешней морфологии. Поэтому наиболее действенными методами реконструкции эволюционной истории *Passeri* пока остаются молекулярно-генетические. Эти данные указывают на южное происхождение певчих воробьиных, отсылая нас к территории современной Австралазии. Это Австралия, Новая Гвинея и прилежащие острова, кроме Новой Зеландии. В настоящее время идея австралазийского происхождения певчих птиц является общепринятой (Ericson et al., 2003; Barker et al., 2004; Barker, 2011; Jønsson, Fjeldså, 2006; Hackett et al., 2008).

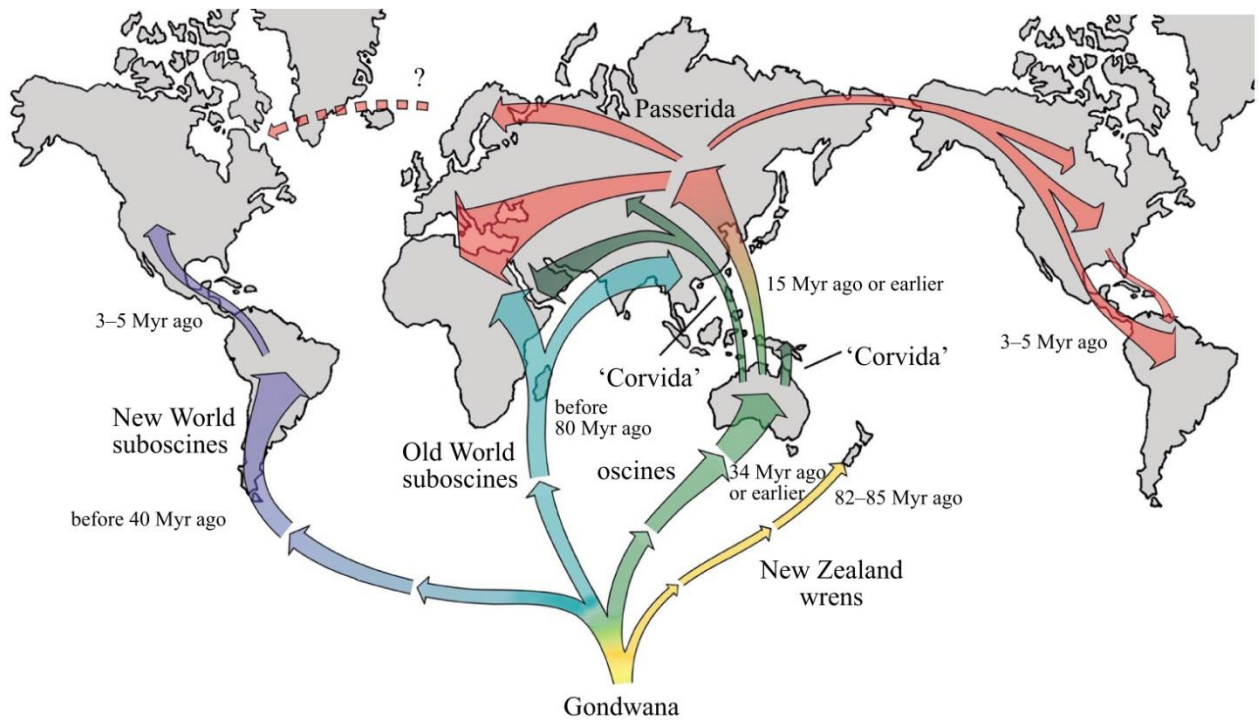


Рисунок 1.1. Основные предполагаемые этапы диверсификации и расселения птиц отряда Воробьинообразных, нанесенные на современную географическую карту. Для каждого ветвления эволюционного дерева показано его гипотетическое время (млн. лет назад: “Myr ago”). Из: Ericson et al., 2002a.

В свое время певчих птиц делили на две группы (Sibley et al., 1988; Sibley, Ahlquist, 1990). Врановые птицы и близкие к ним семейства (первая группа: “Corvida”) позиционировались как базальные ко всем прочим, именуемым “Passerida” (вторая группа). Сейчас трактовки изменились. Выяснилось, что прежние Corvida разбиваются на несколько групп. Несколько первых (базальных) из них, распространенные в Австралии, представляют начальные этапы диверсификации Passeri. А собственно враноподобные птицы (“core Corvoidea”) являются лишь одной из групп в составе прежних Corvida. Важно, что “core Corvoidea” в современной трактовке – это компания видов, сестринская по отношению к Passerida (рисунок 1.2).

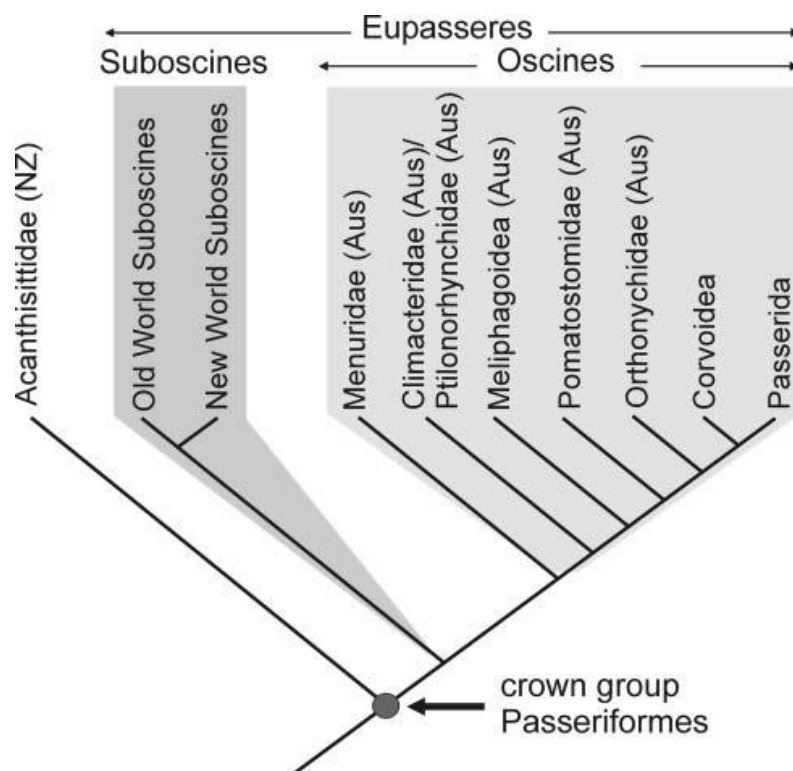


Рисунок 1.2. Филогенетическое древо основных современных представителей отряда Воробьинообразных, построенное по молекулярно-генетическим данным. Показано распространение некоторых групп: NZ – Новая Зеландия, Aus – Австралия. Из: Mayr, 2013.

По современным представлениям, певчие воробьиные птицы, о которых и идет речь в данной работе, включают 7 эволюционных линий (рисунок 1.2). Они перечислены ниже, от базальных к наиболее молодым (указано также их распространение):

- 1) Птицы-лиры (Menuridae) и кустарниковые птицы (Atrichornithidae) – Австралия.
- 2) Ложнопещухи (Climacteridae) и шалашники Ptilonorhynchidae – Австралия и Новая Гвинея.
- 3) Надсемейство Meliphagoidea включает 5 семейств (Gardner et al., 2010): щетинкокловки (Dasyornithidae), пардалоты (Pardalotidae), малюры (Maluridae), шипокловки (Acanthizidae) и медососы (Meliphagidae). Наиболее разнообразны эти птицы в Австралии и на Новой Гвинее. Некоторые проникают в Индонезию и Меланезию, а один вид *Gerygone* достиг Южной Азии.

- 4) Перепелиные дрозды (сем. *Orthonychidae*, три вида), вероятно, являются базальной группой по отношению к надсемейству *Corvoidea* (Barker et al., 2004).
- 5) Австралийские тимелии *Pomatostomidae* – компактное семейство с неясными филогенетическими связями. Включает всего два рода – монотипический *Garritornis* (Новая Гвинея) и *Pomatostomus* (Австралия, 3 вида). Не исключено, что, как и *Orthonychidae*, австралийские тимелии – базовая группа по отношению к *Corvoidea* (Barker et al., 2004).
- 6) Враноподобные птицы *Corvoidea* (“core *Corvoidea*” или надсемейство *Corvoidea*).
- 7) *Passerida*.

В данной работе я последовательно рассмотрю представителей линий 1–4 (австралийские эндемики: глава 3), 6 (*Corvoidea*: глава 4) и 7 (*Sylvioidea*: глава 5). Первых я условно буду считать древними (базальными) певчими воробьиными, *Corvoidea* – имеющими «средний» (промежуточный) эволюционный возраст, а представителей *Passerida* – самыми молодыми. Среди многочисленных представителей последней группы я выбрал самых, пожалуй, «продвинутых». Это славкоподобные птицы – надсемейство *Sylvioidea* (глава 5). Таким образом, я коснусь всех основных эволюционных линий певчих воробьиных, за исключением компактного семейства австралийских тимелий, а также шалашников. Пение многих видов шалашников разнообразно, и, помимо видовых звуков, включает имитации других птиц (Loffredo, Borgia, 1986; Frith, Frith, 1993; Kroon, Westcott, 2006; Kelley, Healy, 2010). Поэтому их вокализацию было бы очень интересно проанализировать в контексте данной работы. Однако, я не располагаю собственными данными по этой группе, а имеющиеся в интернете фонограммы недостаточно продолжительны для анализа.

Порядок таксонов и латинские видовые названия птиц в тексте диссертации приняты по последней сводке по птицам мира (del Hoyo, Collar, 2016). Русские названия птиц в основном приведены по: Беме, Флинт, 1994; Коблик, 2001.

1.2. Структура и организация пения певчих воробьиных птиц

Основные свойства пения, некоторые понятия и термины

Звуки животных, и птиц в том числе, делятся на инструментальные (например, барабанная дробь дятла) и издаваемые при помощи вокального аппарата (см., например: Володин, Володина, 2008). Ниже речь пойдет только о последних – ведь именно из них строится пение певчих воробьиных. Звукопроизводящий орган птиц – сиринкс. Он расположен в месте соединения двух бронхов в трахею и состоит из двух частей – левой и правой. Каждая имеет одинаковый набор сирингиальных мембран. Важно, что птицы одновременно и независимо могут издавать звуки левой и правой половинами сиринкса. Но чаще работает все же левая (Suthers et al., 2004; Suthers, Zollinger, 2004).

Звуки птиц могут возникать за счет двух процессов – фонации и турбулентности. В обоих случаях необходима струя воздуха, поэтому звуки издаются на выдохе. При фонации в струе воздуха колеблются сирингиальные мембраны. При турбулентности сирингиальные мембраны не работают, а звуки образуются из завихрений воздуха при прохождении его под давлением через узкую щель или при обтекании поверхностей (подробнее см.: Володин, Володина, 2008). Дополнительно видоизменять структуру звука может вокальный тракт, в том числе клюв (Nelson et al., 2005). Так как вокализация возможна только на выдохе, «поток» пения делится на отдельные звуки. Последовательные звуки может разделять короткий вдох – так называемый мини-вдох (minibreath). Способность к мини-вдохам дает птицам возможность исполнять продолжительные песни с очень короткими паузами между звуками, не испытывая при этом дефицита кислорода (рисунок 1.3; Suthers et al., 2004).

Обычно отдельные звуки в пении выделяются довольно четко. Однако, в некоторых случаях сложно решить, имеем ли мы дело с одним звуком либо с несколькими, но разделёнными очень короткой паузой. Технически, в такой ситуации разными следует считать звуки, разделенные мини-вдохами. Но на практике это невыполнимо без специального исследования. Так, по

спектрограмме сложно решить, изображены ли на рисунке 1.3, *a* три звука (как следует из распределения мини-вдохов) или шесть. В данной работе я считал два последовательных звука разными, если они (1) заметно отличаются «на стыке» по основной частоте и/или [чаще] (2) пауза между ними не менее 10 мс (см.: раздел 2.3, рисунок 2.2). Это близко соответствует англоязычному термину «syllable». В соответствии с этим определением, быстрые трели (короткие посылки в которых разделены крайне короткими паузами) следует считать одним звуком. И, действительно, в ряде случаев такие трели исполняются «на одном дыхании» (пример: трель на рисунке 1.4).

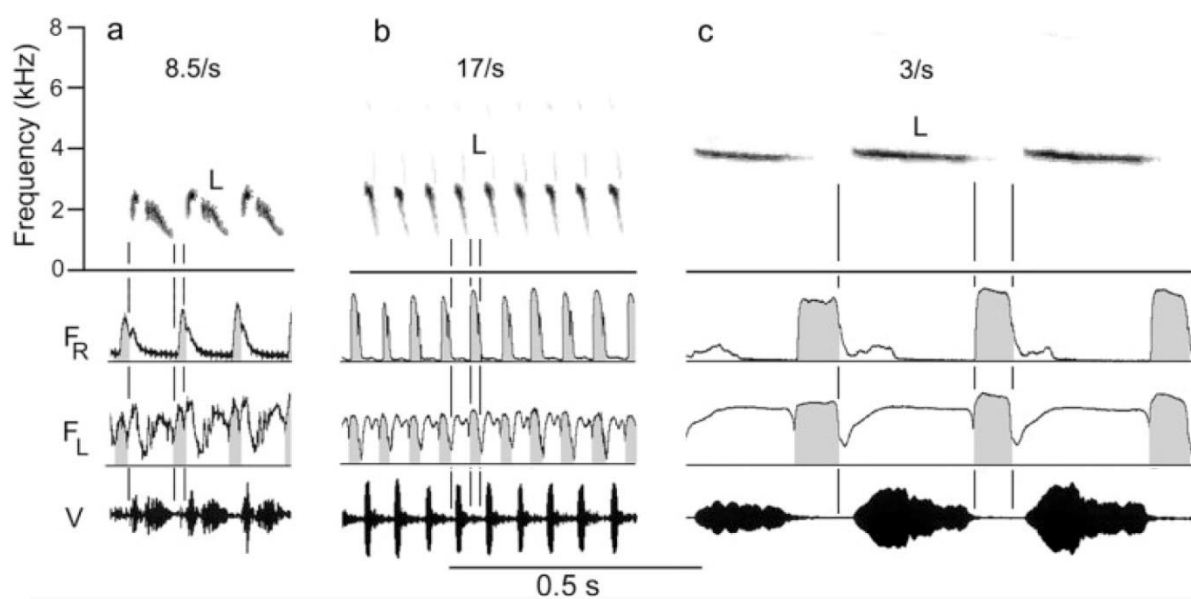


Рисунок 1.3. Примеры звуков (syllable), произведенных левой половиной сиринкса канарейки *Serinus canaria*. Для каждого типа звука показана серия из трех (*a*), девяти (*b*) и трех (*c*) звуков; для каждой серии приведено также количество звуков в секунду (8.5/s и т.д.). Верхние рисунки – спектрограммы, ниже: динамика давления воздуха в правом (F_R) и левом (F_L) бронхах, и осциллограмма (V). Для F_R и F_L серым цветом показаны интервалы мини-вдохов. Из: Suthers et al., 2004.

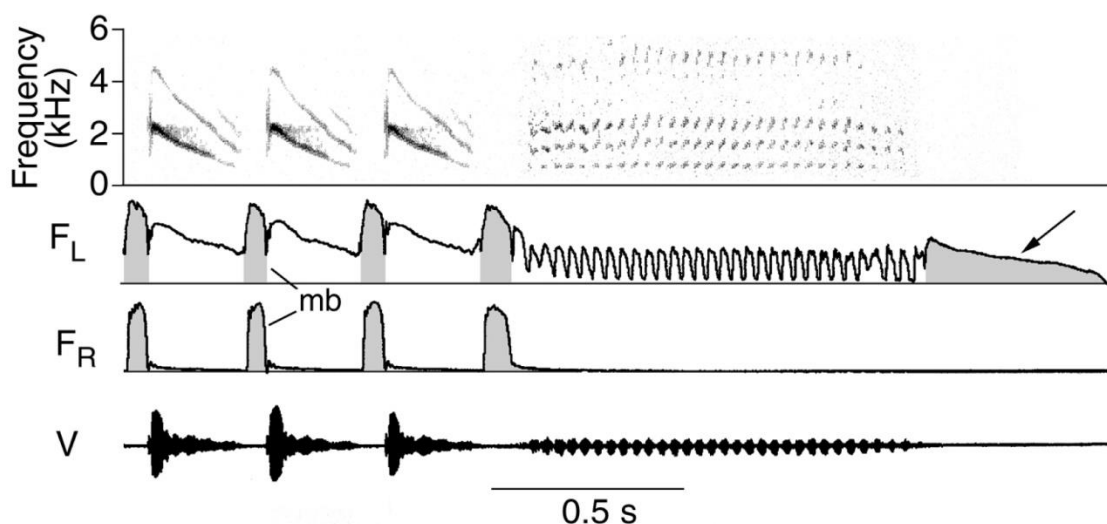


Рисунок 1.4. Слева направо – три удлинённых звука и трель красного кардинала *Cardinalis cardinalis*. Обозначения – как на рисунке 1.3. Из: Suthers, Zollinger, 2004.

Еще одно свойство певчих птиц – наличие в пении стереотипных комбинаций из нескольких звуков, воспроизводящихся птицей время от времени в неизменном виде. Такие комбинации, разной длительности и сложности, выделены в пении всех изученных к настоящему времени видов певчих воробьиных. У немногих из них, однако, не представляют редкости единичные звуки, не объединяющиеся ни с какими другими. Однако и у таких птиц некоторые звуки из репертуара комбинации все же формируют: таковы, например, некоторые камышевки *Acrocephalus* – как индийская *A. agricola* (Иваницкий и др., 2006) или барсучок *A. schoenobaenus* (Catchpole, 1976; Панов и др., 2004).

У большинства изученных видов соотношение стереотипность/изменчивость резко сдвигается в сторону последней при рассмотрении следующих, более высоких уровней интеграции пения. Т.е. комбинации, о которых шла речь выше, и составляющие их звуки – стереотипны. Это, условно говоря, «слова» и «буквы» птичьего «алфавита». А вот в чередовании разных комбинаций при пении наблюдается бóльшая свобода, т.е. изменчивость последовательности из разных комбинаций выше.

Для обозначения рассмотренных выше комбинаций я ввожу термин «единица репертуара». *Единица репертуара* (ЕР) – это единица рекомбинации при пении. Т.е. стереотипные и при пении далее не делимые структурные его компоненты. ЕР могут быть очень разными в зависимости от вида, от отдельных единичных звуков до сложных песен из многих звуков (см. ниже подраздел «Разнообразие фонетической структуры пения»).

Таким образом, пение всех видов певчих воробьиных птиц можно разделить на ЕР. Разнообразие ЕР данной особи, т.е. количество их типов – это размер репертуара. На практике чаще изучают *наблюдаемые* репертуары анализируемых записей, хотя не всегда явно это указывая. Этим я хочу сказать, что наблюдаемый репертуар может меняться у конкретной особи, если записывать ее в разные годы, в разных ситуациях и т.п. (подробнее см. главу 9). Размер репертуара, а также строение составляющих его ЕР (например, количество звуков в каждом из них) – это *фонетическая структура пения*. А закономерности чередования разных ЕР при пении – *организация пения*. Помимо фонетической, можно говорить о *ритмической структуре пения*. Это деление пения на отдельные порции на основе длительностей пауз между ними, т.е. ритмики (см. ниже: подраздел «Разнообразие ритмической структуры пения»)

Ниже, на избранных литературных примерах, я обозначу разнообразие (пределы изменчивости) ритмической и фонетической структур и организации пения певчих воробьиных птиц. А в заключение этого раздела я опишу немногочисленные попытки это многообразие классифицировать.

Разнообразие ритмической структуры пения

По особенностям ритмической организации традиционно выделяют две манеры пения – раздельную (дискретную) и слитную (континуальную). Дискретную манеру отличают следующие основные особенности: (1) по ходу пения четко выражены отдельные песни – компактные акустические конструкции, хорошо отделенные паузами от других таких же; (2) протяженность пауз между песнями, как правило, превосходит длительность самих песен; (3) длительность

песен не превышает нескольких секунд и довольно постоянна в пределах данного вида/популяции (приведено по: Иваницкий и др., 2008). Если пункты 1–3 не выполняются – перед нами пение слитное. Таким образом, для отдельного пения характерна упорядоченная ритмическая организация (относительно постоянные длительности песен и разделяющих их пауз), а для слитной – неупорядоченная: длительности как пауз, так и (что важнее) песен широко варьируют. Конечно, между этими двумя манерами нет четкой границы – это два полюса единого континуума. Более того, вокализация некоторых видов, обычно дискретная, в моменты наибольшего возбуждения особи (скажем, при ухаживании самца за самкой) может приближаться к непрерывной (как у камышевок: Опаев, 2010). Тем не менее, пение большинства видов певчих воробьиных птиц можно без колебания отнести к манере отдельной. Типичные примеры обоих способов исполнения показаны на рисунке 1.5.

Важно отметить, что при дискретной манере все множество песен часто (но вовсе не всегда) распадается на модальные классы. Их называют *типами песен* – это стереотипные, с точки зрения как структуры, так и ритмики, акустические конструкции. Т.е. – единицы репертуара (ЕР) в моей терминологии. Значит, у таких видов (а их большинство) ритмическая и фонетическая структуры пения – это одно и то же.

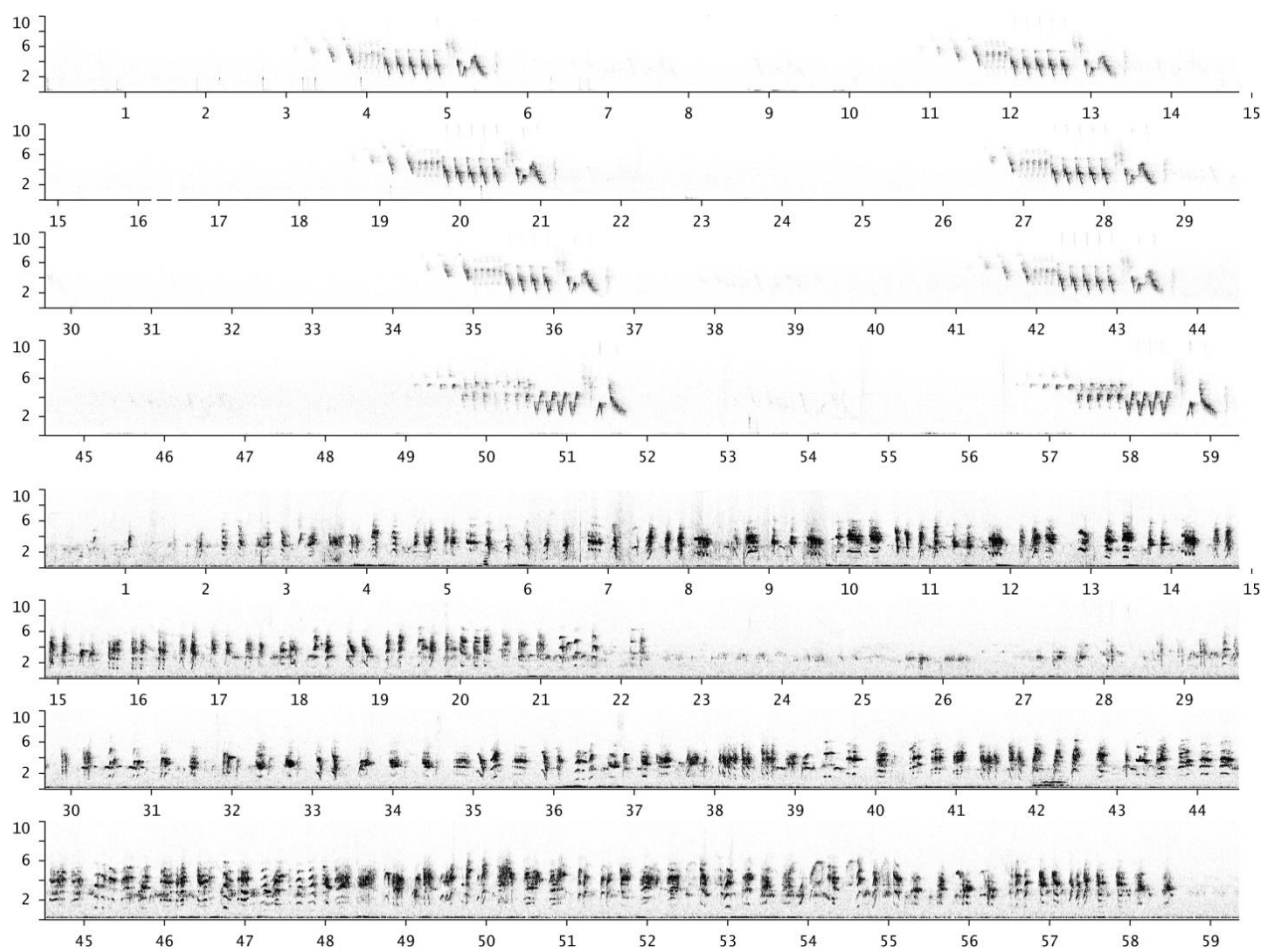


Рисунок 1.5. Фрагменты непрерывного пения зяблика (*Fringilla coelebs*, первые три строки: дискретная манера) и тростниковой камышевки (*Acrocephalus scirpaceus*: непрерывная манера). Видно, что у зяблика длительности песен и пауз вполне постоянны, а у камышевки – широко варьируют, а пение нередко представляет собой практически непрерывный поток звуков. Записи обоих видов сделаны автором в Ростовской области в 2008 г.

Разнообразие фонетической структуры пения

Фонетическая структура пения – это деление его на ЕР, а также структура этих ЕР. ЕР состоят из звуков, одного или нескольких. Разнообразие пения воробьиных птиц породило как минимум несколько терминов, сведенных мною к ЕР (единица репертуара). Во-первых, в качестве ЕР могут выступать отдельные звуки или их короткие сочетания типа трелей. Во-вторых, это комбинации из нескольких звуков (слоги). В одной песне их может быть несколько, тогда их еще называют «блоками» («chunk»: Оканюга, 2013). Наконец, в качестве ЕР может выступать целая песня – это самый распространенный случай: т.е. пение представляет собой чередование разных *типов песен* (=типов ЕР). Общее

свойство EP – стереотипность. Они в неизменном виде повторяются по ходу пения. А последовательности из нескольких разных EP всегда в той или иной степени изменчивы. Кроме того, EP в ряде случаев – минимальная единица восприятия. Это значит, что конспецифичные слушатели делят пение на составные элементы так же, как и исследователь (Okanoу, 2013). Ниже я рассмотрю структуру EP у трех видов, заметно различающихся по этому признаку – в качестве иллюстрации имеющегося разнообразия.

Пение пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* делится на отдельные песни (дискретная манера). Но эти песни не стереотипны. Единицы репертуара (EP) этого вида – отдельные единичные звуки. Каждый тип звука обычно повторяется в песне несколько раз подряд (рисунок 1.6; Gil, Slater, 2000).

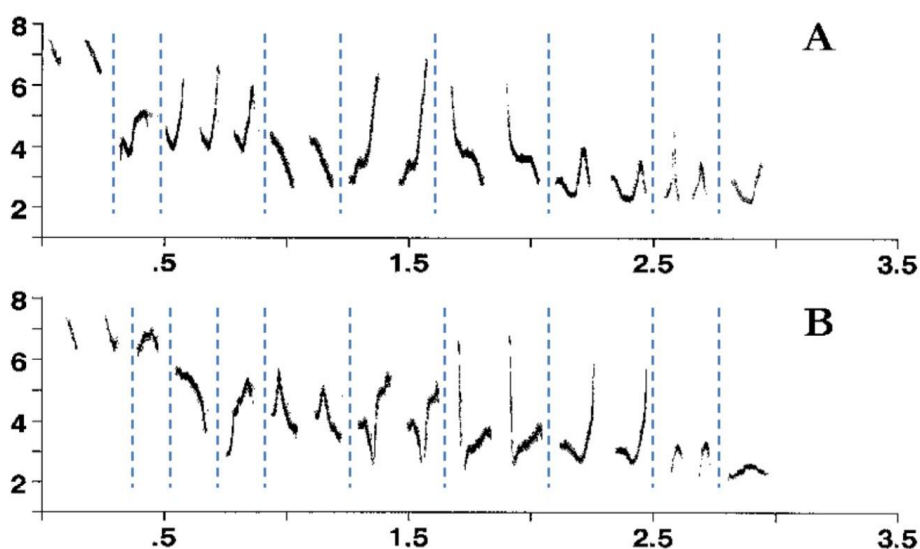


Рисунок 1.6. Примеры двух песен (А, В) разных самцов пеночки-веснички. Вертикальные пунктирные линии разделяют разные типы EP (в данном случае – звуков): каждый обычно повторяется 2–3 раза подряд. Из: Gil, Slater, 2000, с добавлениями.

Для туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* также характерна дискретная манера пения. Каждая песня включает в себя 3–4 слога, разных или одинаковых. Нередко им предшествует запевка из нескольких тихих широкополосных звуков. Слоги – стереотипные акустические конструкции из 2–4 звуков, обычно разных. Таким образом, у этого вида в качестве EP выступают слоги, в песне их несколько (рисунок 1.7).

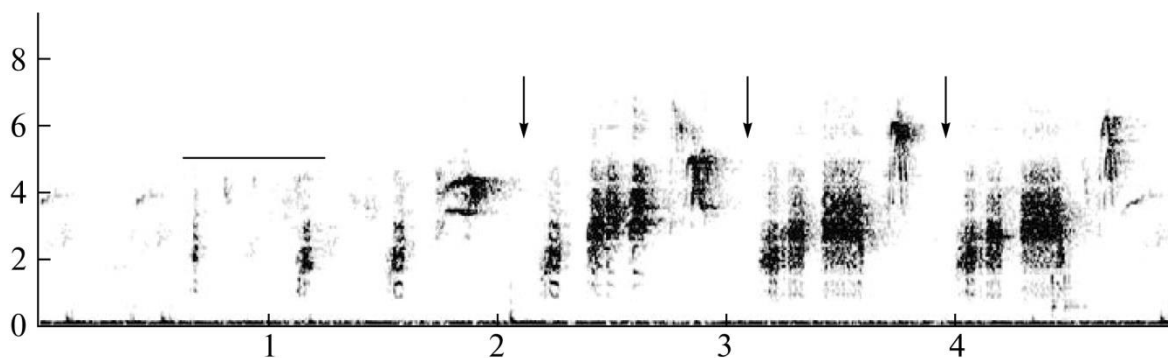


Рисунок 1.7. Песня туркестанской камышевки. Горизонтальной линией выделены элементы запевки, а стрелками обозначены границы между слогами. Из: Опаев, Иваницкий, 2010.

У восточного соловья *Luscinia luscinia* EP являются уже отдельные типы песен (рисунок 1.8). Правда, в отличие от многих других видов с дискретной манерой пения, последовательные песни не всегда четко разделены ритмически. Отмечу, что, по сравнению с двумя рассмотренными выше видами, каждая EP соловья состоит из заметно большего количества звуков (Иваницкий и др., 2013; Ivanitskii et al., 2017). Некоторые части песни имеют даже собственные традиционные названия, описанные еще И.С. Тургеневым в его рассказе «О соловьях» (почин, запевка и др.: рисунок 1.8).

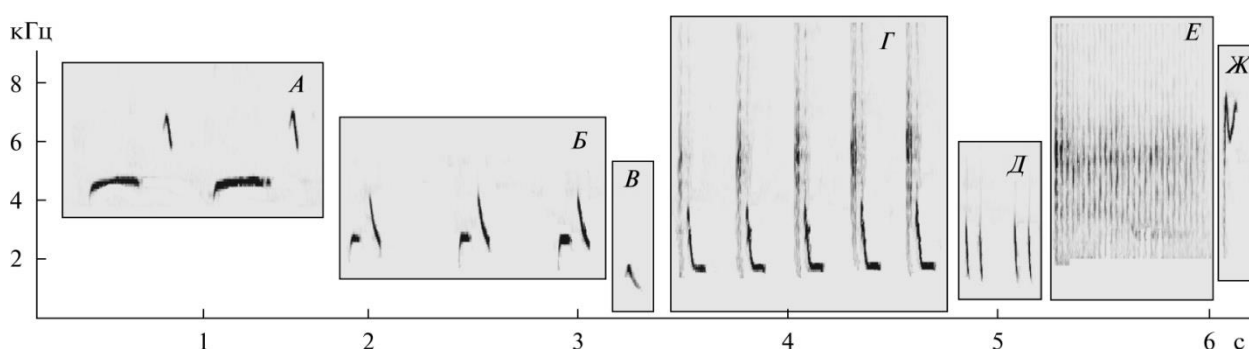


Рисунок 1.8. Типичная структура песни восточного соловья: *A* – «почин»; *B* – «запевка»; *B'* – низкочастотный одиночный звук; *Г* – широкополосная трель, образованная двусложными компонентами; *Д* – низкочастотная трель («дробь»); *Е* – заключительная трель; *Ж* – замыкающий компонент. Из: Иваницкий и др., 2013.

Индивидуальные репертуары EP варьируют от вида к виду еще больше. Прежде всего, многие виды имеют только один или немного типов EP – чаще всего, это типы песен (Beecher, Brenowitz, 2005). С другой стороны, репертуары самцов многоголосого пересмешника *Mimus polyglottos* могут включать более 400 типов песен (Derrickson, 1987), а южного соловья *Luscinia megarhynchos* – более 200 (Kirper et al., 2004). Разнообразие типов песен, звуков и/или слогов в репертуаре (т.е. количество типов EP у данной особи) является популярной мерой *структурной сложности пения* (Garamszegi et al., 2005).

Разнообразие организации пения

Как правило, разные типы звуков, слогов и/или типов песен чередуются при пении не случайно. Поэтому говорят, что пение птиц имеет *синтаксис* – т.е. набор правил, определяющих чередование разных типов EP. Эти правила можно отнести к *сложности организации пения*.

Прежде всего, известно, что разные типы звуков объединяются в песню не случайно. К примеру, в песне зарянки *Erythacus rubecula* обычно чередуются фразы, состоящие из высокочастотных и низкочастотных звуков (Bremond, 1968). А у ряда других видов разные звуки встречаются преимущественно в определённой части песни – например, в начале, середине или конце (как у пеночки-веснички: Gil, Slater, 2000).

Самые простые правила организации EP в песенную последовательность описываются двумя понятиями, которые, как и в случае с дискретной и континуальной манерами пения, иллюстрируют два полюса единого континуума, со всевозможными переходными вариантами. Это периодическая и непрерывная вариативности (Riebel, Slater, 1999; Панов, Опаев, 2011). При периодической вариативности пение слагается из серий, каждая из которых представляет собой многократное повторение одной и той же EP (АААБББВВВГГГГГ...). В случае непрерывной вариативности птица избегает повторять EP, исполненную только что (АБВГД...).

Более сложные правила организации стали изучать, начиная с 1970-х годов. Первыми здесь были американцы и англичане (Kroodsma, 1975; Kroodsma, Verner, 1978; Brown, Lemon, 1979; Slater, 1983; Kroodsma, Canady, 1985; Derrickson, 1987; Ritchison, 1988; Martin, 1990; Lemon et al., 1993). В последнее время чередование вокальных структур при пении анализируют методами теории информации (da Silva et al., 2000; Briefer et al., 2010; Kershenbaum et al., 2014a, b; Palmero et al., 2014; Опаев, 2016), теории графов (Sasahara et al., 2012; Weiss et al., 2014) и деревьев суффиксов (Markowitz et al., 2013). Результаты этих исследований показали, что в большинстве случаев последовательность акустических единиц при пении, с одной стороны, детерминирована не жестко, а с другой – не случайна (Kershenbaum et al., 2014b). Было выделено два главных типа синтаксической организации пения (Иваницкий, 2015). При этом разные типы синтаксиса могут встречаться даже у близких видов (примеры – некоторые пеночки *Phylloscopus* и соловьи *Luscinia sensu lato*: Ivanitskii et al., 2012; 2017) или даже в пределах одного вида (как у дикой и одомашненной форм бронзовой амадины *Lonchura striata*: Okanoya, 2013).

При линейном синтаксисе очередность исполнения вокальных компонентов более-менее строго фиксирована. Это значит, что данный тип ЕР определяет следующий тип. Такой вариант организации пения «в чистом виде» пока описан только у немногих птиц – это, например, пеночки голосистая *Phylloscopus schwarzi* (Иваницкий и др., 2011; Ivanitskii et al., 2012; Опаев, Колесникова, 2019) и сероголовая очковая *Ph. tephrocephalus* (Опаев, 2016;), шафрановый вьюрок *Sicalis flaveola* (Saldivar, Massoni, 2018; рисунок 1.9) и восточный соловей (Ivanitskii et al., 2017). Интересно, что у большинства этих видов жесткий линейный синтаксис свойственен не всем без исключения самцам данной популяции, хотя и многим из них.

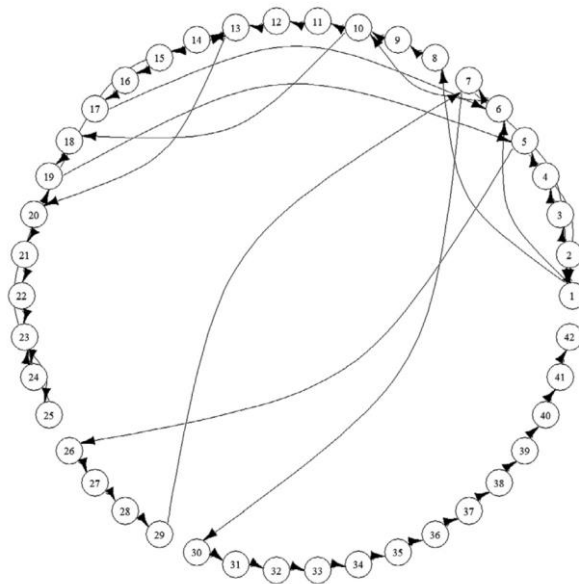


Рисунок 1.9. Все типы переходов между EP разных типов (обозначены номерами) одного самца шафранового вьюрка, иллюстрирующие преимущественно линейный синтаксис. Из: Saldivar, Massoni, 2018.

При комбинаторном синтаксисе выделяются один или несколько кластеров взаимно-ассоциированных песен, внутри которых возможны изменения порядка их исполнения. Т.е. после каждого типа EP в разных случаях может следовать разное продолжение. Обычны рекомбинации – произвольные варьирования очередности исполнения разных EP в рамках некоего их набора, или кластера (Иваницкий, 2015). В качестве примера комбинаторного синтаксиса можно привести пение калифорнийского кривоклювого пересмешника *Toxostoma redivivum* (рисунок 1.10).

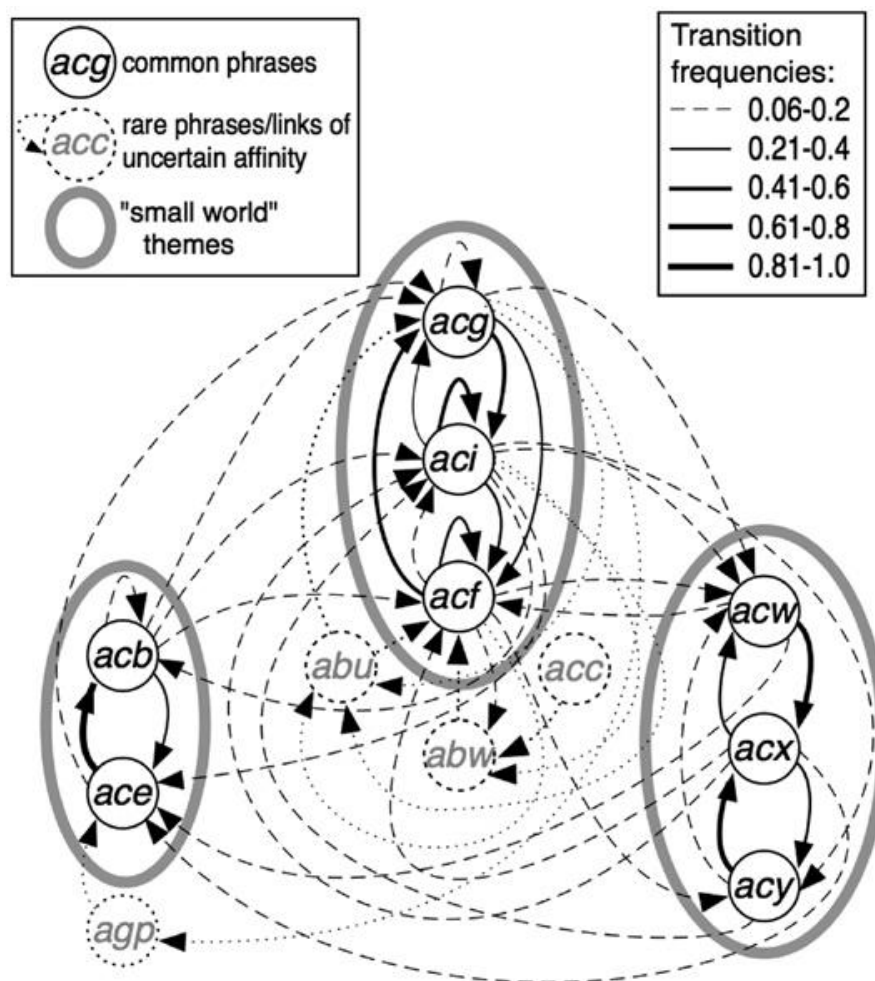


Рисунок 1.10. Организация пения одного самца калифорнийского кривоклювого пересмешника. Трехбуквенными сочетаниями показаны 12 типов EP (в оригинале – фраз). Выделены наиболее частые (common phrases) и редкие (rare phrases) EP, а также три кластера по 2–3 EP в каждом (“small world” themes). Показаны и переходные вероятности (transition frequencies) между EP разных типов. Из: Cody et al., 2016.

Между линейным и комбинаторным синтаксисами нет четкой границы. К примеру, организация последовательности EP длиннохвостого сорокопуга *Lanius schach* может носить промежуточный характер, объединяя в себя синтаксисы линейный и комбинаторный (Опаев, 2019). Другой подобный пример – виреон Кассина *Vireo cassinii* (рисунок 1.11).

Интересно пение корольковой пеночки *Phylloscopus proregulus*. Самцы этого вида совмещают два типа синтаксиса, которые проявляются на разных уровнях интеграции пения (Ivanitskii, Marova, 2012). Типы EP группируются в вокальные композиции, по 10–12 EP в каждой. Порядок исполнения и число повторов EP в составе композиции варьирует по принципу ABCD, DBAC, CADB

и т.п. (комбинаторный синтаксис). По ходу пения разные типы композиций объединяются в «суперкомпозиции» – последовательности из нескольких (до 10) композиций, исполняющихся в строго определенном порядке (линейный синтаксис).

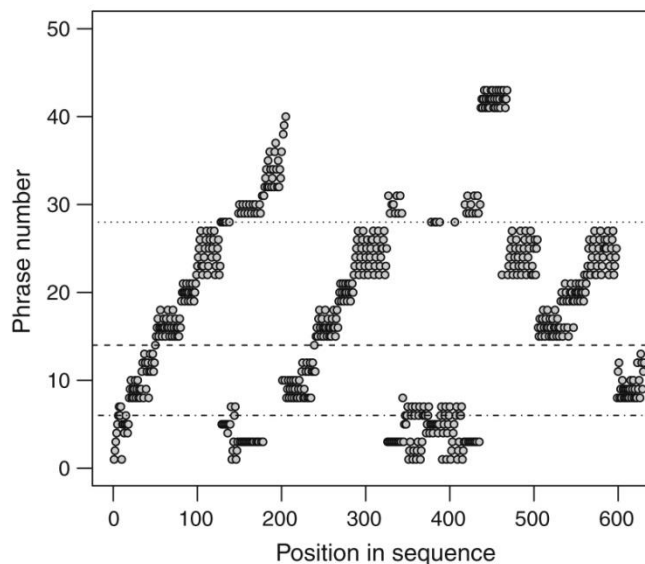


Рисунок 1.11. Графическое представление фрагмента пения одного самца виреона Кассина. Ось X соответствует порядковому номеру EP (в оригинале – фразы) в записи, а по оси Y показан номер EP (т.е. тип EP). Видно, что разные типы EP чередуются не случайно – в ряде случаев скорее по принципу линейного синтаксиса, а в других – синтаксиса комбинаторного. Из: Hedley, 2016.

Иерархичность организации пения выявлена не только у корольковой пеночки, но и, например, у южного соловья (Todt, Hultsch, 1998). Индивидуальные репертуары самцов этого вида могут превышать 200 типов песен. По несколько (2–5) типов заучиваются молодым самцом в ассоциативной связи друг с другом, формируя «упаковки». Несколько упаковок, в свою очередь, образуют контекстную группу. При выборе следующей песни наиболее вероятно появление песни из той же упаковки, несколько менее вероятно – из другой упаковки той же контекстной группы, а наименее вероятно – из другой контекстной группы. Таким образом, в пении южного соловья имеется несколько соподчиненных уровней комбинаторного синтаксиса (рисунок 1.12).

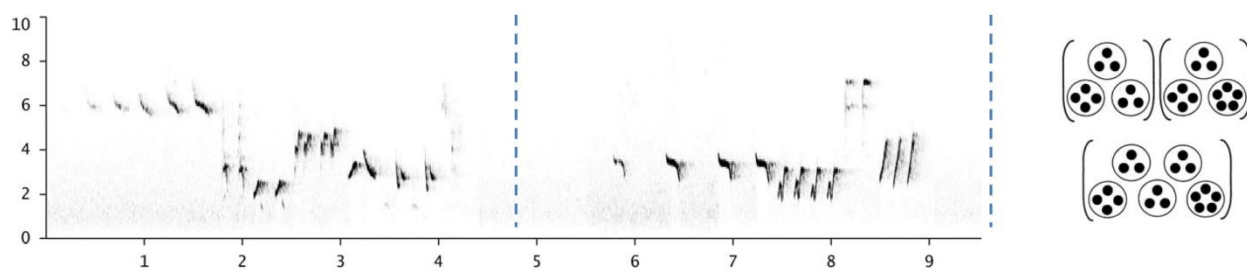


Рисунок 1.12. Два типа песни южного соловья (по фонограмме автора из ущелья Кондара, Таджикистан, 2010 год). *Справа* – схема соподчиненных уровней иерархии в пении этого вида: типы песен (черные кружки) объединяются в упаковки (круги), а те, в свою очередь, – в контекстные группы (скобки); из: Todt, Hultsch, 1998.

Комбинаторный и линейный синтаксисы – основные известные к настоящему времени способы организации птичьего пения. Каждый из них подразумевает, что данный тип ЕР влияет только на один или несколько ЕР, исполняющихся следующими. Это – Марковские цепи низких порядков. Первого порядка – в случае линейного синтаксиса, или приблизительно второго–шестого для синтаксиса комбинаторного.

Однако, скорее всего, имеются и более сложные закономерности, подразумевающие влияние данной ЕР и на те, которые будут исполняться много позже. Изучать такие правила только начинают. Здесь существуют две методологические проблемы. Во-первых, следует отличать статистическое влияние от реального положения дел. К примеру, если песня А всегда приводит к появлению за ней В, а та предваряет С, то, статистически, появление С будет зависеть от А. Однако, это вовсе не значит, что А влияет на С «в мозгу» самой птицы. Во-вторых, для выявления «отдаленных» связей требуются более совершенные методы анализа. В анализе организации пения певчих птиц их стали применять лишь в самое последнее время. Один из таких подходов – анализ деревьев суффиксов (suffix tree). С их помощью в пении канарейки удалось выявить (статистические) связи между ЕР, заметно разнесенными во времени (Markowitz et al., 2013). Авторы полагают, что звук, исполненный только что, влияет, в том числе, и на те, которые птица пропоет через 10 и более секунд (рисунок 1.13).

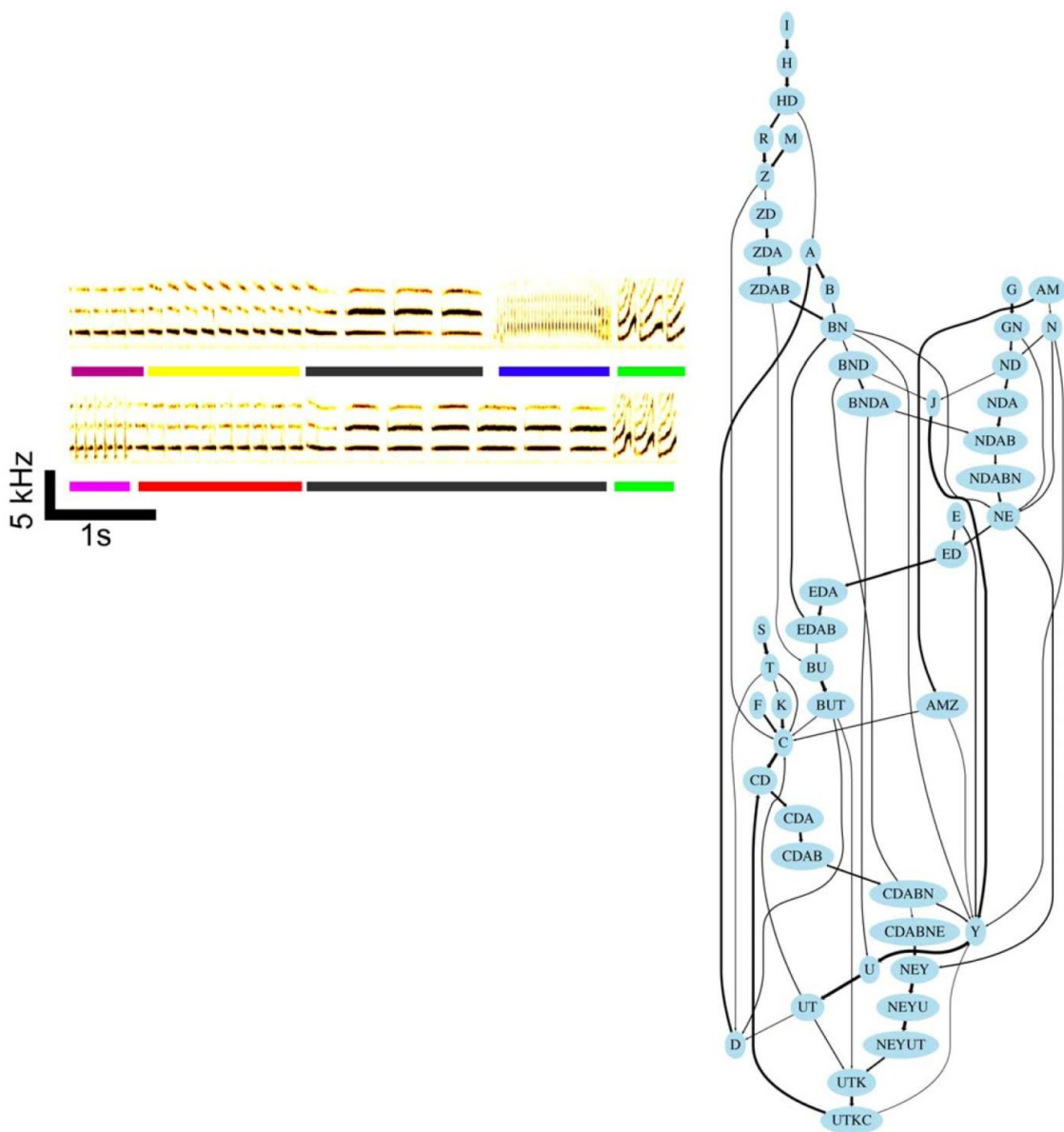


Рисунок 1.13. Слева – фрагмент пения канарейки: отдельные типы звуков (EP) исполняются часто сериями, каждая из которых выделена цветом. Справа – вероятные (смоделированные) связи между разными типами звуков (EP). Каждый тип звука обозначен буквой. Толщина линий указывает на вероятность появления нового типа звука. К примеру, линия между ZDAB и BN указывает на вероятность появления N после последовательности ZDAB. Из: Markowitz et al., 2013.

О классификации пения певчих воробьиных птиц

Первая попытка классифицировать пение птиц была сделана Хартшорном (Hartshorne, 1973). Он различал отсутствие вариативности (всего один тип песни), периодическую вариативность и непрерывную вариативность (см. выше).

SINGING BEHAVIOR TYPE	SONG NUMBER IN SEQUENCE															(a)	(b)	(c)	(d)	(e)						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	SONG TYPE	TRANSITION	TOTAL	RECURRENCE	RENDITIONS/						
																VERSATILITY	VERSATILITY	VERSATILITY	NUMBERS	SONG TYPE						
1	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	...	1	0	0	0.0	—
2	A	A	A	A	A	B	B	B	B	B	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	...	2	2	4	0.0	5.0
3	A	A	B	B	C	C	D	D	E	E	F	F	G	G	H	H	H	H	H	H	...	5	5	25	0.0	2.0
4	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	O	O	O	O	O	...	10	10	100	—	1.0
5	A	B	A	B	C	D	C	D	E	F	E	F	G	H	G	G	G	G	G	G	...	6	10	60	1.0	2.0
6	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	C	D	C	D	C	C	C	C	C	C	...	2	10	20	1.0	5.0

Рисунок 1.14. Гипотетические примеры организации шести типов пения. Справа показаны гипотетические последовательности песен (каждый тип песни обозначен буквой), далее – описывающие их метрики: (a) song type versatility – количество типов песен, (b) transition versatility – количество переходов между песнями разных типов; (c) total versatility (наиболее важный показатель) – произведение (a)*(b); (d) recurrence number – среднее число песен между последовательными повторами песни данного типа; (e) rendition/song type – количество типов песен, отмеченных между повторами песни одного типа, но только для тех случаев, когда этот интервал не более 5. Из: Kroodsma, Verner, 1978.

Вскоре была предложена более детализированная схема из 6 типов (рисунок 1.14; Kroodsma, Verner, 1978). А затем подобные попытки, по сути, прекратились. Так, во втором издании известной сводки, посвященной пению птиц (Catchpole, Slater, 2008), ее авторы, касаясь вопроса о многообразии этих вокальных структур, рассматривают песни всего лишь пяти видов. Они отмечают, что приведенные примеры призваны лишь дать представление о существующем разнообразии, не претендуя на его классификацию. Попытки выявить некоторые универсальные структурные особенности песен содержатся в работах немецких орнитологов (Bhattacharya et al., 2008).

Проект классификации песен воробьиных птиц был предложен также Е.Н. Пановым и А.С. Опаевым (2011). Он основан главным образом на (1) структуре EP (там они именуются типами песен или типами звуков) и (2) жесткости соблюдения тех или иных правил чередования EP разных типов при пении. Предложенная нами схема классификации показана на рисунке 1.15, а–б, от простого пения к более сложному. В качестве примеров на этих рисунках использованы собственные фонограммы авторов, а также приведенные в звуковом справочнике-определителе (Веprinцев и др., 2007).

Тип 1 объединяет виды, ЕР которых представляют собой всего один звук. При этом ЕР в репертуаре может быть одна (пестрый дрозд) или несколько (серая мухоловка). ЕР следующего типа пения (тип 2) – это гомотипические серии одинаковых звуков или слогов из 2–3 звуков. Тип 3 принципиально мало отличается от типа 2, за исключением того, что длительность песен здесь не фиксирована (поэтому ЕР – это не целая песня, а один ее компонент: единичный звук или короткий слог). Тип 4, в качестве примера которого показан зяблик, вероятно, распространен у воробьиных птиц шире других. Сюда относятся виды, пение которых делится на несколько четко-оформленных типов песен. К типу 5 относятся виды, индивидуальные репертуары которых включают много «простых» типов ЕР (т.е. из одного или немногих звуков). А чередование ЕР при пении и/или объединение их в составе песни в значительной степени случайно: правила линейного и/или комбинаторного синтаксиса если и есть, то выполняются не четко. Тип 6 усложнен в сравнении с предыдущим за счет возрастания роли приемов комбинирования акустических структур (ЕР) при пении. Комбинирование подчиняется определенным правилам, важнейшее из которых состоит в том, что разные акустические компоненты ассоциированы в памяти певца друг с другом тем или иным способом (Панов, Опаев, 2011).

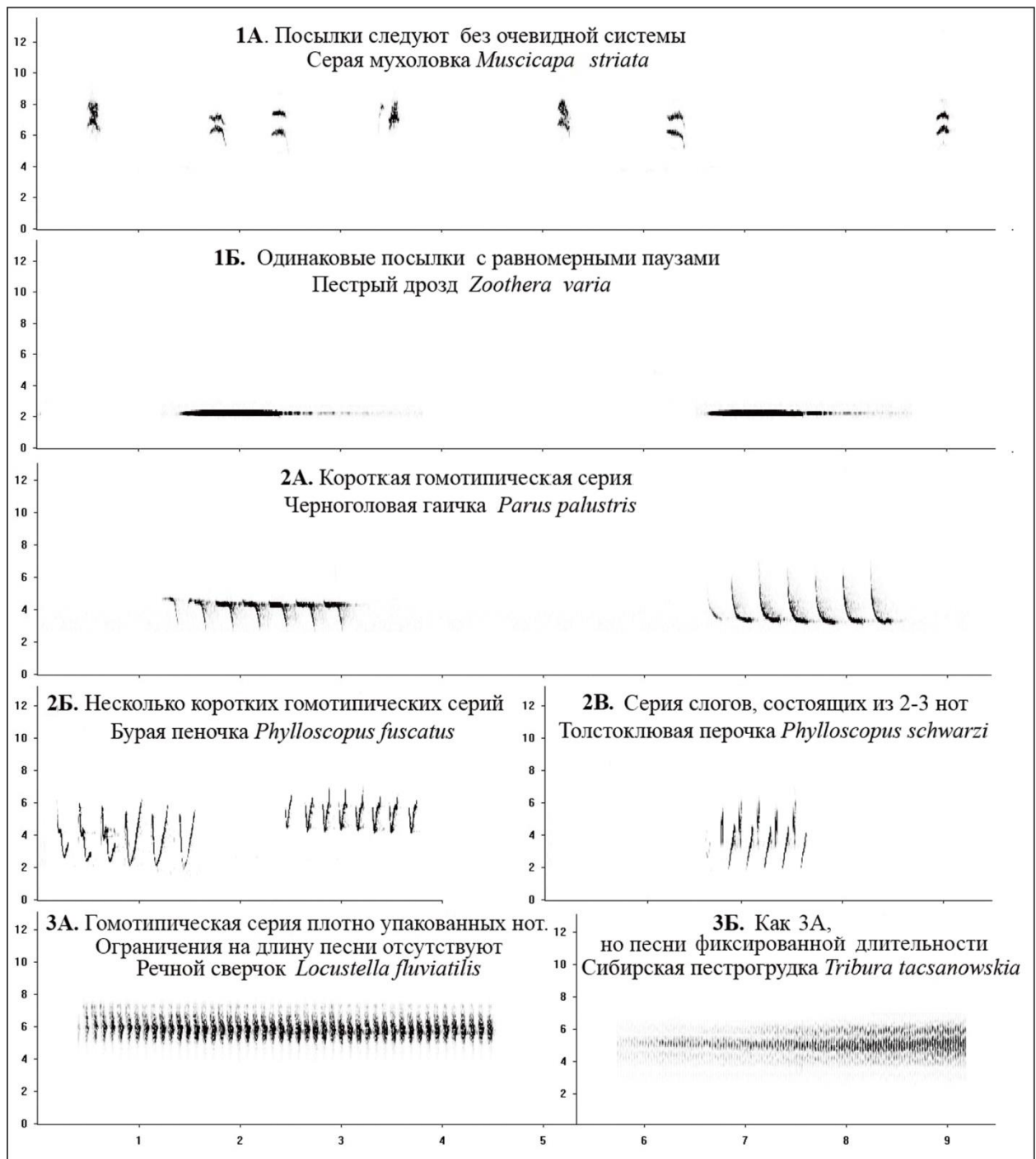


Рисунок 1.15, а. Примеры типологизации песен (пения) воробьиных птиц. Цифрами обозначены типы, буквами – подтипы. Из: Панов, Опаев, 2011.

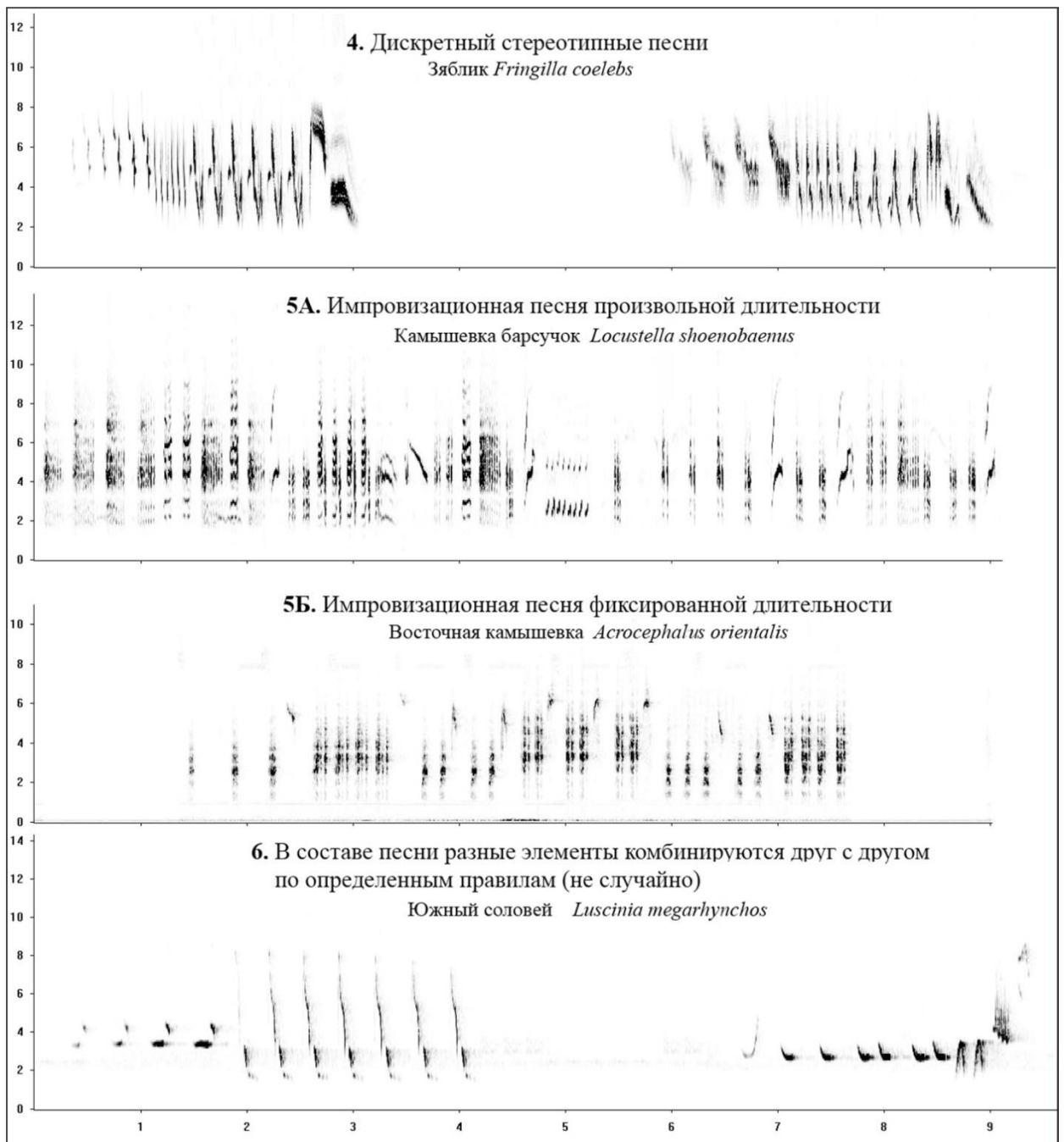


Рисунок 1.15, б. Примеры типологизации песен (пения) воробьиных птиц. Цифрами обозначены типы, буквами – подтипы. Из: Панов, Опаев, 2011.

Нетрудно видеть, что эта классификация несовершенна в том смысле, что разные типы могут пересекаться – т.к. выделены по разным признакам. Так, типы 1–4 определены на основе структуры ЕР (или, шире, – структуры пения). А типы 5–6 во главу угла ставят чередование ЕР разных типов, т.е. организацию пения. Тем не менее, некоторое впечатление о разнообразии пения певчих птиц такая типологизация дает.

1.3. Гипотезы эволюции пения/песен певчих воробьиных птиц

Работ, затрагивающих эволюционные преобразования пения воробьиных птиц, довольно много. Это не удивительно, ведь песни могут отличаться даже у близких видов. Сейчас это – важный критерий в систематике (del Hoyo, Collar, 2016). Давно известно, что вокализация (и песня – в том числе) эволюционирует быстрее, чем многие другие группы признаков (Панов, 1978), кроме, пожалуй, молекулярно-генетических.

На мой взгляд, все существующие в этой области науки идеи можно свести к трем группам – они описаны в трех нижеследующих подразделах. Меня наиболее интересует последний – «эволюция сложности». Первые две группы идей рассмотрены кратко, так как в моей работе они далее никак не обыгрываются и не тестируются.

Частотно-временные параметры песен: адаптация к среде обитания в рамках заданных ограничений

Звук, распространяясь в воздушной среде, постепенно затухает. Динамика такого затухания зависит, во-первых, от свойств среды (например, влажности), а, во-вторых, от наличия/отсутствия препятствий на пути распространения звука. Важно то, что, в-третьих, характер угасания зависит также от частотно-временных характеристик самого звука. Суммация этих трех фактов привела, в 1975 году, к появлению так называемой «гипотезы акустической адаптации» (Morton, 1975). Если вкратце, то параметры звуков «должны» соответствовать среде обитания данного вида. В качестве доказательств часто приводят взаимозависимости частотно-временных параметров звуков и тех или иных характеристик среды обитания вида. Таких данных, в целом, получено, довольно много (Eu, Fischer, 2009). В том числе было показано, что параметры звуков песен воробьиных птиц зависят от физической структуры местообитания – таким образом, чтобы минимизировать сокращение амплитуды с расстоянием (Badyaev, Leaf, 1997; Sorjonen, 1986, *a, b*; Boncoraglio, Saino, 2007; Medina, Francis, 2012).

Говоря о частотно-временных параметрах пения, нельзя забывать о физических ограничениях организма самой птицы (в частности – размера ее сирикса). Частотные параметры пения зависят от размеров тела. В целом, чем больше птица (и больше ее сирикс), тем меньше пиковая частота пения (Ryan, Brenowitz, 1985). Бывают и более тонкие закономерности. Так, у дарвиновых вьюрков *Geopsiza* песня крупных большеклювых видов содержит меньше звуков (в единицу времени) и занимает более узкий частотный диапазон, по сравнению с вокализацией вьюрков меньшего размера (Podos, 2001).

Вокальный аппарат, возможно, накладывает и другие ограничения. Так, на межвидовом и (у ряда видов) внутривидовом уровнях выявлено, что ширина частотного диапазона посылок трели в целом отрицательно связана с паузой между посылками. Предполагается, что птица физически не может издавать очень быстрые трели из широкополосных звуков (Podos, 1997, 2001; рисунок 1.16). Возможно, однако, что данный тренд вовсе и не связан напрямую с некими физическими ограничениями (Kroodsma, 2017).

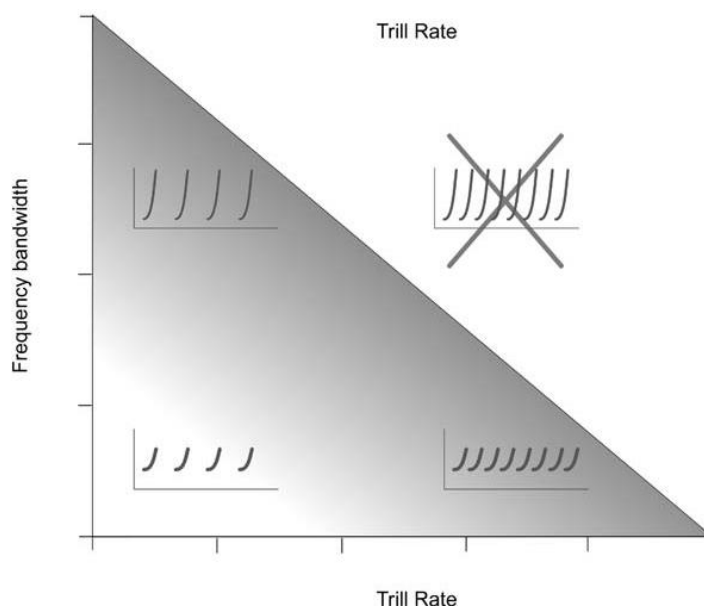


Рисунок 1.16. Связь «плотности трели» (посылок в единицу времени) и ширины частотного диапазона посылок у овсянок Нового Света (сем. Passerellidae). Серым цветом выделено «пространство возможностей». Из: Podos et al., 2004.

Сходство–несходство: свой и чужой

Песня – это инструмент коммуникации. Поющие самцы оповещают конкурентов о занятости участка и привлекают самок. В обоих случаях потенциальные реципиенты сигнала должны идентифицировать певца как конспецифика. В частности – отличить от видов со схожим пением. На этом основана идея, согласно которой видовые или популяционные особенности пения зависят от структуры сообщества (в основном – птиц).

Изучение пар близких видов муравьеловок, или муравьиных птиц (сем. Thamnophilidae) показало, что близкие симпатричные виды различаются по пению больше, чем аллопатричные (Seddon, 2005). Таким образом, присутствие близких видов со схожим пением может приводить к усилению песенных различий, что облегчает видовое распознавание.

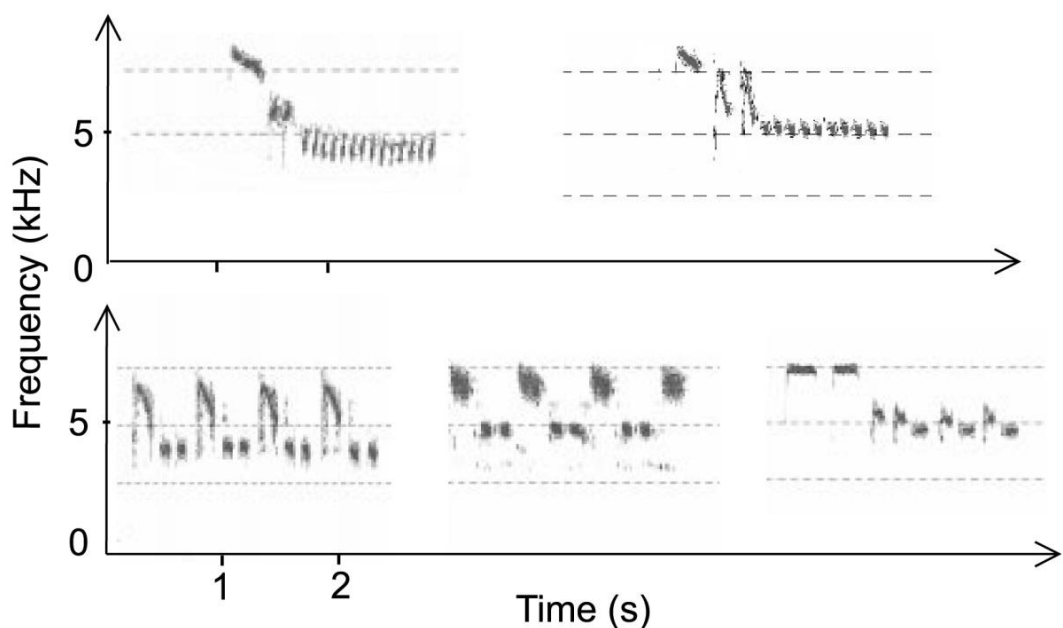


Рисунок 1.17. Примеры песен лазоревки с трелями (*вверху*) и без них. Из: Doutrelant, Lambrechts, 2001.

Пение лазоревки *Parus caeruleus* отличается от пения большой синицы *P. major* тем, что у первого вида есть песни с трелевым компонентом (рисунок 1.7). А песни лазоревки, трелей лишённые, очень напоминают таковые большой синицы. Доля трелевых у лазоревок варьирует от 0 до 60–70%. Выяснилось, что

наиболее распространены трелевые песни там, где больших синиц много (Doutrelant, Lambrechts, 2001). Авторы работы объясняют это необходимостью отличаться от большой синицы; возможны, конечно, и другие объяснения.

Похожий тренд выявлен для пуночки *Plectrophenax nivalis*. Пение этого вида было проще в тех локациях, где число симпатрических видов певчих птиц, потенциально «мешающих» конспецифичному узнаванию, меньше (Espmark, 1999).

Еще одна популярная область исследования – диалекты воробьиных птиц. Речь идет о более или менее выраженных (микро)популяционных различиях в пении (Catchpole, Slater, 2008). Границы между разными диалектными группами бывают довольно четкими и не связанными с географическими преградами. Я упомянул здесь о диалектах потому, что реакция самца на песни «своего» диалекта бывает более выражена, чем «чужого». Это выявлено у ряда (не всех) изученных в этом плане видов (Намао, 2016). Т.е. самцы в известной степени отличают «своего» от «чужого». Поэтому диалектные различия, теоретически, могут влиять на структуру популяции. А если их дифференцируют и самки, то также на ассортативность спариваний. В начальный период изучения диалектов (в 1960–1970-х гг.) была популярна зеркальная по причинно-следственным связям точка зрения, известная как гипотеза генетической адаптации (Baker, Cunningham, 1985). Согласно ей, диалекты формируются для того, чтобы особи из разных (микро)популяций, адаптированные к несколько разным условиям среды, меньше скрещивались (обзор и критику этой гипотезы на русском языке см.: Иваницкий, 1989).

Эволюция сложности и половой отбор

Две рассмотренные выше группы гипотез не объясняют (и, по большому счету, не пытаются объяснить) самое интригующее свойство пения – его чрезвычайную сложность у ряда видов. Можно выделить три проявления такой сложности. Во-первых, это *структурная сложность пения* (чаще всего – размер репертуара). Во-вторых – *сложность организации пения* (закономерности

чередования разных типов EP). Наконец, в-третьих, *структурная сложность песни* – количество звуков или их типов в песни. Говоря об эволюции, в известных мне литературных источниках рассматриваются только структурная сложность – песни и (много реже) пения. А именно, две параметра. Во-первых, это размер репертуара, т.е. структурная сложность пения. Во-вторых, среднее или медианное количество типов звуков и/или слогов в одной песне (Catchpole, Slater, 2008). В последнее время делаются также попытки в этом направлении, основанные на анализе автоматически рассчитываемых индексов, характеризующих (предположительно) «сложность» птичьей песни (Pearse et al., 2018; Crouch, Mason-Gamer, 2019). Однако, автоматические алгоритмы описания в изучении эволюции песни пока подвергаются серьезной критике (Mikula et al., 2018).

Сейчас эволюцию песни/пения воробьиных птиц объясняют тремя главными механизмами (Price, 2008): (1) новые варианты пения/песен по тем или иным причинам эффективнее выполняют роль социальных регуляторов (социальный отбор); (2) новые варианты могут закрепиться в популяции под действием культурного дрейфа, т.е. комплекса стохастических факторов; (3) при экспансии и расширении ареала могут возникать ситуации, когда молодые самцы испытывают недостаток во взрослых учителях (например, на островах) – такие «необученные» самцы формируют новую популяцию, песня которой может быть существенно отлична от самцов из других популяций того же вида (“withdrawal of learning”). Предполагается, что чаще всего работает первый механизм – т.е. эволюционные изменения песенного поведения адаптивны.

Логика объяснения адаптивного значения сложного пения почти всюду одинакова – это половой отбор, связанный с дифференцированным выбором самками самцов со сложным пением. Хотя некоторые авторы и допускают возможность случайных модификаций этих признаков (Irwin et al., 2008), такое направление не является мейнстримом. Более того, бывает, что половым отбором авторы объясняют даже на первый взгляд не подтверждающие его данные, выдвигая для этого вполне умозрительные *post-hoc* гипотезы (например: Cardoso,

Mota, 2007). Суть эволюционных объяснений в рамках теории полового отбора такова: чем сильнее половой отбор, тем структурная сложность пения и/или песни больше.

Прежде всего, надо обозначить, как измеряют «силу» полового отбора. Для этого оценивают конкуренцию самцов за самок (реже – самок за самцов). Чем больше конкуренция, тем больше «сила», т.к. отбор на право спаривания будет жестче и в большей степени будет выражена неравноценность вклада разных особей в следующее поколение. Естественно, «сила» полового отбора в таком понимании зависит и от особенностей конкретной популяции (например, соотношения полов в ней). На практике «силу» полового отбора обычно оценивают косвенно. Для этого изучают экологические и/или поведенческие параметры вида, потенциально увеличивающие либо уменьшающие конкуренцию между самцами. Основные группы таких параметров таковы:

1. *Социальная система спаривания* описывает относительно долговременные (как минимум – на время гнездования) связи между партнерами. Минимальное действие полового отбор имеет в случае моногамии, когда каждая самка находит единственного самца. При полигамии конкуренция выше. Полигамия делится на полигинию и полиандрию. При полигинии один самец спаривается с несколькими самками, а при полиандрии – наоборот. Соответственно, в первом случае наибольшая конкуренция будет разворачиваться между самцами (одни имеют много самок, а другие – ни одной), а во втором – между самками. Долговременная связь нескольких самцов и самок называется полигинандрией. Еще одна система спаривания – промискуитет, т.е. «неупорядоченные связи», не подразумевающие образование долговременных альянсов между самцом (-ами) и самкой (-ами). Между промискуитетом, с одной стороны, и моногамией/полигинией/полигинандрией – с другой, на самом деле нет четкой границы. «Сила» полового отбора при промискуитете будет зависеть от конкретных особенностей видовой социальной структуры. Наиболее высока она, как считается, на токах, где неравноценность репродуктивного вклада разных самцов максимальна.

2. *Генетическая система спаривания.* В последние десятилетия выяснилось, что многие социально-моногамные виды птиц практикуют внебрачные копуляции. В итоге часть потомков данной самки являются отпрысками не ее социального партнера, а, например, соседнего самца или самцов (обзоры: Møller, Birkhead, 1993; Akçaya, Roughgarden, 2007). Считается, что внебрачные копуляции усиливают половой отбор за счет конкуренции между самцами за внебрачное отцовство.

3. Степень выраженности *полового диморфизма.* Предполагается, что чем она сильнее – т.е., например, чем ярче окрашены самцы по сравнению с самками – тем половой отбор сильнее.

4. *Миграционное поведение.* Здесь все чуть менее определенно, но тенденция такова. Если вид мигрирующий, то он, проводя на местах гнездования лишь некоторую часть жизненного цикла, сталкивается здесь с более серьезной внутривидовой конкуренцией, в том числе – конкуренцией самцов за самок, по сравнению с видами оседлыми или мигрирующими на небольшие расстояния. Это происходит в силу недостатка времени.

Ряд исследователей выявили связь структурной сложности пения/песен с одним или несколькими из названных выше групп параметров. Одна из первых работ выполнена на европейских видах камышевок рода *Acrocephalus*. Выяснилось, что среди 6 видов наиболее сложное пение (максимальные репертуары) характерно для моногамных видов, а пение полигамов проще (Catchpole, 1980). Автор предположил, что у полигамных камышевок самки в своем выборе ориентируются преимущественно на качество территории самца (так называемая ресурсо-зависимая полигиния). Поэтому важнейшей функцией песни у этих видов является регуляция взаимоотношений между соседними самцами. Простые песни здесь лучше, так как они облегчают распознавание самцами друг друга. А сложная песня моногамных камышевок нужна им исключительно для привлечения самки. Подобная связь социальной системы и сложности пения выявлена также у трупялов Icteridae (Kroodsma, 1977) и некоторых овсянок Emberizidae (Catchpole, McGregor, 1985). А вот у

североамериканских крапивников Troglodytidae все наоборот: более сложная песня свойственна видам полигинным (Kroodsmá, 1977). Предполагается, что здесь половой отбор влиял напрямую, а не опосредованно (через территорию), как у видов трех других групп. Впоследствии были получены аналогичные данные и по другим птицам. К двум вышеописанным вариантам они добавили такой, когда связи между сложностью пения и социальной системой не было выявлено вовсе (Read, Weary, 1992).

Еще одна переменная, изучаемая в рамках социальной системы спаривания, – репродуктивных успех самца. Недавний мета-анализ показал, что корреляция здесь есть, но слабая. Положительная связь между репродуктивным успехом самца (числом потомков в единицу времени) и разнообразием его пения была выявлено хотя и у многих, но далеко не у всех изученных в этом отношении видов (Soma, Garamszegi, 2011).

Генетическую систему спаривания оценивают частотой внебрачных копуляций – точнее, средним процентом внебрачных птенцов в гнездах. Речь в таких случаях идет о моногамных либо полигинных видах. Существуют работы, как подтверждающие, так и не подтверждающие связь частоты внебрачных копуляций со сложностью пения. Но общий тренд – ее отсутствие. Это показал мета-анализ доступных литературных данных (Garamszegi, Møller, 2004).

У вьюрков (сем. Fringillidae) яркость оперения самцов (в данном случае = выраженность полового диморфизма) оказалось связанной со сложностью пения (Badyaev et al., 2002). Чем ярче окрашены самцы, тем проще их песня (рисунок 1.18). Логика объяснения закономерности такова. Самцы «ярких» видов привлекают самок главным образом окраской своего оперения, а «тусклым» приходится опираться на разнообразную песню.

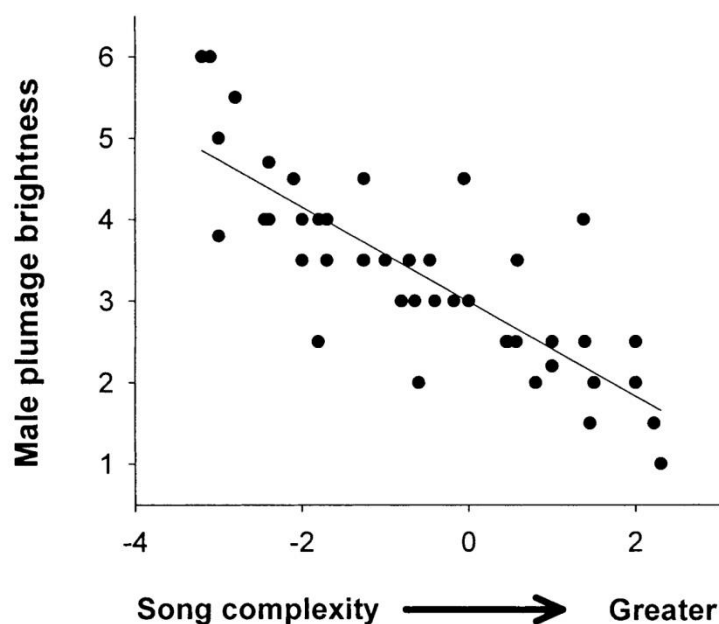


Рисунок 1.18. Связь структурной сложности пения (ось X) с яркостью оперения самцов у 41 вида вьюрковых подсемейства Carduelinae. Из: Badyaev et al., 2002.

Мне осталось рассмотреть возможную связь миграционного поведения со сложностью пения/песен. В качестве оценки этого поведения часто рассматривают среднюю широту видового ареала. Такое допущение основано на том, что виды, живущие севернее, как правило, мигрируют – если они перелетные – дальше. Предположение, в рамках теории полового отбора, состоит в том, что пение дальних мигрантов должно быть устроено сложнее. Однако, как и для ряда других рассмотренных выше групп параметров, это тренд, выполняясь для одних групп, отсутствует у других (обзор: Najar, Benedict, 2019). К примеру, положительная связь была показана для малюров (сем. Maluridae) и разных популяций славки-черноголовки *Sylvia atricapilla* (Greig et al., 2013), но отсутствовала у древесниц (сем. Parulidae) (Cardoso, Hu, 2011; Byers, 2015). А пересмешники (сем. Mimidae), живущие в более вариабельных климатических условиях, не обязательно южнее или севернее, имели более сложную песню (Botero et al., 2009). Выяснилось также, что степень различий в пении между видами в зависимости от их генетической дистанции больше в умеренном поясе, по сравнению с южными широтами (Weir, Wheatcroft, 2011). Все это частично подтверждает, что сложность пения выше у птиц умеренных широт.

Таким образом, роль полового отбора в эволюции пении, хотя и является общепринятой, подтверждается далеко не всегда. Кроме того, во всех подтвержденных случаях выявленная корреляция часто полагается тождественной причинно-следственной связи. Т.е. если данный признак коррелирует с «силой» полового отбора, предполагается, что этим отбором он и вызван. Но это может быть и не так, что прекрасно показал в своей фундаментальной монографии Е.Н. Панов (2014б).

Говоря об эволюции сложного пения, нельзя забывать о функциональном аспекте. Зачем вообще нужно сложное пение или сложные песни? На этот счет существуют две группы данных – экспериментальные и результаты корреляционных исследований.

В ряде экспериментов показано, что самки активнее реагируют на трансляцию им более сложного (в том числе – сложнее типичного) пения (Collins, 1999; Searcy, Marler, 1984; Searcy, 1988; Catchpole et al, 1984). Возможное проксимальное объяснение состоит в увеличении времени привыкания к стимулу. Известно, что при монотонном повторении единственного типа сигнала привыкание к нему происходит быстрее, чем если типов в последовательности больше (Ryan, 1998; Collins, 1999; Flower et al., 2014). Т.е. вокализируя разнообразнее, самцы эффективнее «воздействуют» на потенциальных подруг. Дистальное объяснение этих материалов такого, что самки выбирают более сложное пение потому, что имеющие его самцы в чем-либо превосходят своих конкурентов.

Корреляционные исследования изучают связь размера репертуара (реже – сложности песни) с теми или иными показателями репродуктивного успеха, обычно косвенными. Это может быть дата формирования пары или количество самок у самца (если речь идет о факультативно-полигинных видах). Реже репродуктивных успех оценивают прямо, подсчитывая число потомков данной особи, в том числе – от внебрачных корреляций. Корреляционных исследований довольно много – в части из них связи выявляются, в других – нет. Около 10 лет назад был опубликован мета-анализ таких данных. Оказалось, что на самом деле

связь размера репертуара с репродуктивным успехом как минимум не является правилом (Byers, Kroodsma, 2009). Видов, у которых она не выполняется, едва ли не больше, чем тех, для которых рассматриваемые корреляции выявлены. Таким образом, заключают процитированные авторы, роль полового отбора в эволюции пения птиц далеко не бесспорна.

Приведенные выше данные, а также специальный обзор (Read, Weary, 1992) показывают, что, вероятно, нет единого для всех групп птиц объяснения причин наблюдаемых межвидовых различий в пении. В том числе – с использованием полового отбора. Особенности конкретной группы могут оказывать большее влияние, чем некий общий тренд. Тем более, даже в пределах одной группы разные компоненты песни могут эволюционировать по независимым сценариям (van Buskirk, 1997).

Во всех современных работах, где в сравнительном плане анализируют много видов, авторы, как правило, делают поправку на филогению, составленную по молекулярно-генетическим данным. Это делается для того, чтобы минимизировать (и не анализировать!) ее влияние. А в фокусе внимания находится связь тех или иных характеристик пения с избранными особенностями экологии и/или поведения каждого вида.

Я пошел по другому пути. И, за одним исключением (широта обитания вида), не анализировал, как большинство авторов, возможные взаимосвязи пения с экологией и поведением. Вместо этого я сосредоточился на изучении возможных паттернов преобразования пения в эволюционной истории певчих воробьиных птиц. Т.е. филогения у меня выступала не в качестве поправки, а была основой анализа.

1.4. Модификации пения в территориальных взаимодействиях самцов

Песня воробьиных птиц – многофункциональный сигнал. Он используется, во-первых, при саморекламиривании. В этом случае птица поет спонтанно, предупреждая конкурентов о занятости участка и привлекая партнера. Именно последней роли пения (привлечение самки) обычно отводят основную роль в «эволюции сложности» этого типа сигналов (раздел 1.3). Однако, песня характерна и для непосредственных взаимодействий между птицами – территориальных конфликтов самцов и ухаживания самца за самкой. В этом случае кратковременные изменения в пении могут указывать на мотивацию особи и/или быть ситуационно-специфичными. Роль сложности пения в таком коммуникативном аспекте предполагалась (Byers, Kroodsma, 2009), но доказана пока недостаточно. В данном разделе я в основном (но не только) рассмотрю коммуникативное значение пения/песни (в том числе – его сложности) в наиболее изученной ситуации – во время территориальных конфликтов самцов. Дело в том, что такая ситуация легко моделируется. Для этого на участке самца устанавливается портативная колонка, через которую проигрывается пение данного вида. Самец думает, что это противник. А поскольку никакого противника он не видит, то пытается прогнать его лишь голосом. И часто тем или иным образом модифицирует свое пение.

Роль сложности песни в территориальном поведении показана экспериментально. Самцы некоторых видов активнее реагируют на трансляцию им более сложных и продолжительных песен, имеющих большее количество слогов и/или типов слогов. Такие данные имеются для новозеландского туи *Prosthemadera novaeseelandiae* (Hill et al., 2018), зяблика *Fringilla coelebs* (Leitão et al., 2006), пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* (Горецкая, 2013) и пеночки-теньковки *Ph. collybita* (Linhart et al., 2012).

Синтаксис песни, т.е. порядок звуков в ней, также важен: реакция ряда видов на типичные песни и песни с искусственно-модифицированным синтаксисом отличалась. Это показано для полевой овсянки *Spizella pusilla*

(Nelson, 1988), болотной овсянки *Melospiza geogriana* (Balaban, 1988), крапивника *Troglodytes troglodytes* (Holland et al., 2000), полевого жаворонка *Alauda arvensis* (Briefer et al., 2013) и калифорнийского кривоклювого пересмешника *Toxostoma redivivum* (Taylor et al., 2017).

В качестве меры структурной сложности пения ряд авторов использовал разнообразие типов песен (song type versatility) в единицу времени, либо в некотором числе (например – 10-ти) исполненных подряд песен. В большинстве случаев оказалось, что разнообразие возрастает в ответ на изменение внешней обстановки – при появлении самки или конкурента (Kroodsma, Verner, 1978; Searcy, Yasukawa 1990; Searcy, Beecher 2009; Vehrencamp et al., 2007). Однако у многоголосого пересмешника при патрулировании границ участков используется меньше типов песен, чем в других ситуациях (Derrickson, 1987).

Что касается сложности организации пения, то данных здесь существенно меньше. Насколько мне известно, только у южного соловья выявлена изменчивость синтаксиса пения в зависимости от контекста (Weiss et al., 2014).

Кроме того, в территориальном контексте меняются также ряд других параметров пения, не имеющих прямого отношения к сложности. Маркировать агрессию в пении могут изменения частоты пения и частоты смены напева. Территориальная агрессия может выражаться и более специфическими поведенческими паттернами: перекрывание песен (song overlapping), копирование песен (song type matching), использование специфических “агрессивных” песен и появление тихих песен (Todt, Naguib, 2000; Catchpole, Slater, 2008; Searcy, Beecher, 2009; Reichard, Anderson, 2015; King, McGregor, 2016).

Важнейший показатель изменчивости песенных циклов в контексте территориального конфликта или взаимодействия с самкой – это частота смены напева (song type switching rate). Речь идет об отношении переходов между песнями разных типов к общему числу переходов. В контексте территориальных взаимодействий частота смены напева обычно увеличивается (Falls, d’Agincourt, 1982; Ritchison, 1988; Horn, Falls, 1991; Searcy et al., 2006), а степень этого увеличения бывает положительно связана с уровнем агрессивности (Kramer,

Lemon, 1983; Searcy, Beecher, 2009). Однако, у некоторых видов, напротив, выявлено сокращение частоты смены напева при территориальных конфликтах (Searcy, Yasukawa 1990; Molles, Vehrencamp, 1999). Изменение этого параметра отмечали и при взаимодействии с самкой (Searcy, Yasukawa, 1990; Langmore, 1997).

Еще одно направление изменчивости – увеличения частоты пения (число песен в единицу времени). Это характерно для территориальных конфликтов самцов целого ряда видов (Dunn, Zann, 1996; Searcy et al., 2000; Searcy, Beecher, 2009; Baker et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński, 2017).

Как уже говорилось, песня выполняет две главные функции – регулирование территориальных отношений самцов и привлечение самки. Предполагается, что в песенных репертуарах самцов некоторых видов имеются две категории конструкций, каждая из которых выполняет преимущественно одну из названных функций. Считают, что эти варианты видоспецифической песни обычно исполняются самцом в разное время, хотя, подчас, на протяжении одного дня. Но разные варианты могут фиксироваться и в составе единого сеанса пения. В этом случае элементы, адресуемые самками и самцам и различные по структуре, присутствуют внутри данной песенной последовательности в разных процентных соотношениях.

Примеры в целом не многочисленны. Основные из них касаются ряда представителей семейства Американские славки, или Древесницы (Parulidae), камышевок рода *Acrocephalus* и некоторых отдельных видов – бурой пеночки *Phylloscopus fuscatus*, красноногой вдовушки *Vidua chalybeata* и рисового трупяла, или боболинка *Dolichonyx oryzivorus* (Catchpole, 1983; Catchpole, Leisler, 1989; Flicker, Flicker, 1970; Forstmeier, Balsby, 2002; Lemon et al., 1985; McNally, Lemon, 1985; Payne, 1979; Spector, 1991; Staicer, 1989; Wittenberger, 1983). Критический анализ этих работ дан в моем обзоре (Опаев, 2012a). Я выяснил, в частности, что во многих случаях такие проявления носят континуальный характер, что не позволяет приписывать принципиально различные функции

крайним звеньям континуума. Это предположение высказывалось и другими авторами (Flicker, Flicker, 1970).

Явление копирования песен (русский термин по: Беме, Горецкая, 2013) описано для территориальных взаимодействий ряда видов птиц. Суть его в том, что самец исполняет (копирует) тот же самый или схожий тип песни, что только что исполнил оппонент. Такое поведение, как считается, сигнализирует об агрессивной мотивации (Beecher et al., 1996; Burt, Beecher, 2008). Замечу, что копирование песен описано далеко не у всех видов, изученных в этом плане. В большей степени это свойственно видам с относительно небольшими репертуарами (не более 10–20 типов песен). Такова, например, певчая овсянка *Melospiza melodia* – классический объект исследований в этой области (Burt, Beecher, 2008).

При перекрывании песен композиции двух или (реже) более поющих самцов перекрываются во времени. Это поведение может выражать агрессию. Для ряда видов показано, что особи, перекрывающие пение оппонента (т.е. начинающие петь до того, как тот закончит очередную песню) ведут себе агрессивнее и более склонны атаковать противника (Kunc et al., 2006; Searcy, Beecher, 2009). Перекрывание песен наблюдается далеко не у всех видов. К примеру, оно совершенно не свойственно изученным мною 7 видам пеночек *Phylloscopus* (глава 7).

Еще одна модификация пения – появление тихих песен. У певчих воробьиных птиц выделяют две их категории (Reichard, Anderson, 2015): (1) собственно тихие песни (short-range song) не только исполняются тихо (с пониженной амплитудой), но также отличаются от обычных песен по структуре (набору звуков и т.д.); (2) тихие рекламные песни (soft long-range song) отличаются от обычного (спонтанного, или рекламного) пения только амплитудой, но не структурой. В ряде работ показано, что первые более характерны для ухаживания самца за самкой (Dabelsteen et al. 1998; Reichard et al. 2011, 2013). А вторые чаще удается услышать во время территориальных

конфликтов самцов, где они маркируют агрессивный настрой данной особи (Ballentine et al. 2008; Hof and Hazlett 2010; Templeton et al. 2012).

Таким образом, способы ситуативной модификации пения у певчих птиц многообразны. Любопытно, что конкретные проявления такой изменчивости могут различаться даже у близких видов, принадлежащих, например, к одному роду (Kolesnikova et al., 2019). Причины такой межвидовой вариабельности пока не ясны.

ГЛАВА 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Объем данных и источники материала, полевые исследования

Материал для изучения структуры и эволюции пения воробьиных птиц

В данном разделе я рассмотрю материал, описанию и анализу которого посвящена Часть II (главы 3–6). В общей сложности я проанализировал 198 фонограмм от разных особей, относящихся к 80 видам из 20 семейств (см. Приложение). Все эти виды были разделены на три группы – базальные (всего 14 видов, 7 семейств), птицы Враноподобные Corvoidea (20 видов, 7 семейств) и Славкоподобные Sylvioidea (46 видов, 6 семейств). Для каждого вида изучено 1–6 записей, медиана 3 ($n=80$). Общая длительность всех фонограмм – около 17.5 часов (62897 сек). Они содержали 7785 песен (для нескольких видов этот параметр посчитать было нельзя) и 40812 единиц репертуара (EP). «Средние» объемы изученных записей показаны на рисунке 2.1.

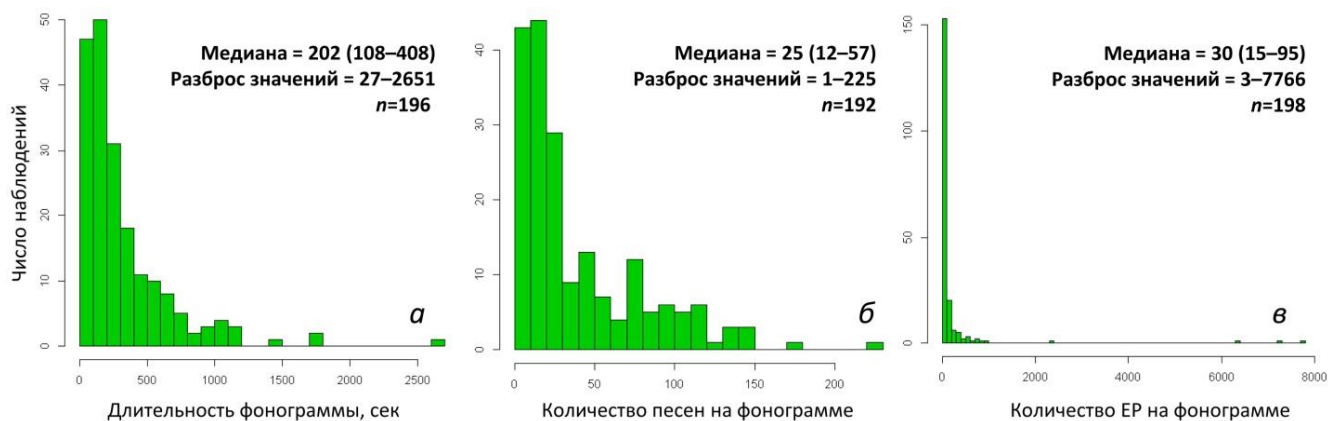


Рисунок 2.1. Распределения длительностей изученных фонограмм (а), количества песен (б) и единиц репертуара (в) на них. Приведены медианы (в скобках – 25% и 75% квантили), разброс значений и число фонограмм (n). Всего проанализировано 198 фонограмм, для всех них посчитано количество EP. А вот n для гистограмм а и б меньше, т.к. (1) длительность песни можно было измерить не для всех видов (см. раздел 2.3), и (2) анализ вокализации двух самцов *Atrichornis clamorus* проведен по данным из статьи Portelli, 2004 – длительности соответствующих записей неизвестны.

Значительная часть материала собрана автором. Это 123 записи 51 вида, т.е. 62% всех фонограмм и 64% изученных видов (см. Приложение). Источники прочих записей – это: (1) фонотека Зоологического музея МГУ (26 записей), (2) сайт *xeno-canto.org* (40 записей), (3) сайт *avocet.zoology.msu.edu* (2 записи), (4) Британская библиотека фонограмм (British Library Sound Archive, 3 записи) и (5) оригинальные фонограммы В.В. Иваницкого (2 записи). Кроме того, вокализация двух самцов кустарниковой птицы *Atrichornis clamosus* была изучена по данным из работы: Portelli, 2004.

Оригинальные записи пения разных видов сделаны мною в 2006–2018 гг. в следующих локациях:

1. Рязанская область, Окский заповедник: апрель 2006 и апрель 2007.
2. Казахстан, Джамбыльская область, оз. Бийликоль: май–июнь 2007.
3. Казахстан, Алматинская область, хр. Терской Алатау: май 2008.
4. Ростовская область, пос. Кагальник, стационар Южного научного центра РАН: июнь 2008.
5. Амурская область, Хинганский заповедник: апрель–май 2009, май 2013, май–июнь 2017 и май–июнь 2018.
6. Владимирская область, Вязниковский район, окрестности д. Черноморье: май 2011.
7. Индия, штат Керала, г. Кумароком, г. Муннар и их окрестности: февраль 2011.
8. Китай, провинция Хэбэй: июнь 2012.
9. Китай, провинция Хунань, заповедник Хупиньшань: июнь 2012, май 2013, апрель–июнь 2014 и май 2016.
10. Австралия, штат Новый Южный Уэльс, окрестности г. Армидэйл: сентябрь 2014.
11. Индия, штат Уттаракханд, г. Массури и окрестности: октябрь 2017.
12. Амурская область, Хингано-Архаринский заказник: май 2018.

Материал для изучения роли пения в коммуникации избранных видов пеночек *Phylloscopus* и овсянок *Emberiza*

Эта работа в значительной степени выполнена в рамках проекта РФФИ 17-04-00903-а (руководитель А.С. Опаев), в тесном сотрудничестве с Ю.А. Колесниковой, А.С. Рубцовым, А.И. Антоновым и Е.М. Шишкиной. Соответствующие результаты описаны в Части III.

Объектами изучения стали, во-первых, 7 видов пеночек: большеклювая *Ph. magnirostris* ($n=10$ самцов), Рикетта *Ph. ricketti* ($n=9$), Клаудии *Ph. (reguloides) claudiae* ($n=14$), голосистая, или толстоклювая *Ph. schwarzi* ($n=19$), бурая *Ph. fuscatus* ($n=15$), светлоголовая *Ph. coronatus* ($n=16$) и бледноногая *Ph. tenellipes* ($n=8$). Первые три вида были изучены в апреле–июне 2016 г. в заповеднике Хупиньшань (Китай, провинция Хунань), голосистая и бурая – в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника (Амурская область) в мае–июне 2017 г., светлоголовая – в Хинганском лесничестве того же заповедника (май 2018), а бледноногая – в Хингано-Архаринском федеральном заказнике (Амурская область, май 2018). Объем материала детальнее показан в таблице 2.1. Сбор и обработка данных по трем китайским видам проведена совместно с аспиранткой Ю.А. Колесниковой. Она же камерально обработала мои материалы по пеночке голосистой. А примерно половину данных по светлоголовой пеночке собрал по моей просьбе А.И. Антонов, а обработал я уже сам.

Во-вторых, я проанализировал результаты экспериментов, проведенных А.С. Рубцовым с двумя видами овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *Em. leucosephalos*) и их фенотипическими гибридами в зоне вторичного контакта в Онгудайском районе республики Алтай в мае–июне 2017 и 2018 гг. (таблица 2.1).

Таблица 2.1. Объем материала, использованного для изучения роли пения в коммуникации избранных видов пеночек *Phylloscopus* и овсянок *Emberiza*. Показано количество самцов и суммарные объемы изученных фонограмм: т.е. до, во время и, кроме трех первых китайских видов, после экспериментальной трансляции им видового пения. В том числе, приведено общее количество проанализированных единиц репертуара (ЕР): в большинстве случаев – это песни.

Вид	Количество самцов	Суммарная длительность фонограмм, мин	Суммарное количество песен/ЕР на фонограмме
<i>Phylloscopus magnirostris</i>	10	121.0	884
<i>Phylloscopus ricketti</i>	9	81.1	802
<i>Phylloscopus claudiae</i>	14	181.8	1525
<i>Phylloscopus schwarzi</i>	19	270.2	2221
<i>Phylloscopus fuscatus</i>	15	377.7	3067
<i>Phylloscopus coronatus</i>	16	240.7	3166
<i>Phylloscopus tenellipes</i>	8	123.7	736
<i>Emberiza citrinella</i> / <i>Em. leucocephalos</i>	23	359.5	1212

Материалы, описанные в этом и предыдущем подразделах, в незначительной степени пересекаются. Именно, в обоих из них я использовал записи пения (т.е. до экспериментальной трансляции) 12 самцов 4 видов: *Ph. schwarzi*, *Ph. fuscatus*, *Ph. coronatus* (3 самца из 4) и *Ph. tenellipes*. Общая длительность этих фонограмм – 4038 сек (67.3 мин). Это составляет 6.4% от данных предыдущего подраздела.

Таким образом, общая длительность фонограмм, использованных в работе, составляет около 45.6 часов. Они содержат записи пения 312 разных особей 82 видов (два вида овсянок не использованы в «общем» анализе, которому посвящены главы 3–6).

2.2. Изучения роли пения в коммуникации избранных видов пеночек

Phylloscopus и овсянок *Emberiza*

В основу этой части работы легли эксперименты с трансляцией самцу типичного видового пения. Для подготовки тестовых записей использованы имевшиеся у меня фонограммы спонтанного пения всех видов. Во всех случаях они были получены в тех же локациях, где проводились сами эксперименты, но 1–2 годами ранее. Контрольные записи имели типичные (усредненные) для пения данного вида значения параметров, указанных в разделе 2.5. Песни для записей подбирались от 3–5 разных самцов.

Опыты проведены по следующей схеме. Каждый эксперимент состоял из трех последовательных фаз, каждая по 5–8 мин (у разных видов): запись пения *до* эксперимента, *во время* и *после* трансляции контрольной записи. Небольшой динамик (колонка) с Bluetooth-приемником для проведения эксперимента устанавливался в 10–30 м от поющего самца – т.е. с наибольшей вероятностью внутри его участка. Во время эксперимента наблюдатель(-и) фиксировал количество перелетов (длиной более 1 м) самца в радиусе 10 м от динамика. Это служило показателем его реакции.

Пение, записанное для каждой особи *до*, *во время* и *после* трансляции видовой песни проанализировано отдельно – по параметрам, указанным в разделе 2.5. Однако, я не анализировал пение *после* эксперимента у пеночек большеклювой, Рикетта и корольковидной. Кроме того, для некоторых видов использовались дополнительные специфичные переменные.

2.3. Описание структуры пения воробьиных птиц

Для начала я рассмотрю принятое в данной работе понимание основных биоакустических терминов. Полной ясности здесь нет, а опыт и взгляды

исследователя и/или используемое им программное обеспечение заметно влияют на трактовку в каждом конкретном случае.

В общем виде, пение птиц – это последовательность звуков. Звук (также: нота, элемент) непрерывен во времени и потому визуализируется на спектрограмме как сплошная фигура (Catchpole, Slater, 2008). Однако, в вокализации птиц нередки случаи, когда трудно решить, один перед нами звук или несколько, но разделенные очень короткими временными интервалами. В данной работе я считал два последовательных звука разными, если они (1) заметно отличаются «на стыке» по основной частоте и/или [чаще] (2) пауза между ними не менее 10 мс, что близко к разрешающей способности большинства спектрограмм (рисунок 2.2). Мое понимание звука, таким образом, аналогично общепринятому англоязычному термину «syllable» (Catchpole, Slater, 2008).

Песенный цикл – это «поток» звуков в течение некоторого промежутка, без значительных перерывов на другие, не сопровождаемые пением, типы активности. Под этим термином я понимал просто всю совокупность песен/звуков анализируемой фонограммы. В песенном цикле можно выделять не только отдельные звуки, но также их комбинации (в т.ч. – песни), и анализировать закономерности их чередования. Это *структура и организация песенного цикла*, интересующие меня в наибольшей степени.

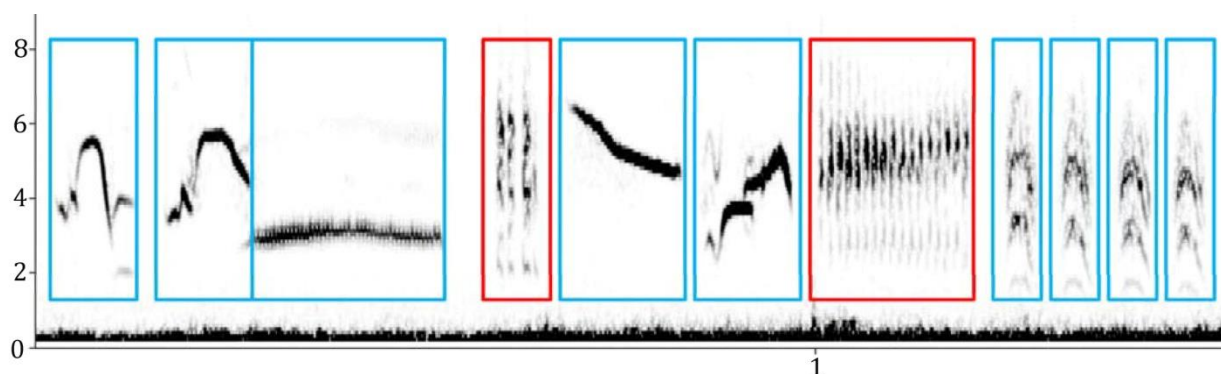


Рисунок 2.2. Пример песни толстоклювого (или японского) черноголового чекана *Saxicola stejnegeri*, в которой выделены отдельные звуки. Синими рамками отмечены «простые» звуки, а красными – трели, которые можно также считать состоящими из многих коротких звуков: в данной работе такие случаи классифицировались как единый звук. Из: Ораев et al., 2018.

По ритмическим особенностям, песенный цикл можно делить на отдельные песни. *Песня* – это акустическая структура из одного или (чаще) нескольких звуков, отделенная отчетливой паузой от других таких же (Catchpole, Slater, 2008). Поэтому, формально, выделять песни в каждом конкретном случае надо так. Для начала необходимо измерить все паузы между последовательными звуками и посмотреть распределение этой выборки. У большинства видов, где выделение песен не вызывает больших проблем и безо всякой статистики, оно будет бимодальное: первый пик будет соответствовать паузам между последовательными звуками, а второй – между песнями. Граница между пиками и будет минимальным значением паузы между песнями. В реальности, однако, это не делается почти никогда, т.к. отдельные песни либо легко выделяются «на глаз», либо не выявляются вовсе. Но в нескольких работах показано, что у воробьиных птиц критерием разделения двух последовательных песен является пауза между ними длительностью не менее 0.5 сек, тогда как паузы между звуками в составе песни не превышают 0.2 сек (Thompson et al., 1994; Bhattacharya et al., 2008).

Осознавая всю условность выделения песен в «пограничных» случаях, я пошел по компромиссному пути. Я выделял отдельные песни «на глаз», что в целом соответствовало описанному критерию. Только у 4 видов из 80 выделить песни «на глаз» не удалось. Это большая птица-лира, серый и бронзовый дронго, и длиннохвостый сорокопут. У одного из этих видов, дронго бронзового, статистически (т.е. условно) песни выделить было можно. Тем не менее, делать это в рамках своего «компромиссного» подхода я не стал. На результатах макроанализа это решение едва ли сказалось.

При описании ритмики часто выделяют две *манеры пения* – *раздельная* (*дискретная*) и *слитная* (*непрерывная, континуальная*). Пение большинства изученных мною видов можно было классифицировать как относящееся к одному или другому типу: абсолютно преобладала при этом манера дискретная.

Как я уже писал, в «потоке» звуков песенного цикла можно выделить отдельные их группы. С точки зрения ритмики – это песни. А с точки зрения

структуры – *единицы репертуара* (EP). Я ввел последний термин для обозначения единиц рекомбинации – т.е. отдельных звуков и их комбинаций разной сложности, которые воспроизводятся птицей в неизменном виде по ходу пения. Я выделял EP в пении конкретного вида, руководствуясь своим опытом. Хотя такой подход субъективен, ряд авторов признает, что пока он лучше автоматических алгоритмов (Keen et al., 2014). На первом этапе обработки каждой фонограммы я вручную составлял каталог типов EP, обозначая каждый из них цифрой. Количество типов EP – это наблюдаемый (на данной фонограмме) размер репертуара.

2.4. Описание организации пения воробьиных птиц

Способы членения песенного цикла воробьиных птиц на EP и разнообразие EP (т.е. количество их типов) – это структура песенного цикла, или *структура пения*. А *организация* (или *синтаксис*) *пения* описывает закономерности чередования разных типов EP при пении. Это своего рода набор правил, определяющий порядок следования EP.

Песенный цикл воробьиных птиц – это последовательность символов, в моем случае обозначенных цифрами, соответствующим разным типам EP. Такую последовательность можно описать в рамках нескольких процессов:

1. Марковский процесс нулевого порядка (ZOMP: zero-order Markov process). В этом случае появление каждой EP равновероятно. Каждый последующий символ выбирается случайно, но с учетом частоты его встречаемости.

2. Марковский процесс первого порядка (FOMP: first-order Markov process). В этом случае появление каждого данного символа зависит от символа, предшествующего ему. Т.е., событие $n+1$ зависит только от события n .

3. «Обновляемый» Марковский процесс (MRP: Markov renewal process) аналогичен Марковскому процессу первого порядка за одним исключением. В

MRP при анализе матриц переходных вероятностей не учитываются переходы между одинаковыми символами. На практике свести анализируемую последовательность к MRP можно, удалив повторы одинаковых символов. К примеру, последовательность AABBCDE надо преобразовать в ABCDE.

Специальный сравнительный анализ показал, что именно MPR наилучшим способом описывает акустические последовательности животных – и в том числе нескольких видов птиц (Kershenbaum et al., 2014a, b). Однако, FOMP ненамного хуже. Так, анализ пения сероголовой очковой пеночки *Phylloscopus (Seicercus) tephrocephalus*, выполненный параллельно в рамках FOMP и MRP, показал принципиальное соответствие результатов этих двух анализов (Опаев, 2016; Опаев, неопубл.). Кроме того, известно, что FOMP вполне адекватно описывает организацию последовательности песен/EP и некоторых других видов птиц (Gill, Slater, 2000; Gentner, 2007; Briefer et al., 2010; Ivanitskii, Marova, 2012; Ivanitskii et al., 2012; Okanoya, 2013).

В данной работе я анализировал организацию песенного цикла как Марковскую цепь первого порядка, т.е. в рамках FOMP. Одна из причин этого – недостаток данных в ряде случаев. Дело в том, что если и без того не очень длинную анализируемую последовательность EP преобразовать для сведения ее к MRP, это заметно сократит объем данных. Что, в свою очередь, скажется на результатах.

Выше (раздел 1.2) я обозначил, по литературным данным, основные способы организации песенных циклов (пения) воробьиных птиц. Это линейный синтаксис и комбинаторный синтаксис. Описание организации песенных циклов я выполнил таким образом, чтобы одновременно оценивать оба эти синтаксиса. Для оценки линейного синтаксиса я использовал индексы линейности S_{LIN} и постоянства S_{CONS} . Комбинаторный синтаксис выявлял методом теории графов, используя индекс модулярности. А в качестве интегральной оценки обоих типов синтаксиса была использована относительная энтропия первого порядка. Каждый из параметров описан ниже.

Индексы линейности S_{LIN} и постоянства S_{CONS}

В начале этого анализа каждый тип EP был обозначен цифрой, а песенный цикл был представлен в виде последовательности цифр. По этой последовательности в программе Past3 я строил матрицы наблюдаемых переходов. По матрицам рассчитывал индекс линейности (S_{LIN}) и индекс постоянства (S_{CONS}) по формулам: (1) S_{LIN} = размер репертуара (типов EP) / кол-во типов переходов между EP разных типов и (2) S_{CONS} = \sum наиболее частых переходов (для каждого типа EP) / \sum всех переходов (Scharff, Nottebohm, 1991; см. также: Woolley, Rubel 1997; Roach et al., 2012; Okanoya, 2013; Ivanitskii et al., 2017).

S_{LIN} описывает количество наблюдаемых переходов между EP разных типов. В линейной последовательности (идеальный линейный синтаксис) после каждого данного EP будет всегда следовать другой строго-определенный тип ($A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \dots$). В этом случае $S_{LIN}=1$. Если типов переходов больше, S_{LIN} сокращается, стремясь к нулю.

S_{CONS} также изменяется в пределах $0 < S_{CONS} \leq 1$. Этот индекс описывает не то, как именно чередуются EP, а насколько часто выполняется самый распространенный паттерн.

Для визуализации наблюдаемых переходов между песнями разных типов я использовал пакет 'markovchain' в среде программирования R (Spedicato et al., 2017).

Индекс модулярности Q

Для расчета использована последовательность цифр, соответствующая последовательности разных типов EP при пении. К этим данным я применил методы теории графов, используя пакет 'igraph' в среде R (Csárdi, 2018). Он позволяет, во-первых, визуализировать кластеры взаимно-ассоциированных типов EP, и, во-вторых, рассчитать индексы модулярности Q. Модулярность изменяется от 0 до 1 и показывает силу связи между EP внутри кластера, по сравнению со

связями EP из разных кластеров. Методы теории графов применялись при анализе синтаксиса птичьих песен и раньше (Sasahara et al., 2012; Weiss et al., 2014).

Относительная энтропия первого порядка RE₁

В работе я использовал относительную энтропию первого порядка RE₁, рассчитываемую по матрицам переходных вероятностей: RE₁=E₁/E₀ (Briefer et al., 2010). Для расчета E₁ (энтропия первого порядка) и E₀ (энтропия нулевого порядка) использовалась формула Шеннона:

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

где K – размер репертуара (типов EP);

$$E_1 = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

где P_i – наблюдаемая вероятность каждого типа переходов между песнями.

Таким образом, E₀ описывает гипотетическую последовательность, где все переходы равновероятны, и зависит только от размера репертуара. E₁ описывает наблюдаемые переходы. А отношение этих двух параметров (RE₁) можно использовать как показатель “свободы выбора” самцом каждой следующей песни/EP. Например, в случае если RE₁=0.70, можно считать, что самец имеет 70% “свободы” выбора (Briefer et al., 2010). Или, по-другому, – последовательность EP (песен) на 70% случайна.

2.5. Параметры, использованные для описания фонограмм

Ниже я привожу полный список параметров, значения которых рассчитывались, по возможности, для каждой изученной фонограммы. Ряд их рассмотрен выше. Для других ниже приведены необходимые поясняющие комментарии. Параметры 1–3 касаются объема изученных записей. Прочие описывают структуру и организацию песенного цикла данной особи.

Используемые параметры были таковы:

- 1) Общая длительность фонограммы, сек.
- 2) Количество песен на фонограмме.
- 3) Количество элементов репертуара (EP) на фонограмме.
- 4) Медианная длительность песни, сек. Этот параметр было невозможно измерить для нескольких видов, песни в записях которых не выделялись (раздел 2.3).
- 5) Медианная длительность паузы между песнями, сек. См. комментарий к 4.
- 6) Частота пения: песен / минуту (т.е. суммарное число песен / длительность фонограммы). См. также комментарий к 4.
- 7) Медианное количество EP в песне. См. комментарий к 4.
- 8) Медианная длительность EP, сек.
- 9) Медианное количество звуков в песне. См. комментарий к 4.
- 10) Медианное количество типов звуков в песне. См. комментарий к 4.
- 11) Медианное количество звуков в EP.
- 12) Медианное количество типов звуков в EP.
- 13) Размер репертуара: количество типов EP.
- 14) Размер репертуара: количество типов звуков.
- 15) Частота смены напева рассчитывалась по матрице наблюдаемых переходов: это отношение суммы переходов к EP другого типа к сумме всех переходов.
- 16) Индекс линейности S_{LIN} .
- 17) Индекс постоянства S_{CONS} .
- 18) Относительная энтропия первого порядка RE_1 .
- 19) Индекс Симпсона в форме $(1-D)$, рассчитываемый в программе Past3, указывает на вероятность того, что два произвольно взятых EP будут разными. Индекс Симпсона часто используют именно в форме $(1-D)$. Эта величина варьирует от 0 до 1: чем она выше, тем более выровнена (т.е. одинакова) частота встречаемости EP разных типов (и соответственно, велика вероятность, что два случайно взятых EP будут различны).

- 20) Медианное разнообразие типов EP в 10-ти последовательных EP. Для расчета всю последовательность цифр (EP) песенного цикла я делил на отрезки по 10 EP в каждом (не более 10 отрезков для данной фонограммы). Затем подсчитывал количество типов EP в каждом отрезке; медиана этой выборки и есть искомое значение. «Длина» отрезков в 10 EP была выбрана потому, что размер репертуаров большинства изученных видов не превышает это число (рисунок 6.4).
- 21) Индекс модулярности Q.

В тексте диссертации виды, вокализацию которых я описал названными параметрами, выделены жирным шрифтом и отмечены звездочкой (например: **большая птица-лира *Menura novaehollandiae****).

2.6. Статистический анализ

Обработка и построение всех графиков выполнено в среде программирования R 3.3.2 (R Core Team, 2016) и более поздних версиях. Поскольку распределения ряда анализируемых параметров отличались от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова), для характеристики выборок я использовал медианы, 25% и 75%-ные квартили, а также разброс значений. Стандартные статистические тесты обычно были непараметрическими: критерий Манна-Уитни и корреляция Спирмена.

Там, где это нужно, я использовал поправку на множественные сравнения. Чаще всего это было поправка Бонферрони. Но в нескольких случаях, когда число тестов было очень велико, была применена менее консервативная поправка FDR (False discovery rate – «вероятность обнаружения ложной зависимости»: Benjamini, Hochberg, 1995).

Эксперименты с трансляцией: изучение роли пения в коммуникации избранных видов пеночек и овсянок

В большинстве (но не всех) случаях, распределения переменных у каждого данного вида не отличались от нормального (критерий Колмогорова-Смирнова). По этой причине в части III я в основном привожу среднее и стандартное отклонение. Я сравнивал попарно фонограммы *до* трансляции с записями *во время* и *после*, отдельно по каждому параметру (раздел 2.5, кроме индекса модулярности). Для этого использовал обобщенную наименьшую квадратичную регрессию (GLS: generalized least square regression) в пакете ‘nlme’ в среде R (Pinheiro et al., 2017). GLS специально адаптирован для анализа зависимых данных, таких, как повторные измерения от одних и тех же особей (Pekár, Brabec, 2016). В GLS я использовал “контекст” (*до*, *во время* и *после* трансляции) в качестве заданного эффекта (fixed effect), а номер самца был случайным фактором (random effect). Количество песен на фонограмме, очевидно, может влиять на оценку размера репертуара, а также индексов линейности и стереотипности и энтропии. Поэтому при анализе этих параметров я дополнительно включал в модель количество песен на фонограмме, используя экспоненциальные модели (команда corExp в ‘nlme’).

В качестве «контроля» в этой части работы я дополнительно использовал непараметрические обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMM: Generalized linear mixed models), вводя в них аналогичные заданные и случайные эффекты. Моделирование проводилось с помощью пакета ‘lme4’ (Bates et al., 2018) в среде R.

Филогенетический сигнал в параметрах пения и реконструкция предкового состояния признаков

Анализ, описанный в этом разделе, состоит в сопоставлении топологии филогенетического древа изученных видов птиц со значениями тех или иных параметров пения каждого вида. При этом каждый параметр анализируется отдельно.

В настоящее время имеется весьма полная онлайн-база по филогении птиц, построенной на основе молекулярных маркеров и калиброванной по палеонтологическим данным – birdtree.org (Rubolini et al., 2015). Этот ресурс работает таким образом, что позволяет создавать (скачивать) филогении любого заданного набора видов (см.: Jetz et al., 2012, Suppl.). Я поступил именно так. Из 80 изученных видов, в базе birdtree.org присутствовали 78. Недостающие виды в анализе были заменены близкими. Топология моего филогенетического дерева в целом совпала с опубликованными данными по филогении как всех Passeri, так и отдельных конкретных групп.

Филогенетический сигнал показывает наличие/отсутствие у близких видов тенденции иметь более сходные значения данного параметра, по сравнению со случайно взятым видом из анализируемой совокупности. Т.е он описывает филогенетическую «стабильность» признака: сильный сигнал говорит об эволюционной инертности (близкие виды похожи), а слабый (или его отсутствие) – о лабильности (близкие виды могут заметно различаться). В качестве филогенетического сигнала я использовал лямбду Пэйджэла (Pagel's λ), которая считается (Münkemüller et al., 2012) одним из лучших показателей в рамках Броуновской модели эволюции признаков. Названная модель, в свою очередь, наиболее адекватна тогда, когда мы априори ничего не знаем об эволюционных трансформациях изучаемого признака. При расчете филогенетического сигнала брались средние значения каждого параметра данного вида.

Метод реконструкции предкового состояния (ancestral state reconstruction) основан на допущении, что можно смоделировать вероятные начальные (характерные для гипотетического предка) состояния признаков, если они известны для современных представителей изучаемой группы. «На выходе» анализ показывает (1) для количественных признаков – гипотетическое среднее значение и его доверительный интервал и (2) для признаков качественных – вероятность (%) того или другого состояния.

Расчеты филогенетических сигналов и реконструкцию предковых состояний я проводил с помощью пакета 'phytools' в среде R (Revell, 2018).

ЧАСТЬ II
СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕНИЯ ИЗБРАННЫХ ГРУПП
ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ В ЭВОЛЮЦИОННОМ КОНТЕКСТЕ

ГЛАВА 3

БАЗАЛЬНЫЕ ГРУППЫ: АВСТРАЛИЙСКИЕ ЭНДЕМИКИ

Первая волна радиации певчих воробьиных птиц проходила в Австралазии и дала множество внешне разнородных эндемичных форм – от «фазаноподобных» птиц-лир до крошечных изящных малюров. Характерная филогенетическая особенность этих эволюционных линий – большое количество семейств с небольшим (нередко – всего одним) числом родов, и родов – с малым количеством видов (немало и монотипических). Эти особенности часто связывают с древностью всех этих таксонов (Cristidis, Norman, 2010): в пределах Corvoidea и, тем более, Passerida «средние» объемы семейств и родов заметно больше (Cristidis, Norman, 2010).

3.1. Птицы-лиры (сем. Menuridae)

Семейство включает два вида одного рода – **большая птица-лира** *Menura novaehollandiae** и малая *M. alberti*. Первая широко распространена в предгорьях и горных лесах юго-востока Австралии, а вторая встречается в настоящее время лишь на небольшом участке субтропических лесов на границе штатов Квинсленд и Новый Южный Уэльс. Основные сведения по образу жизни имеются для большой птицы-лиры, однако в целом они, скорее всего, применимы и ко второму виду.

Птицы-лиры территориальны. Участки обитания самок независимы от территорий самцов; в гнездовой период те и другие защищают их от других особей того же пола. Участок одной самки может перекрывать территории нескольких самцов, либо, наоборот, в пределах одной территории самца может обитать несколько самок. Самцы не принимают никакого участия в гнездовых делах. Система спаривания – промискуитет. В пределах своего участка каждый самец имеет несколько токовищ (рисунок 3.1, а) – очищенных от лесной

подстилки участков диаметром около метра (рисунок 3.1, б). Здесь в основном (но не только) самцы и токуют.

Около 70% издаваемых при пении звуков представляют собой имитации (Robinson, Curtis, 1996). Птицы-лиры гнездятся зимой, и тогда же, в мае–августе, самцы поют наиболее азартно (Robinson, Frith, 1981). Поэтому молодые самцы часто обучаются имитациям не от птиц-моделей (которые в это время молчаливы), а от взрослых самцов своего вида. Впоследствии они могут использовать виды-модели для улучшения точности мимикрии. В этой связи интересен известный пример, касающийся вокализации интродуцированных в Тасманию больших птиц-лир. Птицы попали на этот остров из штата Виктория в 1930-х гг. В их пении присутствовали, в частности, имитации птицы-попугайчика *Pycnonotus floccosus* и восточной птицы-бича *Psophodes olivaceus*. [Последний вид, судя по всему, вообще популярная модель: подражание ему я отметил и в Новом Южном Уэльсе – ЕР №21 на рисунке 3.2.] Этих видов-моделей в Тасмании нет, но подражание им у местных птиц-лир сохранялось как минимум до 1960-х гг. (Wall, Wheeler, 1966).

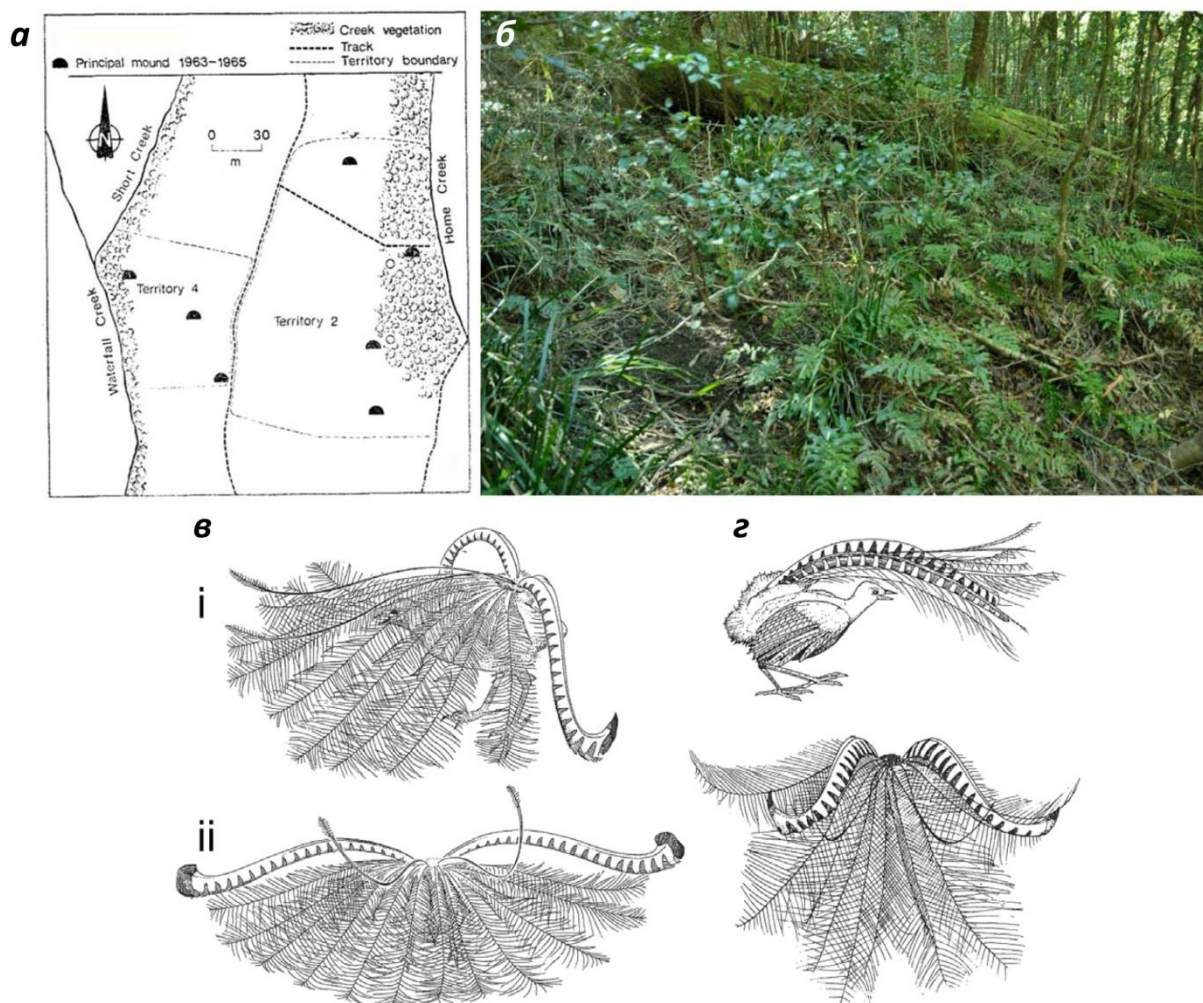


Рисунок 3.1. *a* – схема участков двух соседних самцов большой птицы-лиры, отмечено размещение регулярно используемых токовищ (mound) (из: Robinson, Frith, 1981); *б* – токовище большой птицы-лиры (слева внизу, фото автора); *в*, *г* – два варианта демонстрации закидывания хвоста на спину: хвост раскрыт полностью (*в*) или наполовину (*г*), показан вид сбоку (*i*) и спереди (*ii*) (из: Dalziell et al., 2013).

В вокализации большой птицы-лиры выделяют два типа вокализаций – территориальную песню и заимствованные звуки или слоги. Общий репертуар включает до 90 типов слогов, или EP (Zann, Dunstan, 2008). Территориальная песня включает в основном собственные звуки птицы-лиры, но может содержать также имитации. Судя по всему, каждый самец имеет в своем репертуаре один тип территориальной песни, а региональная изменчивость этого типа вокализации позволяет выделять разные диалекты (Powys, 1995). Территориальная песня длится около 5–10 сек.

Для больших птиц-лир характерна непрерывная манера пения – самец может вокализировать более или менее непрерывно от нескольких до 40 (или даже более) минут. Этот «поток» звуков организован следующим образом. В основном он состоит из заимствованных звуков (около 70%), которые перемежаются отдельными территориальными песнями. Последние наблюдаются у разных самцов со средними интервалами 0.6–1.7 мин (Powys, 1995). Во время пения на токовище самец птицы-лиры может танцевать – переступать с ноги на ногу, хлопать крыльями и закидывать раскрытый или полураскрытый хвост на спину (рисунок 3.1, в–г). Интересно, что подобные моторные эволюции сопровождают не любые звуки из репертуара, а только четыре специфических их группы. При этом для каждого из них характерна особая поза (Dalziell et al., 2013).

В одном из исследований выяснено, что каждый самец птицы-лиры может копировать звуки в среднем 16–17 видов птиц (Zann, Dunstan, 2008). При этом одна и та же особь может использовать в своем пении несколько разных вокализаций того или иного вида: например (в Новом Южном Уэльсе), несколько (до 10-ти) типов песен серогрудового сорокопутового дрозда *Colluricincla harmonica* или нескольких типов звуков красной розеллы *Platycercus elegans*.

Я проанализировал запись одного самца большой птицы-лиры (10 минут). Было выявлено 55 типов слогов (EP) (рисунок 3.2), в том числе – стереотипная территориальная песня (она повторилась два раза). Многие слоги встречены лишь один раз: вероятно, репертуар недооценен. Поэтому трудно судить об организации песенного цикла. Однако, слоги разных типов группируются в кластеры (рисунок 3.3). Существует, по-видимому, еще одна закономерность, подмеченная другими исследователями (Zann, Dunstan, 2008). Речь идет о предпочтении птицей-лирой исполнять в последовательности звуки одного вида-модели, но вовсе не обязательно одинаковые. Например, самец может исполнить подряд несколько разных типов песни серогрудового сорокопутового дрозда, а затем несколько типов звуков розеллы. Я такой особенности не подметил, но специально выявлением имитаций в изученной фонограмме не занимался – из-за недостаточного знания голосов австралийских птиц. По моему первому

впечатлению, в вокализации записанного самца птицы-лиры присутствовали имитации восточной птицы-бича, пестрого курравонга *Strepera graculina* и красной розеллы – видов, весьма обычных в районе записи.

Самки птицы-лиры тоже могут петь. Их пение почти столь же разнообразно, как у самцов, и содержит имитации (Dalziell, Welbergen, 2016).

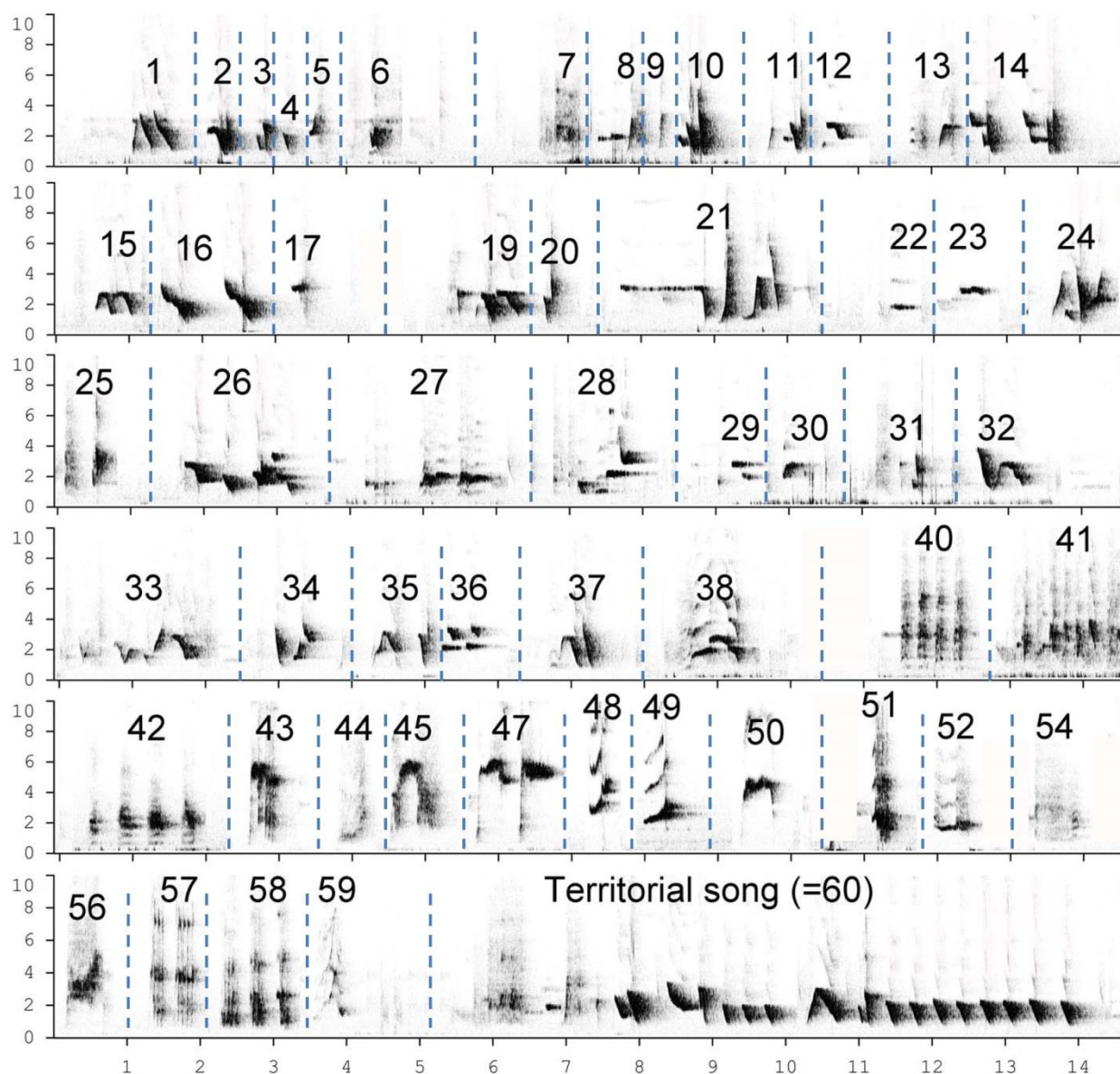


Рисунок 3.2. Каталог типов слогов (EP) одного самца большой птицы-лиры. По фонограмме автора из национального парка Новой Англии (New England National Park), Новый Южный Уэльс, Австралия.

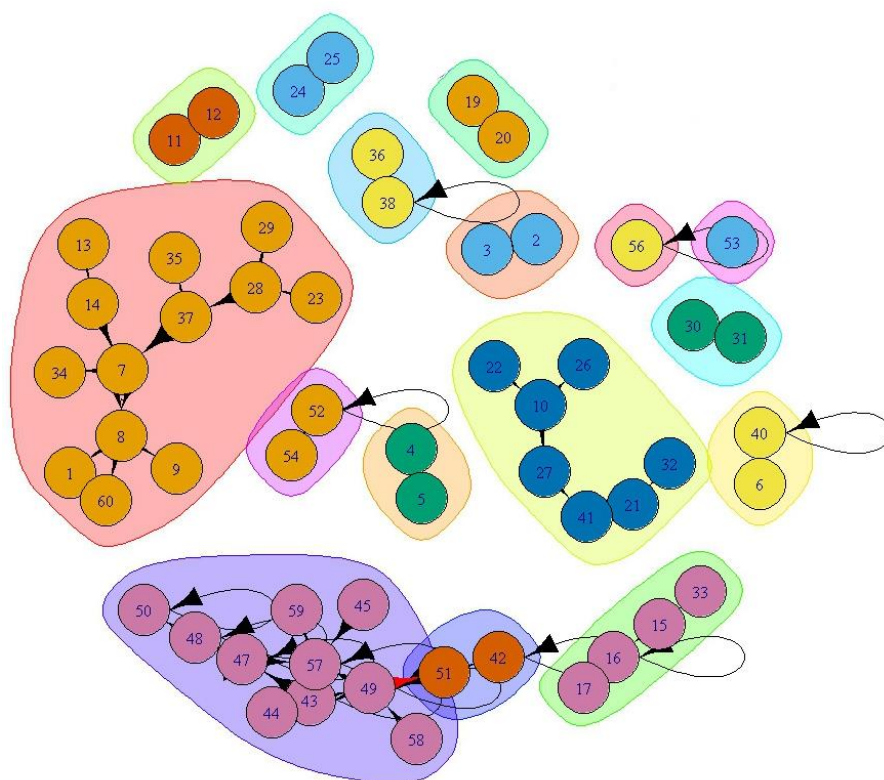


Рисунок 3.3. Организация пения самца птицы-лиры, выявленная методом теории графов: цифры соответствуют типам слогов на рисунке 3.2. Составлено по фонограмме автора из национального парка Новой Англии (New England National Park), Новый Южный Уэльс, Австралия.

3.2. Кустарниковые птицы (сем. *Atrichornithidae*)

Кустарниковые птицы (два австралийских вида из рода *Atrichornis*) – ближайšie родственники птиц-лир. Сходство их подтверждают как морфологические (Rich et al., 1985; Vock, Clench, 1985), так и молекулярно-генетические данные. *Menura* и *Atrichornis* формируют группу, сестринскую всем прочим певчим воробьиным птицам (Chesser, ten Have, 2007). Однако пение кустарниковых птиц имеет мало общего с таковым птиц-лир.

Рекламная вокализация **крикливой кустарниковой птицы *Atrichornis clamosus*^{*1}** подробно описана (Portelli, 2004). Поют только территориальные

¹ Пение двух самцов этого вида я описал и проанализировал не по фонограммам, а по подробным данным, приведенным в статье по вокализации этого вида (Portelli, 2004).

самцы. Песня громкая и используется, в том числе, при переключках соседних самцов. Манера пения – дискретная, каждая песня длится 2–6 (чаще 2.5–4.5) сек. Индивидуальный репертуар самца составляют 4–7 типов песен, в среднем 5.2 (рисунок 3.4). Характерен режим непрерывной вариативности. Разные типы песен чередуются при пении, судя по всему, случайно.

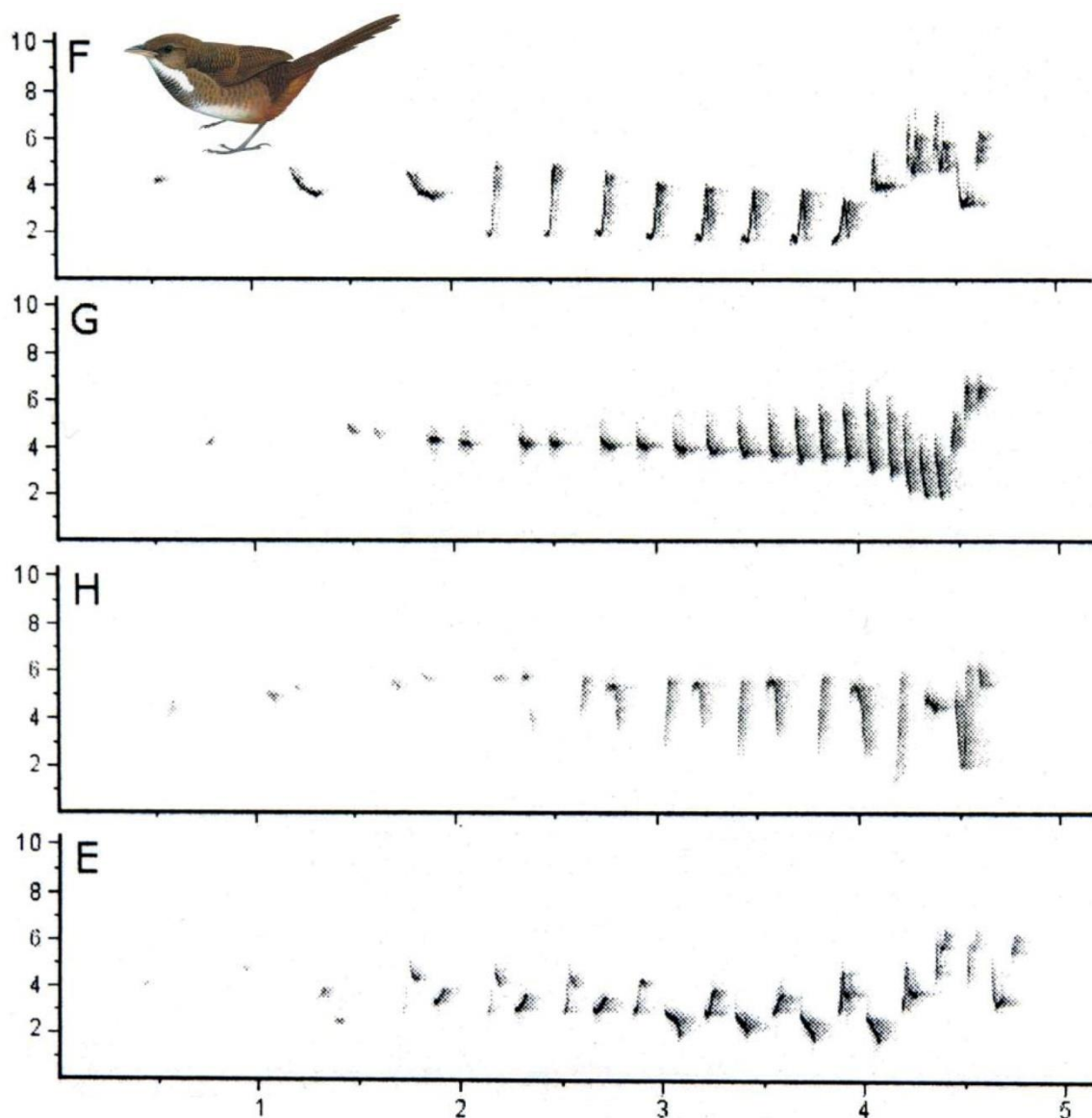


Рисунок 3.4. Четыре типа песни из репертуара самца MG9 крикливой кустарниковой птицы (из: Portelli, 2004).

Пение рыжей кустарниковой птицы *Atrichornis rufescens** устроено заметно проще. Каждая песня – это повторение всего одного типа посылки, структура которых может незначительно и градуально меняться от начала к концу

композиции (рисунок 3.5) (Ferrier, 1984; цит. по: Portelli, 2004). Индивидуальные репертуары, вероятно, меньше, чем у предыдущего вида. На двух просмотренных мною фонограммах было всего 1 и 2 типа песни, соответственно (репертуар одного из этих самцов представлен на рисунок 3.5). Песни исполняются в режиме периодической вариативности – в отличие от предыдущего вида с вариативностью непрерывной.

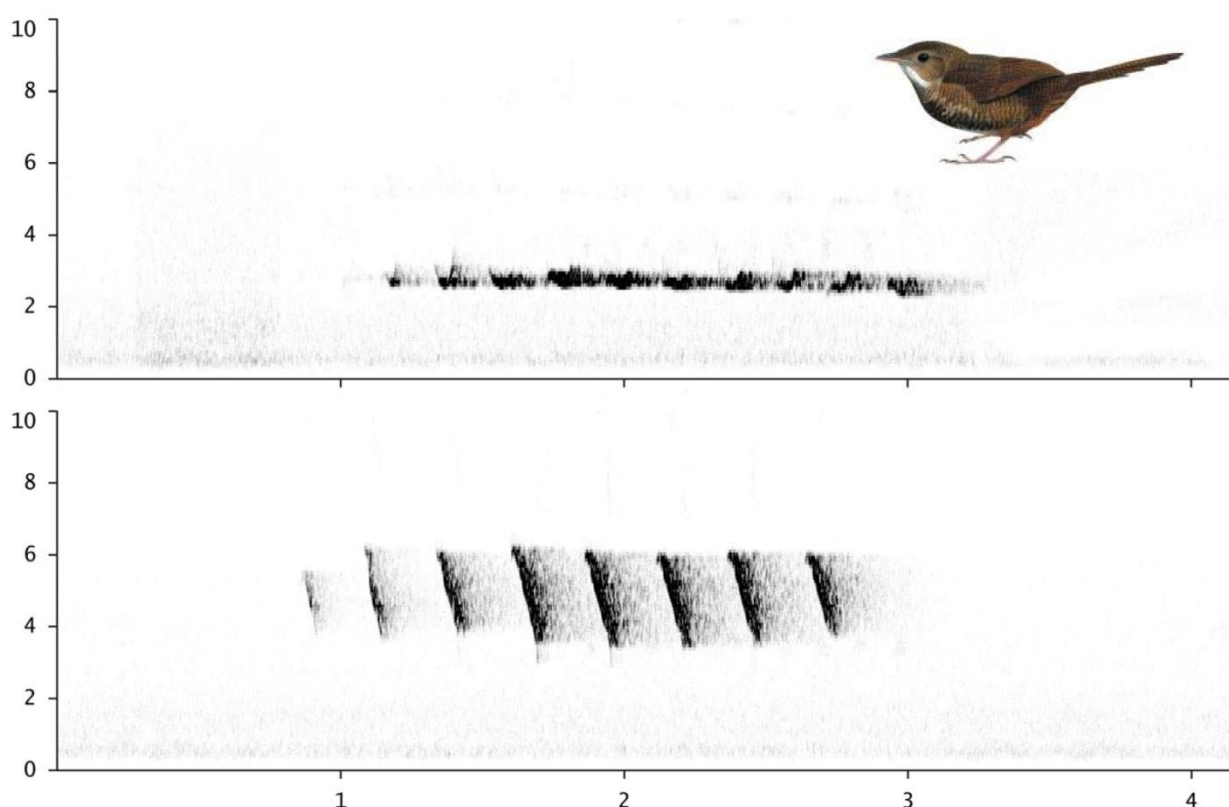


Рисунок 3.5. Два типа песни из репертуара одного самца рыжей кустарниковой птицы. По фонограмме Patrik Åberg (xeno-canto.org) из национального парка Ламингтон (Квинсленд, Австралия).

3.3. Ложнопищухи (сем. *Climacteridae*)

Семейство включает всего 7 видов – два объединены в род *Cormobates* (по одному виду в Австралии и на Новой Гвинее), а остальные пять относятся к *Climacteris* (только Австралия). По результатам молекулярно-генетических исследований, ложнопищух помещают близ основания древа певчих воробьиных

птиц, сразу после птиц-лир (сем. Menuridae), кустарниковых птиц (сем. Atrichornithidae) и шалашников (сем. Ptilonorhynchidae), сближая с последними (del Hoyo, Collar, 2016). Об обособленности ложнопищух, однако, говорят особенности их сиренгиальной мускулатуры, не имеющие очевидных аналогов у других воробьиных птиц, которые по этому признаку мономорфны (Ames, 1987). По внешнему виду ложнопищухи напоминают «наших» пищух *Certhia*, однако они более громоздки и в два–три раза крупнее (рисунок 3.6). Пищу собирают на стволах и ветвях деревьев, ориентированных как вертикально, так и горизонтально (Lindenmayer et al., 2007). Некоторые виды, как коричневая, или полевая ложнопищуха *Climacteris picumnus*, часто кормятся также на земле (Noske, 1991). Все виды ведут оседлый образ жизни на территориях, занимаемых круглогодично. Белогорлая ложнопищуха живет парами (Noske, 1991). А вот для всех пяти видов рода *Climacteris* факультативно (не для всех пар) характерно коммунальное гнездование. В последнем случае на территории размножающейся пары остаются самцы предыдущего года рождения, которые 1–2 сезона помогают в выкармливании своих младших братьев и сестер (Noske, 1980, 1991; Radford, 2004; Rose, 1996).

Белогорлая ложнопищуха *Cormobates leucophaea** обычна в разных типах лесов в окрестностях г. Армидейл (Новый Южный Уэльс), где я проводил наблюдения. Самым обычным звуковым сигналом этих птиц (обоих полов) является громкая и звонкая «территориальная» трель (рисунок 3.6). Такие звуки птицы издают периодически, причем последовательные (как правило – идентичные) трели обычно отделены друг от друга паузой длительностью не менее нескольких минут. Так ложнопищухи перекликаются с партнером и/или с птицами из соседних пар. Судя по фонограммам, имеющимся в интернете, наиболее обычным является исполнение ложнопищухой серии из одинаковых песен (чаще всего – упомянутых «территориальных» трелей). Но в одном случае мне удалось записать более разнообразную вокализацию. В момент исполнения птица (предположительно самец) часто перелетала со ствола на ствол, а партнер (вероятно – самка) был в нескольких десятках метров. Не исключено, что я

зафиксировал «возбужденное» пение, которое у многих птиц (см. часть III) более разнообразно. Ложнопищуха в этом случае пропела 30 песен шести разных типов. Чаще всего птица исполняла 2–3 песни одного типа, а потом меняла напев. Сами песни, как и «территориальная» трель, имели простую трелевую структуру – это повторение 1–17 (медиана 5, $n=30$) сходных или одинаковых звуков (рисунок 3.6). По литературным данным, индивидуальные репертуары составляют 5–8 типов песен (Keast, 1993).

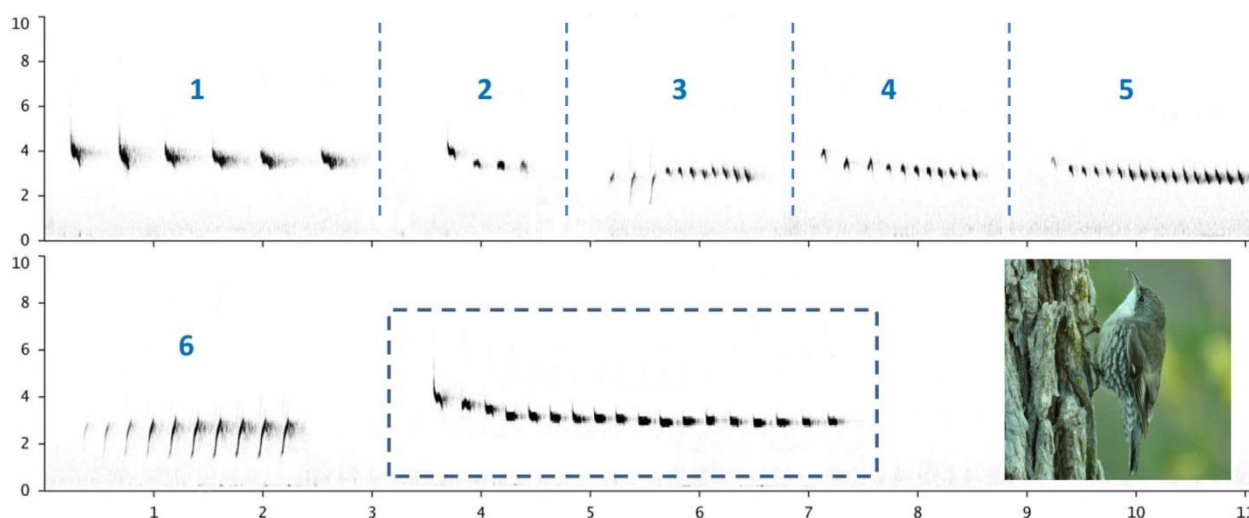


Рисунок 3.6. Шесть типов песен (1–6) из одной фонограммы предположительно «возбужденного» пения белогорлой ложнопищухи. Пунктирной рамкой выделена «территориальная» трель другой особи того же вида. По фонограммам автора из национального парка Gara Gorge, Новый Южный Уэльс. Фото автора.

3.4. Малюры (сем. Maluridae)

Семейство включает 28 видов, распределенных по 6 родам. Для Австралии характерны представители 23 видов из трех родов (*Malurus*, *Stipiturus* и *Amytornis*). На Новой Гвинее (5 видов), помимо *Malurus*, живут представители трех монотипичных родов – *Clytomyias*, *Sipodotus* и *Chenorhamphus* (Gardner et al., 2010; Simpson, Day, 2007; del Hoyo, Collar, 2016). Все это небольшие птички с длинным хвостом, который они обычно держат задраным вверх. Держатся на

земле и в приземном ярусе растительности, в самых разнообразных биотопах. В целом семейство экологически и морфологически выглядит вполне компактным.

Данные по вокализации имеются только для представителей рода *Malurus*. Поют у малюров и самцы и самки, причем пение тех и других, по крайней мере, у некоторых видов, принципиально не различается (Greig, Pruett-Jones, 2008; Cain, Langmore, 2015; Schwabl et al., 2015; Colombelli-Negrel, 2016), хотя у самцов и может быть более разнообразным. Многие виды малюров живут коммунальными группами (обзор: Buchanan, Cockburn, 2013). На территории, помимо размножающейся пары, присутствуют помощники, которые также могут петь. Поэтому неудивительно, что для малюров известно не только дуэтное, но и хоровое пение (Dowling, Webster, 2013). Но никакой согласованности (как при «настоящих» дуэтах) здесь не наблюдается: разные особи просто поют более или менее одновременно.

Собственный материал у меня имеется по пению только одного вида – **прекрасного расписного малюра *Malurus cyaneus**** (рисунок 3.7). Песня этого вида (рисунок 3.8) представляет собой последовательность из нескольких слогов, каждый из которых повторяется несколько раз подряд (AAABBBCCC...). Каждый слог состоит из нескольких (1–4) очень коротких звуков, обычно тоновых и с выраженной частотной модуляцией (вплоть до такой, когда звуки воспринимаются как трели – плотные последовательности из нескольких звуков). Плотность упаковки звуков высока – поэтому на слух вся песня воспринимается как быстрая трель. Так, у трех изученных самцов средние длительности песен составили 1.8, 3.8 и 3.3 с, а среднее число звуков в песне 25, 46 и 44 (т.е. около 12–14 звуков в секунду!). Число типов слогов в песне варьировало в моей выборке от 2 до 24 (медиана 13, $n=17$). Впрочем, нередко встречаются звуки, очевидным образом не объединенные в слоги (Dalziell, Cockburn, 2008; наши данные). Сходная структура песен описана и для некоторых других видов того же рода (Baker, 1995; Greig, Pruett-Jones, 2008; Schwabl et al., 2015).

Многие авторы выделяют у ряда видов *Malurus*, в том числе и *M. cyaneus*, два типа песен – тип I («типичные») и тип II. Песни типа II много проще по

структуре – обычно это лишь серия одинаковых звуков – и часто используется в ситуации тревоги, например, при появлении пернатого хищника (Greig, Pruett-Jones, 2008; Greig et al., 2010; Zelano et al., 2001). Из-за структурной простоты песен типа II у ряда малюров (например, у блестящего расписного малюра *M. splendens*, очень близкого к *M. cyaneus*) некоторые авторы считают их позывками (type II calls: Greig, Pruett-Jones, 2008). В настоящей работе я не рассматриваю этот тип вокализации, ограничиваясь только «типичными» песнями типа I.

Структура и организация песенных циклов малюров не описана – за исключением моих данных по акустическому поведению прекрасного расписного малюра.



Рисунок 3.7. Взрослый самец прекрасного расписного малюра. Фото автора.

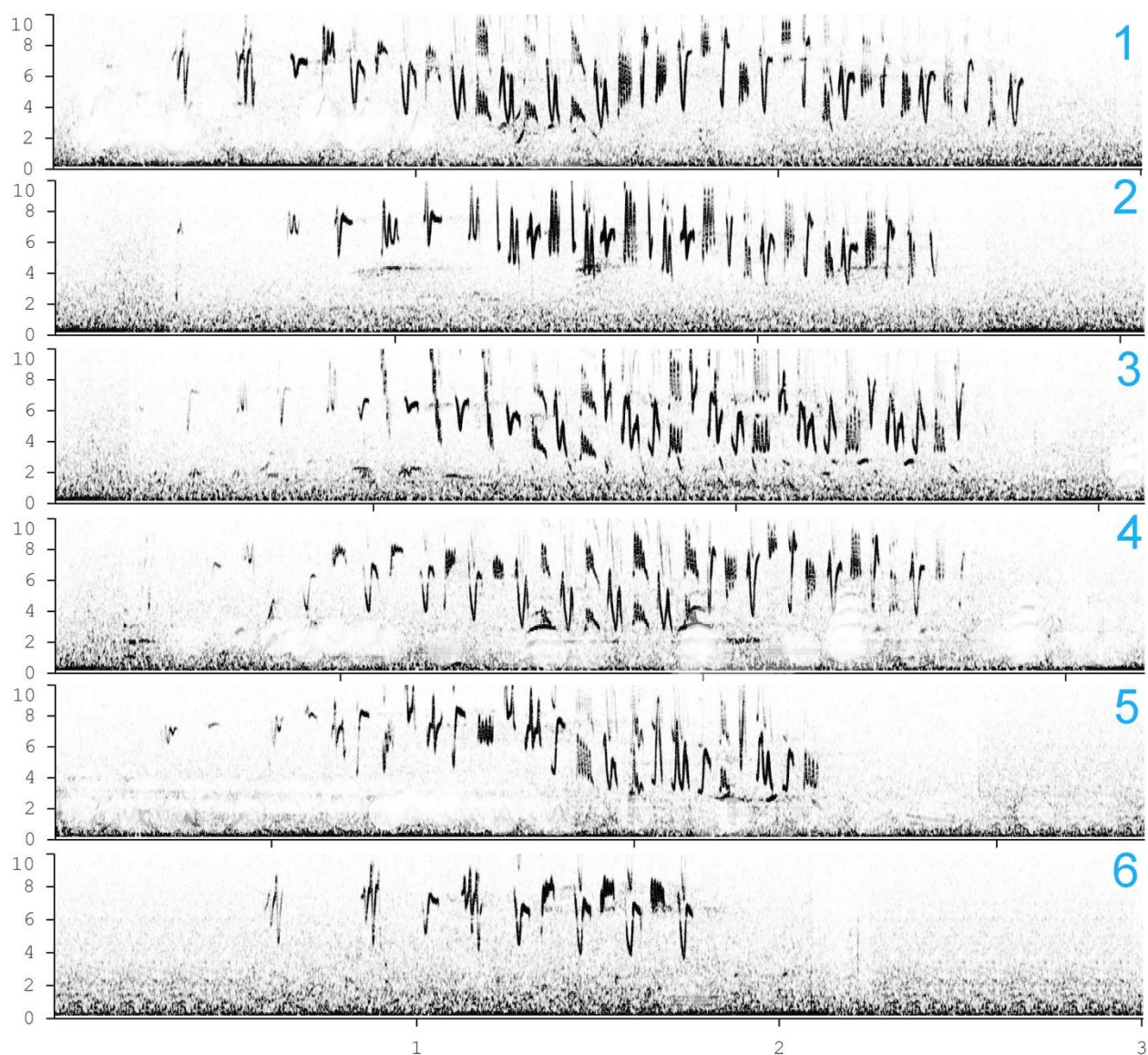


Рисунок 3.8. Каталог типов песен одного самца прекрасного расписного малюра. По фонограмме автора из окрестностей г. Армидейл, Новый Южный Уэльс.

У трех изученных самцов я выделил в репертуаре 4–7 типов песен (рисунок 3.8). В ряде случаев разные типы содержали одинаковые слоги (EP). Но в основном каждый тип песни был уникален по набору звуков. Организация песен разных типов в последовательность в значительной степени случайна – данный тип песни фактически не влияет на выбор следующего за ним. Характер вариативности различался у разных особей – так, у одного самца последовательные повторы песен одного типа отсутствовали (частота смены напева = 1), а у другого в них было задействовано более половины всех записанных песен (частота смены напева 0.41). Скорее всего, этот параметр варьирует от случая к случаю.

3.5. Щетинкокловки (сем. *Dasyornithidae*)

Щетинкокловки – компактное семейство птиц, включающие всего 3 вида из рода *Dasyornis*. Их небольшие ареалы локализованы в юго-восточной и юго-западной Австралии. Населяют заросли густых приморских кустарников и высокой травы (Simpson, Day, 2007). Территориальны, свои участки занимают круглый год и вообще чрезвычайно оседлы. Живут парами, которые существуют по многу лет. Я не располагаю фонограммами для собственного анализа пения щетинкокловок. В данном разделе приведены только литературные данные по рыжеголовой щетинкокловке *D. broadbenti*, рекламная вокализация которой неплохо изучена.

Пара рыжеголовых щетинкокловок часто поет антифональным дуэтом. Первым вступает самец, исполняющий свистовую песню длительностью около 2 сек. Заканчивает песню более короткая партия самки (рисунок 3.9, слева). Индивидуальные репертуары довольно обширны. У самцов они включают 29–32 типа песен (рисунок 3.9, справа), а у самок в два раза меньше, 12–14. Значительная (в среднем 65%) часть репертуара пары – общая с птицами с соседних участков (Rogers, 2004; Rogers, Paton, 2005).

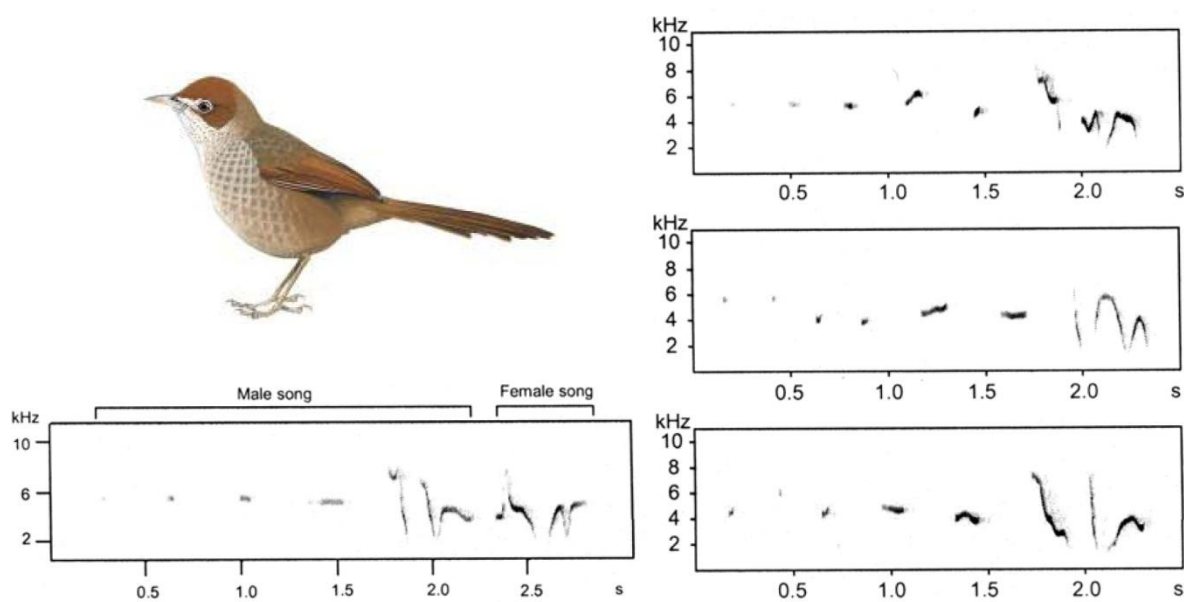


Рисунок 3.9. Слева – дуэт самца и самки из пары рыжеголовых щетинкокловок, справа – три типа песен из репертуара одного самца. Из: Rogers, 2004.

3.6. Медососы (сем. Meliphagidae)

Медососы – группа очень разнообразная как по количеству видов, так и по морфологическим особенностям и экологии (Driskel, Christidis, 2004). Тем не менее, для большинства из них (в том числе и таких крупных, как серёжчатые медососы *Anthochaera*) характерно использование в пищу нектара цветов. Но и животная пища у многих видов играет важную роль в рационе. В семействе 191 вид (del Нoyo, Collar, 2016). В Австралии встречается около 70, на Новой Гвинее – 60. Оставшиеся – островные формы (так, для Новой Зеландии характерно лишь несколько эндемичных видов). В настоящей работе я рассмотрю четыре группы, заметно различающиеся своими морфо-биологическими особенностями. Это медовки *Phylidonyris*, филемоны *Phylemon*, серёжчатые медососы *Anthochaera* и «мелкие» медососы *Lichenostomus* s.l.

Медовки *Phylidonyris*

Медовки – некрупные медососы яркой контрастной окраски с удлинённым клювом. Последний выдает в них любителей нектара – действительно, в весенне-летнее время этот тип пищи занимает значительное место в их рационах (Paton, 1981). В современном понимании (del Нoyo, Collar, 2016) род включает 3 австралийских вида.

Я проанализировал фонограммы песен (с сайта xeno-canto.org) двух из них. В качестве EP выступают слоги, состоящие в среднем из 3 разных звуков. У двух изученных самцов золотокрылой медовки *Phylidonyris pyrrhopterus** репертуары типов EP – 4 и 8 типов (рисунок 3.10, а–б). Единственная фонограмма белошекой медовки *Phylidonyris niger** содержала всего один тип EP (в записи было 9 песен). У этого последнего вида репертуар, скорее всего, больше. Так, 20 сентября 2014 г. я слышал пение этого вида в национальном парке Бонджил-Бонджил (Новый Южный Уэльс, Австралия). На слух, птица чередовала песни двух типов. Но записать я успел лишь одну песню (рисунок 3.10, г, справа) – после этого медовка улетела. Юрисевич и Сандерсон (Jurisevic, Sanderson, 1994),

описывая вокализацию желтокрылой медовки (*Ph. novaehollandiae* – вида, очень близкого к *Ph. niger*) и золотокрылой медовки, отмечают, что пение последнего вида «разнообразное», а первого, напротив, – «простое».

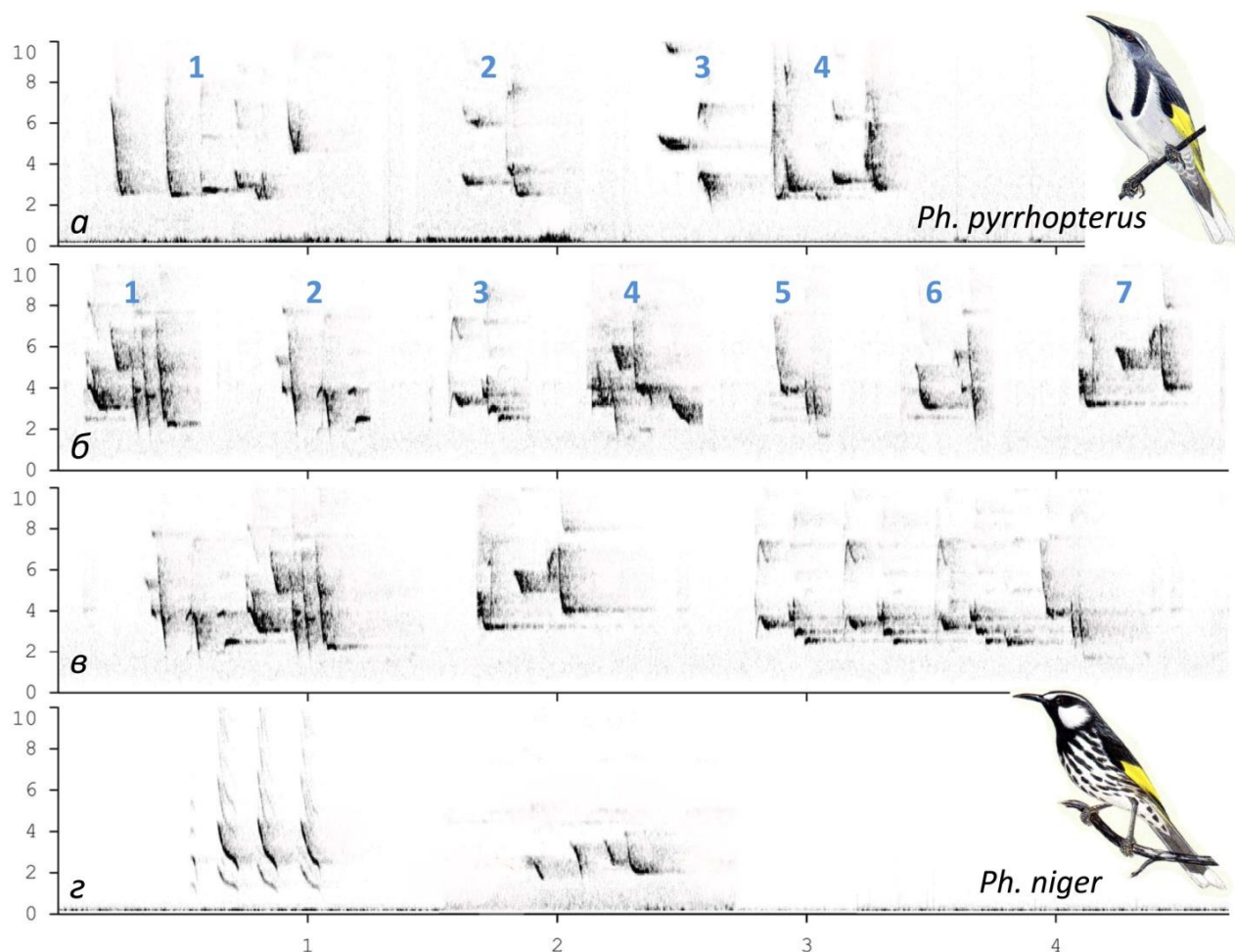


Рисунок 3.10. Рекламная вокализация двух видов медовок *Phylidonyris*: *а* – каталог типов ЕР (слов) золотокрылой медовки с озера St. Clair (Тасмания, фонограмма Judith Lattaway); *б* – каталог типов ЕР (слов) золотокрылой медовки с острова South Bruny (близ побережья Тасмании, фонограмма Mark Harper); *в* – примеры трех песен из записи золотокрылой медовки с острова South Bruny (фонограмма Mark Harper); *г* – две песни разных самцов белощекой медовки (слева – по фонограмме Eliot Miller из национального парка Енго (Yengo National Park), Новый Южный Уэльс; справа – по фонограмме автора из национального парка Бонджил-Бонджил (Bongil Bongil National Park), Новый Южный Уэльс).

В одной песне может быть от 1 до 4 ЕР, в ряде случаев – разных. Так, у двух самцов золотокрылой медовки суммарно 9 из 21 проанализированной песни включали более одного типа ЕР. Из этих 9 песен 7 состояли из разных ЕР, а две

были образованы двукратным повторением одного типа EP. Разные типы EP золотокрылые медовки чередуют, скорее всего, случайно – но данных для окончательного суждения недостаточно.

Филемоны *Philemon*

Представители рода распространены главным образом в северных частях Австралазии – это преимущественно тропические птицы. Центр разнообразия группы ныне находится на Новой Гвинее и прилежащих островах. Из 16 видов филемонов в Австралии гнездятся 4 (Simpson, Day, 2007), причем умеренных широт континента достигают лишь два вида. Рекламная вокализация одного из них, **крикливого филемона *Philemon corniculatus****, была изучена мною. В окрестностях г. Армидейл эти птицы вполне обычны и населяют разные типы эвкалиптовых лесов (Debus et al., 2006; Ford, Tremont, 2000). Местные популяции – перелетные и появляются на местах гнездования в конце августа. Тем не менее, откладка яиц обычно начинается не ранее ноября (Ford, Tremont, 2000). А в сентябре 2014 года, в период моих наблюдений, нередко можно было слышать вокализирующих и, очевидно, уже территориальных, птиц.

При пении крикливый филемон размещается в верхней части кроны дерева и подолгу сидит на одном месте. Песня – это короткая (в среднем у разных самцов 0.53–0.66 сек) последовательность из 3 или 4 разных звуков. Каждый самец имеет в репертуаре лишь один тип песни.

Для крикливого филемона, вероятно, характерны вокальные диалекты. Так, песни нескольких самцов, записанных в разных природных парках близ г. Армидейл, содержали в себе 3 типа звуков каждая и отличались от песен единственного самца, записанного в государственном лесу реки Стикс (Styx River State Forest) – те имели по 4 звука (крайняя левая песня на рисунок 3.11). Между тем, расстояние между этими пунктами всего несколько десятков километров (рисунок 3.11).

Еще одна особенность крикливого филемона, подмеченная мною также для ряда других медососов – это тенденция периодически исполнять «сдвоенные»,

«строенные» и т.д. песни – т.е. «пачки» из нескольких песен. Из 4 изученных записей крикливого филемона такие «пачки» присутствовали лишь в одной. Эта запись содержала 49 песен, из них 36 (73%) представляли собой объединение «встык» 2–6 «типичных» песен (чаще 3–4). Мои фрагментарные наблюдения говорят о том, что, возможно, такое видоизменение пения может указывать на увеличение степени возбуждения самца. Действительно, самец, о фонограмме которого идет речь, во время записи довольно активно перелетал с присады на присаду, что для филемонов при пении не характерно.

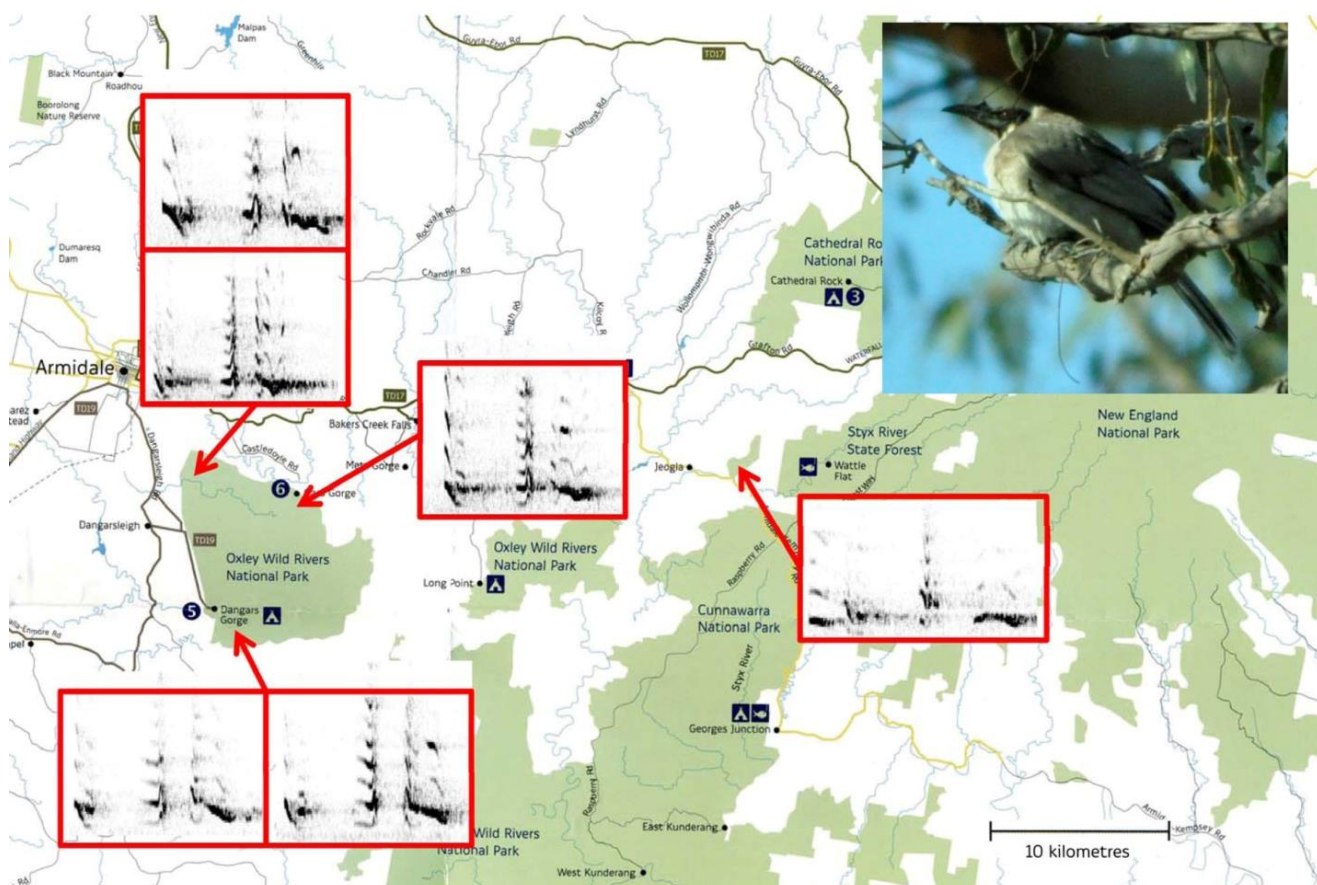


Рисунок 3.11. Типы песен (EP) крикливого филемона, записанные в разных точках к востоку от г. Армидейл (Новый Южный Уэльс). Каждая песня соответствует одному самцу. По фонограммам автора. Фото автора.

Сережчатые медососы *Anthochaera*

Сережчатые медососы – птицы умеренных широт Австралии. Они гнездятся в средних и южных частях материка и в Тасмании, нигде не проникая в тропический пояс. В роде 5 видов, четыре из которых эндемики Австралии, а один гнездится только на Тасмании. Это довольно крупные и агрессивные птицы.

Краснолопастный сережчатый медосос *Anthochaera carunculata** (рисунок 3.12) во многих местах освоил антропогенный ландшафт, где он может быть даже более обычен, чем в окружающей местности. Так, это вид регулярно встречается в г. Армидейл, а в эвкалиптовых лесах за его пределами попадаетеся реже.



Рисунок 3.12. Краснолопастный сережчатый медосос. Фото автора.

Я изучил песенное поведение двух видов – уже названного и **малого сережчатого медососа *Anthochaera chrysoptera****. Мои данные совпадают с имеющимися качественными описаниями вокализации этих видов (Jurisevic, Sanderson, 1994). Основу вокализации, в том числе и песен, составляют широкополосные звуки, чаще с шумовым, реже с гармоническим спектром заполнения. Все эти звуки на слух – «грубые». При пении самец каждого вида

издает стереотипные акустические конструкции (слоги, или EP) из нескольких (5–10) звуков. Таких слогов в репертуаре может быть 1 или 2. При этом в песенную последовательность могут включаться (в качестве одного из двух EP) одиночные шумовые звуки, которые можно отнести и к категории позывок. В других случаях оба типа EP состоят из нескольких звуков. Как и для других видов медососов, для сержчатых характерны «сдвоенные», «строенные» и т.д. песни. В этом случае в состав одной песни входит несколько (максимально – 4) одинаковых EP. Примеры для *A. chrysoptera* приведены на рисунок 3.13, б–в. При пении характерна периодическая вариативность – птица повторяет несколько раз песни, содержащие один и тот же тип EP, а затем переходят к песням другого типа.

Характерная особенность песен сержчатых медососов, отличающая их от представителей двух предыдущих родов, – это более выраженная изменчивость песен, образованных одним типом EP. Вариабельность здесь проявляется в двух аспектах – (1) количестве EP одного типа в песне (что характерно и для рассмотренных выше представителей семейства) и (2) вариабельности структуры самих EP, за счет исчезновения либо, наоборот, дубликации некоторых звуков. У *A. chrysoptera* примером исчезновения последнего звука может служить песня б, а дубликации – песня в (рисунок 3.13). Все эти особенности характерны, насколько позволяет судить доступный материал, для обоих изученных видов *Anthochaera*.

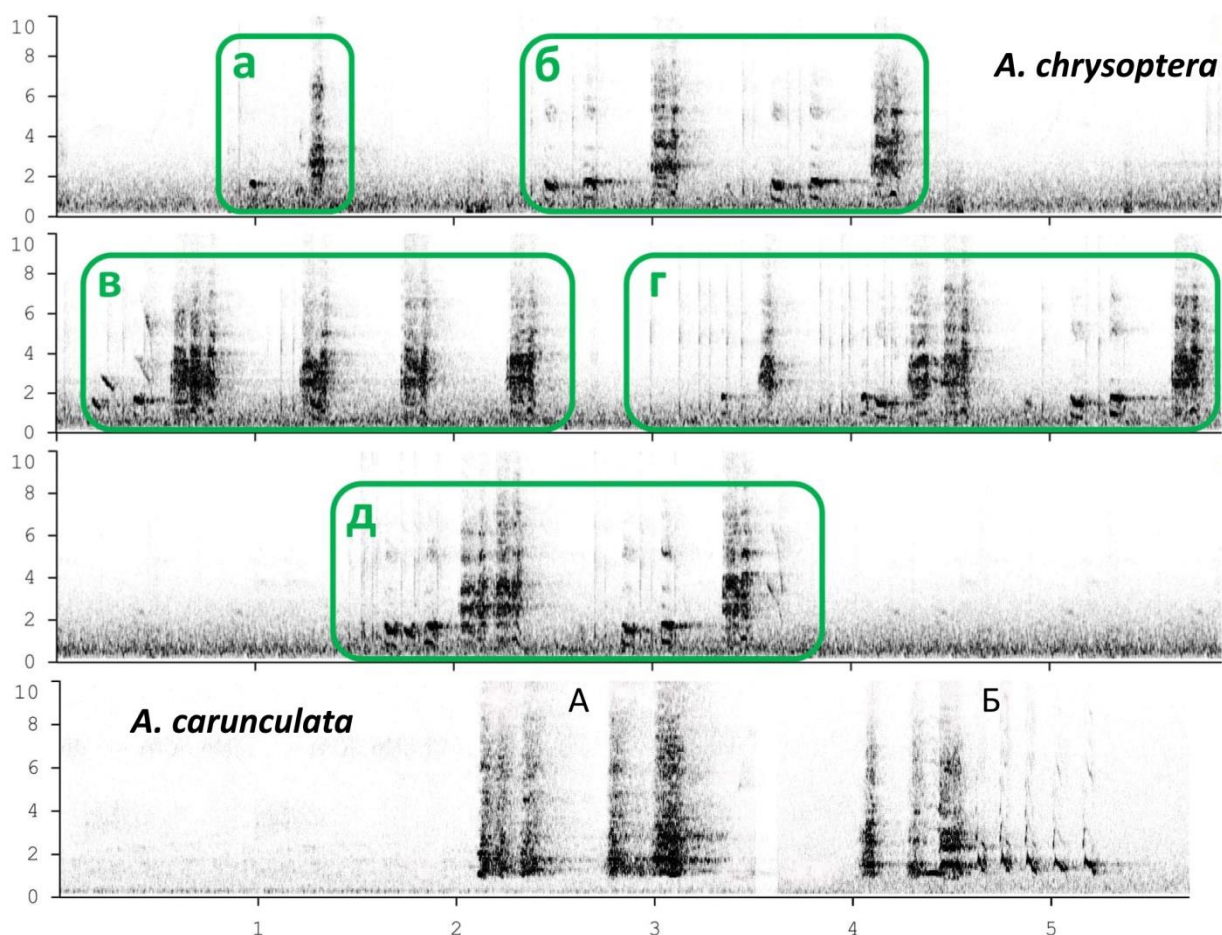


Рисунок 3.13. Песни сережчатых медососов: *а–д* – варианты песен из одной записи малого сережчатого медососа; по фонограмме автора из национального парка Бонджил-Бонджил (Bongil Bongil National Park), Новый Южный Уэльс. *А, Б* – примеры песен разных самцов краснолопастного сережчатого медососа (*А* – парк Блэк Хил (Black Hill Conservation Park), фонограмма с сайта xeno-canto.org; *Б* – по фонограмме автора из заказника Имбота (Imbota Nature Reserve), Новый Южный Уэльс, Австралия).

Медососы *Lichenostomus senso lato*

Группа объединяет 21 вид, 18 из которых обитают в Австралии (Simpson, Day, 2007). В последнее время этот богатый видами род справедливо делят на несколько (Nyari, Joseph, 2011; del Hoyo, Collar, 2016). Все это – некрупные стройные птицы, держащиеся в кронах деревьев. Клювы этих медососов не столь длинные, поэтому основу питания многих составляют насекомые, но и нектар частенько используется в пищу (Ford, Paton, 1977). Особенно это характерно для начала весны (сентябрь), когда птицы (перелетные популяции) еще не заняли

территорию (Clarke et al., 2003; наши данные – рисунок 3.14), а цветущих деревьев в подлеске эвкалиптовых редколесий много. Судя по моим наблюдениям за некоторыми видами (*Ptylotula fusca*, *Caligavia chrysops*), птицы предпочитают кормиться на тонких, часто концевых ветвях, подвешиваясь к ним на манер гаичек *Poecile*. Разумеется, кормовые приемы медососов этим не ограничиваются – например, они могут ловить насекомых и на земле.

Социальная организация медососов (как оседлых, так и перелетных) – моногамия (хотя известны внебрачные копуляции: Ewen et al., 2008). Птицы занимают индивидуальные территории, границы которых агрессивно защищают оба члена пары – не только от конспецификов, но и от некоторых других мелких птиц (Clarke et al., 2003). Размеры территорий невелики: у желтолицего медососа *C. chrysops* 0.07–0.40 га (Clarke et al., 2003), а у эндемика Тасмании желтогорлового медососа *Nesoptilotis flavicollis* в среднем 0.56 га. (Bruce, 1988). На пролете и в первое время после прилета медососы обычно попадают группами.



Рисунок 3.14. Оливковогорлый медосос кормится нектаром. Фото автора.

Я изучил организацию пения двух видов медососов – оливковогорлого *Ptylotula fusca** и желтолицего *Caligavia chrysops**. Пение первого вида

подробно изучено также М.Я. Горечкой с соавторами (Goretskaia et al., 2018). Индивидуальные репертуары самцов обоих видов включают всего один тип песни (EP). Она представляет собой последовательность из нескольких звуков, чаще всего тоновых. Количество звуков и их структура варьирует у разных видов (рисунок 3.15). Интересной особенностью одной из фонограмм оливковогорлого медососа было обилие «сдвоенных» или «строенных» песен. Интервал между песнями в таких «пачках» – менее 0.5 сек (рисунок 3.15). Я уже упоминал эту особенность при описании вокализации медососов из родов *Phylidonyris*, *Anthochaera* и *Philemon*.

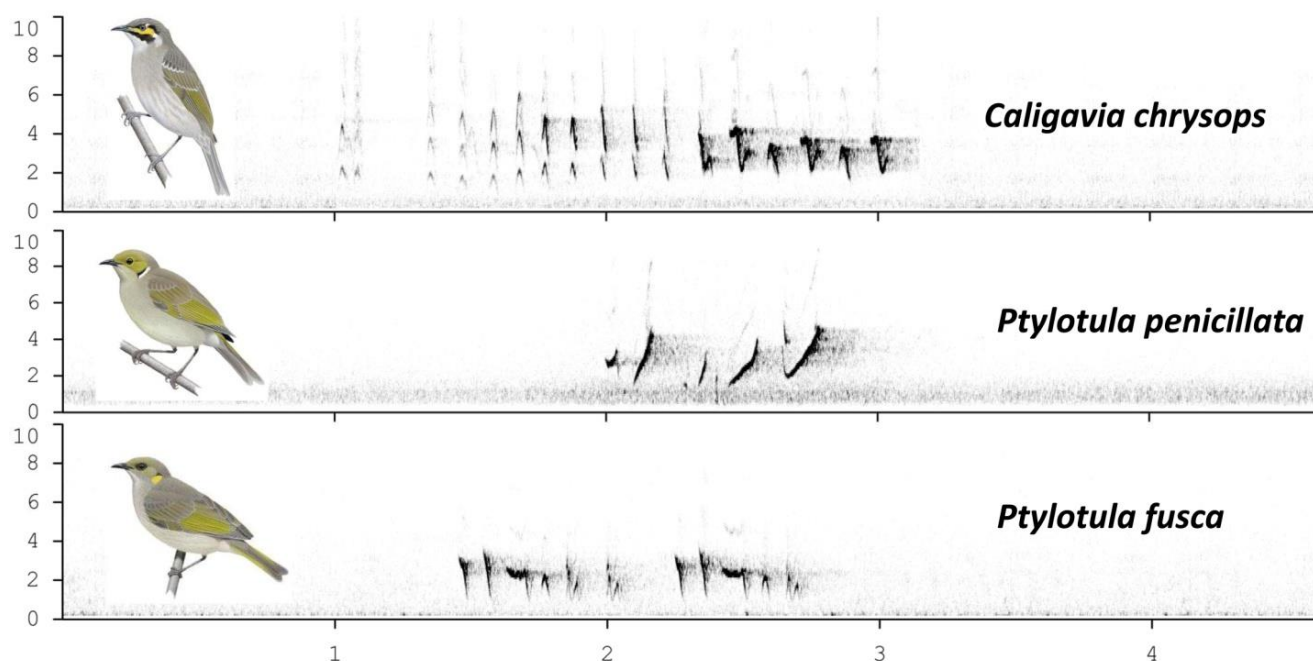


Рисунок 3.15. Примеры песен трех видов медососов из Австралии. Источники фонограмм: *C. chrysops* – окрестности Брисбена, штат Квинсленд (Pamela Rasmussen), *P. penicillata* – штат Квинсленд (Pamela Rasmussen), *P. fusca* («сдвоенная» песня) – по фонограмме автора из окрестностей Армидейла, Новый Южный Уэльс.

Литературные данные имеются по пению еще двух видов. У желтогорлого медососа *N. flavicollis* выделяют два типа песен – гнездовую, которую можно услышать в гнездовой сезон, и негнездовую, регистрируемую на протяжении всего года. Негнездовая песня представляет собой последовательность из 4–5 тоновых звуков, часто одинаковых. Не исключено, что ее можно отнести к

категории позывок. Что касается типичной, гнездовой, песни, то эта короткая конструкция из 2–4 разных тоновых звуков. Каждый самец имеет только один тип песни в своем репертуаре. Более того, песни самцов из одной местности практически не различимы – но хорошо отличаются от пения птиц из других точек, расположенных подчас всего в нескольких километрах (Bruce, 1988). Для белопоясничного медососа *Ptilotula penicillata* описано существование трех типов песен, исполняемых в разном контексте – дневная (diurnal song), утренняя (early morning song) и «полетная» (flight song). Первая, судя по всему, гомологична описываемой здесь «типичной» песен прочих видов. Она представляет собой последовательность из несколько звуков или слогов, каждый из которых включает 2–3 тоновых звука. Эти песни можно услышать как от одиночных птиц (но чаще всего в ответ на аналогичную вокализацию соседней), так и от птиц в составе небольшой стайки (до 4–5 особей). Так же, как и у желтогорлого медососа, песни обитающих поблизости самцов очень сходны или даже идентичны. А вот у тех, что были записаны на удалении, структура звуков может несколько отличаться (Jurisevic, Sanderson, 1994).

Приведенные данные говорят о том, что организация пения двух моих «модельных» видов (*Ptylotula fusca*, *Caligavia chrysops*) вполне типична. Речь идет о наличии в репертуаре всего одного структурно простого типа песни, а также его выраженная диалектная изменчивость.

Экологически медососы *Lichenostomus* s.l. близки к *Meliphaga* (3 австралийских вида). Внешне эти птицы также схожи. Судя по моим фрагментарным наблюдениям за золотоухим медососом *M. lewinii*, сходство распространяется и на основные особенности поведения и вокализации. Об этом свидетельствуют и скудные литературные данные (Baker, 1994).

3.7. Пардалоты (сем. Pardalotidae)

В семейство входят четыре австралийских вида из рода *Pardalotus*. Это небольшие насекомоядные птички, конвергентно сходные с цветоедами (Dicaeidae), родственниками которых их раньше считали. За красивую расцветку пардалотов еще называют радужными птицами. Вся их жизнь связана с кронами эвкалиптов, где они кормятся, и – в различных дуплах, пустотах и щелях – гнездятся.

В эвкалиптовых лесах окрестностей г. Армидейл местами обычен **леопардовый пардалот *Pardalotus punctatus****. Это территориальный вид, каждая пара имеет участок размером в среднем 3.4 га. В отличие от других видов (пардалотов тасманийского *P. quadrigintus* и полосатого *P. striatus*), чаще гнездится в укрытиях на земле (Woinarski, Bulman, 1985). Песня леопардового пардалота простая – это короткая секвенция из 4-х разных звуков. Индивидуальный репертуар включает только один тип песни (EP). В одном случае я зафиксировал контрпение двух самцов. Один из них периодически перемежал пение трелями – гомотипическими сериями тоновых звуков (рисунок 3.16). Судя по всему, трели связаны с территориальной агрессией: ранее было показано, что самцы часто издают их в ответ на трансляцию видовой песни (Short et al., 1983).

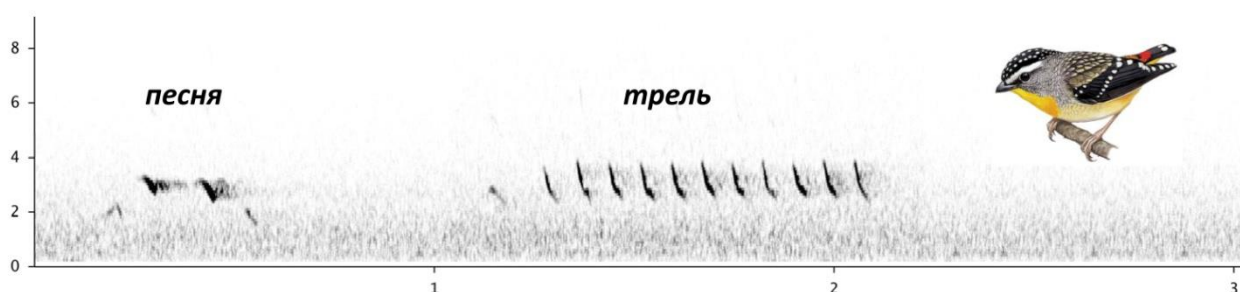


Рисунок 3.16. Песня и трель одного самца леопардового пардалота. По фонограмме автора из национального парка Gara Gorge, Новый Южный Уэльс.

3.8. Перепелиные дрозды (сем. *Orthonychidae*)

Небольшая группа: включает всего один род с тремя видами. Это новогвинейская чаучилла *Orthonyx novaeguineae*, обитатель гор Новой Гвинеи, и два австралийский вида – чаучиллы иглохвостая *O. temminckii* и черноголовая *O. spaldingii* (Joseph et al., 2001). Всем видам свойственно уникальное строение таза и ног, допускающее боковые движения конечностей в плоскости, перпендикулярной плоскости тела (Boles, 1993). Чаучиллы пользуются этим, разгребая лесную подстилку в поисках пропитания. Птицы в основном наземные, лишь ночуют они на деревьях.

Вокализация одного из видов – **черноголовой чаучиллы *Orthonyx spaldingii**** – неплохо изучена (Koetz et al., 2007). Это вид обитают во влажных тропических лесах восточной части полуострова Кейп-Йорк (штат Квинсленд, Австралия). Птицы живут группами из 2–6 (чаще всего – 4) взрослых птиц обоих полов. Основную часть времени они проводят вместе: совместно ночуют, кормятся и защищают свой участок (Jansen, 1999). В то же время, несмотря на коммунальный образ жизни, насиживает и выкармливает птенцов только одна самка, а самцы могут подкармливать слетков (Frith et al., 1997). Это необычно, ведь коммунальный образ жизни обычно совмещен с гнездовым помощничеством (птенцов выкармливают не только родители, но и другие птицы из группы – так называемые помощники).

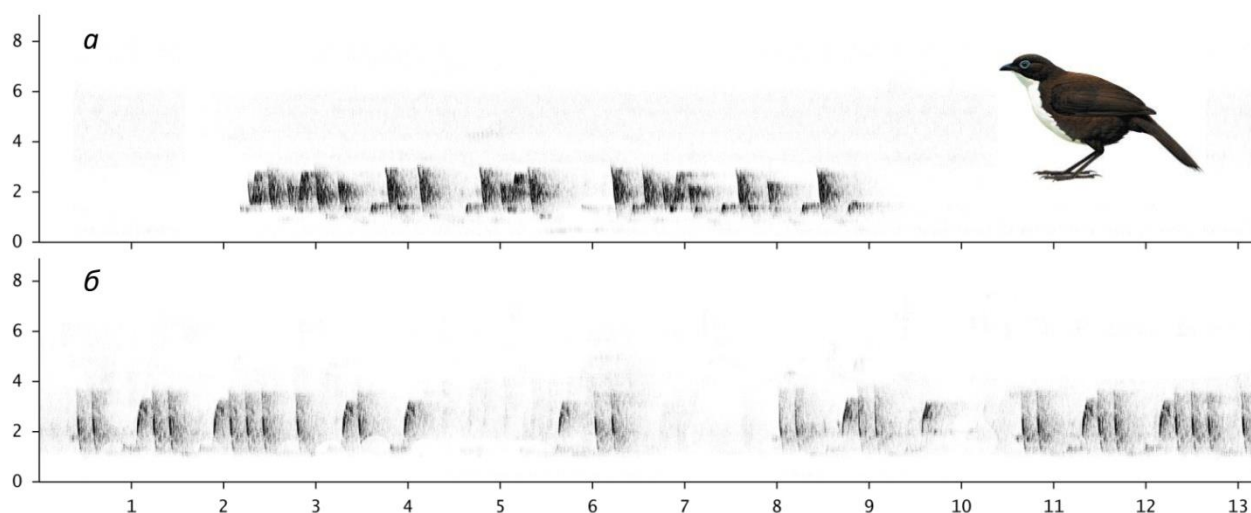


Рисунок 3.17. Песня (*a*) и фрагмент непрерывного пения из трех песен разной длительности (*б*) черноголовой чаучиллы. Источники фонограмм: *a* – Австралия, Квинсленд, национальный парк Маунт Льюис (Mt Lewis) (Marc Anderson, xeno-canto), *б* – Австралия, Квинсленд, национальный парк Кертейн (Curtain) (Fernand Deroussen, xeno-canto).

Черноголовые чаучиллы поют течение всего года в двух ситуациях. Во-первых, это территориальные взаимодействия с участием двух или трех соседних групп, происходящие на границах их участков. Во-вторых, это короткие утренние эпизоды пения – так называемое «рассветное пение» (Jansen, 1999). В обоих случаях часто наблюдается хоровое либо дуэтное пение, но без согласованности в партиях разных птиц. Песни свойственны как самцам, так и самкам, хотя поют чаще первые.

Структура пения довольно проста (рисунок 3.17). Каждая особь имеет в своем репертуаре лишь один тип песни. Песня довольно длинная – до 5 сек. Она включает несколько одинаковых слогов (EP). Длительность песни может варьировать в широких пределах за счет изменения числа повторений слогов в ее составе (рисунок 3.17, *б*). Чаучиллам свойственна выраженная географическая изменчивость пения – диалекты (Koetz et al., 2007; Koetz-Trowse et al., 2012).

ГЛАВА 4

ПЕРВЫЕ ВЫСЕЛЕНЦЫ ИЗ АВСТРАЛИИ: ВРАНОПОДОБНЫЕ ПТИЦЫ (CORE CORVOIDEA)

Это обширная группа с двумя центрами происхождения: основной из них – Австралазия, дополнительный – Африка (Barker et al., 2004; Norman et al., 2009). К африканскому центру принадлежат, например, кустарниковые (Malacoconidae) и настоящие (Laniidae) сорокопуть, а также ванги (Vangidae). Однако, значительная часть Corvoidea в своем происхождении связана все же с Австралазией. Но, в отличие от представителей базальных групп, большинство австралазийских по происхождению Corvoidea разнообразны и за пределами своей исконной родины – в Индонезии и Южной Азии. Для певчих воробьиных птиц, многие из них крупного или среднего размера. Но есть и мелкие – к примеру, веерохвостки.

4.1. Иволги (сем. Oriolidae)

По современным представлениям (del Hoyo, Collar, 2016) группа включает три рецентных подсемейства. Новогвинейские питоху (Pitohuinae: 4 вида *Pitohui*) известны своей ядовитостью – в их коже и перьях содержатся нейротоксины, опасные и для человека (Dumbacher, Fleischer, 2001). Ареал фиговых иволог (Specotherinae: 3 вида *Specotheres*) локализован на востоке и севере Австралии и на Малых Зондских островах. Наконец, обширный род иволог (*Oriolus*, 31 вид) формирует последнее подсемейство Oriolinae. Эти птицы распространены от Африки до Австралии, но наиболее разнообразны в Южной Азии и Индонезии: вероятно, здесь и находится центр происхождения этой группы.

Я проанализировал рекламную вокализацию трех самцов **обыкновенной иволги** *Oriolus oriolus**. Характерное «флейтовое» пение самцы могут перемежать позывками – «кошачьим криком» (показан рамкой на рисунок 4.1, *a*), который издают также и самки. «Кошачьи крики» могут «вставляться» в пение в

виде одиночных позывок между песнями, либо серией. По моему впечатлению, позывки наиболее характерны не для спонтанного пения, а для пения при изменении внешней обстановки. Например, при тревоге, а также во время взаимодействий двух самцов либо самца и самки (наблюдения автора в Ростовской области в мае 2001 года). Из проанализированных мною фонограмм пения только одна содержала несколько «кошачьих криков» (эти позывки не учитывались при анализе).

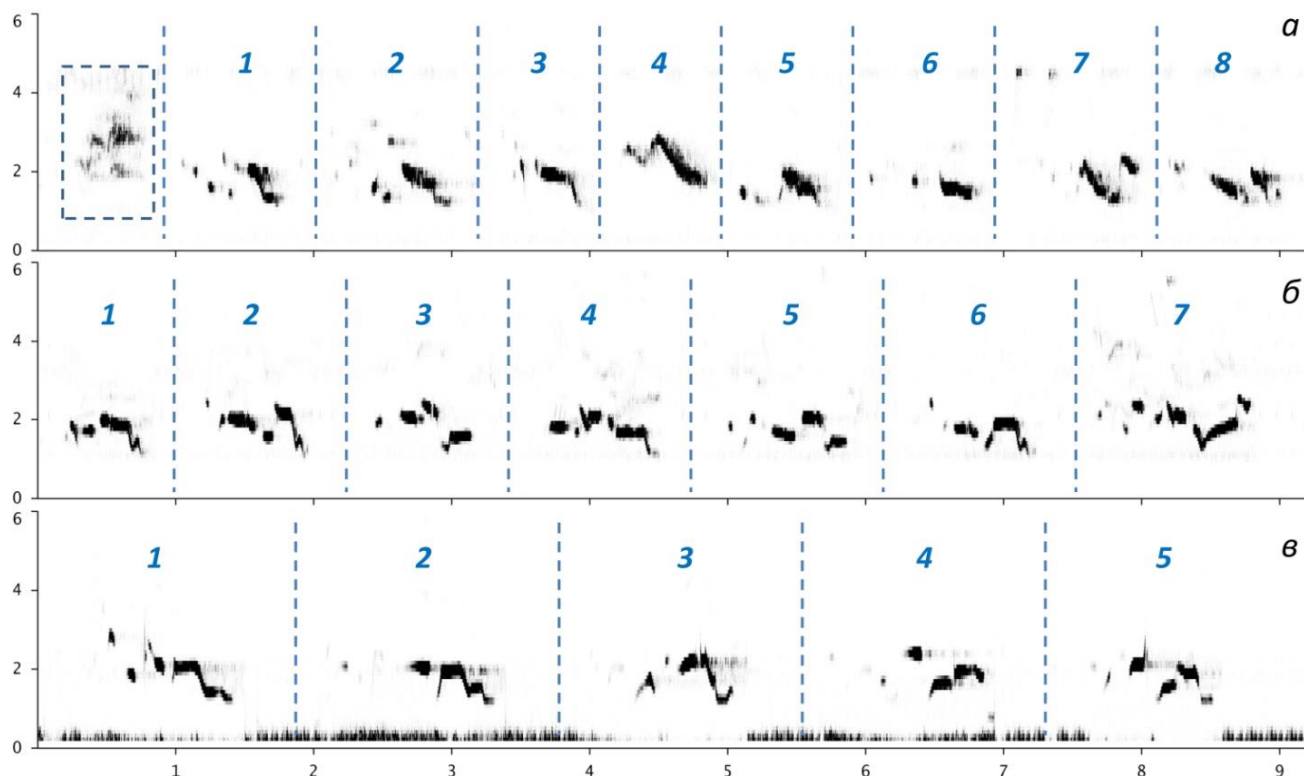


Рисунок 4.1. Репертуары трех самцов обыкновенной иволги, типы песен (EP) пронумерованы. Каталоги составлены по фонограммам из (а) Болгарии (Nikolay Sariev, xeno-canto), (б) Венгрии (Volker Arnold, xeno-canto) и (в) Владимирской области (ориг.). «Кошачий крик» с болгарской записи выделен квадратом.

В пение каждого самца выделялись четкие типы песен (5–8 у разных самцов), с минимальной изменчивостью внутри типов (рисунок 4.1). В организации песенного цикла преобладала непрерывная вариативность (частота смены напева 0.62–0.88, $n=3$): лишь иногда самец повторял данный тип песни 2–5 раз прежде, чем перейти к следующему. При пении песни разных типов чередовались достаточно свободно. У двух самцов из трех каких-либо иных особенностей подметить не удалось. А у третьего все песни репертуара (7 типов)

группировались в два кластера (рисунок 4.2). Порядок исполнения песен внутри данного кластера варьировал. Но при пении кластеры закономерно чередовались (рисунок 4.2, б). Интересно, что переходы между кластерами были не резкими. Это иллюстрирует рисунок 4.2, б, на котором видно, как последовательные кластеры «накладываются» друга на друга во времени.

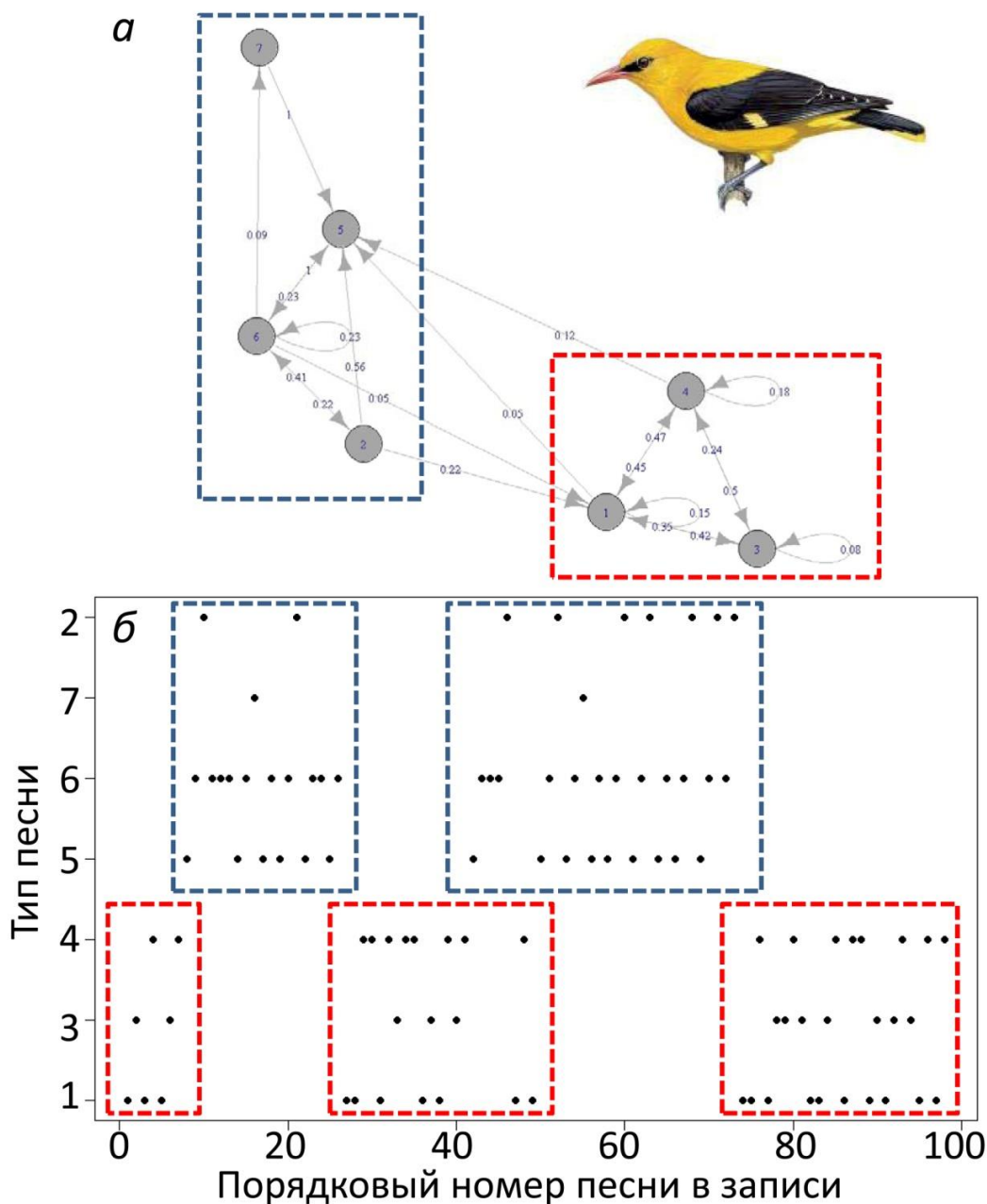


Рисунок 4.2. Организация пения самца обыкновенной иволги из Венгрии (каталог этой особи приведен на рисунке 4.1, б). а – наблюдаемые переходы между типами песен (показаны цифрами в кружках) в записи (стрелки) и соответствующие наблюдаемые частоты переходов. б – последовательность песен разных типов в записи, содержащей 98 песен (каждая точка показывает, какой тип был исполнен под данным номером). Два кластера песен выделены синим и красным цветами.

4.2. Свистуны (сем. Pachycephalidae)

Группа получила название за свой голос – пение многих свистунов громкое и «сочное» за счет использования большого количества удлинённых тоновых звуков. Больше всего видов живет в горных лесах Новой Гвинеи, вторичный центр разнообразия – Австралия (Jønsson et al., 2010). В центральном и самом крупном роде *Pachycephala* (42 вида) много островных форм, а один из видов (*P. cinerea*) добрался даже до Юго-Восточной Азии.

Второй по объёму род – *Colluricincla* – включает всего 5 видов, распространенных в основном на севере и северо-востоке Австралии и на Новой Гвинее. Большая часть видов имеет небольшие ареалы, лишь один встречается практически по всей Австралии, а также – на Новой Гвинее. Это **сероголовый сорокопутовый дрозд** *Colluricincla harmonica** (рисунок 4.3), пение которого я записывал в различных типах лесов в окрестностях г. Армидейл (Новый Южный Уэльс). Это – территориальный моногамный вид, во многих местах ведущий оседлый образ жизни. Супруги вместе заботятся о потомстве (Stevens, Watson, 2005). И также совместно охраняют участок от конспецификов. Поют как самцы, так и самки, причем члены пары могут делать это дуэтом (Pavlova et al., 2012).



Рисунок 4.3. Серый сорокопутовый дрозд. Фото автора.

Я проанализировал три собственные фонограммы этого вида, и две – взятые для интернета. Песня довольно простая, и состоит из 3–6 звуков, преимущественно разных (по данным М.Я. Горецкой (2013): из 1–12, в среднем 3.8 звуков). Репертуар каждой особи включает несколько типов песен, или EP (рисунок 4.4). Проанализированные мною записи содержали от 1 до 5 типов каждая – это наблюдаемый индивидуальный размер репертуара. Скорее всего, реальный репертуар больше (Pavlova et al., 2012), до 7–9 типов (Keast, 1993). Тем более, что для этих птиц характерна периодическая вариативность: дрозд много раз подряд (до 18-ти в моей выборке) повторяет песню одного типа. Совместное пение партнеров удалось записать в трех случаях (только одна из этих записей вошла в анализ, прочие две были короткие). Интересно, что в одном случае птицы исполняли песни разных типов, а в двух других – обменивались практически идентичными вокализациями.

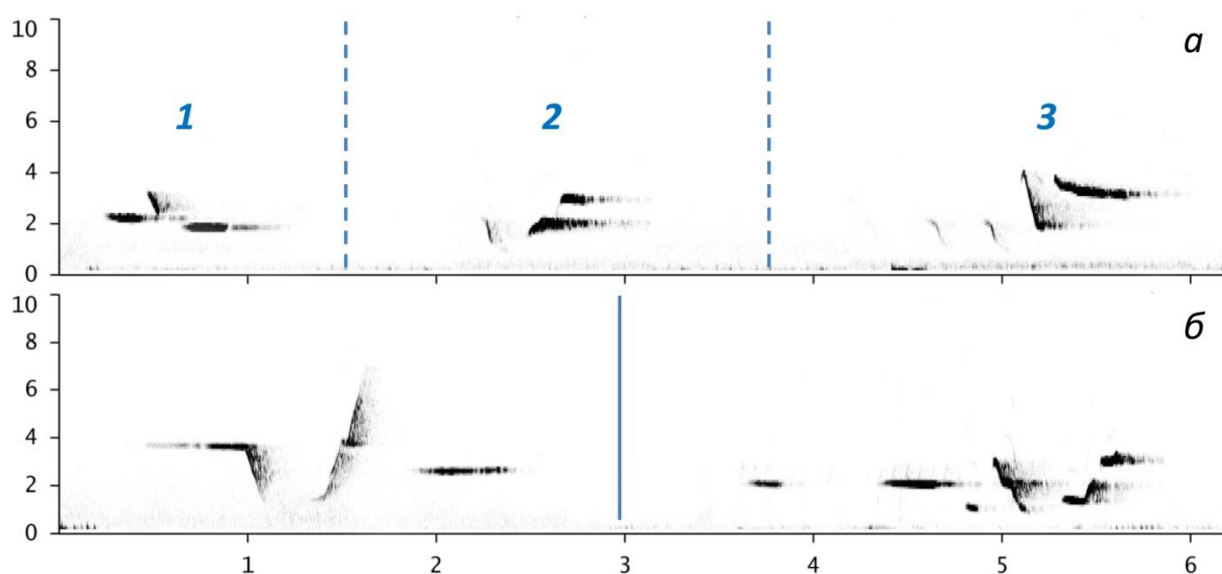


Рисунок 4.4. Примеры песен серого сорокопутового дрозда: *а* – три типа песен из репертуара одного индивидуума из парка Имбота (Imbota), *б* – песни двух разных особей из национального парка Новой Англии (по фонограммам автора из штата Новый Южный Уэльс, Австралия).

В литературе имеются немногочисленные данные по вокализации свистунов *Pachycephala* (White, 1985, 1987; Brown, Brown, 1994; McDonald, 2001). Создается впечатление, что структура и организация их пения в общих чертах сходна с таковой серого сорокопутового дрозда. Петь у свистунов также могут и

самцы, и самки, в том числе дуэтом. Интересно, что в одном исследовании партнеры из пары золотых свистунов *P. pectoralis* неоднократно обменивались идентичными песнями (Brown, Brown, 1994) – т.е. точно так, как я два раза наблюдал у серого сорокопутового дрозда.

4.3. Птицы-бичи (сем. *Psophodidae*)

Группа включает всего 2 рода – обитающий в горах Новой Гвинеи монотипический *Androphobus* и австралийский *Psophodes* (4 вида).

Восточная птица-бич *Psophodes olivaceus** обычна во многих местах восточного побережья Австралии. Это преимущественно наземная птица, предпочитающая заросли густых кустарников или (чаще) густой лесной подлесок. Живет отдельными парами на территориях, занимаемых круглогодично. Члены пары совместно защищают свой участок от конкурентов и выкармливают потомство, но насиживает исключительно самка (Rogers, Mulder, 2004).

Песня самца этого вида примечательна. В типичном случае она состоит из двух звуков – протяжного (1.5–2 сек) свиста, за которым следует резкий и громкий широкополосный звук (рисунок 4.5). Последний напоминает звук удара бича и очень характерен. За него птица и получила свое название.

Я проанализировал две фонограммы пения этого вида – в обоих случаях там присутствовали как сольные песни самца, так и дуэты с самкой (см. ниже). Количество типов песен самца на этих фонограммах – 1 и 4 (рисунок 4.5), но данных мало (5 и 9 песен на записях, соответственно). Подробное описание песенного поведения восточной птицы-бича имеется в работе А. Роджерс (Rogers, 2005). По ее данным, репертуар каждого самца включает в среднем 8.2 типа песен, отличающихся основной частотой свистового звука, в меньшей степени – заключительным «ударом бича» (рисунок 4.5 и 4.6, e). Песни исполняются в режиме периодической вариативности: каждый тип повторяется в среднем 6.5 раза, после чего самец меняет напев.

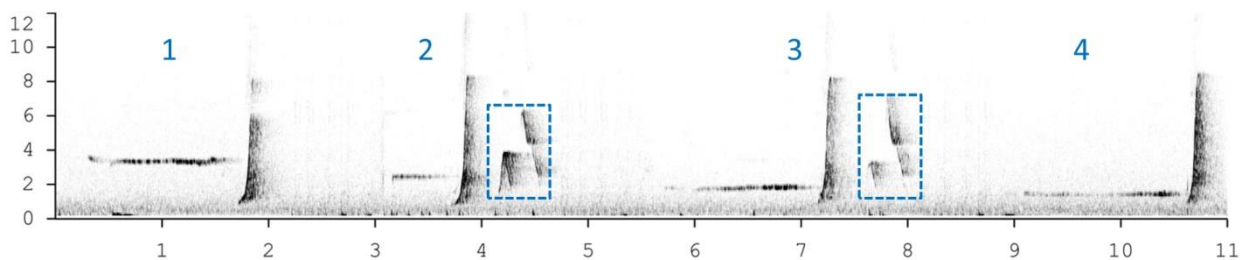


Рисунок 4.5. Каталог типов песен (EP) самца восточной птицы-бича. Два из них (№ 2 и №3) периодически – как показано на рисунке, но вовсе не всегда – воспроизводились в виде дуэта с самкой. Причем дуэтные звуки самки (отмеченным синими четырехугольниками) были специфичны для каждого из этих типов песен самца. По фонограмме автора из национального парка Новой Англии (New England National Park), Новый Южный Уэльс, Австралия.

Для восточной птицы-бича характерна дуэтная вокализация членов пары, подробно описанная А. Роджерс (Rogers, 2005) и отмеченная также мною (рисунок 4.5). В этом случае самка добавляет к песне самца два широкополосных тоновых звука, модулированных по частоте. По времени дуэт очень точно скоординирован – паузы между партиями партнеров варьируют очень мало. У каждой самки в репертуаре обычно имеется три варианта «ответа» самцу. Интересно, что каждый такой тип следует всегда после конкретного (-ых) типа (-ов) песни (-ен) партнера. Самка заканчивает песни самца часто, но далеко не всегда. По представительным материалам Роджерс, 28% песен самца финишировали партией самки, т.е. являлись дуэтом. По моим данным – 36% ($n=14$). При этом на одной фонограмме бывают и дуэты, и сольные песни самца.

Кроме того, у самок есть еще один тип вокализации, фактически идентичный песне самца (Rogers, 2005). Ее она воспроизводит как соло, отдельными сериями, но много реже самцов.

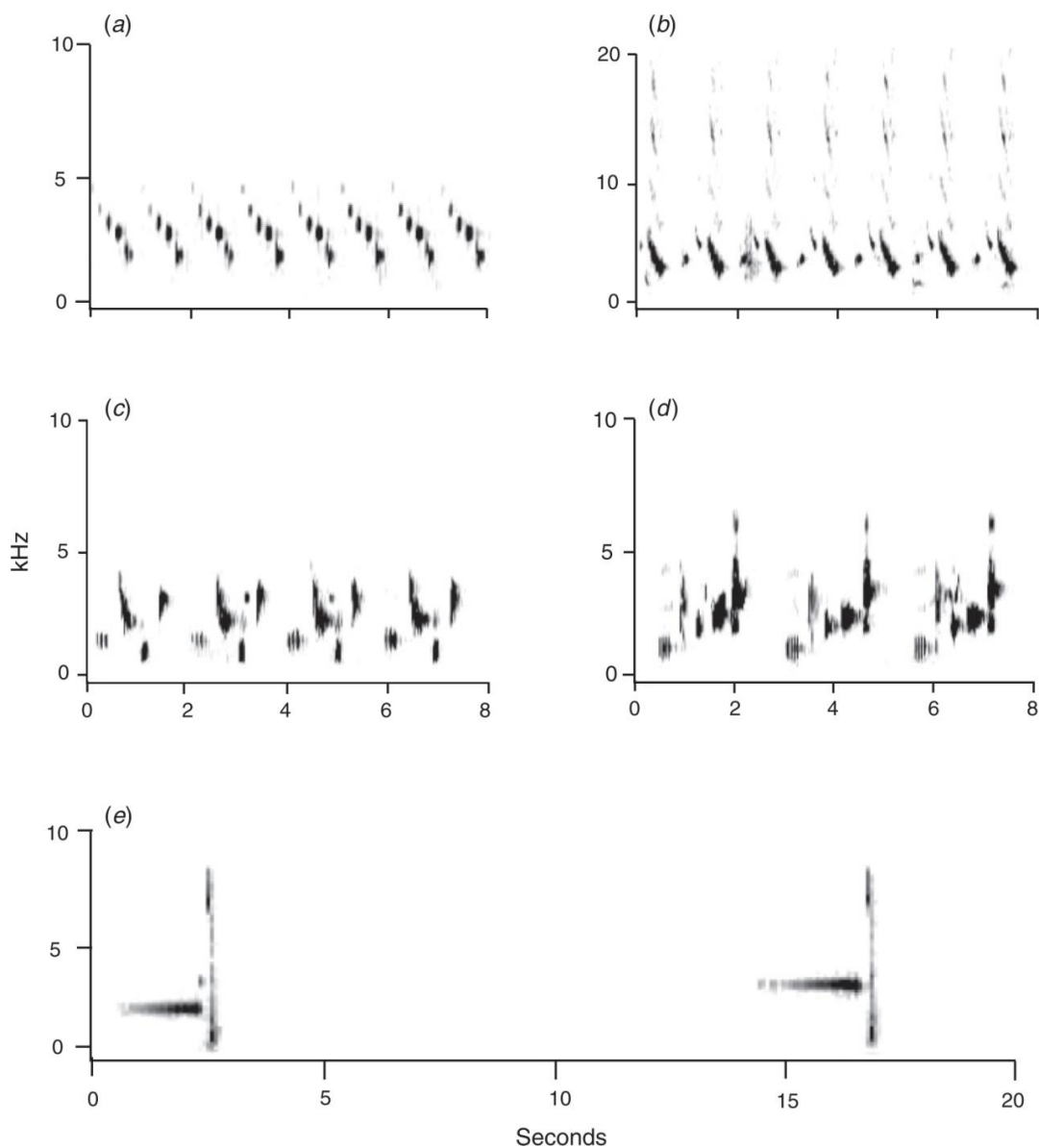


Рисунок 4.6. Песни видов рода *Psophodes* – *P. occidentalis* (a), *P. cristatus* (b), *P. nigrogularis* (c, d), *P. olivaceus* (e, два типа песни самца). Из: Toon et al., 2013.

Пение прочих трех видов *Psophodes* разительно отличается от восточной птицы-бича (Toon et al., 2013). Их пение – «бесконечная» последовательность мелодичных звуков или, чаще, слогов. Длительность такой последовательности широко варьирует (на рисунке 4.6, a–d, показаны фрагменты). На «удар бича» их вокализы не похожи нисколько. Подробные описания песенного поведения этих видов отсутствуют. Однако имеется указание, что у западной птицы-бича *Psophodes nigrogularis* репертуар каждой особи включает один или два типа песни. Но обычно удается услышать серию песен лишь одного типа. Кроме того, для этого вида описана, хотя и лаконично, дуэтная вокализация (Smith, 1991).

4.4. Флейтисты и ласточковые сорокопуть (сем. Artamidae)

Ласточковых сорокопутов, или артамусов *Artamus* ранее относили к отдельному семейству Artamidae. По современным данным, их следует объединять с флейтистами (ранее – семейство Cracticidae). В таком объединенном виде группа включает три подсемейства, представители которых обитают исключительно или в основном в Австралазии (Kearns et al., 2013). Прежде всего, это собственно ласточковые сорокопуть (Artaminae). Большинство (6 из 11 видов) живут в Австралии, а Азии достигает лишь один вид – серый артамус *Artamus fuscus*. Далее – это два новогвинейских вида пелтопсов *Peltops* (Peltopsinae). Наконец, третье подсемейство составляют флейтисты (Cracticinae), обитающие в Австралии и (в меньшей степени) на Новой Гвинее.

Артамусы – коренастые большеголовые и коротконогие птицы с крепким клювом. Часто держаться группами, высматривая добычу (насекомых) с присады, а затем вылавливая ее в полете на манер мухоловок, либо хватают с земли. Данными по рекламной вокализации представителей группы я не располагаю. Но однажды мне удалось зафиксировать предположительно подпесню сумеречного артамуса *Artamus cyanopterus*. Птица в течение нескольких минут издавала тихие короткие звуков. Звуки не лились сплошным потоком, как это бывает характерно для подпесни многих видов, а подавалась вокальными «порциями». Длительность каждой такой «порции» варьировала от 1.2 до 12.6 с (медиана – 4.7 с, $n=20$). Пауза между «порциями» 2.2–23.7, медиана 6.9 с ($n=19$) (рисунок 4.7).

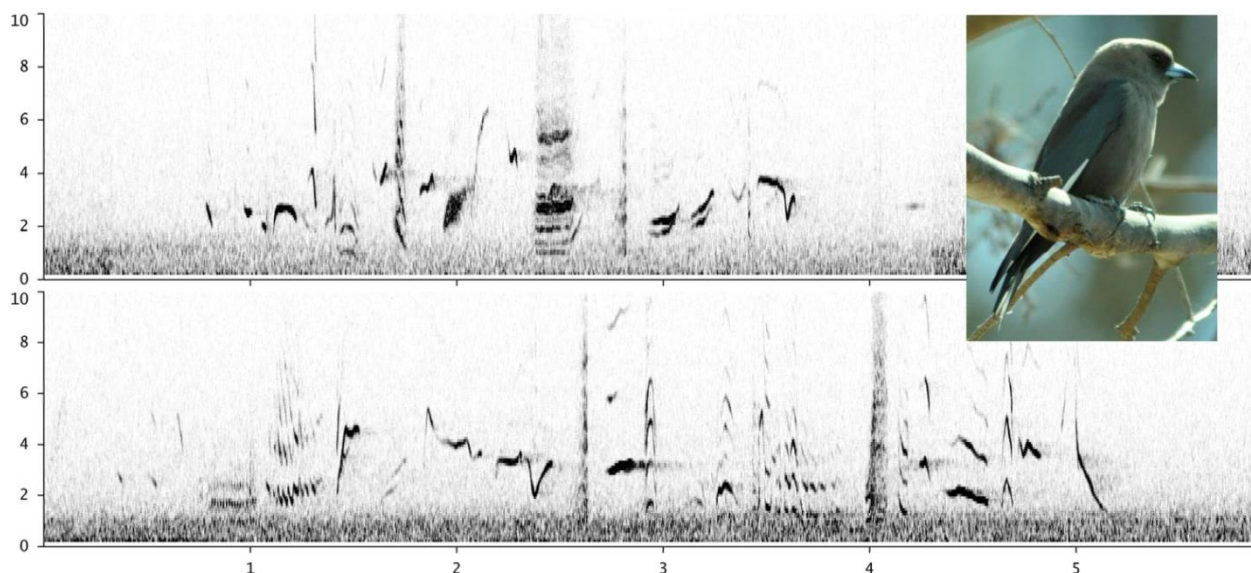


Рисунок 4.7. Два фрагмента («порции») подпесни сумеречного артамуса. По фонограмме автора из парка Имбота (Imbota), Новый Южный Уэльс, Австралия. Фото автора.

Флейтисты – небольшая группа, свойственная исключительно Австралазии. Включает всего 11 видов, группируемых в 4 рода. Название группы связано с вокализацией – пение их красивое, «флейтовое». Это довольно крупные птицы с сильным клювом размером с галку или ворону, врановых они напоминают и своим внешним видом. Основу питания составляет животная пища, ряд видов является активными хищниками. Например, я несколько раз наблюдал успешную охоту сероспинной птицы-мясника *Cracticus torquatus* на мелких ящериц. Могут ловить позвоночных, а также разорять гнезда других птиц (Major et al., 1996), и представители рода *Strepera* (Fulton, Ford, 2001), хотя основу питания составляют крупные насекомые (Debus, Rose, 2005). Флейтисты биотопически связаны с разными типами лесных местообитаний и редколесий. Многие весьма обычны и в антропогенном ландшафте. К примеру, в г. Армидейл (Новый Южный Уэльс) я часто встречал флейтистов трех видов: певчую ворону *Gymnorhina tibicen*, сероспинную птицу-мясника и пестрого курравонга *Strepera graculina*.

Курравонги *Strepera*

Оригинальный материал имеется по одному виду рода – **пестрому курравонгу *Strepera graculina**** (рисунок 4.8). В начале весны, когда я проводил свои наблюдения в Новом Южном Уэльсе (Австралия), нередко можно было наблюдать токующих самцов этого вида, разместившихся в верхних частях крон высоких деревьев. В репертуаре имеется лишь один тип песни, который курравонги повторяют раз за разом. Характерны довольно продолжительные паузы между последовательными песнями – в среднем 11–18 сек у разных самцов моей выборки (а средняя длительность самой песни: 0.8–1.5 сек). Каждая песня состоит из 7 звуков 5-ти разных типов (иногда попадаются незаконченные песни). Структура песни такова (рисунок 4.9): сначала следуют два одинаковых слога (каждый из 1–2 звуков), а затем «заключение» из нескольких (3–4) разных звуков. Надо отметить, что песни этого и других видов, составленные короткими звуками, никак не напоминает звуки флейты. Этим они отличаются от представителей прочих двух родов. Поэтому иногда встречающееся русское название вороны-флейтисты, используемое для рода *Strepera*, кажется не особенно удачным.

Рекламная вокализация близкого вида – **серого курравонга *S. versicolor**** – в целом очень похожа на то, что описано выше. Некоторые отличия касаются только структуры самих песен. Так, у одной особи каждая песня представляла собой последовательность из двух одинаковых звуков (рисунок 4.9). По звучанию пение этого вида также напоминает таковое пестрого курравонга.



Рисунок 4.8. Пестрый курравонг. Фото автора.

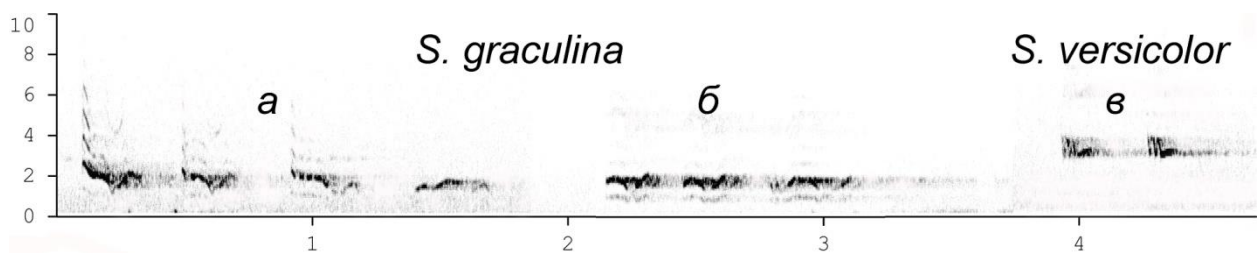


Рисунок 4.9. Рекламная вокализация курравонгов *Strepera*. *а–б* – песни двух особей пестрого курравонга (*S. graculina*); *в* – песня серого курравонга (*S. versicolor*). Источники: *а–б* – по фонограммам автора из окрестностей г. Армидейл (Новый Южный Уэльс), *в* – по фонограмме Patrik Aberg из леса Гульпа (Gulpa Forest, Новый Южный Уэльс).

Певчая ворона *Gymnorhina*

Единственный вид рода – певчую ворону *G. tibicen* – иногда включают в род *Cracticus* (Kearns et al., 2013). Эти птицы действительно схожи, но различаются целым рядом особенностей. Во-первых, певчая ворона обычно кормится на земле, подбирая или добывая из почвы дождевых червей и личинок насекомых (Floyd, Woodland, 1981). А *Cracticus* высматривают крупных насекомых или мелких позвоночных с присады; певчая ворона тоже может практиковать такой способ охоты, но много реже (Brown, Veltman, 1987). Во-вторых, для певчей вороны характерен групповой образ жизни (*Cracticus* селятся отдельными территориальными парами). Размер группы варьирует от 2 (пара) до 8 птиц. А по

составу можно выделить три типа групп: (1) отдельные пары, (2) пары с подростками птенцами прошлого года рождения и (3) группы из нескольких взрослых особей, которые могут быть как родственными, так и неродственными друг другу. Группа оседло живет на эксклюзивной территории, границы которой защищают все ее члены (Farabaugh et al., 1992).



Рисунок 4.10. Группа певчих ворон. Фото автора.

Песня певчей вороны состоит из двух частей (рисунок 4.11). Первая – щебечущая (warbles) – последовательность коротких звуков (от 40 до 600 мс, но большинство менее 200 мс), зона максимальной концентрации энергии в области 0.5–1.5 кГц. Длительность такой последовательности может значительно варьировать, вплоть до десятков секунд. За таким щебетанием во многих случаях, но не всегда, следует несколько более длинных и громких звуков. Это так называемый ‘carol’ – слышимый на дальней дистанции компонент песни. Длительности звуков здесь варьируют от 400 до 650 мс, а энергия распределена по широкому диапазону, вплоть до 8 кГц – за счет гармонического спектра большинства звуков этого типа. Основная частота обычно в районе 200–400 Гц, характерна выраженная частотная модуляция (Brown et al., 1988; Brown, Veltman, 1987).

Поют и самцы, и самки. Как уже говорилось, певчие вороны живут группами. Поэтому для этого вида очень характерна дуэтная и хоровая

вокализация, в которые участвуют все или многие члены группы. В наиболее частом случае одна из птиц начинает, исполняя щебечущую часть песни. А затем, при исполнении *carol*, начинают кричать прочие особи. Дуэты и хоры могут быть как антифональными, так и унисональными. Но дуэты чаще антифональны: при этом звуки самца и самки чередуются вполне закономерным образом. Дуэты и хоры характерны как для территориальных взаимодействий, так и для называемых утренних хоров (*dawn chorus*) – совместной вокализации членов группы в начале дня (Brown et al., 1988).

Индивидуальные репертуары щебечущих песен могут быть обширны, включая у некоторых особей до 10–20 типов песен (Brown et al., 1988). Некоторые звуки, входящие в состав щебечущей песни, могут быть заимствованы у других видов: певчей вороне свойственно подражание (Kaplan, 1999). Также каждая особь может обладать несколькими (но, судя по всему, не более 5–10) типами «громких» песен (*carol*).

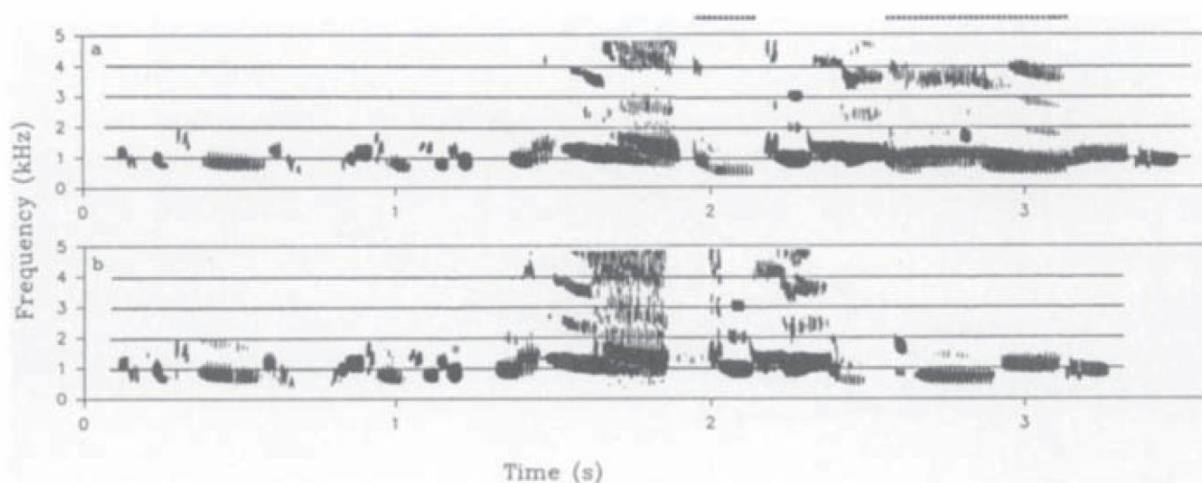


Рисунок 4.11. *a* – дуэт пары певчих ворон: вокализация начинается с щебечущей песни (длительностью около 1.5 сек в данном случае) самки и удлиненных звуков (*carol*) обоих партнеров (звуки самца отмечены горизонтальными линиями). *b* – песня самки, аналогичная таковой при дуэте, но на этот раз без звуков самца. Из: Brown, Farabaugh, 1991.

Черная птица-мясник *Melloria*

К роду относится единственный вид – ранее его рассматривали в составе *Cracticus*. Это черная птица-мясник *Melloria quoyi**, населяющая северо-восток Австралии и Новую Гвинею. В пении этого вида выделяются отдельные типы песен, каждый из которых включает несколько тоновых звуков (рисунок 4.12). Я проанализировал записи двух самцов. В фонограмме одного из них имелся лишь один тип песни (всего 7 песен в записи), а у другого присутствовали песни 4-х типов (19 песен). В последнем случае разные песни чередовались по принципу непрерывной вариативности (частота смены напева = 1), а закономерностей в следовании друг за другом песен разного типа не было выявлено.

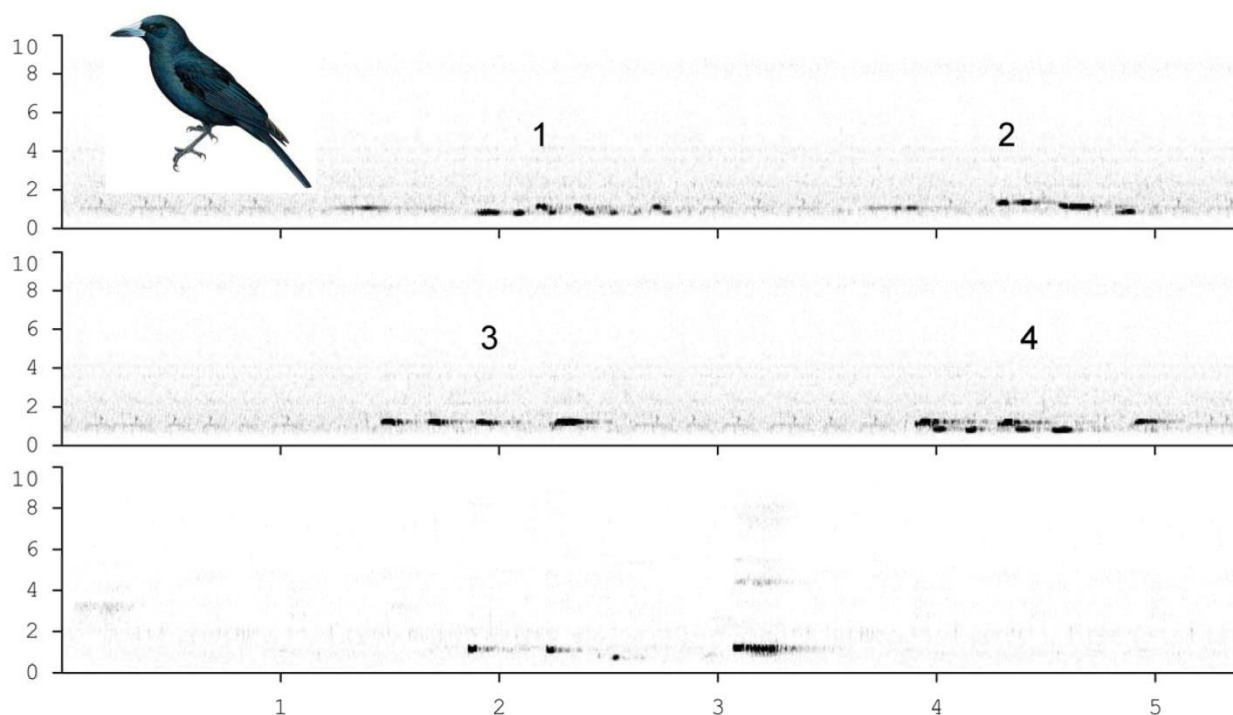


Рисунок 4.12. Каталоги типов песен двух самцов черной птицы-мясника из национального парка Дэйнтри (Daintree National Park), штат Квинсленд, Австралия. В фонограмме одного из них было 4 типа песен (обозначены цифрами), а другого – лишь один тип (нижняя спектрограмма).

Птицы-мясники *Cracticus*

Пение сероспинной птицы-мясника *C. torquatus** (рисунок 4.13) на слух воспринимается как очень приятное. Каждая песня (длительностью в среднем 2.5 сек) состоит из нескольких (в среднем 8.9) преимущественно разных звуков

тоновой природы. Эти звуки удлиненные (25–180 мс, медиана 100 мс, $n=50$) – что и придает им мелодичное звучание – и довольно низкочастотные (максимум концентрации энергии в области около 0.7–1.8 кГц). В репертуаре одного самца мне удалось выделить 5 типов песен (рисунок 4.14). В порядке следования песен разных типов преобладала непрерывная вариативность. Упорядоченность в песенном цикле отсутствовала: за каждым данным типом песни мог следовать любой другой.



Рисунок 4.13. Сероспинная птица-мясник с добычей (ящерица). Фото автора.

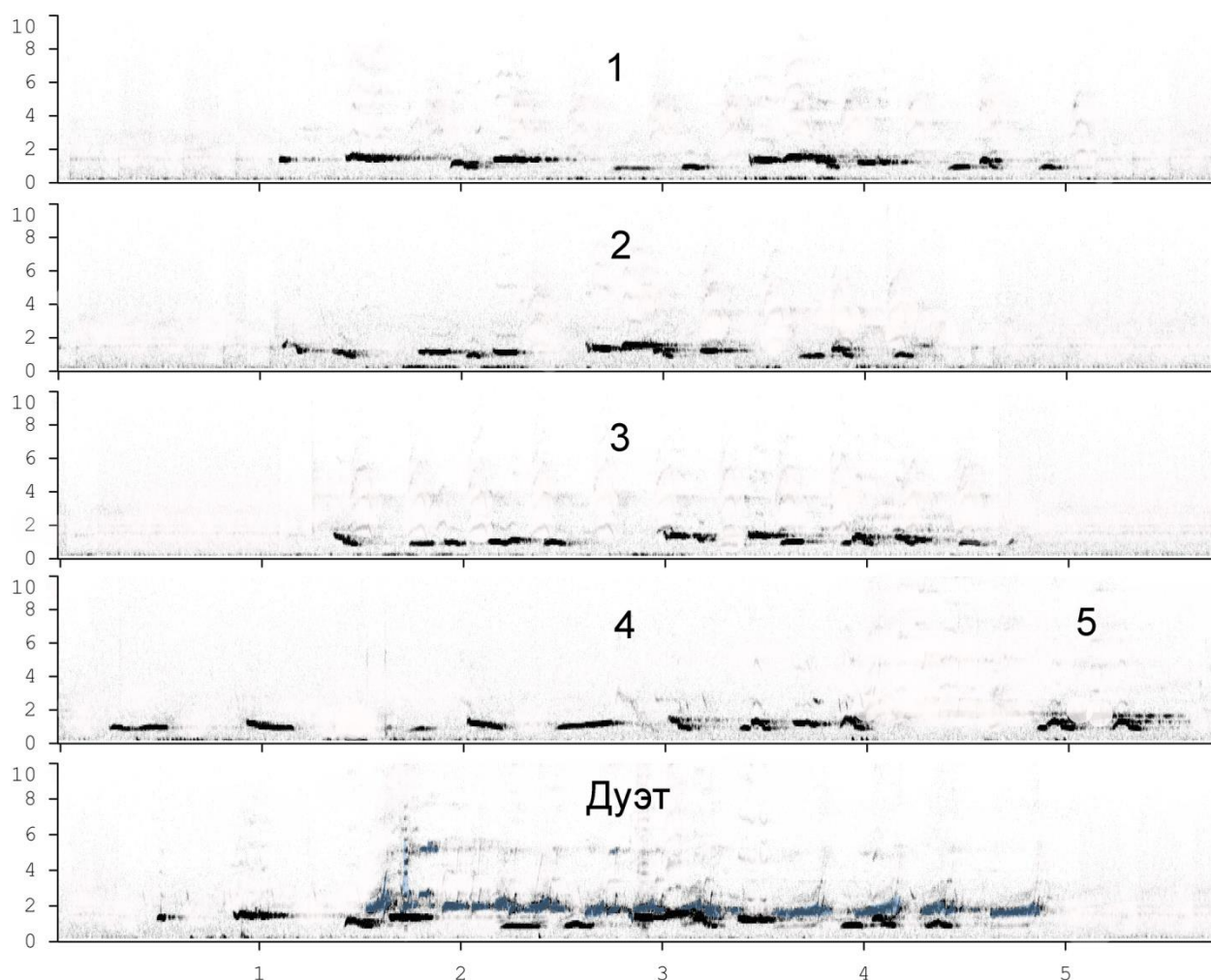


Рисунок 4.14. Типы песен (1–5) одного самца сероспинной птицы-мясника. Внизу приведена спектрограмма дуэта: песня типа 1 самца и звуки самки (выделены синим). По фонограмме автора из окрестностей г. Армидейл, Новый Южный Уэльс, Австралия.

Характерна дуэтная вокализация членов пары. Иницирует дуэт самец, а самка может ему время от времени «подпевать». Партии самки обычно накладываются (перекрываются во времени) с песнями самца: дуэт преимущественно унисональный. Звуки самки несколько выше таковых самца (рисунок 4.14, внизу: максимум концентрации энергии в области около 1.4–2.2 кГц), поэтому при дуэтной вокализации бывают легко различимы. Что касается структуры пения самок (например, имеются ли у нее типы песен, как у самца?), то я не располагаю данными по этому вопросу.

В литературе имеется описание рекламной вокализации еще одного вида – сорочьей птицы-мясника *Cracticus nigrogularis*. Индивидуальные репертуары самцов включают не менее 3 типов песен (Janney et al., 2016).

4.5. Веерохвостки (сем. *Rhipiduridae*)

В традиционном понимании семейство включало всего один род *Rhipidura*, насчитывающий до 62 видов. Это птицы очень характерного облика. Наиболее заметная их черта – довольно длинный закругленный или ступенчатый хвост, который они часто приподнимают и расправляют (рисунок 4.15). При движении веерохвостки обычно потрясывают хвостом в горизонтальной либо вертикальной плоскости, а крылья держат приспущенными – так, что концы их находятся ниже хвоста. Центр разнообразия группы – Новая Гвинея, а вообще веерохвостки распространены от Азии до Австралии. Предполагается близкое родство веерохвосток с монархами *Monarchidae* и дронго *Dicruridae*. И, действительно, ныне веерохвостки «обогатились» двумя родами птиц, которых ранее рассматривали в составе одного или другого семейства. Первый род монотипический, включает единственный вид – папуанский дронго *Chaetorhynchus papuensis* (Barker et al., 2004). Второй – это своеобразные *Lamprolia* (2 вида), ранее относимые к монархам.

Ранее к семейству относили золотобрюхую веерохвостку *Chelidorhynchus hypoxantha*. Этот азиатский вид отличается от прочих *Rhipidura* более мелкими размерами и ярко-желтой, обусловленной каротиноидами окраской брюха (у других *Rhipidura* окраска меланиновая – черная, белая, серая или рыжая). По молекулярно-генетическим данным, этот вид должен быть помещен в совершенно другое семейство – *Stenostiridae* (Nyari et al., 2009).

На основе оригинальных фонограмм я изучил рекламную вокализацию двух видов – веерохвосток серой и черно-белой. Кроме того, ниже приведены данные по вокализации еще нескольких видов *Rhipidura*.



Рисунок 4.15. Веерохвостки серая (слева) и черно-белая. Фото автора.

Черно-белая веерохвостка

Черно-белая веерохвостка *Rhipidura leucophrys** – один из самых крупных представителей семейства, помещаемый нередко в отдельный подрод. Это территориальный моногамный вид, интенсивно защищающий границы своих владений от конспецификов. Более того, активно пытается отогнать от гнезда и птиц других видов. Поют как самцы, так и самки (Dyrcz, 1994), но самцы делают это много чаще. Так, однажды я наблюдал территориальную конфронтацию двух самцов, сопровождающуюся пением. Во время этого всплеска активности, самка одного из самцов, до того молчавшая (пел только самец), исполнила несколько песен, но в конфликте участвовать не стала.

Песня рассматриваемого вида многими авторами характеризуется как простая. По моим наблюдениям, в репертуаре каждой особи имеется несколько типов песен (от 2 до 4, $n=3$) – см. рисунок 4.16. Хотя различия между некоторыми типами могут быть незначительны, они устойчивы. Каждая песня состоит из 6–8 разных звуков (но иногда 1 или 2 одинаковых звука могут повторяться), ее длительность около 1 сек.

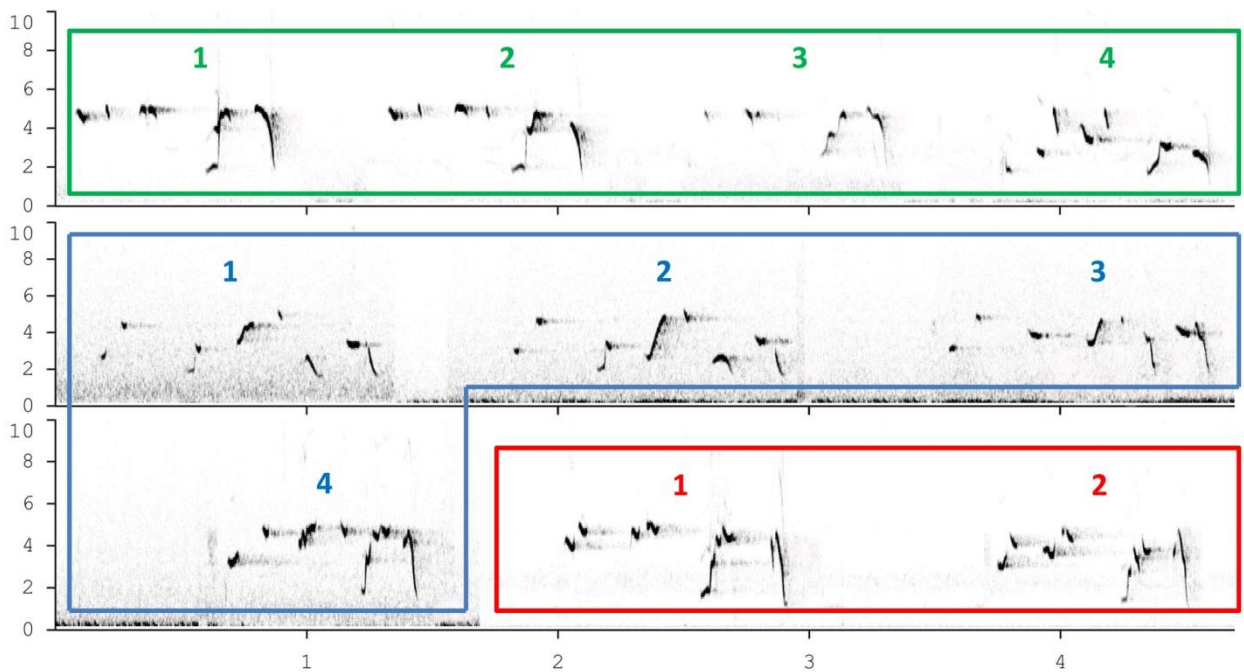


Рисунок 4.16. Каталоги типов песен (EP) трех самцов черно-белой веерохвостки. По фонограммам автора из разных точек в окрестностях г. Армидейл (Новый Южный Уэльс, Австралия). Разными цветами обозначены разные особи.

В процессе пения преобладает непрерывная вариативность. Но чередование песен разных типов не подчиняется каким-либо строгим правилам: после данного типа песни может следовать любой другой. У одного самца из трех изученных я отметил «сдвоенные» песни. В последовательности из 68 песен эта птица 4 раза повторила по паре песен, разделенных интервалом, не превышающим длительность самой песни. Любопытно, что во всех случаях состав такой «пары» песен был одинаков: сначала исполнялась песня типа 1, а за ней (после паузы в 0.2–0.4 сек) следовала песня типа 4 (рисунок 4.16, верхний ряд).

Серая веерохвостка

Серая веерохвостка *Rhipidura albiscapa** – это типичный представитель рода, относящийся к номинативному подроду. Русскому названию «серая веерохвостка» соответствует комплекс '*Rh. albiscapa*', включающий несколько (не менее 3-ех) форм, широко распространенных в Австралазии. Структура комплекса сложна, и таксономический статус некоторых форм еще не определен (особенно – островных веерохвосток, например, с о-вов Вануату). Я изучил

рекламную вокализацию формы *Rh. albiscapa alisteri*, обычной в большинстве типов эвкалиптовых лесов окрестностей г. Армидейл. У этого вида поют главным образом или даже исключительно самцы (McLean, 1980; Powlesland, 1982).

Размер репертуара и особенности песенного цикла этого вида очень сходны с тем, что описано выше для черно-белой веерохвостки. В репертуаре двух изученных самцов было 3 и 6 типов песен. Чередование разных типов в процессе пения случайное. Характер вариативности может варьировать – у одного самца вариативность была скорее непрерывная (частота смены напева 0.67), а у другого – периодическая (0.22).

А вот структура песен и репертуара отличается от черно-белой веерохвостки (рисунок 4.17). Говоря о структуре песен, отмечу, что они содержат значительное большее число звуков – у разных самцов 29–30 звуков 13–14 разных типов. Что касается структуры репертуара, то здесь отмечается значительное сходство песен разных типов по набору звуков. Более того, зачастую значительные по длительности части песен разных типов идентичны (что для черно-белой веерохвостки не характерно: здесь разные типы песен по набору звуков уникальны). Это можно видеть из рисунка 4.17: например, типы песен 1 и 2 различаются лишь концовкой; тоже справедливо для типов 3 и 5. Это приводит к тому, что при значительном большем числе звуков в каждой данной песне репертуары типов звуков у черно-белой и серой веерохвосток различаются не столь сильно: 15–23 типа звуков у первого вида и 28–30 у второго.

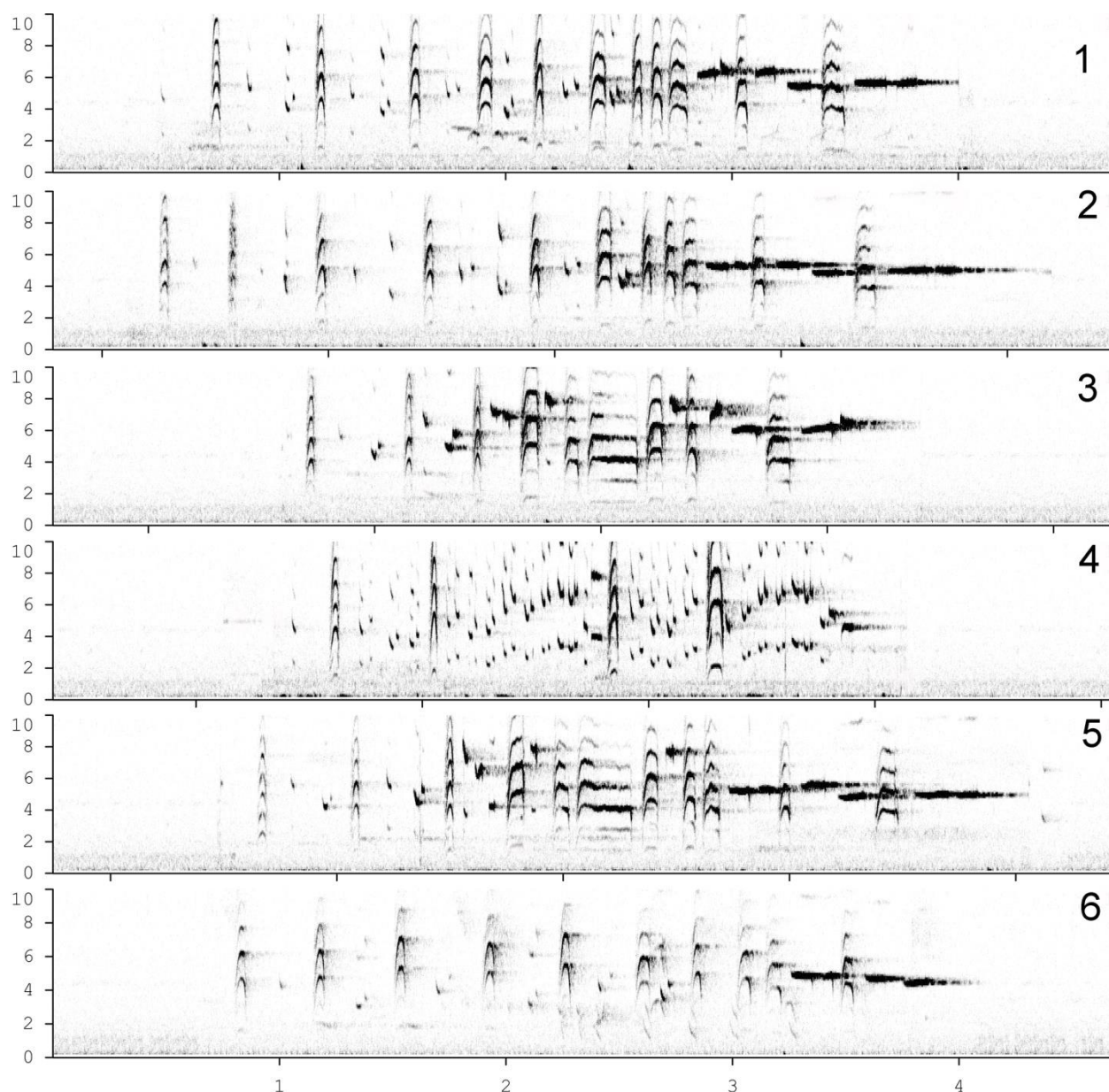


Рисунок 4.17. Каталог типов песен (EP) одного самца серой веерохвостки. По фонограмме автора из заказника Имбота (Imbota Nature Reserve), Новый Южный Уэльс, Австралия.

Рекламная вокализация некоторых других *Rhipidura*

Согласно данным молекулярно-генетического исследования (Nyari et al., 2009), в составе *Rhipidura* можно выделить несколько групп (клад) видов, некоторые из которых имеют статус подродов. Ниже указаны основные из этих групп и приведены данные по их вокализации на основе материалов интернет-коллекций фонограмм. Обозначения разных клад веерохвосток даны по: Nyari et al., 2009. Примеры песен разных видов можно найти на рисунке 4.18.

Клада А включает несколько (не менее 4-х) видов, эндемичных для Филиппин. Репрезентативные данные по их вокализации отсутствуют.

Клада В объединяет несколько видов (не менее 6-ти), распространенных довольно широко. Их можно найти от Малазии до Соломоновых островов. Один вид – веерохвостка-вдовушка *Rh. rufiventris* – обитает также на севере Австралии. В фонограмме одного из видов этой группы, **жемчужногрудой веерохвостки *Rh. perlata****, содержалось 15 песен 3-х разных типов (рисунок 4.18). Каждая песня состоит из нескольких (8–9) преимущественно разных тоновых звуков. В порядке следования песен преобладает непрерывная вариативность – частота обновления напева 0.57. Разные типы песен чередуются случайным образом.

Клада С объединяет двух эндемиков Новой Гвинеи. Это **веерохвостки белогрудая *Rh. leucothorax**** и **пестрогрудая *Rh. threnothorax****. Самцы обоих видов имеют в репертуаре всего один тип песни. Структура песен проста – они включают всего несколько тоновых звуков (рисунок 4.18).

Клада D (5 видов) включает наиболее крупных веерохвосток, широко распространенных от Азии до Австралии. Это группа оказалась наиболее успешной в освоении азиатской части ареала: именно сюда относятся большинство азиатских *Rhipidura*. В качестве наиболее обособленного представителя к этой кладе принадлежит и рассмотренная выше черно-белая веерохвостка (иногда ее выделяют в монотипичный подрод *Leucocirca*). Я просмотрел фонограмму еще одного вида этой группы – белошейной веерохвостки *Rh. albicollis*. Это запись содержала 13 песен, относящихся к не менее, чем 2-ум типам. Каждая песня – последовательность из 4–5 тоновых звуков (рисунок 4.18).

Клада E (не менее 7 видов) объединяет «рыжих» веерохвосток (*rufous fantail*). Это комплекс краснолобая веерохвостка *Rh. rufifrons* и родственные ей формы. Клада в целом соответствует принятому ранее подроду *Howeavis*. Эти птицы населяют Австралазию и острова Тихого океана. В вокализации **серогрудой веерохвостки *Rh. rufidorsa**** имеется лишь один тип стереотипной песни – это простая конструкция из 3-х удлиненных тоновых звуков (рисунок

4.18). Несколько сложнее выглядит пение двух близких сестринских видов краснолобых веерохвосток – *Rh. rufifrons* и *Rh. dryas*, но данных недостаточно. В одной из просмотренных фонограммах первого вида было 5 песен, относящихся к 2 разным типам, а во второй – 9 песен 3-х типов. А в двух фонограммах *Rh. dryas* – 11 песен не менее 6-ти разных типов и 21 песня не менее 9-ти типов (качество этих записей было не очень хорошее).

Наконец, *Клада F* включает комплекс серых веерохвосток (в том числе и рассмотренный выше комплекс *Rh. albiscapa*) и близкородственные виды (всего не менее 9).

Приведенный обзор пения разных видов *Rhipidura* позволяет подметить основные особенности рекламной вокализации группы. Они таковы: (1) в репертуаре имеется 1 или несколько (до 6–9) типов коротких (около 1–1.5 сек) стереотипных песен; (2) каждая песня – последовательность из 3–10 тоновых звуков, чаще всего разных; (3) песни разных типов обычно уникальны по набору звуков; (4) в порядке следования песен преобладает непрерывная вариативность; (5) песни разных типов чередуются в процессе пения случайно (возможны все варианты переходов между ними). Из этого плана выпадают серые веерохвостки группы *Rh. albiscapa*. Отличия сводятся к пунктам (2) и (3): во-первых, каждая песня содержит существенно больше (в среднем около 30-ти) звуков; во-вторых, песни разных типов могут быть очень схожи, различаясь только, например, концовкой.

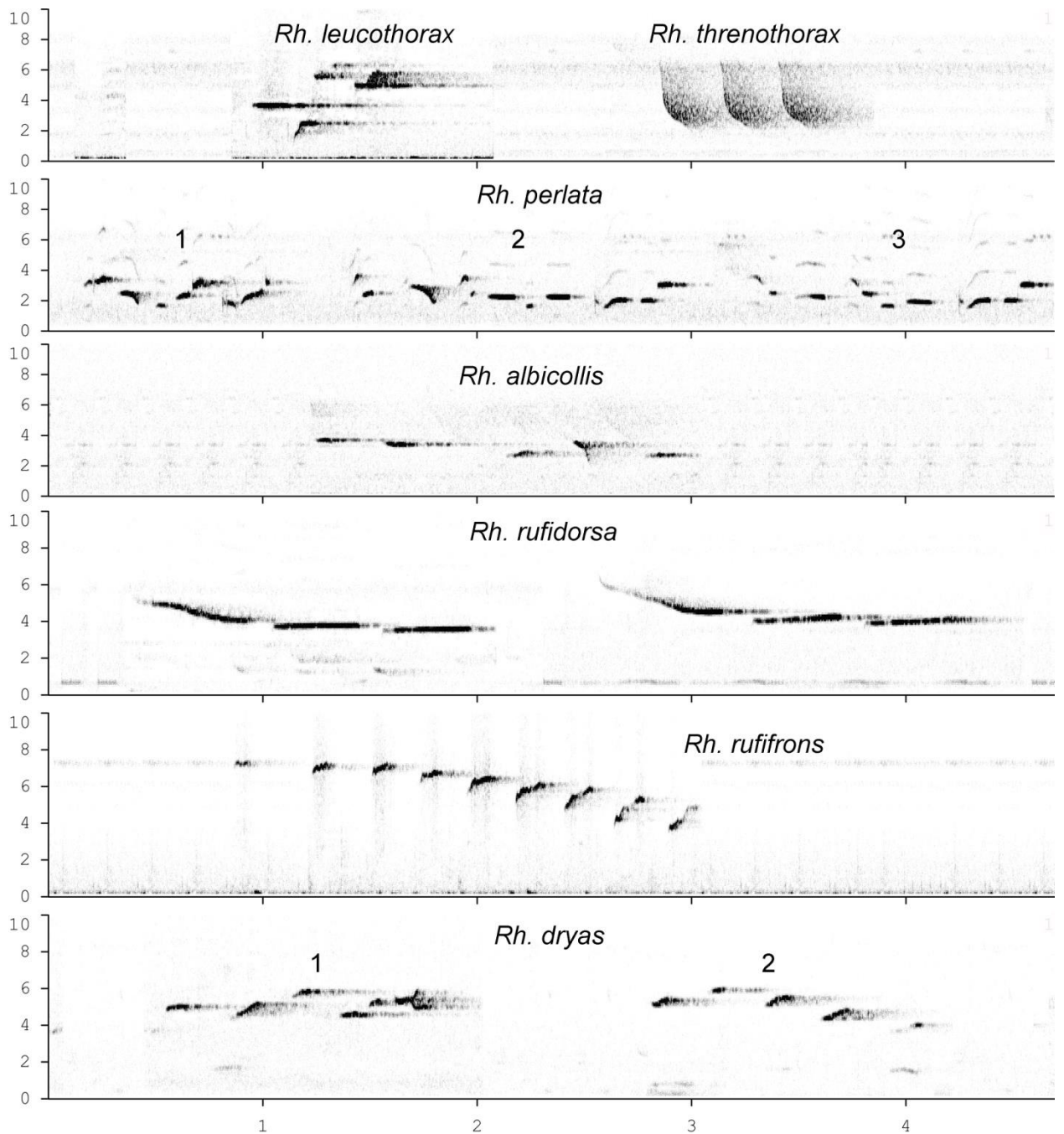


Рисунок 4.18. Примеры песен некоторых веерохвосток *Rhipidura* по фонограммам с сайта xeno-canto.org. Цифрами обозначены те песни, которые относятся к одной особи данного вида (для *Rh. rufidorsa* приведены песни двух разных птиц).

4.6. Дронго (сем. *Dicruridae*)

Семейство включает 26 видов, относящихся к единственному роду *Dicrurus*. Все дронго – птицы среднего размера (длина крыла от 107 до 184 мм), окрашенные в черный (редко – пепельно-серый) цвет. Половой диморфизм отсутствует. Для многих видов характерны видоизмененные и удлиненные перья хвоста и головы, которые образуют хохолки, стоячие «щетки» перьев под клювом, косицы и пр. В своей пищевой специализации это охотники за воздушными насекомыми, выслеживающие их с присады. Дронго встречаются главным образом в тропиках и субтропиках Старого Света. Группа имеет азиатское происхождение: наибольшее число видов обитает в Южной и Юго-восточной Азии и отчасти Индонезии: (Pasquet et al., 2007).



Рисунок 4.19. Черный дронго. Фото автора с севера Индии.

Черный дронго

Черный дронго *Dicrurus macrocercus** относится к компактной группе видов, имеющих аллопатричное распространение. Помимо данного вида, обитающего главным образом в Азии, сюда относятся африканские представители семейства – траурный *D. adsimilis* и бархатный *D. modestus* дронго, а также островные виды: коморский *D. fuscipennis* (о-в Нгазиджа, или Гранд-Комор, Коморские острова), майоттский *D. waldenii* (о-в Майотта, Коморские острова), альдабранский *D. aldabranus* (о-в Альдабра) и хохлатый *D. forticatus* (Мадагаскар и о-в Анжуан). Группу в ранге отдельного надвида выделили довольно давно (Vaurie, 1949). Позже это решение полностью подтвердилось данными молекулярно-генетических исследований (Pasquet et al., 2007).

Песня черного дронго – это акустическая конструкция из нескольких, преимущественно разных звуков двух типов. Первый тип – это тоновые посылки (звуки 1, 6–15 на рисунке 4.20). А второй – широкополосные, с гармоническим либо шумовым спектром заполнения (звуки 2–5 на рисунке 4.20). Чередование тех и других вполне характерно для вокализации этого и других видов дронго.

В вокализации черного дронго выделяются отдельные песни. Медиана длительности песен у разных особей варьировала от 1 до 2.58 сек ($n=3$), а медиана длительности паузы между песнями – в пределах 2.2–4.7 сек ($n=3$). Можно выделить и отдельные «типы» песен. В фонограммах трех изученных самцов имелось 4, 2 и 2 «типа» песен. Характерна периодическая вариативность: каждый «тип» повторяется довольно большое число раз подряд (до нескольких десятков). Однако, такие «типы» очень изменчивы внутри себя. Дело в том, что последовательность слогов в составе песни может меняться – на фоне относительного постоянства их состава. Поэтому единица репертуара (EP) черного дронго – слог, а не песня. Каждый слог состоит из 1–3 звуков.

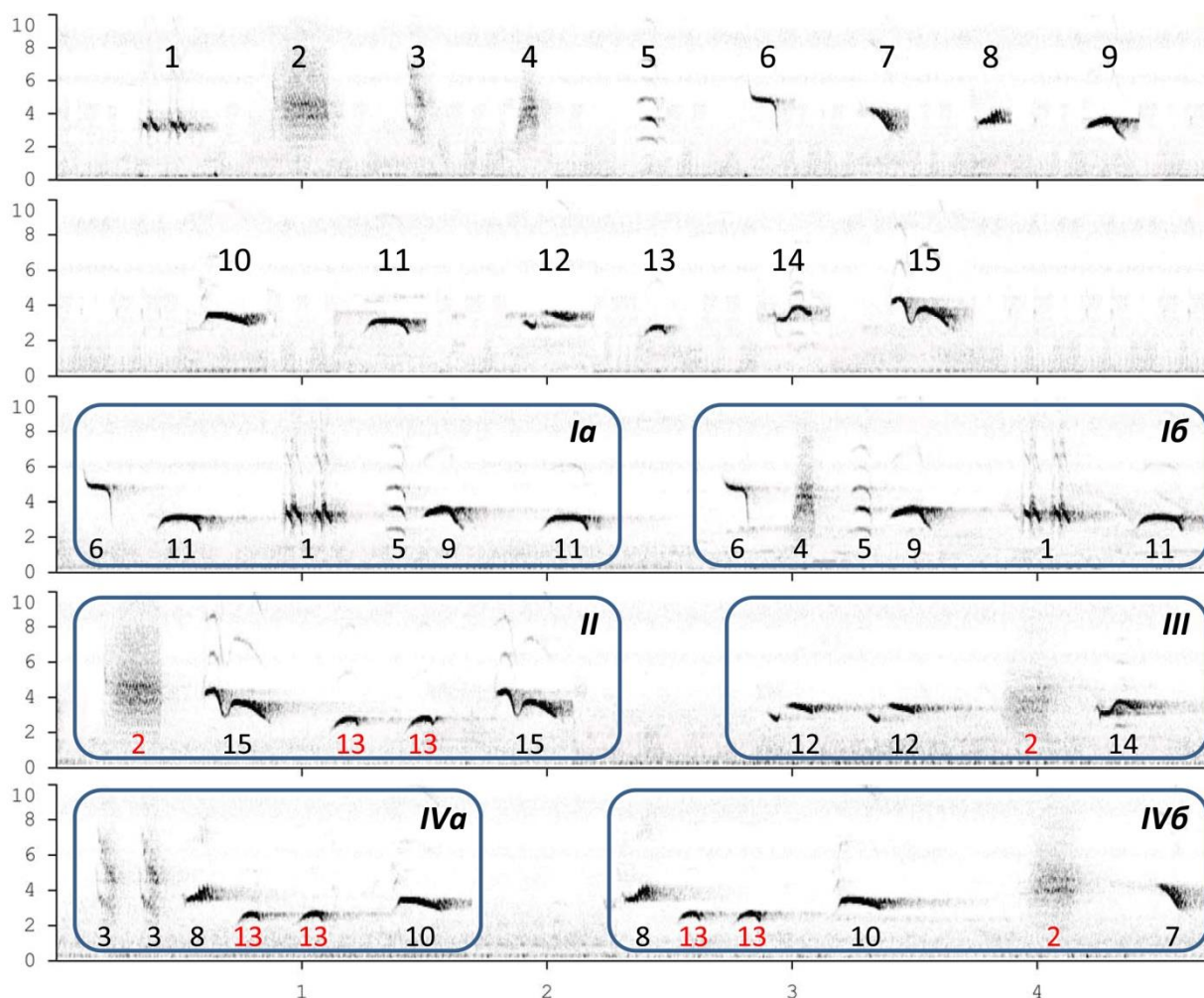


Рисунок 4.20. Рекламная вокализация одного самца черного дронго. На двух верхних спектрограммах под римскими цифрами (1–15) приведен каталог типов слогов (EP). Ниже (синие рамки) даны примеры четырех выявленных «типов» песен (I–IV), а варианты одного «типа» обозначены прописными буквами (например, Ia, Ib). Для каждого «типа»/варианта песни подписаны номера входящих в их состав слогов; красным выделены типы слогов, общие для нескольких «типов» песен. По фонограмме автора из г. Кумароком (Индия, штат Керала).

В составе каждого «типа» песни слоги группируются по принципу комбинаторного синтаксиса. В этом случае типологический состав остается стабильным, а последовательность может меняться (по принципу ABCD, DCAD, BCCAD и т.д.). Таким образом, разные типы слогов группируются во взаимно-ассоциированные кластеры («типы» песен: рисунке 4.20). В некоторых случаях одни и те же типы слогов могут входить в состав разных кластеров (рисунок 4.21). Конкретный пример можно найти на рисунке 4.20. На этом рисунке приведены все «типы» песен самца черного дронго, записанного в г. Кумараком (штат

Керала, Индия), а также все его типы слогов (EP). Каждый «тип» песни имеет свой набор слогов, последовательность исполнения которых может меняться. Это приводит к появлению вариантов песен, на рисунке 4.20 обозначенных буквами – например, *Ia*, *Iб* и т.д. Чаще одни и те же слоги в разных «типах» песен не встречаются. Но исключения нередки: на рисунке 4.20 такие слоги показаны красным шрифтом.

Однако, в некоторых случаях удается зафиксировать пение, состоящее из идентичных песен, в моем случае – двух типов (одна фонограмма из трех в моей выборке). Очевидно, это крайний случай объединения разных типов слогов в кластеры: слоги не только исполняются совместно, но еще и в определенной последовательности.

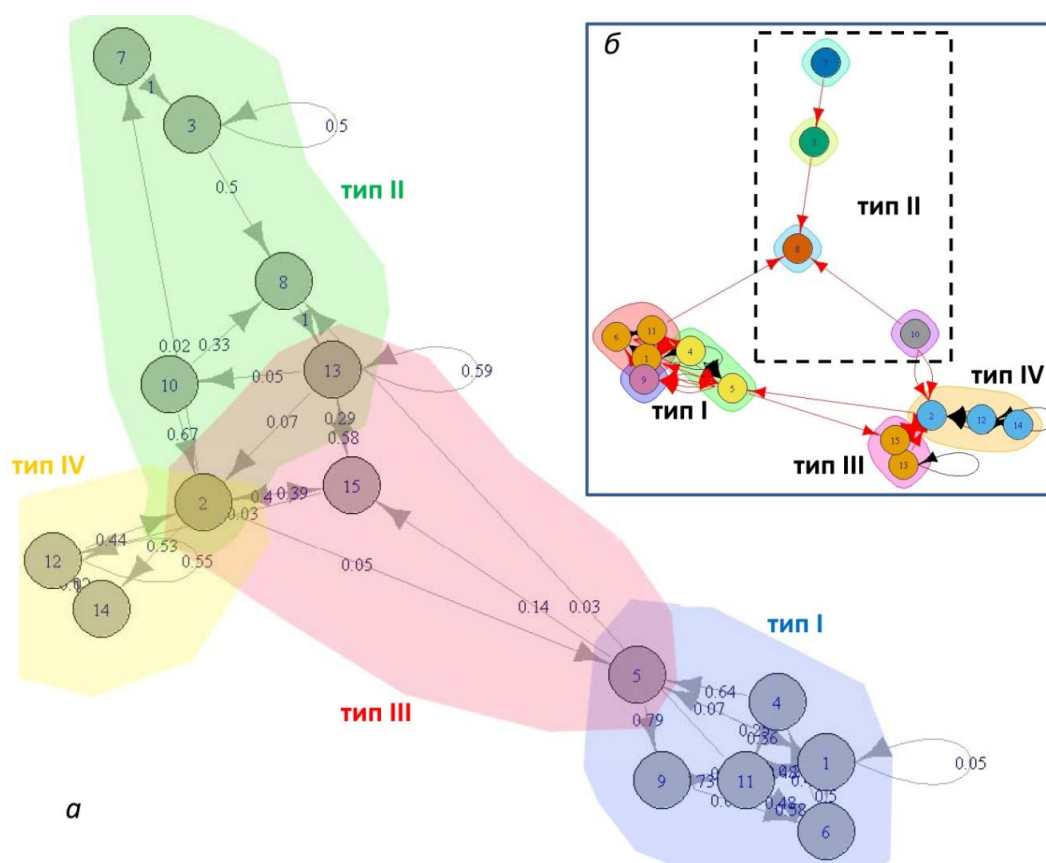


Рисунок 4.21. Организация пения одного самца черного дронго, его репертуар показан на рисунке 4.20. Организация пения представлена в виде Марковской цепи первого порядка (а, приведены наблюдаемые переходные вероятности) и по методу теории графов (б). Цифры соответствуют цифрам (типам слогов) на рисунке 4.20. Типы I–IV: «типы» песен. Составлено по фонограмме автора из г. Кумароком (Индия, штат Керала).

Серый дронго

Серый дронго *Dicrurus leucophaeus** принадлежит к той же кладе, что и дронго черный (Pasquet et al., 2007). И, действительно, по ряду особенностей рекламная вокализация этих двух видов сходна – но имеются и различия. Сходства касаются главным образом структуры репертуара слогов. Это можно видеть, сопоставив рисунок 4.22 (серый дронго) и две верхние спектрограммы на рисунке 4.20 (черный дронго). И в том и другом случае в репертуаре имеются (1) тоновые посылки (которых большинство) и (2) широкополосные звуки с преимущественно шумовым спектром. В целом сходен и размер индивидуальных репертуаров слогов (EP): медиана этого показателя для серого дронго 17 типов EP ($n=2$), а для черного 8 ($n=3$).

А вот организация пения различна. Дело в том, что у серого дронго не выделяются отдельные песни. Этому виду свойственно непрерывная манера пения: самец при пении чередует отдельные слоги, паузы между которыми очень изменчивы и варьируют от 45 до 720 мс (медианы у двух изученных самцов составили 265 мс и 210 мс). Что касается последовательности слогов разных типов, то она в значительной степени случайна (рисунок 4.22, а). Тем не менее, закономерности тут есть. Во-первых, характерны чередования по принципу АВАВ... Во-вторых, выделяются кластеры из нескольких взаимно-ассоциированных типов слогов (рисунок 4.22, б). Но такие кластеры менее «четкие», по сравнению с черным дронго.

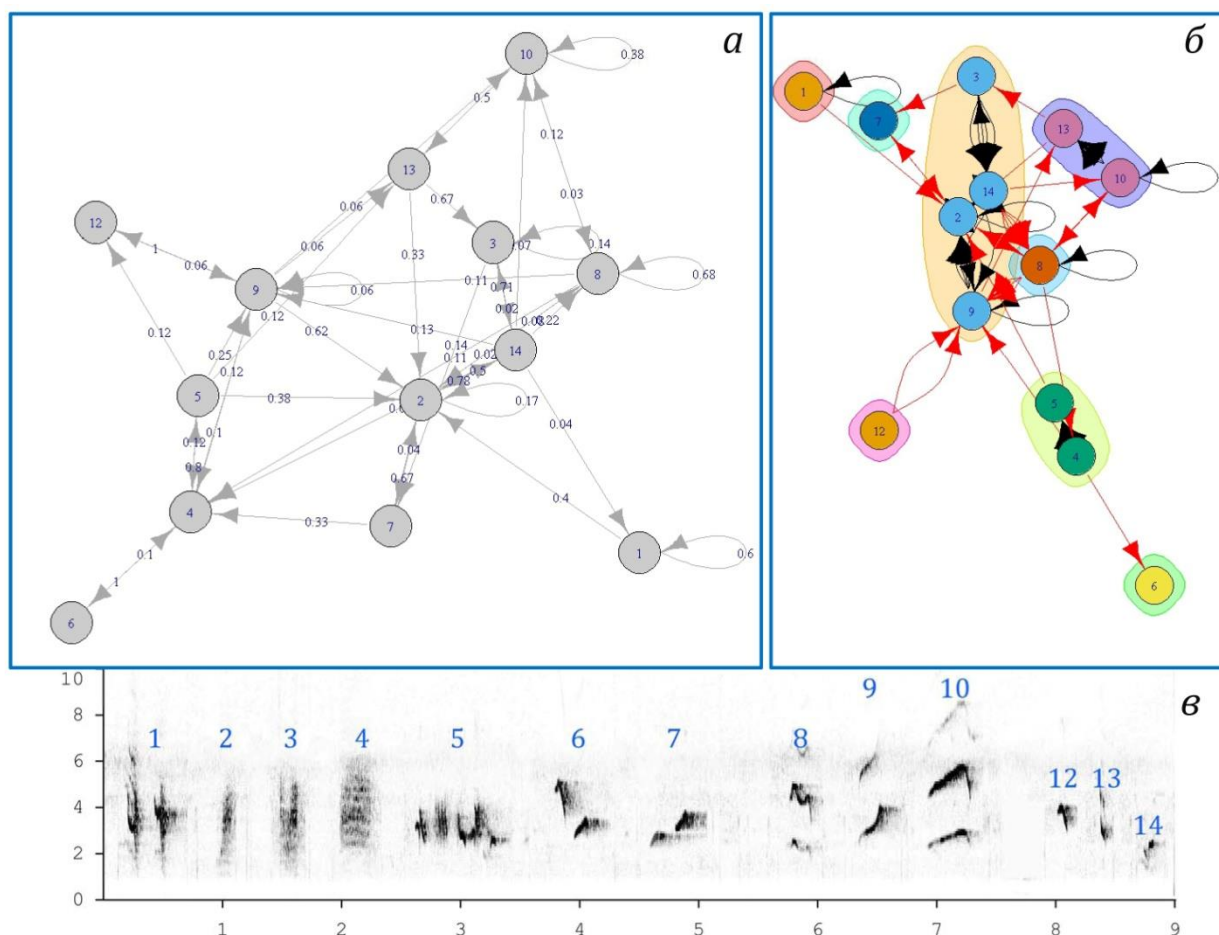


Рисунок 4.22. Репертуар одного самца серого дронго (в) и организация его пения, представленная в виде Марковской цепи первого порядка (а, приведены наблюдаемые переходные вероятности) и по методу теории графов (б). Цифры на в соответствуют цифрам (номерам типов слогов, или EP) на а и б. Составлено по фонограмме С.С. Гоголевой из Вьетнама.

Бронзовый дронго

Рекламная вокализация **бронзового дронго** *Dicrurus aeneus** обнаруживает много сходств с двумя вышеописанными видами. Репертуар этого вида также состоит из отдельных слогов (EP), по 1–3 звука в каждом (рисунок 4.23, а–б). Индивидуальные репертуары двух изученных самцов из национального парка КатТьен (Вьетнам) составили 4 и 9 типов слогов. При пении слоги разных типов чередовались либо относительно случайно (один из двух самцов), либо группировались в два кластера (второй самец).

Если говорить о ритмической организации пения, то отдельные песни здесь можно выделить только условно. По особенностям ритмической организации бронзовый дронго занимает промежуточное положение между дронго черным

(песни выделяются четко – дискретная манера пения) и серым (песни не выделяются – пение непрерывное). Иллюстрирует это рисунок 4.23, на котором показаны паузы между последовательными слогами при пении (рисунок 4.23, в), и гистограмма этих значений (рисунок 4.23, з). Видно, что этот параметр широко варьирует. Тем не менее, распределение длительностей пауз бимодальное (рисунок 4.23, з). Поэтому паузы длительностью менее 1 сек можно условно считать разделяющими слоги в составе одной «песни», а более 2 сек – отделяющие разные «песни». Однако, выделенные таким (и любым иным) способом «песни» могут считаться таковыми лишь условно: ведь нередко «песня» – это лишь один звук.

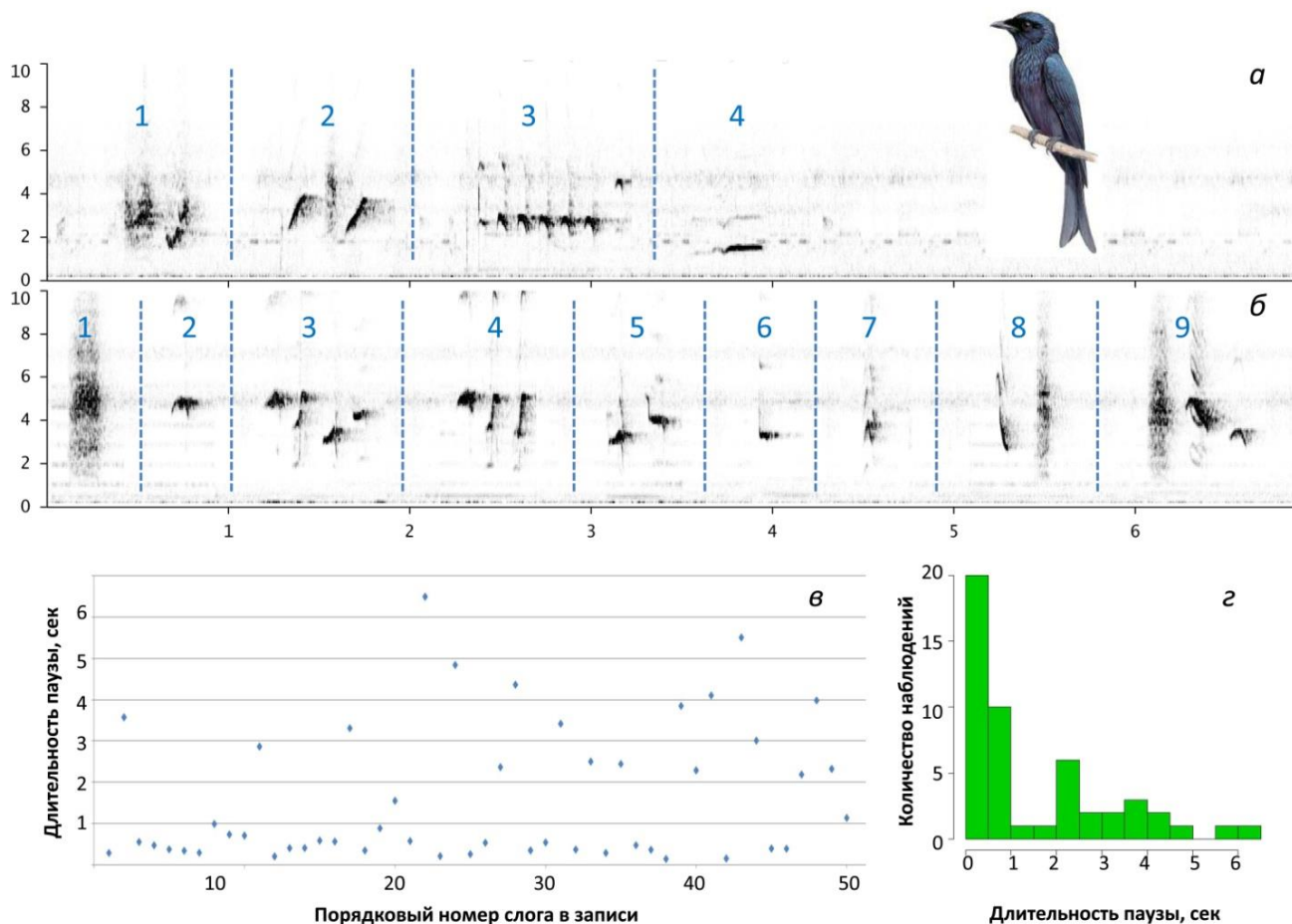


Рисунок 4.23. Индивидуальные репертуары двух самцов (*a* и *б*) бронзового дронго: цифрами показаны типы слогов (EP). Ниже, для первого из них, показаны длительности пауз между последовательными слогами при пении (*в*) и распределение (гистограмма) пауз разной длительности (*з*). Составлено по фонограммам А.В. Зиновьева (*a*, *в–з*) и С.С. Гоголевой (*б*) из национального парка КатТьен (Вьетнам).

Райский, или ракетохвостый дронго

Я проанализировал три фонограммы пения **райского дронго** *Dicrurus paradiseus** из национального парка КатТьен (Вьетнам). В пении этого вида выделяются отдельные песни (раздельная манера пения). Единица репертуара (EP) – это последовательность 1–9, чаще 3–7 звуков, обычно разных (рисунок 4.24). Она соответствует типу песни (EP). Однако, довольно характерны «сдвоенные» песни, представляющие собой исполнение подряд двух (чаще – разных) типов песен. Доля таких композиций у трех изученных особей составила 14.3%, 31.3% и 87.5%. Причем у последней из них две песни из 8-ми включали не два, а даже 6 и 7 EP.

Разнообразие репертуара не велико – всего 2, 3 и 4 типа песен у разных птиц (рисунок 4.24). Характерны серии одинаковых песен (периодическая вариативность). Каких-либо закономерности в чередовании разных типов песен мною не выявлено.

Для райского дронго, как и для некоторых других видов рода, известна вокальная мимикрия – копирование звуков других птиц. У райского дронго было выявлено не менее 32 типов «скопированных» звуков (Goodale, Kotagama, 2006a; Agnihotri et al., 2014). Заимствованные звуки чаще используются не в составе песни (я, например, их в этом типе вокализации не отметил), а при исполнении серий позывок. И копируют райские дронго обычно именно позывки других птиц, причем часто тревожные. Предполагается, что мимикрия «нужна» дронго для «межвидового общения», например – в составе смешанные стаек (Goodale, Kotagama, 2006a, b). А пение, служащее скорее для регулирования внутривидовых отношений, имитаций фактически лишено. Копирование сигналов тревоги других видов выявлено и у африканского вида – траурного дронго (Flower, 2011). А на Новой Гвинее блестящий дронго *Dicrurus bracteatus* имитирует контактные позывки новогвинейского кривоноса *Garritornis isidorei*, с которым он часто образует смешанные стайки (Bell, 1982).

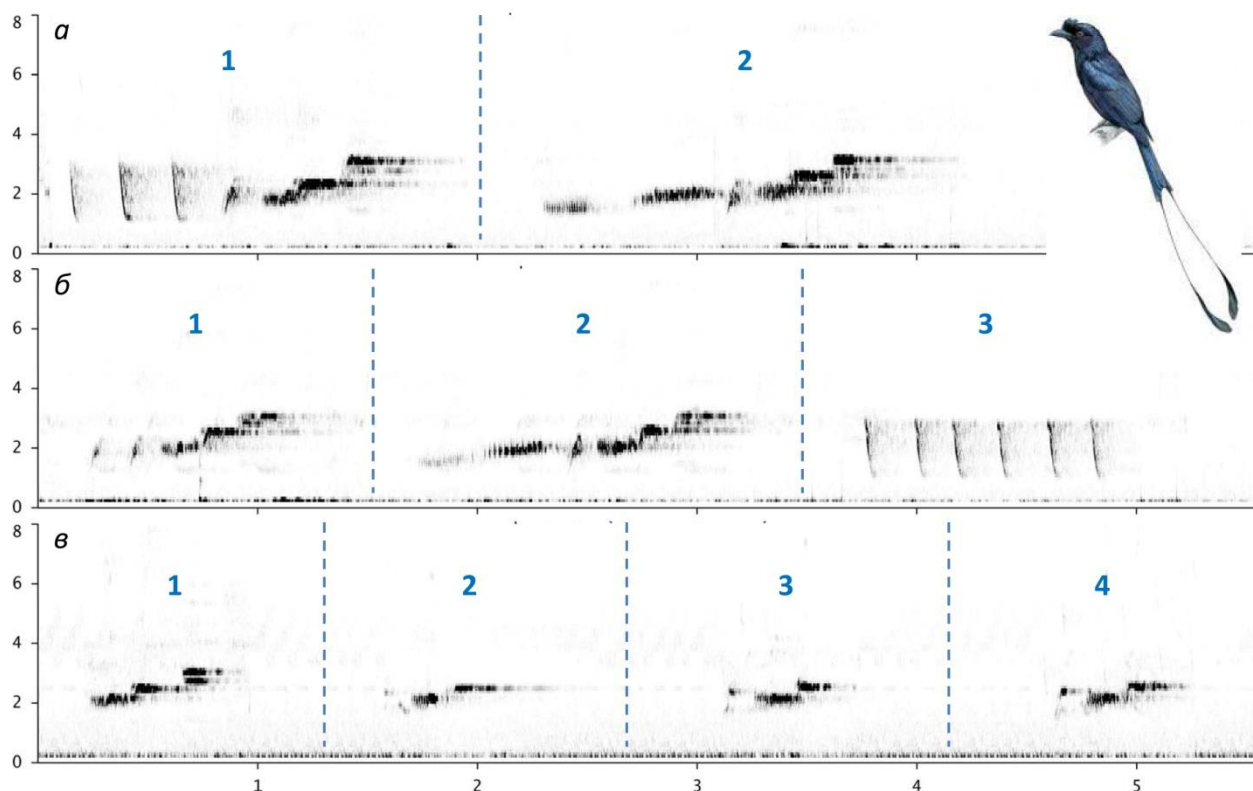


Рисунок 4.24. Индивидуальные репертуары типов песен (EP) трех самцов райского дронго. Составлено по фонограммам С.С. Гоголевой (а, б) и А.В. Зиновьева (в) из национального парка КатТьен (Вьетнам).

4.7. Сорокопуть (сем. Laniidae)

Центральный род семейства – настоящие сорокопуть *Lanius* – насчитывает 29 видов. Эти птицы распространены в Африке и Евразии. К семейству относятся также три небольших африканских рода: желтоклювые сорокопуть *Corvinella* (1 вид), сорочьи сорокопуть *Urolestes* (1 вид) и белоголовые сорокопуть *Eurocephalus* (2 вида). Вероятнее всего, вся группа имеет африканское происхождение: здесь, помимо трех эндемичных родов, живут 10 видов *Lanius*. А вторичный центр разнообразия – Юго-Восточная Азия (Панов, 2008). Характерная морфологическая особенность большинства представителей семейства (за исключением белоголовых сорокопуть) – острая вырезка (зубец) в предвершинной части надклювья. Зубец нужен для умерщвления и разделывания добычи. Все сорокопуть – активные охотники, крупные виды при случае могут

ловить мелких птиц и мышевидных грызунов. Характерна привычка накалывать добычу на ветку, либо заклинивать в развилке. Так птицам удобнее отрывать от крупной жертвы кусочки. Эта привычка привела (в эволюционном плане) к появлению кладовых, в которых сохраняются и накапливаются запасы пищи (Yosef, Pinshow, 2005). В кладовых сорокопуть запасают жертв или их остатки, наколотые на ветки одного или нескольких соседних кустарников или деревьев. Кладовые играют важную роль в жизни многих видов.

Если говорить о настоящих сорокопутах, то внутри *Lanius* определенно выделяется компактная группа серых сорокопутов. Основываясь на особенностях поведения и вокализации, Е.Н. Панов противопоставляет этих птиц всем прочим представителям рода. Наиболее яркие различия касаются вокализации, это будет проиллюстрировано ниже.

Туркестанский жулан

Туркестанский жулан *Lanius phoenicuroides* – характерный обитатель степных и полупустынных районов Средней Азии. Важнейшее требование к биотопу, будь то равнина или предгорья – наличие кустарниковых зарослей. Весной, как и у большинства других птиц, первыми на места гнездования прибывают самцы. Они занимают участки, и вокально заявляют о своем присутствии.

Рекламная вокализация характерна. Самец чередует серии позывок с эпизодами пения. Пение и позывки последовательно сменяют друг друга, и потому не могут быть разделены функционально. Длительности эпизодов пения широко варьируют, достигая 10–20 сек. Еще большей варибельности подвержены длительности секвенций позывок. Наиболее активно вокализируют холостые самцы. По моим наблюдениям в предгорьях Терской Алатау (Казахстан, май 2018), после формирования пары вокальная активность падает (см. также: Панов, 2008).

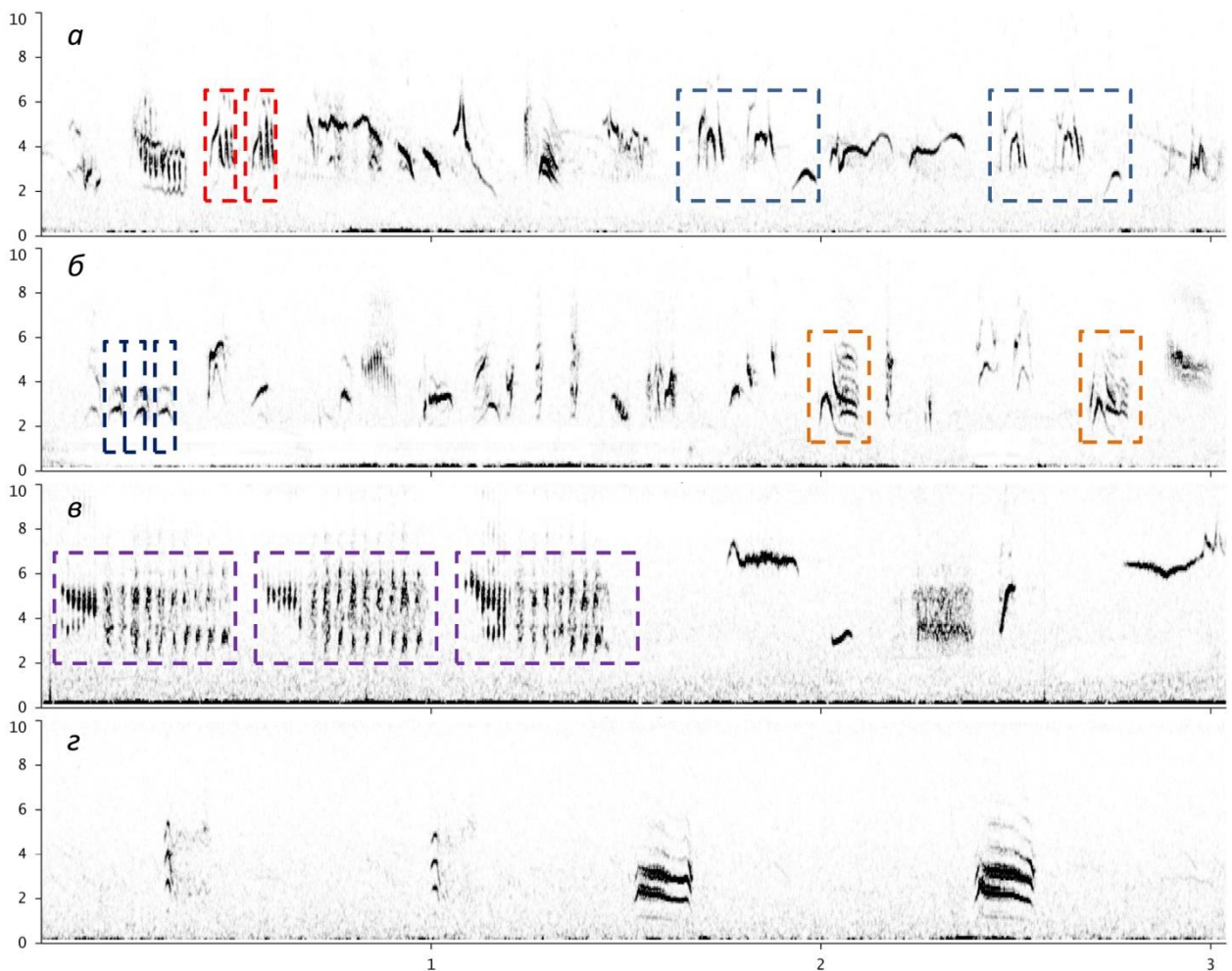


Рисунок 4.25. Фрагменты пения трех разных самцов туркестанского жулана (*а–в*) и фрагмент секвенции позывок одного из них (*г*). Для каждого из этих самцов были характерны повторы слогов/звуков (некоторые примеры показаны рамками разных цветов). По фонограммам автора из предгорий Терской Алатау (Казахстан, Алматинская обл., река Текес, май 2008).

Секвенции позывок в рекламной вокализации туркестанского жулана включают несколько (не менее двух – см. рисунок 4.25) их типов. А вот оценить количество типы звуков и/или слогов (EP), слагающих песню, мне не удалось. Я просмотрел по несколько оригинальных фонограмм трех самцов (рисунок 4.25), общей длительностью 212, 580 и 1107 сек. Большинство «песенных» звуков встречены там лишь по одному разу. Таким образом, для оценки размера репертуара и изучения организации пения требуются гораздо более длительные записи. Необходимость очень длинных фонограмм в какой-то степени иллюстрируют результаты анализа рекламной вокализации длиннохвостого сорокопута – вида со схожей структурой пения.

Длиннохвостый сорокопут

Длиннохвостый сорокопут *Lanius schach** имеет обширную область распространения, обитая на большей части Средней, Южной и Юго-восточной Азии, а также на Филиппинах и Зондских островах. На этом ареале выделяют не менее 9 подвидов (Панов, 2008; del Hoyo, Collar, 2016), внешние различия между которыми могут быть достаточно велики.

Я наблюдал и записывал вокализацию представителей двух очень близких форм – *L. s. erythronotus* (южный Казахстан и Средняя Азия) и *L. s. caniceps* (Индия). Обе – типичные обитатели культурного ландшафта, но могут, конечно, обитать и на удалении от человеческих жилищ. На юге Казахстана и в Средней Азии местного длиннохвостого сорокопута в антропогенный ландшафт притягивает древесная растительность, с которой он здесь тесно связан. Птицы живут в садах, парках, кишлаках и аулах, а также в зеленых кварталах городов. *L. s. caniceps* чуть менее «древесный». На окраине г. Муннар (Индия, штат Керала) я отмечал этих сорокопутов на чайных плантациях, но обязательно с отдельными небольшими деревьями. А в г. Харидвар (Индия, штат Уттаракханд) – по пустырям с вкраплениями древесно-кустарниковой растительности.

Мне удалось подробно проанализировать рекламную вокализацию одного самца *L. s. erythronotus*, чему способствовал большой объем фонограмм (суммарная длительность более 44 минут). Получить такой объем записей не очень просто. Дело в том, что обычно самцы этого вида не вокализируют более 10 минут подряд (чаще – всего несколько минут). Делают они это нерегулярно, а после формирования пары активность падает. В 2007 году на озере Бийликоль (южный Казахстан) мне довелось в течение 24 дней (24 мая – 16 июня) наблюдать и записывать вокализацию одиночного холостого самца. Для анализа было выбрано 14 наиболее продолжительных фонограмм (длительностью 70–509 сек каждая, медиана 165.5 сек). Только такой объем данных позволил адекватно оценить размер репертуара и описать организацию пения этого вида (Опаев, 2019).

Рекламная вокализация изученного самца включала два последовательно сменяющих друг друга (чередующихся) типа вокализаций: позывки и пение (рисунок 4.26). Например, самец сначала издавал серию позывков, затем переходил к серии песенных слогов (пению), далее вновь возвращался к позывкам, и т.д. Непрерывная последовательность песенных слогов – это эпизод пения (рисунок 4.26). Длительности серий позывков составила 3–282 с (медиана 52 с, $n=18$), а эпизодов пения – 6–202 с (медиана 67 с, $n=21$).

Репертуар позывков включал 13 их типов (на рисунке 4.26, в качестве примера, приведены только два типа). В составе одной непрерывной серии позывков все типы не использовались – максимально до 5 типов. Большинство типов позывков включали только один звук (как на рисунке 4.26), но 4 типа из 13 включали по два звука каждый.

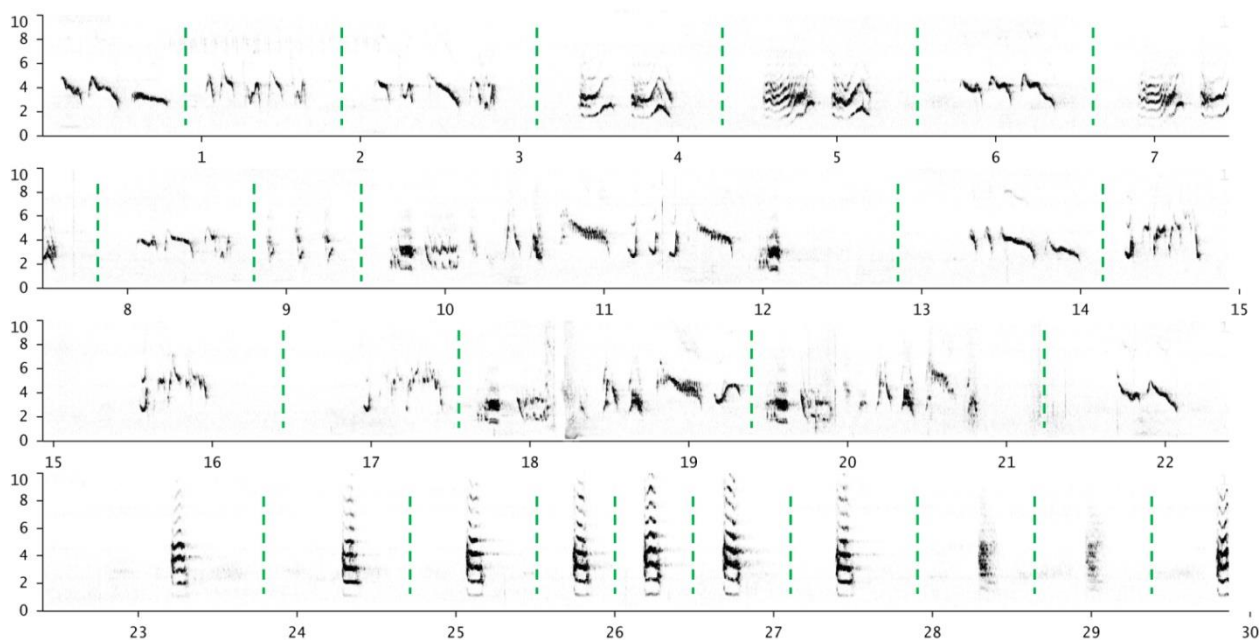


Рисунок 4.26. Фрагмент рекламной вокализации длиннохвостого сорокопута. Сначала самец пел в течение около 22 с (первые три строки), а затем перешел к исполнению последовательности позывков (в данной случае двух типов: четверная строка). Вертикальные линии разделяют разные типы слогов при пении и разные позывки. По фонограмме автора с южного берега озера Бийликоль (Жамбылская обл., Казахстан, май–июнь 2007). Из: Опаев, 2019.

Всего изучено 25 эпизодов пения. В них было 1328 песенных слогов, относящихся к 143 разным типам (=типы EP). Количество типов звуков в данном типе слоге варьировало от 1 до 12, медиана 2 ($n=143$). Известно, что длиннохвостый сорокопут охотно включает в свое пение имитации голосов других птиц (Rabor, 1936; Панов, 2008). Я специально не занимался этим вопросом, однако, по первому впечатлению, некоторые из выделенных 143 типов слогов (EP) птица могла позаимствовать от своих соседей. Отдельные слоги фокального самца напоминали фрагменты вокализаций чернолобого сорокопута *Lanius minor*, индийской иволги *Oriolus kundoo*, майны *Acridotheres tristis*, воробьев *Passer* spp., деревенской ласточки *Hirundo rustica* и южной бормотушки *Iduna rama*.

При пении песенные слоги объединялись в композиции. Я выделил 11 типов композиций. Каждая композиция объединяла 3–33 (медиана 8, $n=11$) типов слогов. Слоги одной композиции взаимно-ассоциированы во времени. Приступая к очередной композиции, самец исполняет относящиеся к ней слоги, все или большинство. А затем переходит либо к следующей композиции, либо к секвенции позывок, либо замолкает. Разные типы песенных слогов в составе данной композиции чередуются не случайно, хотя порядок их следования определен не жестко. Так, значения энтропии RE_1 , описывающей чередование слогов, варьировали в разных композициях от 0.22 до 0.54 (медиана 0.30, $n=11$). Кроме того, внутри каждой композиции можно было выделить более мелкие кластеры взаимно-ассоциированных слогов. Конкретные примеры можно найти на рисунке 4.27.

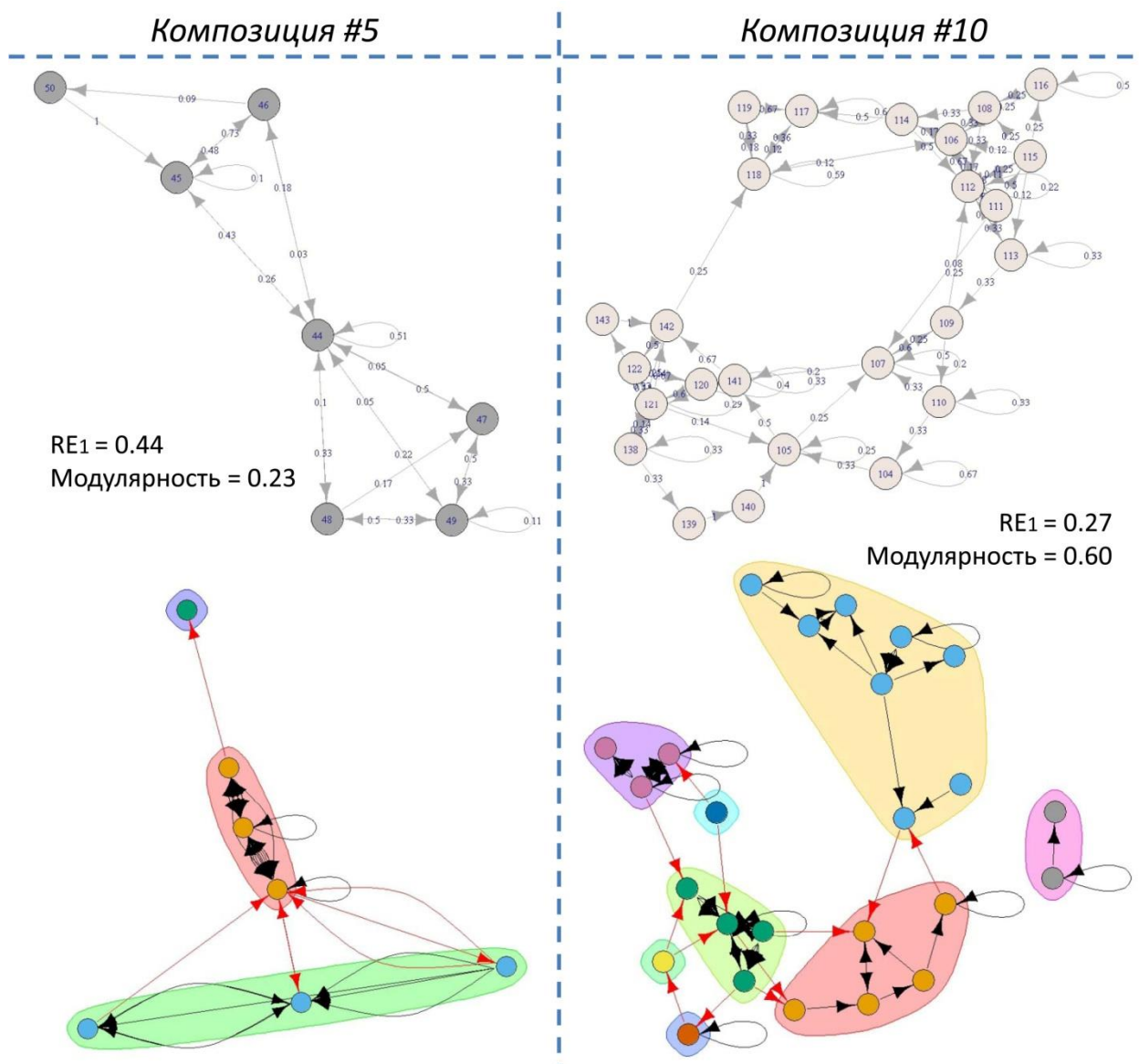


Рисунок 4.27. Чередование разных типов слогов (EP) в двух композициях самца длиннохвостого сорокопуга, показанное в виде Марковской цепи первого порядка (*вверху*, приведены наблюдаемые переходные вероятности) и по методу теории графов (*внизу*). Цифры соответствуют типам слогов. Для каждой композиции приведены значения энтропии RE₁ и модулярности Q. Составлено по фонограммам автора с южного берега озера Бийликоль (Жамбылская обл., Казахстан). Из: Опаев, 2019.

В каждом эпизоде пения было 1–6 разных композиций (медиана 2, $n=25$). Удалось выявить некоторые закономерности в чередовании композиций разных типов (рисунок 4.28), но таких правил было немного. Именно, после некоторых композиций с высокой вероятностью следовала другая, определенного типа. Переходы между такими связанными композициями показаны красными стрелками на рисунке 4.28. Свобода выбора каждой следующей композиции была

больше, нежели свобода при подборе последовательных песенных слогов в составе композиции. Действительно, значение энтропии RE_1 , характеризующее чередование разных композиций в эпизоде пения, оказалось равным 0.41. Это несколько больше, чем RE_1 для чередования типов песенных слогов внутри данной композиции (медиана RE_1 составила в этом случае 0.30).

Таким образом, пение длиннохвостого сорокопуга может быть устроено довольно сложно. Эта сложность выражается, во-первых, в обширном репертуаре слогов. А во-вторых, в некоторой упорядоченности следования разных акустических компонент (EP и композиций) друг за другом. Стоит отметить способность фокального самца к запоминанию и многократному исполнению протяженных акустических конструкций. Самая длинная из них включала последовательно исполняемые композиции #2, #3 и #4 (рисунок 4.28). Такую супер-композицию, состоящую из трех композиций, самец повторил 4 раза в разных эпизодах пения. Длительности супер-композиции составили 41–63 с (медиана 59 с, $n=4$), они включали 69–108 слогов (медиана 89.5 слогов, $n=4$). А суммарное количество типов слогов в композициях #2, #3 и #4 было 36.

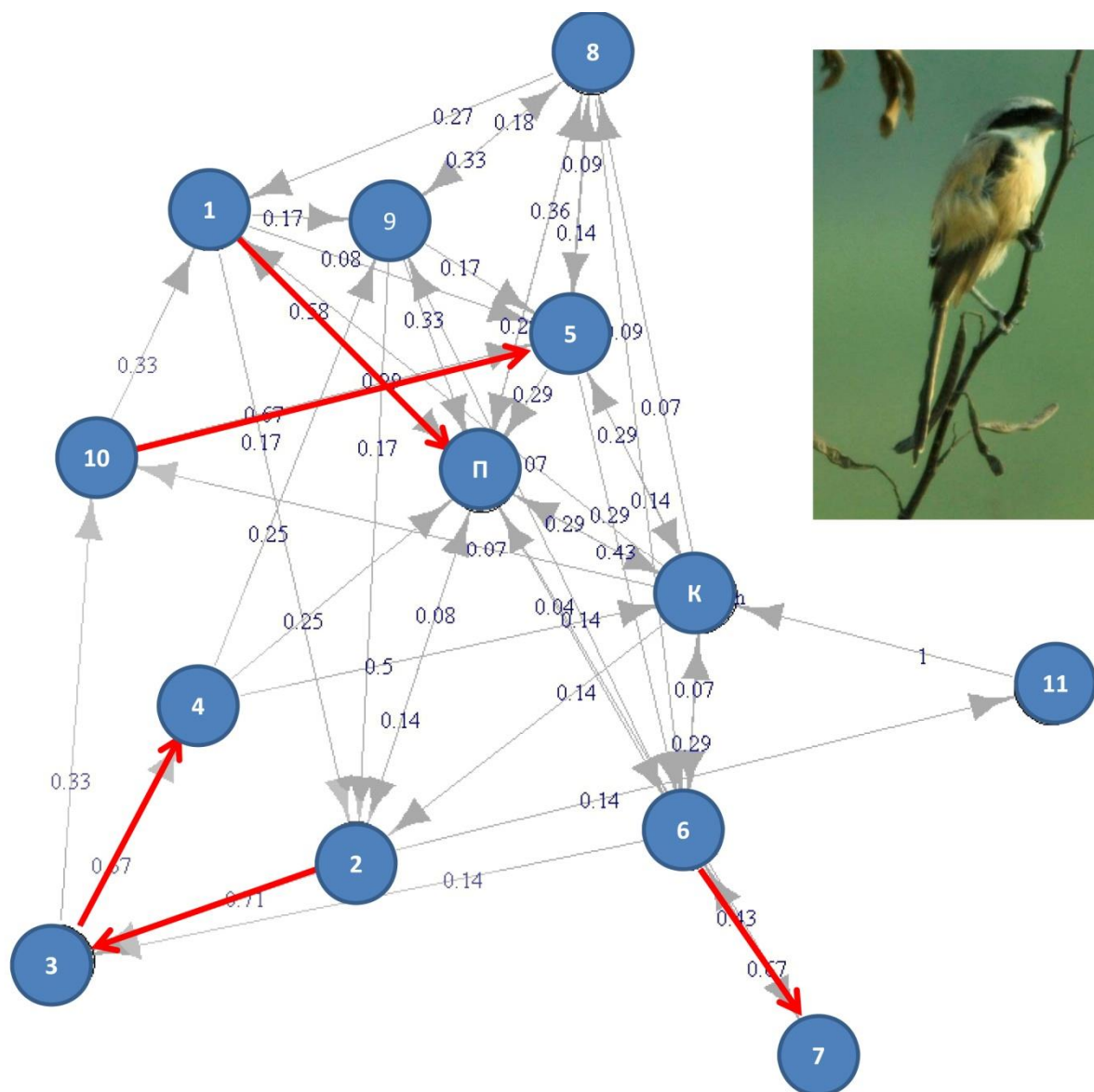


Рисунок 4.28. Чередование разных типов композиций (обозначены номерами), а также их взаимосвязи с секвенциями позывок (П) и концом эпизода пения (К) у длиннохвостого сорокопута *L. s. erythronotus*. Красными стрелками выделены переходы, наблюдавшиеся более, чем в 50% случаев. Составлено по фонограммам автора с южного берега озера Бийликоль (Жамбылская обл., Казахстан). На фото, сделанном автором на севере Индии, показан длиннохвостый сорокопут другого, но морфологически близкого подвида – *L. s. caniceps*. Из: Опаев, 2019, с изменениями.

Группа серых сорокопутов

Группа включает 7 видов крупных сорокопутов контрастной черно-белой окраски, населяющих северную Голарктику. Рекламная вокализация этих видов принципиально отличается от таковой двух описанных выше сорокопутов. Я достаточно подробно изучил два вида: **серого сорокопута** *Lanius excubitor** (Опаев, 2012) и **клинохвостого сорокопута** *Lanius sphenocercus** (Опаев, 2013). Структура и организация их пения сходна.

Для обоих характерны так называемые короткие песни (Панов, 2008) – короткие стереотипные конструкции из 1–5 звуков длительностью около 0.15–0.40 с. Обычно звуки в составе песни исполняются почти без паузы. Но у серого сорокопута в некоторых случаях могут быть ритмически разделены – как крайняя правая песня на рисунке 4.29 (короткая запись, откуда взяты эти звуки, не вошла в основной анализ). Такие конструкции, в принципе, можно считать двумя разными песнями, которые самец при пении чередовал по принципу АВАВАВ... Е.Н. Панов (2008) приводит фонограмму, на которой самец чередует таким образом даже четыре или пять типов звуков. Поэтому нельзя исключать способность серого сорокопута издавать более сложные песенные последовательности, нежели те, которые описаны ниже.

В репертуаре каждого самца имеется не менее двух типов коротких песен (рисунок 4.29), или ЕР: такого их максимальное количество в одной непрерывной фонограмме. Вероятно, индивидуальные репертуары несколько больше. При пении характерен режим периодической вариативности. Птица несколько десятков раз (максимально – 31 у *L. sphenocercus* и 58 – у *L. excubitor*) повторяет один тип песни прежде, чем перейти к следующему. Паузы между последовательными короткими песнями у обоих видов варьируют: медианы этого показателя составили 0.7–2.9 с ($n=6$ самцов двух видов).

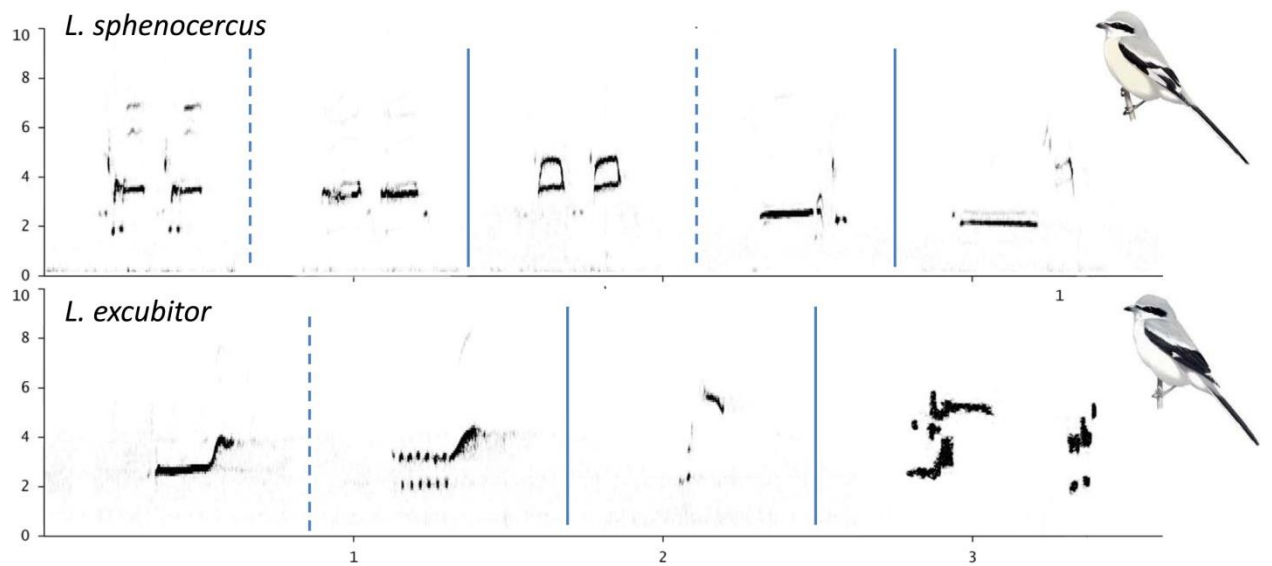


Рисунок 4.29. Примеры коротких песен (EP) сорокопутов клинохвостого (*вверху*) и серого. Песни, разделенные пунктирной линией, принадлежат одной особи; сплошной – разным птицам. По фонограммам автора из Хинганского (*вверху*) и Окского заповедников.

ГЛАВА 5

МОЛОДЫЕ И УСПЕШНЫЕ: СЛАВКОПОДОБНЫЕ ПТИЦЫ (НАДСЕМЕЙСТВО SYLVIOIDEA)

Большинство певчих воробьиных птиц мировой фауны относят к стволу *Passerida*. Среди певчих птиц, именно они доминируют на всех континентах и островах, за исключением Австралии и Южной Америки. Основные центры разнообразия этих групп локализованы в Южной Азии и Африке и Северной Америке. Большинство *Passerida*, кроме нескольких небольших групп с неясными связями, относят к одному из четырех надсемейств: (1) *Muscicapoidea* (свиристели, оляпки, мухоловки Старого Света, дрозды, пересмешники и скворцы), (2) *Sylvioidea*, (3) *Passeroidea* (коньки, трясогузки, ткачики, вьюрки, воробьи, овсянки, кардиналы, танагры, древесницы и трупиалы) и (4) *Certhioidea* (пищухи, поползни, крапивники). Систематика «славкоподобных» птиц (*Sylvioidea*) в последнее время интенсивно развивалась (Alström et al., 2006, 2013; Fregin et al., 2012). Согласно современным представлениям, к этому надсемейству относятся славки, камышевки, сверчки, пеночки, цистиколы, принии, бюльбюли, различные тимелии, белоглазки, жаворонки, ласточки и некоторые другие. Немаловажно, что именно среди *Passerida* обычны крупные роды со многими близкими видами, подчас очень сходными. Это говорит об интенсивной диверсификации в настоящее время, и, вероятно, эволюционной молодости таких групп. Особенно это справедливо по отношению к *Sylvioidea*.

5.1. Камышевки (сем. *Acrocephalidae*)

Представители семейства (54 вида) распространены в Восточном полушарии. В нашей стране, помимо собственно камышевок *Acrocephalus*, гнездятся бормотушки *Iduna*, пересмешки *Hippolais* и представитель монотипического рода – толстоклювая камышевка *Arundinax aedon*. Центральный

род – камышевки *Acrocephalus* – насчитывает 37 видов, которые встречаются почти во всех географических регионах Восточного полушария, включая некоторые удаленные острова (Иваницкий и др., 2005). Здесь я рассмотрю вокализацию компактной группы «дроздовидных камышевок», изучению которых была посвящена моя кандидатская диссертация (Опаев, 2010). Для данной работы те материалы были заново обсчитаны по применяемой здесь методике описания пения.

Комплекс «дроздовидная камышевка» включает четыре крупных широко-распространенных вида – это **дроздовидная камышевка *Acrocephalus arundinaceus**** (Европа), **восточная камышевка *Acrocephalus orientalis**** (Северная Азия), **туркестанская камышевка *Acrocephalus stentoreus**** (Южная Азия) и **австралийская камышевка *Acrocephalus australis**** (Индонезия и Австралия) (Опаев и др., 2009; Опаев, 2010; del Hoyo, Collar, 2016). Эти виды имеют преимущественно аллопатрическое распространение. Узкая зона вторичного контакта с ограниченной гибридизацией известна лишь для камышевок дроздовидной и туркестанской на юге Казахстана (Hansson et al., 2003; Опаев, 2012б). К рассматриваемой группе возможно относятся, согласно молекулярно-генетическим данным, также несколько видов крупных камышевок с островов Тихого океана (Cibois et al., 2008; Fregin et al., 2009; Saitoh et al., 2012). Между «материковыми» и «островными» камышевками имеются сходства и в вокализации (Milder, Schreider, 1989).

Наиболее типичными местообитаниями «материковых» дроздовидных камышевок (собственно дроздовидная, восточная, туркестанская и австралийская) являются заросли надводной и околоводной жестко-стебельной растительности – тростника и рогоза. Здесь самцы занимают и охраняют индивидуальные территории, где много и активно поют, заметно устроившись где-нибудь в верхней части стебля. В тростниках и рогозе обычно расположены и гнезда. Характерна факультативная полигиния. У самцов некоторых видов может быть даже до 5 самок (Ueda, 2002), но чаще – не более 2–3 (Опаев, 2008; Опаев, 2010).

Иногда для привлечения дополнительной самки самцы могут занимать вторую территорию (политерриториальная полигиния).

Манера пения четырех изученных видов – дискретная. Однако, стереотипные типы песен отсутствуют. В песне всех видов можно выделить вступление и основную часть (рисунок 5.1). Вступление – короткая серия шумовых звуков, исполняемых тише основной части. Репертуары самцов включают несколько десятков типов слогов (EP), используемых в основной части. Большинство слогов камышевок дроздовидной, восточной и австралийской состоят всего из одного типа звука, но нередко повторяемого при пении несколько раз подряд (получается гомотипическая серия одинаковых звуков – см. рисунок 5.1). Другие слоги (EP) включают 2–5 типа звуков. Такие «сложные» слоги особенно характерны и составляют большинство у туркестанской камышевки (рисунок 5.1).

Индивидуальные репертуары были таковы: у австралийской камышевки 98–102 типа слогов, в которых было задействовано 121–140 типов звуков ($n=3$ самца), у восточной 67–88 типов слогов и 99–117 типов звуков ($n=2$), у туркестанской, соответственно, 5–18 и 15–54 ($n=3$; подробный анализ пения 11 самцов этого вида см.: Опаев, Иваницкий, 2010), а у дроздовидной – 40–48 и 43–51 ($n=3$).

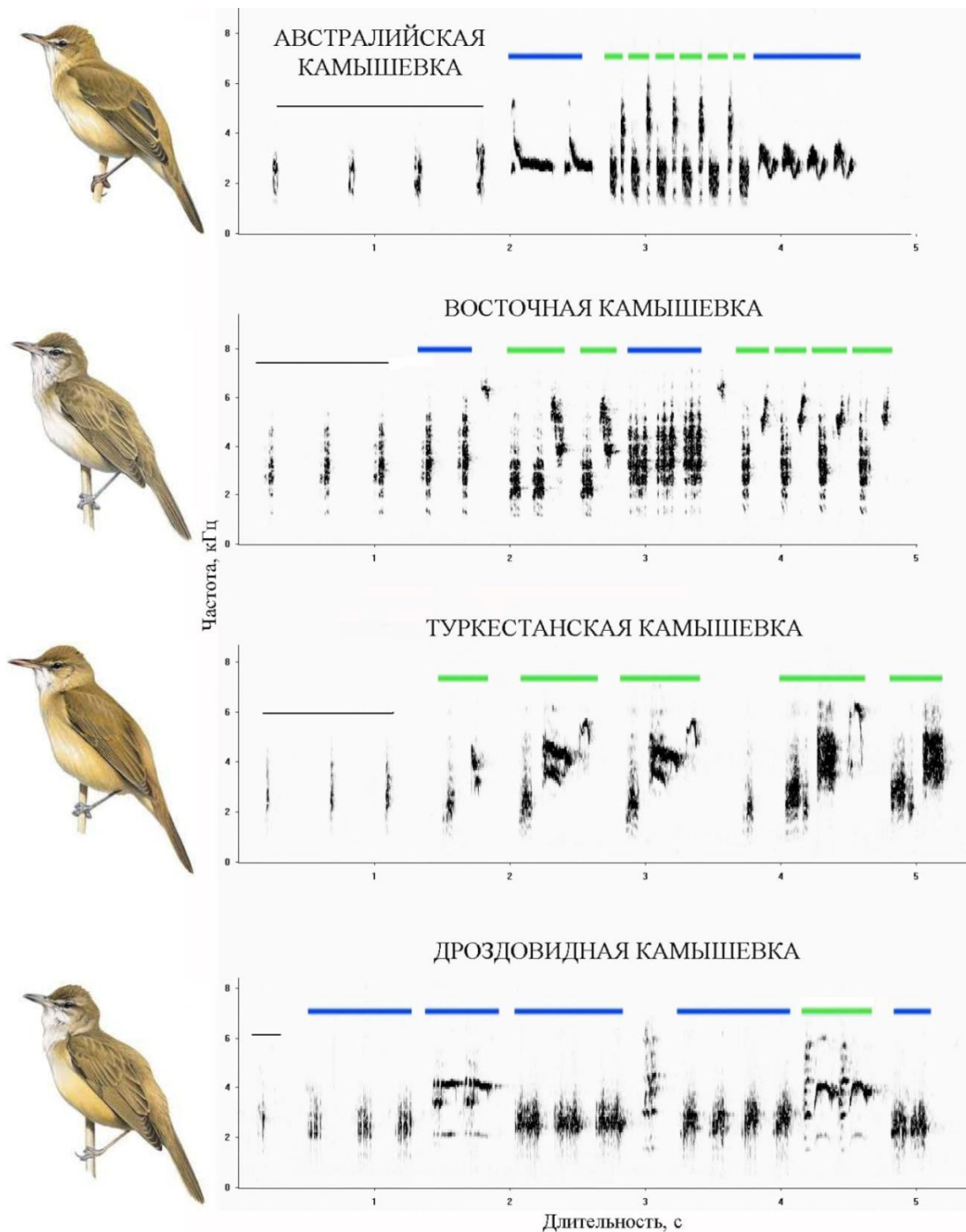


Рисунок 5.1. Примеры песен четырех видов из группы «дроздовидных камышевок». Горизонтальными линиями обозначены следующие элементы песен: тонкими черными – вступление; синими – гомотипические серии одинаковых звуков (т.е. последовательности слогов из одного звука каждый); зелеными – слоги, включающие более одного типа звука каждый. Из: Опаев, 2010, с изменениями. ЕР показаны как синим, так и зеленым цветом.

У каждого самца разные типы слогов (EP) чередуются при пении и объединяются в составе песни не случайно – значения относительной энтропии для каждого из изученных самцов приведены на рисунке 5.2.

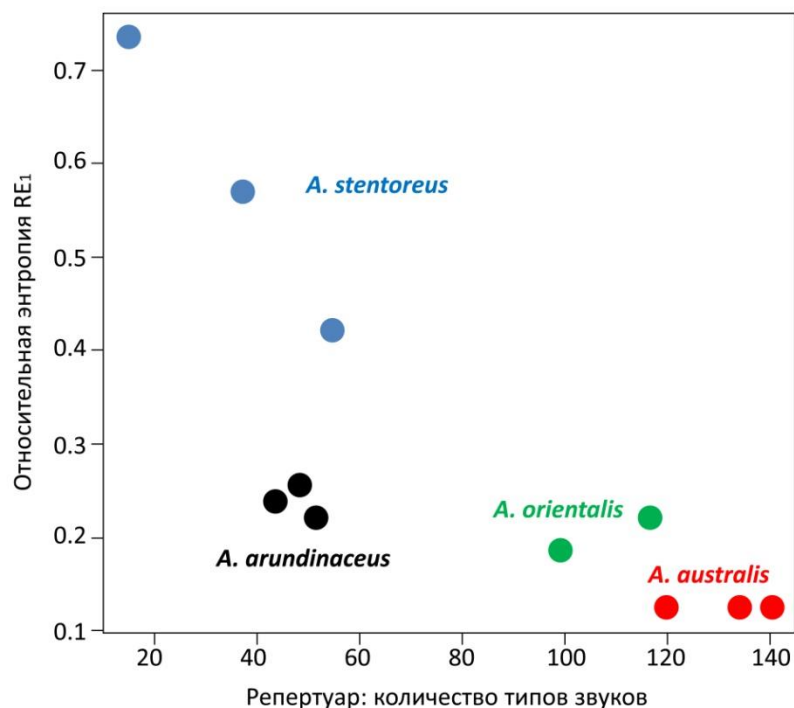


Рисунок 5.2. Размеры репертуаров (выраженные в количестве типов звуков) и значения относительно энтропии для последовательности слогов изученных самцов четырех видов из группы «дроздовидных камышевок».

Особенно низкие значения этого параметра характерны для австралийской камышевки. Поэтому у этого вида вполне можно выделять даже отдельные типы песен, хотя и не строго-стереотипные. А вот дроздовидная и туркестанские камышевки скорее импровизируют, т.е. чередуют разные слоги в большей степени случайно. Отмечу, что рисунок 5.2 прекрасно иллюстрируют, что пение даже близких сестринских видов может быть очень контрастно как по степени упорядоченности песенного цикла, так и по объему репертуаров.

Пение нескольких других видов камышевок было подробно изучено В.В. Иваницким и его группой: это камышевки тонкоклювая *A. melanopogon* (Иваницкий и др., 2008), чернобровая *A. bistrigiceps* (Иваницкий и др., 2008), индийская *A. agricola* (Иваницкий и др., 2006), садовая *A. dumetorum* (Иваницкий и др., 2009) и большеклювая *A. orinus* (Samotskaya et al., 2016). Многие черты

пения, подмеченные мною для «дроздовидных камышевок», у них тоже в той или иной степени имеются. Это, во-первых, отсутствие стереотипных типов песен (за исключением, возможно, вертлявой камышевки *A. paludicola* – Catchpole, Leisler, 1989): в качестве EP выступают слоги из одного или нескольких звуков. Во-вторых – варьирующая от вида к виду степень свободы при комбинировании разных типов EP при пении и в составе конкретной песни.

5.2. Сверчки (сем. *Locustellidae*)

К семейству относят 64 вида. В основном в Индонезии, Австралии и на Филиппинах локализованы ареалы нескольких мелких родов, занимающих, вероятно, базальное положение в семействе. Но широкая диверсификация имела место за пределами этого региона. Она представлена, во-первых, европейско-азиатской ветвью (род *Locustella* – 24 вида, центр разнообразия – Азия), и, во-вторых, – африканской (*Bradypterus* – 12 видов, населяющих Африку и Мадагаскар). Ранее некоторых азиатских *Locustella* относили к *Bradypterus*, но это не подтвердилось молекулярно-генетическими данными. Поэтому название *Bradypterus* было оставлено только за африканскими видами (Drovetski et al., 2004; Alström et al., 2011).

В данной работе я рассмотрю четыре вида *Locustella*. Сверчки – скрытные птицы кустарниковых и тростниковых зарослей. Пение большинства видов – громкое и характерное. Вокализируя, многие из них взбираются на выдающиеся травинки либо ветви – это наиболее частая ситуация, когда сверчков вообще можно увидеть. Образ жизни изучен недостаточно. Известно, что это территориальные, преимущественно моногамные птицы, хотя для некоторых видов показана факультативная полигиния (Nagata, 1986, 1988; Aebischer et al., 1996; Глущенко и др., 2015).

Рекламная вокализация таежного сверчка *Locustella fasciolata** построена из стереотипных песен. У трех изученных самцов каждая песня состояла в

среднем из 12–17 звуков, преимущественно разных. А индивидуальные репертуары включали 2–4 типа песен (рисунок 5.3). Характерна периодическая вариативность: самец повторяет данный тип песни 2–20 раз (медиана 6, для трех самцов), а потом переходит к следующему. У таежного сверчка не всегда каждый тип песни представляет собой отдельную композицию, отделенную четкой паузой от других. Четкому делению пения на отдельные песни иногда (но в меньшинстве случаев) препятствуют два обстоятельства. Во-первых, некоторые самцы издают между песнями одиночные звуки, которые как бы «соединяют» последовательные песни. Из-за этого между ними бывает сложно провести границу – подобно тому, как это имеет место у обыкновенного соловья *Luscinia luscinia* (Иваницкий и др., 2013). Во-вторых, характерны сдвоенные песни – т.е. повторение двух песен подряд, без выраженной паузы. Такие парные песни могут состоять из песен как одного (3 наблюдения), так двух разных типов (2 наблюдения). Среди трех проанализированных самцов, сдвоенные песни имелись у двух: они составили 8 и 20% от общего числа песен ($n=13$ и $n=20$, соответственно).

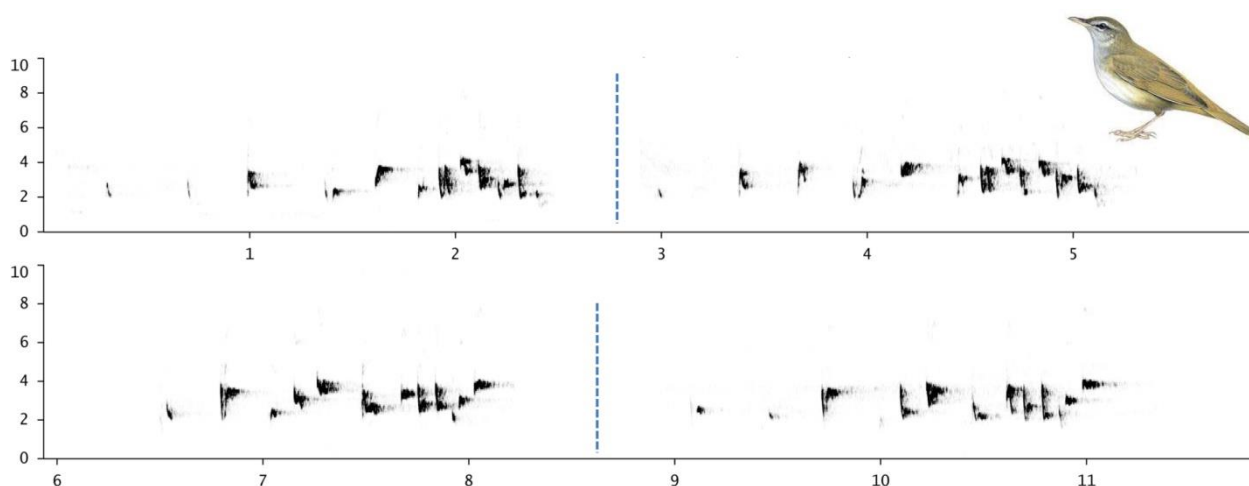


Рисунок 5.3. Четыре типа песни из репертуара одного самца таежного сверчка. По фонограмме Тома Вульфа (Tom Wulf) из Мураьевского парка (Амурская обл.).

Пение певчего сверчка *Locustella certhiola** ритмически организовано более четко. Это значит, что отдельные дискретные песни всегда хорошо выделяются, и каждая из них относится к строго определенному типу. В отличие

от таежного сверчка, у певчего почти не бывает ни единичных звуков между песнями, ни сдвоенных песен. Индивидуальные репертуары самцов включали до 3-х типов песен (1–3 в выборке из трех птиц). Песни исполняются в режиме периодической вариативности, при этом серии песен одного типа подчас довольно продолжительны. У трех проанализированных самцов они включали от 13 до 46 песен (медиана 20.5, $n=4$ серии). Сами песни характерны. Каждая состоит из 3–4 трелей, причем последовательные трели обычно контрастны по частоте – например, за высокочастотной следует низкочастотная, далее снова высокочастотная, и т.д. А каждая трель образована 3–10-кратным повторением слогов, каждый из которых включает несколько коротких импульсов (рисунок 5.4).

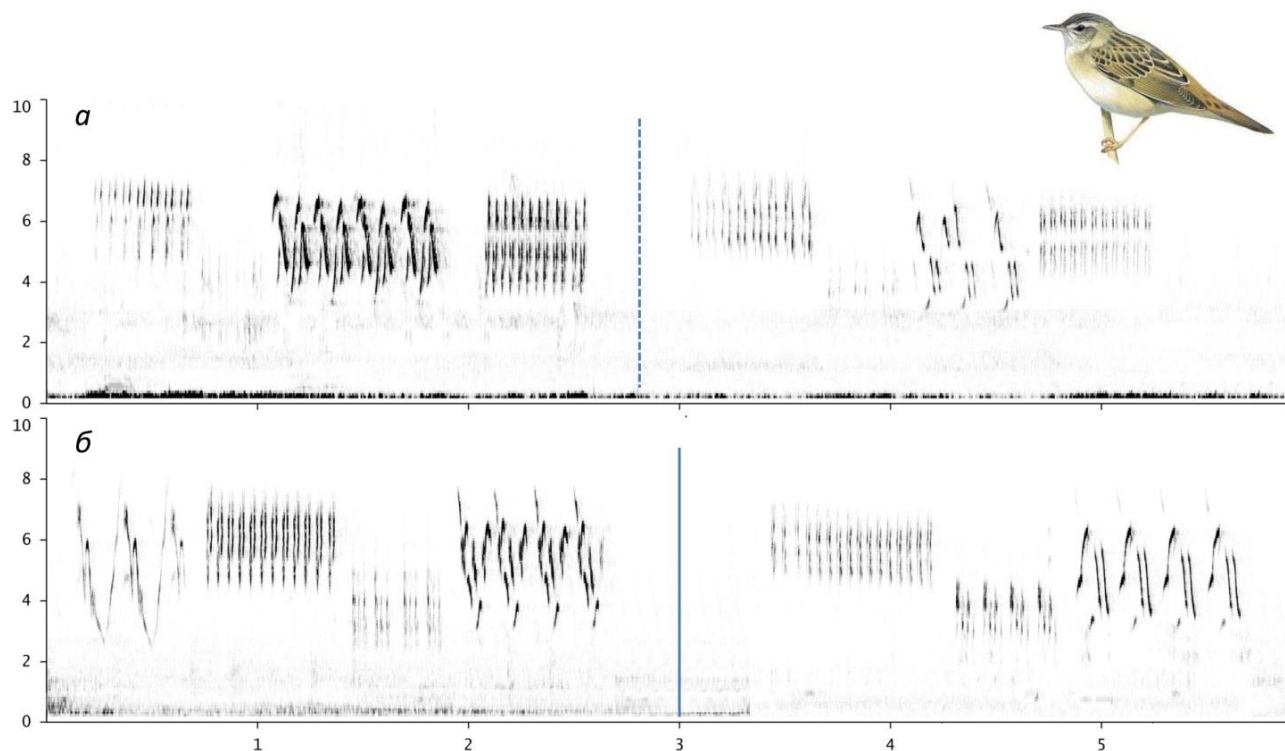


Рисунок 5.4. Песни певчего сверчка: две песни (разделены пунктиром) из репертуара одного самца (*а*) и по одной – от двух других особей (*б*: разделены сплошной линией). По фонограммам А. Ластухина (*а* и *б*, справа) из Приморского края и автора (*б*, слева) из пос. Архара (Амурская обл.).

Структура пения еще двух видов – пятнистого сверчка *Locustella lanceolata** и соловьиного сверчка *Locustella luscinioides** – очень характерна. Эти виды сходны между собой и с еще двумя европейскими – сверчками речным

L. fluviatilis и обыкновенным *L. naevia*. Их песня – это «бесконечная» последовательность («стрекотание») коротких слогов (EP) из двух импульсов каждый (рисунок 5.5). Паузы между слогами и между импульсами строго постоянны. А длительности самих песен широко варьируют. В моей небольшой выборке эти значения у пятнистого сверчка были от 2.3 до 502.2 (!) сек ($n=4$ песни двух самцов), а у соловьиного: 2.0–50.1 сек ($n=20$ песен трех самцов). Паузы между последовательными песнями составили 2.6–3.6 сек у первого вида и 0.7–13.3 сек у второго. Интересно, что наиболее длинные песни обоих видов содержали «микропаузы». К примеру, в песне пятнистого сверчка длительностью 502.2 сек можно было выделить 6 частей, разделенных «микропаузами» в 0.05–0.07 сек. Эти «микропаузы» лишь незначительно превышали типичные паузы между последовательными слогами (0.02–0.03 сек). Я отметил «микропаузы» также и у соловьиного сверчка. Не исключено, что птицы делают их для того, что нормализовать газообмен, вдохнув немного большую порцию воздуха: сверчки, вероятно, могут получать кислород и во время стрекотания, делая «минивдохи».

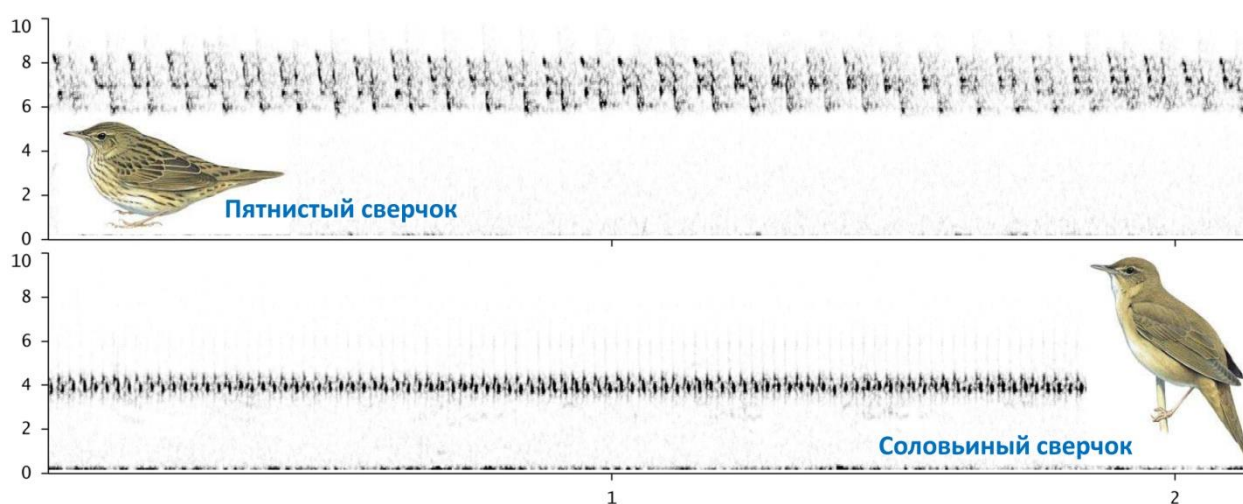


Рисунок 5.5. Фрагменты «бесконечных» песен пятнистого и соловьиного сверчков. По фонограммам автора из Хинганского заповедника (вверху) и из Ростовской области.

Таким образом, уровень различий в вокализации между сверчками таежным и певчим, с одной стороны, и пятнистым и соловьиным значителен. Недавно

отличия сверчков таежного, певчего и еще 4 видов (*L. ochotensis*, *L. pleskei*, *L. amnicola* и *L. pryeri*) от прочих *Locustella* были выявлены не только в вокализации, но также по молекулярно-генетическим и другими признакам, что позволило выделить эти 6 видов в род *Helopsaltes* (Alström et al., 2018).

Один из экзотических представителей семейства – австралийский бурый жаворонковый певун *Cinclorhamphus (Megalurus) cruralis* – также имеет простую короткую песню: один тип у каждого самца (Magrath et al., 2003).

5.3. Бюльбюли (сем. *Rusnonotidae*)

Бюльбюли (158 видов: del Нoyo, Collar, 2016) – птицы преимущественно тропического и субтропического пояса. Обитают в Азии и Индонезии (здесь живет примерно половина видов) и в Африке. Считается, что азиатский центр разнообразия вторичен, а группа в целом имеет африканское происхождение (Коблик, 2001). Это мелкие и средних размеров птицы, связанные с древесно-кустарниковой растительностью. В диете ряда видов, особенно азиатских, наряду с членистоногими важное место занимают плоды: многие высоко специализированы именно к этому корму (Калякин, 2007). Доминирующая социальная система – территориальная моногамия. Но некоторые виды весьма «компанейские» – они не только держатся стайками в негнездовой период, но и гнездятся полукOLONиально.

Пение некоторых видов приятно на слух (по-арабски «бюль-бюль» означает «соловей»: Коблик, 2001). В наибольшей степени это относится к центральному роду *Rusnonotus*. В тоже время, у некоторых видов «типичное» пение выделить не удастся: их рекламная вокализация построена из одиночных коротких звуков типа позывок (например – рассмотренный ниже горный бюльбюль).

Горные бюльбюли: *Hemixos*, *Ixos*, *Hypsipetes*

Ранее целый ряд видов бюльбюлей рассматривали в составе единого рода *Hypsipetes*. Сейчас выделяют не менее 8 разных родов – *Tricholestes* (1 вид), *Iole* (4 вида), *Hemixos* (4 вида), *Ixos* (5 видов), *Hypsipetes* (15 видов), *Acritillas* (1 вид), *Thapsimillas* (8 видов) и *Cerasophila* (1 вид) (del Hoyo, Collar, 2016). Из рода *Hypsipetes* (в его «новой» трактовке) нередко выделяют также род *Microscelis* (о систематике группы см.: Dickinson, Gregory, 2002). В данной работе я рассматриваю три вида из разных родов: *Hemixos*, *Ixos* и *Hypsipetes* s.s (без *Microscelis*). Многие, хотя и не все, – обитатели горных лесов, чем и обусловлено название подраздела. Бюльбюли *Ixos* и *Hypsipetes* являются сестринскими группами, а вот *Hemixos* хоть и родственники им, но более дальние (см.: Shakuя, Shelnon, 2017).

Я проанализировал лишь одну запись пения **рыжеухого бюльбюля *Hemixos flavala****. Манера пения этой особи – непрерывная (рисунок 5.6), отдельные песни четко выделить не удастся. А единицы репертуара (ЕР) выделяются четко. Все ЕР можно разделить на две группы – позывки из 1–2 звуков (типы 1–3 на рисунке 5.6) и более длительные и разнообразные «песни» (4–7 на рисунке 5.6). Количество ЕР на изученной фонограмме – 7 типов. При чередовании разных типов ЕР преобладала непрерывная вариативность.

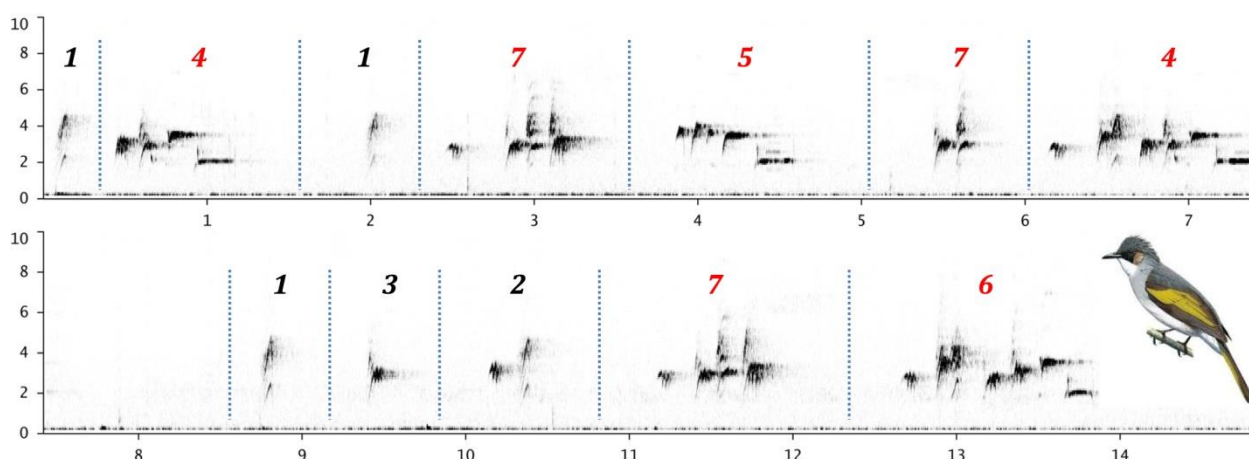


Рисунок 5.6. Фрагмент непрерывной фонограммы рыжеухого бюльбюля. Вертикальные линии разделяют разные единицы репертуара – позывки (черный номера, 1–3) и «песни» (красные номера, 4–7). По фонограмме С.С. Гоголевой из Вьетнама.

В вокализации **горного, или зеленокрылого бюльбюля** *Ixos mclellandii** (рисунок 5.7) песня как таковая вообще отсутствует. В начале сезона гнездования (вторая половина апреля 2014 г.) в субтропических горах китайской провинции Хунань эти птицы часто держались стайками. Но отдельные особи уже начинали занимать индивидуальные участки. Обозначая их, они вокализировали в одиночестве в верхней части кроны дерева. Такая спонтанная вокализация представляла собой серию отдельных звуков, которые можно считать позывками (EP). Тем не менее, функционально это аналог обычной рекламной песни – подобно тому, как это наблюдается, по моим наблюдениям, у «не поющих» (лишенных типичной песни) самцов полевого воробья *Passer montanus*, белой трясогузки *Motacilla alba* и серой мухоловки *Muscicapa striata* (эти три вида не рассматриваются в работе).



Рисунок 5.7. Горный бюльбюль. Фото автора.

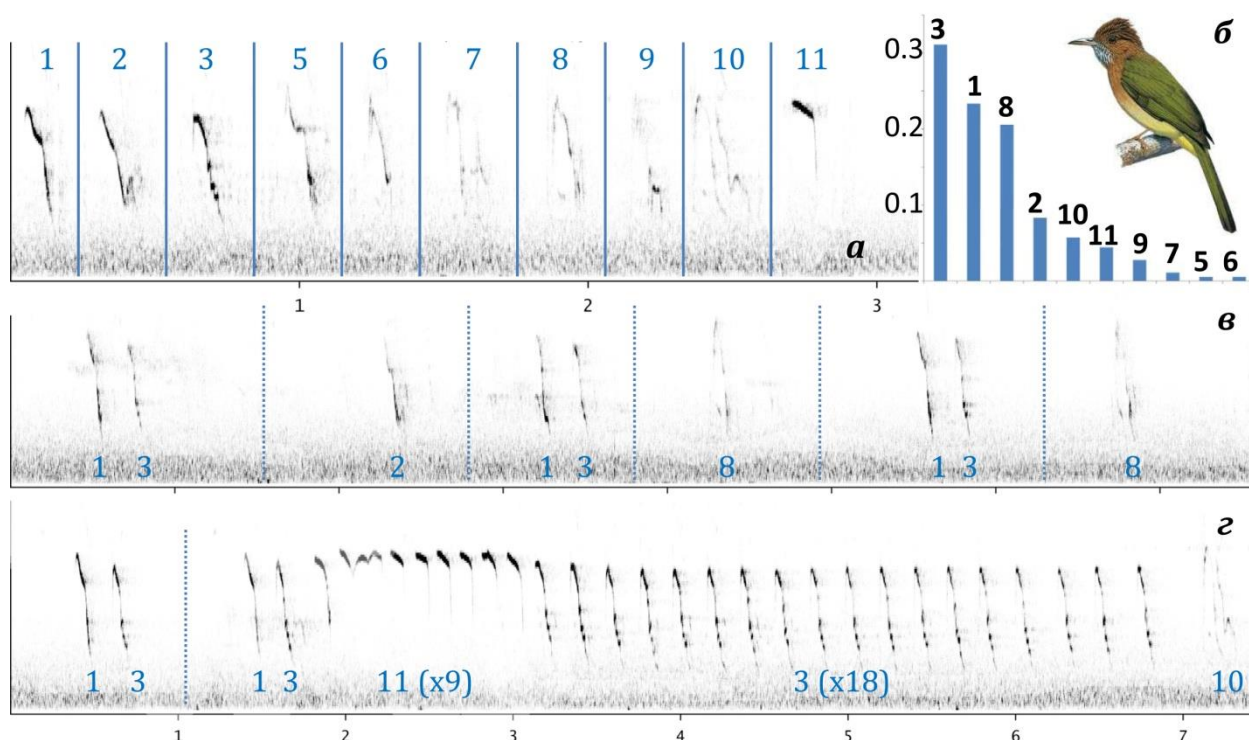


Рисунок 5.8. Элементы спонтанной вокализации одного самца горного бьюльбюля. Показан каталог типов позывок (*а*) и относительные частоты (%) их встречаемости (*б*). Также приведены два непрерывных фрагмента вокализации (*в–г*). Номерами обозначены типы позывок; вертикальными сплошными линиями (*а*) разделены отдельные типы позывок, а пунктирными (*в–г*) – разные «песни». По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай).

Итак, спонтанная (рекламная) вокализация горного бьюльбюля представляет собой серию позывок (EP). Они издаются поодиночке, либо объединяются в короткие серии – «песни» (рисунок 5.8). В репертуаре двух из трех изученных самцов было 10 и 11 типов позывок (рисунок 5.8), а у еще одного – один тип. Издавание однотипных звуков, однако, более характерно не для спонтанного «пения», а для вокализации в присутствии конспецификов (например, в стайке). Четкой упорядоченности в следовании разных типов позывок друг за другом выявить не удалось. Но 3–4 типа позывок (из 10–11) составляли абсолютное большинство и встречались много чаще других (рисунок 5.8, *б*). Кроме того, наблюдалось объединение 2–3 разных типов позывок: такова, например, очень характерная для вида комбинация «1+3» на рисунке 5.8, *в–г*. В исключительных случаях самцы издавали более продолжительные «песни» из нескольких десятков позывок (рисунок 5.8, *г*).

Черный бюльбюль *Hypsipetes leucocephalus** относится к морфологически компактной группе бюльбюлей. Распространение их примечательно. С одной стороны, они встречаются в Южной и Юго-Восточной Азии (*H. leucocephalus*, *H. ganeesa*), а с другой – на Мадагаскаре (*H. madagascariensis*), Сейшельских (*H. crassirostris*), Маскаренских (*H. borbonicus*, *H. olivaceus*) и Коморских (*H. parvirostris*, *H. moheliensis*) островах. К этой же группе, вероятно, относится южно-азиатский белоглазый бюльбюль *Cerasophila (Hypsipetes) thompsoni* (Shakya, Shelton, 2017). В большинстве своем это полностью черные или темные птицы с красными или красноватыми клювом и ногами. Белоглазый бюльбюль имеет контрастную белую голову. Такой же паттерн окраски характерен для номинальной формы черного бюльбюля, в отличие от всех прочих подвигов этого вида (рисунок 5.9).



Рисунок 5.9. Черный бюльбюль – темный подвид *H. l. psaroides* (север Индии) и белоголовый *H. l. leucocephalus* (Китай). Фото автора.

В китайском заповеднике Хупиньшань такие «белоголовые» черные бюльбюли не представляют редкости в горных лесах на высотах около 500–1000 м.н.у.м. Во второй половине апреля 2014 г., когда я наблюдал за ними, самцы активно пели. Вокализируя, они присаживались на выступающие вершины растущих среди преимущественно лиственного леса хвойных деревьев – куннигамий *Cunninghamia lanceolata*. С одного места порой можно было слышать

2–3 птиц: медианное минимальное расстояние до ближайшего соседа составило 110 м (40–160 м, $n=5$). Нередко можно было видеть и погони птиц друг за другом, обычно в верхних частях крон.

Репертуары трех изученных самцов показаны на рисунке 5.10. Все единицы репертуара распадаются на три группы – это песни длинные и короткие, и позывки. Длинные песни (литерой «Д» на рисунке 5.10 обозначены их короткие фрагменты) – это последовательности из 3–6 типов звуков, которые многократно чередуются. Число таких повторений (по принципу АВСАВСАВС...) варьирует от случая к случаю. Так, у одного самца (его репертуара см. рисунок 5.10, *a*), исполнявшего длинные песни наиболее часто, их длительности варьировали от 0.1 до 21.8 сек (медиана 3.0 сек, $n=58$) и содержали 1–67 (медиана 9, $n=58$) звуков. В некоторых случаях, когда самец непрерывно вокализировал в течение 1–2 минут, провести границу между последовательными длинными песнями можно было лишь условно.

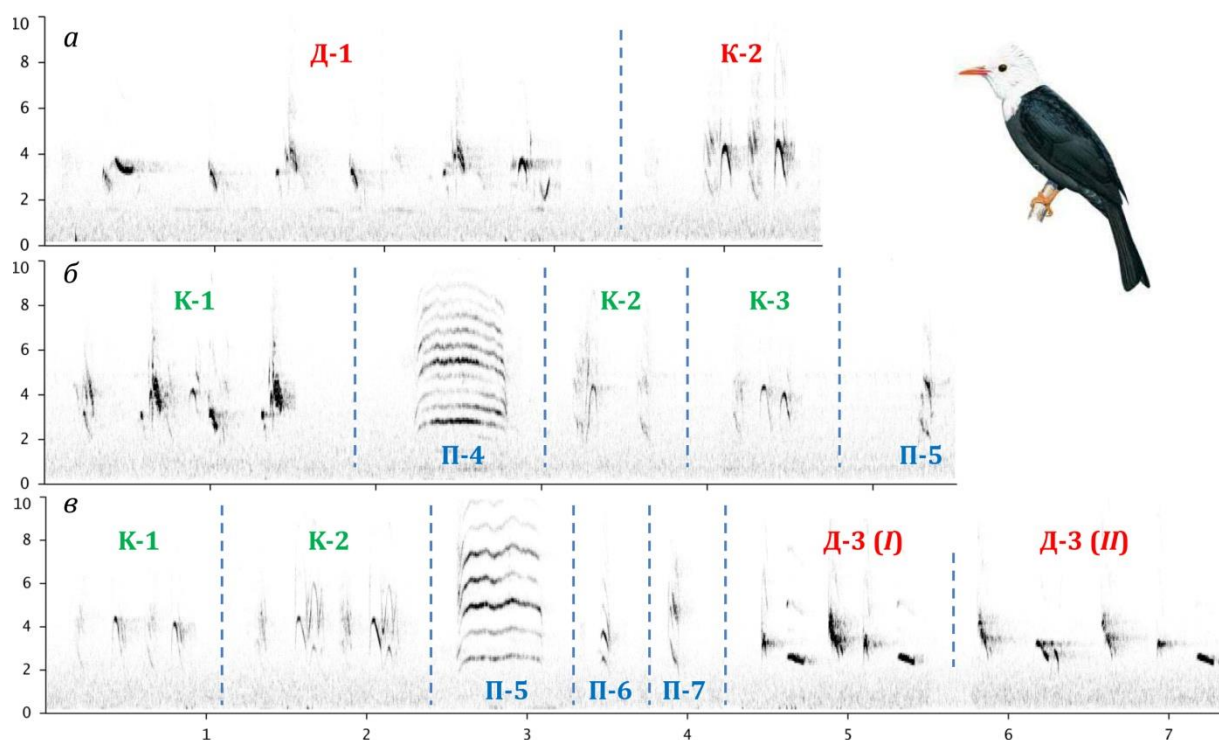


Рисунок 5.10. Каталоги трех самцов черного бьюльбюля (*a–в*). Буквы перед номерами означают тип единицы репертуара (ЕР): Д – длинные песни, К – короткие песни, П – позывки (для варианта Д-3 на нижней спектрограмме приведено два варианта – *I* и *II*). По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай).

Короткие песни более однообразны («К» на рисунке 5.10: короткие песни, в отличие от длинных, показаны полностью). Это конструкции из 3–6 (чаще всего – 4) звуков 2-х, реже – 3-х типов. Последовательные песни всегда отделены друг от друга выраженными паузами – это дискретная манера пения. В репертуарах изученных самцов выявлено 1–2 типа коротких песен.

Позывки состоят из одного звука. Выделяется очень характерный для черного бьюльбюля протяжный «стонущий» звук (П4 на рисунке 5.10, б, и П5 на рисунке 5.10, в). Такой же звук очень характерен для северо-индийского подвида *H. l. psaroides* (Martens, Eck, 1995). Прочие несколько типов позывок – это короткие широкополосные звуки (рисунок 5.10).

Черные бьюльбюли обычно чередуют серии разных вокализаций – длинных и коротких песен и позывок. К примеру, сначала птица несколько минут издает короткие песни, потом переходит к длинным, а затем к серии позывок (последовательность может меняться). Это иллюстрирует рисунок 5.11, где показана организация пения одного самца. Анализ песенной последовательности с использованием метода теории графов показал, что разные типы ЕР группировались согласно их структурному сходству: в первом кластере оказались оба типа коротких песен, во втором – 3 типа позывок, а длинные песни составили третий кластер.

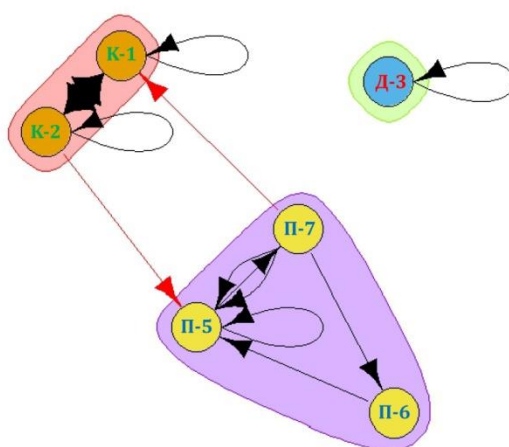


Рисунок 5.11. Организация пения одного самца черного бьюльбюля, проанализированная методом теории графов. Номера и типы единиц репертуара (К-1, Д3 и т.д.) соответствуют изображенным на рисунке 5.10, в (Д – длинные песни, К – короткие песни, П – позывки). Составлено по фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай).

Не исключено, что длинные песни маркируют увеличение уровня возбуждения самца. Так, я отмечал длинные песни, во-первых, при перелетах бюльбюля с вершины на вершину (своего рода короткий токовой полет): самец обычно начинал петь еще в воздухе, а заканчивал на присаде. А, во-вторых, при взаимодействии двух самцов (1 наблюдение).

Таким образом, рекламная вокализация всех трех проанализированных видов «горных бюльбюлей» имеет определенные сходства. Во-первых, это склонность к непрерывной манере пения. Во-вторых – абсолютная условность границы между позывками и песнями в данном случае. По большому счету, я употреблял здесь термин «позывка» лишь для того, чтобы обозначить единицы репертуара (EP), состоящие всего из 1–2 звуков. Именно такие EP составляют рекламную вокализацию горного бюльбюля, играя также заметную роль у бюльбюлей рыжеухого и черного.

Вьюрковый бюльбюль *Spizixos semitorques**

Это один из двух видов рода *Spizixos*, распространенного в Южном Китае и на севере Индокитая. Характерен необычный для бюльбюлей короткий и довольно высокий клюв (рисунок 5.12). В заповеднике Хупиньшань (Китай) вьюрковый бюльбюль очень обычен, он встречается по опушечным местообитаниям от субтропических предгорий до высоты 1800 м.н.у.м.



Рисунок 5.12. Вьюрковый бюльбюль. Фото автора.

Для выюркового бюльбюля характерна дискретная манера пения – песни длительностью 1.1–1.5 сек разделены паузами 3.7–7.2 сек (приведены пределы изменчивости медиан для 3 самцов). Впрочем, в двух случаях я слышал (но не записал) практически непрерывное («возбужденное») пение этого вида при взаимодействии двух птиц – предположительно, самцов. Сама песня представляет собой «рыхлую» серию частотно-модулированных посылок, обычно разных. Репертуары самцов включали 1–2 типа песен (рисунок 5.13), а при пении преобладал режим периодической вариативности.

У одного самца из трех проанализированных внутри типов песен можно было выделить подтипы (рисунок 5.13, в–г): более редкий подтип получался добавлением одного или нескольких звуков к обычному подтипу (подробнее см. рисунок 5.13, в–г).

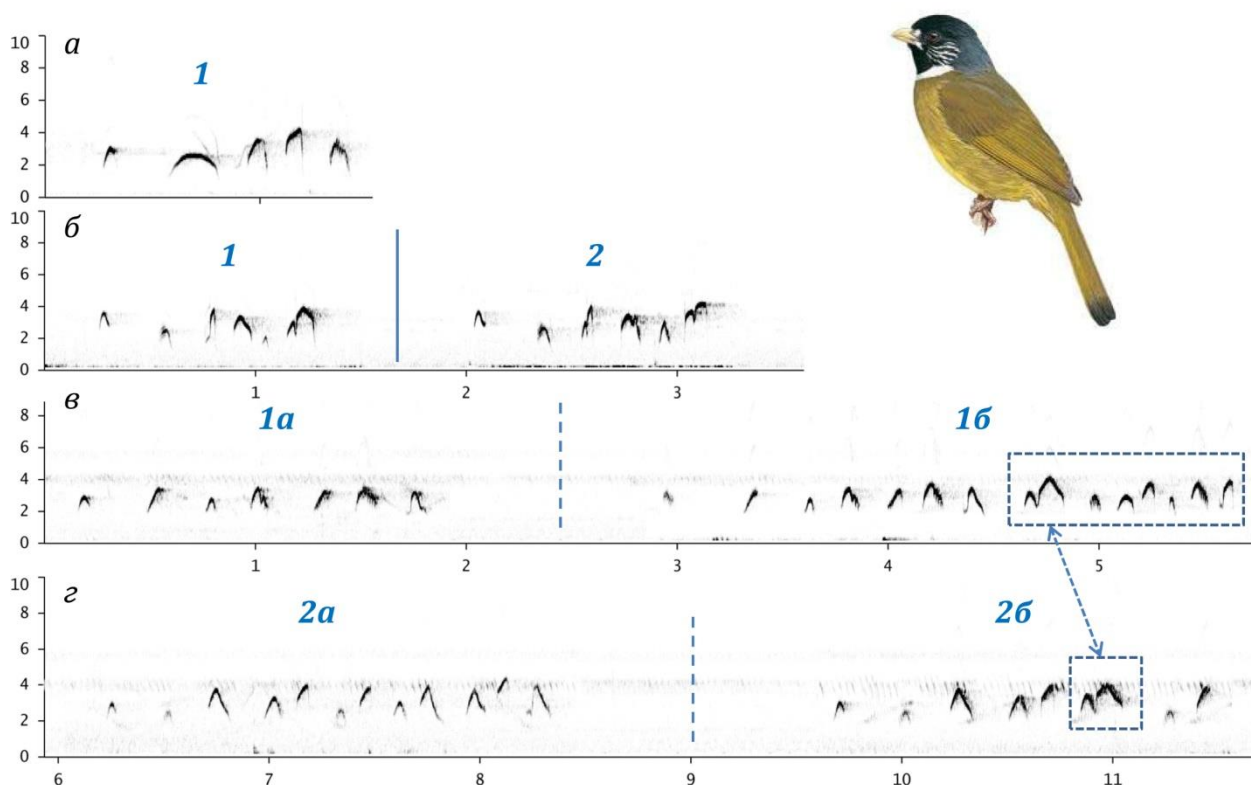


Рисунок 5.13. Каталоги песен (EP) 3-х самцов выюркового бюльбюля, записанных в 2014 (а), 2016 (б) и 2012 (в–г) гг. Типы песен обозначены цифрами, а подтипы (у одного самца) – буквами. Исполняя более редкие подтипы (1б и 2б), этот самец прибавлял к обычному подтипу (1а или 2а) один или несколько звуков: такие «добавленные» звуки выделены рамками. Любопытно, что «добавленный» звук подтипа 2б и первый из «добавленных» звуков подтипа 2а – одинаковы (соединены стрелкой). По фонограммам автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай).

Настоящие бюльбюли *Pycnonotus*

Род включает 41 вид из Африки и Азии. Некоторые индонезийские и азиатские виды, ранее относимые к *Pycnonotus*, теперь выделены в отдельные роды – *Euptilotus* (1 вид), *Microtarsus* (1 вид), *Brachypodius* (3 вида) и *Poliolophus* (1 вид). В природе многие виды держатся открыто, что, вкупе с яркой окраской и часто слышимой песней, делают этих птиц хорошо заметными. Это оседлые либо кочующие моногамные виды с редуцированной или вообще отсутствующей территориальностью – во время гнездования участки разных пар широко перекрываются (Lambert, 1989; Peh, Ong, 2002). Соседние пары часто селятся поблизости друг от друга – полуколониально. С этим связаны, вероятно, частые внебрачные копуляции (Aslan et al., 2017).

Краснощекий бюльбюль *Pycnonotus jocosus** (рисунок 5.14, в) – характерная птица опушечных местообитаний Юго-восточной Азии, встречающаяся чаще в среднегорье. Охотно селится и в антропогенном ландшафте. Я наблюдал за этими птицами в индийском городе Муннар (штат Керала) на высоте около 1500 м.н.у.м. Здесь они встречались по его окраинам и окружающим городок чайным плантациям. Красивая внешность и приятная песня, послужили, вероятно, причиной интродукции этой популярной клеточной птицы за предел исконного ареала. Свободноживущие популяции этого вида давно существуют, например, в восточной Австралии, во Флориде и Калифорнии, а также на Гавайских островах (Carleton, Owre, 1975; van Riper et al., 1979). А сейчас – еще и в некоторых местах южной Европы и Ближнего Востока (del Hooy, Collar, 2016).



Рисунок 5.14. Бюльбюли китайский (а), бурогрудый (б), краснощекий (в), гималайский (з) и красногузый (д). Фото автора из Китая (а–б), южной (в) и северной (з–д) Индии.

На окраине г. Муннар в конце февраля 2011 г. краснощекие бюльбюли держались в основном парами. Рано утром, в сумерках, одиночные самцы пели на индивидуальных участках, но часто лишь в нескольких десятках метрах друг от друга. Позже, когда всходило солнце, птиц чаще можно было видеть подвое – у самки более короткий хохолок. Члены разных пар встречались друг с другом на проводах линии электропередач, в нейтральной зоне, где у них был своего рода «клуб». Хотя здесь могло держаться несколько птиц, отдельные пары идентифицировались довольно хорошо, так как члены их сидели близко друг к другу, а перемещения были синхронизированы. В «клубах» бюльбюли проводили значительную часть светлого времени. Таким образом, участки соседних пар широко перекрывались, а явных территориальных конфликтов я вообще не отметил. Типичное пение самцов чаще всего (но не только) я отмечал в предрассветных сумерках, на индивидуальных участках. А в «клубах», при «общении» самца и самки или нескольких разных птиц, птицы обычно издавали серии позывок. В данной работе анализируются только две фонограммы типичного пения.

Пение – дискретное. Единицы репертуара (EP) – это комбинации из 6–7 разных тоновых звуков, длительность EP: 0.7–0.8 сек (рисунок 5.15). Выявлено 21 и 6 типов EP у двух самцов; в литературе также отмечается, что пение этого вида – разнообразное (Kamtaeja et al., 2012). Одна песня включает чаще один EP, но нередко – несколько, обычно 2, максимально – до 11 (пример: последняя песня на верхней фонограмме на рисунке 5.15, состоящая из двух EP – 6 и 9). Бывает, что данный EP представлен в песне не целиком, а фрагментом, как в песне на нижней фонограмме на рисунке 5.15, состоящей из 6-ти EP 5-ти разных типов (14, 6, 7, 15 и 21; из них только EP 14 и 6 исполнены целиком). Случайность в чередовании разных типов EP высока. Но некоторые типы неслучайно встречаются совместно в одной песне. Поэтому значения индексов модулярности довольно велики – 0.32 и 0.50 у двух изученных самцов.

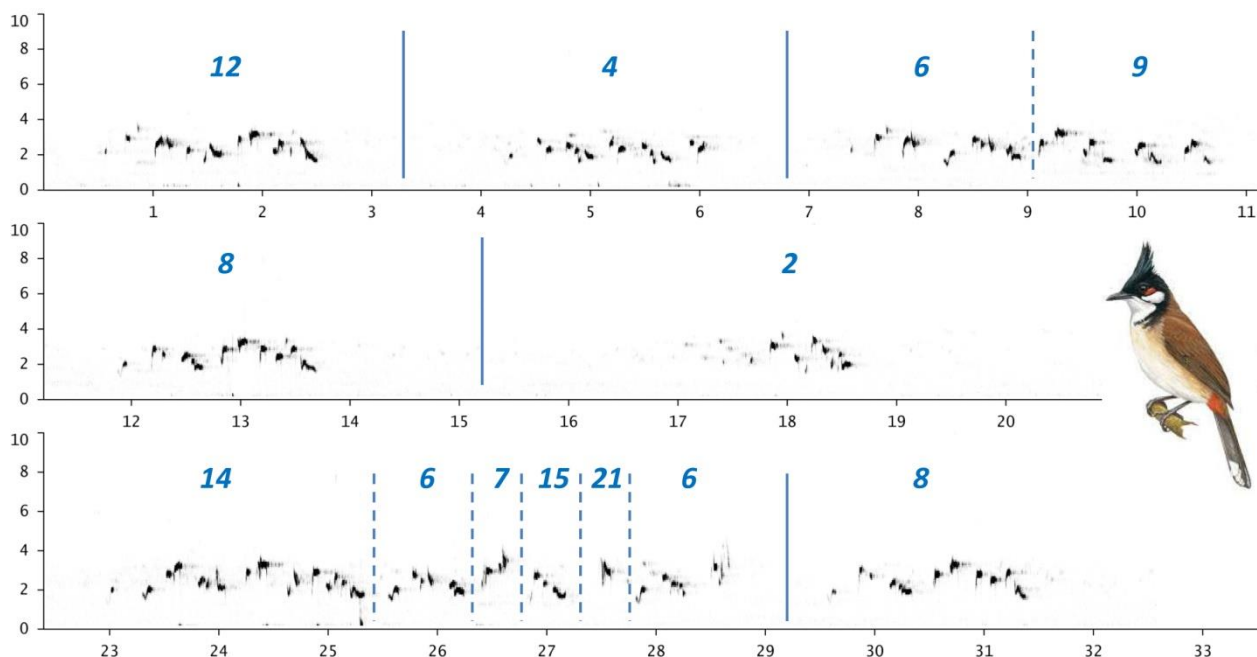


Рисунок 5.15. Непрерывный фрагмент предрассветного пения самца краснощекого бюльбюля. Сплошные линии разделяют разные песни, пунктирные – разные единицы репертуара (ЕР: пронумерованы) в составе песни. По фонограмме автора с окраины г. Муннар (штат Керала, Индия).

Бурогрудый бюльбюль *Pycnonotus xanthorrhous** (рисунок 5.14, б) распространен на юге Китая и севере Индокитая. Как и предыдущий вид, он также может быть встречен в антропогенном ландшафте. Однако, как правило, не формирует плотных поселений, а попадает отдельными парами (мои наблюдения в заповеднике Хупиньшань, Китай). В одной моей короткой фонограмме пения этого вида содержалось всего 6 одинаковых коротких песен (рисунок 5.16).

Китайский бюльбюль *Pycnonotus sinensis** (рисунок 5.14, а) – еще один вид, чаще встречающийся в антропогенном ландшафте, чем в дикой природе. По крайней мере – в китайских провинциях Хунань и Хэбэй, где я наблюдал за ним в 2012–2014 и 2016 гг. В г. Хупиньшань (Хунань) он, как и краснощекий бюльбюль в Индии, селится с высокой плотностью. Участки соседних пар широко перекрываются. Структура и организация пения этого вида имеет много общего с краснощеким бюльбюлем. Рекламная вокализация включает песни (секвенции из нескольких типов звуков) и позывки, состоящих из одного звука каждая (рисунок 5.16). Индивидуальные репертуары трех изученных самцов составили 1–5 типа

песен (EP) плюс 2–3 типа позывок. Те и другие исполнялись в составе единой вокальной последовательности. Характерны были, как и у краснощекого бюльбюля, «сложные» песни, состоящие из 2–3 типов песен, разных или одинаковых. Такие «сдвоенные» и «строенные» песни отмечены у двух самцов из трех и составили 29% ($n=73$) и 25% ($n=73$) от всех их песен.

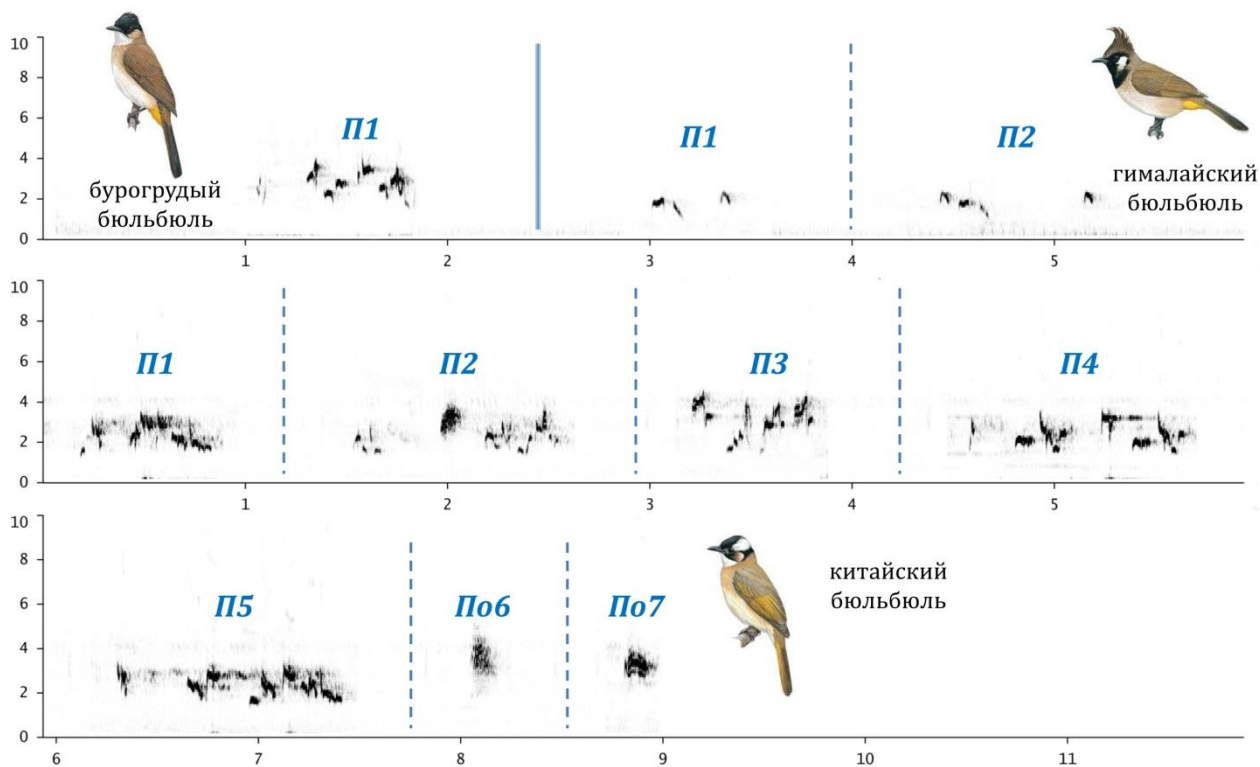


Рисунок 5.16. Индивидуальные репертуары бурогрудого и гималайского бюльбюлей (вверху) и китайского бюльбюля. Номера обозначают типы EP; *П* – песни, *По* – позывки. По фонограммам автора из заповедника Хупиньшань, Китай (буроголовый и китайский бюльбюли) и с окраины г. Массури (Индия, шт. Уттаракханд).

Пение гималайского бюльбюля *Rusnonotus leucogenys** (рисунок 5.14, *з*) организовано просто. Фонограммы двух самцов включали всего 1–2 типа песни, из 2–4 звуков каждая (рисунок 5.16). Преобладающий режим пения – периодическая вариативность. Эти данные полностью совпадают с литературными (Martens, Eck, 1995). Как и описанные выше виды *Rusnonotus*, гималайский бюльбюль – частый обитатель антропогенного ландшафта. К примеру, по моим наблюдениям, он очень обычен по окраинам г. Массури (Индия, шт. Уттаракханд, около 2000 м.н.у.м).

Вокализация еще нескольких видов настоящих бюльбюлей описана в литературе. Эти описания напоминают сказанное выше о бюльбюлях бурогрудом и гималайском. Так, типичное пение типа А (по терминологии: Kumar, 2004) красногузого бюльбюля *P. cafer* (рисунок 5.14, д) включает один или несколько (не более 2–3) типов песни из 3–5 звуков. Чаще поют самцы, реже – самки. Кроме пения типа А, в 11.9% случаях отмечалось более разнообразное пение типа В (Kumar, 2004; см. рисунок 5.17). К слову, примерно такое же я отметил на одной короткой фонограмме (не анализируемой в данной работе) гималайского бюльбюля. Неясно, считать ли пение типа В подпесней либо (что более вероятно) этот тип вокализации используется в каких-то особых ситуациях и/или указывает на повышение уровня возбуждения самца.

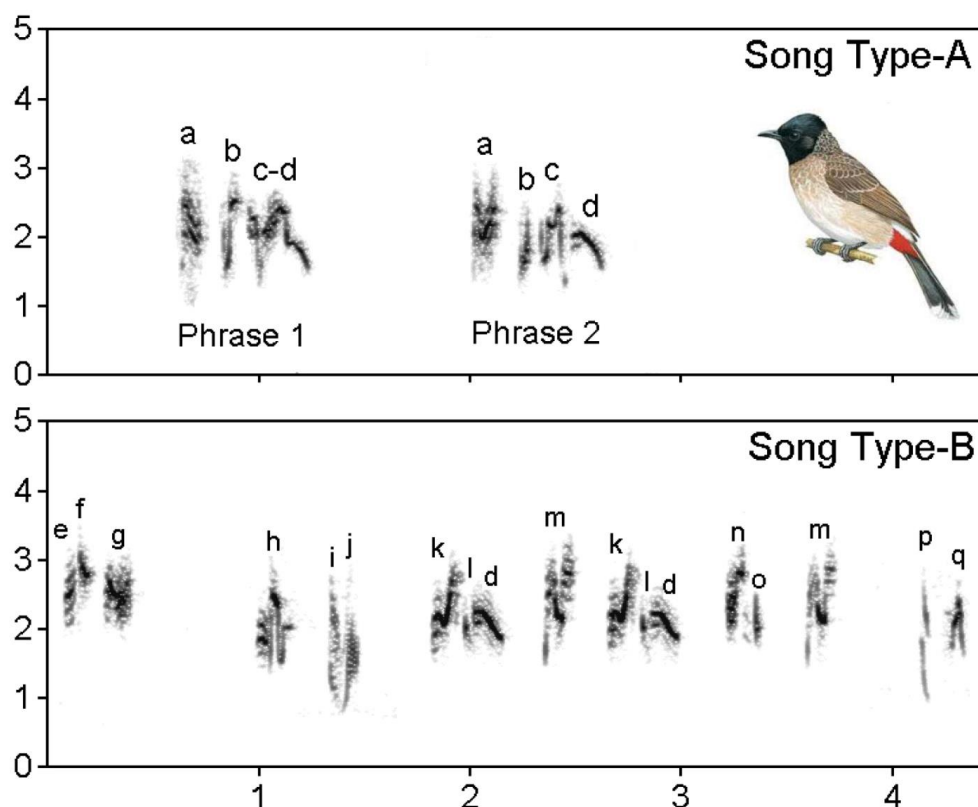


Рисунок 5.17. Вокализация красногузого бюльбюля: пение типа А (приведены два варианта, *вверху*) и пение типа В (*внизу*). Буквы обозначают разные типы звуков. Из: Kumar, 2004.

Рекламная вокализация трех африканских видов – бюльбюлей капского *P. capensis*, маскового *P. nigricans* и бородатого *P. barbatus* – также дискретная.

Выделяются отдельные песни из 3–8 преимущественно разных звуков. А в репертуаре каждого самца (всех трех видов) – 2–9 типов песен (Lloyd et al., 1996).

Таким образом, в репертуарах настоящих бюльбюлей выделяются типы песен, или, по-другому, типы фраз. Кроме того, некоторые виды охотно разнообразят пение позывками – т.е. одиночными звуками. Типы песен (фраз) и типы позывок составляют единицы репертуара (EP), которых может быть до 20, но обычно не более 10. При пении самцы либо исполняют каждую единицу репертуара отдельно, либо объединяют две или несколько фраз (EP) в составе единой песни (краснощекий и китайский бюльбюли). Преобладает периодическая вариативность.

5.4. Пеночки (сем. *Phylloscopidae*)

Ранее всех пеночек чаще всего делили на два рода – собственно пеночки *Phylloscopus* и расписные пеночки *Seicercus*. Но границу между этими родами регулярно меняли, относя некоторые виды то к одному, то к другому из них. Любопытно, что такие перестановки имели место как до распространения в систематике птиц молекулярно-генетических методов (в это случае решения принимались на основе признаков внешней морфологии), так и после. Как правило, это касалось пеночек с яркоокрашенной головой. Среди видов, относимых в разное время к *Seicercus*, укажу *Ph. xanthoschistos*, *Ph. cantator* и африканских представителей *Phylloscopus* (6 видов). Распространение в систематике молекулярно-генетических подходов еще более укрепило представление о нечеткой границе между этими таксонами. Было показано, что на филогенетическом древе ни один из двух родов не образуют монофилетическую кладу. По современным представлениям, все виды пеночек относятся к единому роду *Phylloscopus* и составляют отдельное семейство *Phylloscopidae* (Alström et al., 2013).

Согласно последней сводке по птицам мира (del Hoyo, Collar, 2016), род *Phylloscopus* объединяет 78 видов. Но недавно выделен еще один, 79-й вид (Ng et al., 2018). Центра разнообразия и, вероятно, происхождения группы – Гималаи и Сино-Тибетские горы. Здесь обитает максимальное количество видов пеночек и представлено большинство выделяемых подродов (Коблик и др., 2017). В работе я рассмотрю пение некоторых евразийских видов. Я располагаю оригинальными данными по представителям почти всех основных подродов *Phylloscopus*, обитающих в Палеарктике (рисунок 5.18) – за исключением трещоток *Rhadina* и расписных пеночек *Pycnosphrys*. Всего была проанализирована вокализация 17 видов. По литературным данным резюмирована структура и организация пения еще 11-ти. Кроме того, несколько видов упомянуты совсем кратко. Таким образом, я могу вполне репрезентативно судить о разнообразии рекламной вокализации в этой группе птиц.

Изменчивость пения некоторых видов в зависимости от контекста рассмотрена в главе 7. Для анализа филогенетического сигнала в пении (глава 6) я выбрал по 3–4 самца каждого из этих видов (см. Приложение) с наиболее контрастными значениями анализируемых параметров. В то же время, ниже я привожу значения некоторых параметров (например, размера репертуара) для всей изученной выборки.

Надо отметить, что в последнее время пеночки выступали популярной модельной группой в исследованиях эволюции песни птиц (Mahler, Gil, 2009; Tietze et al., 2015). Однако, в этих работах не рассматривались особенности организации пения и размеры репертуаров – т.е. признаки, интересующие меня в наибольшей степени.

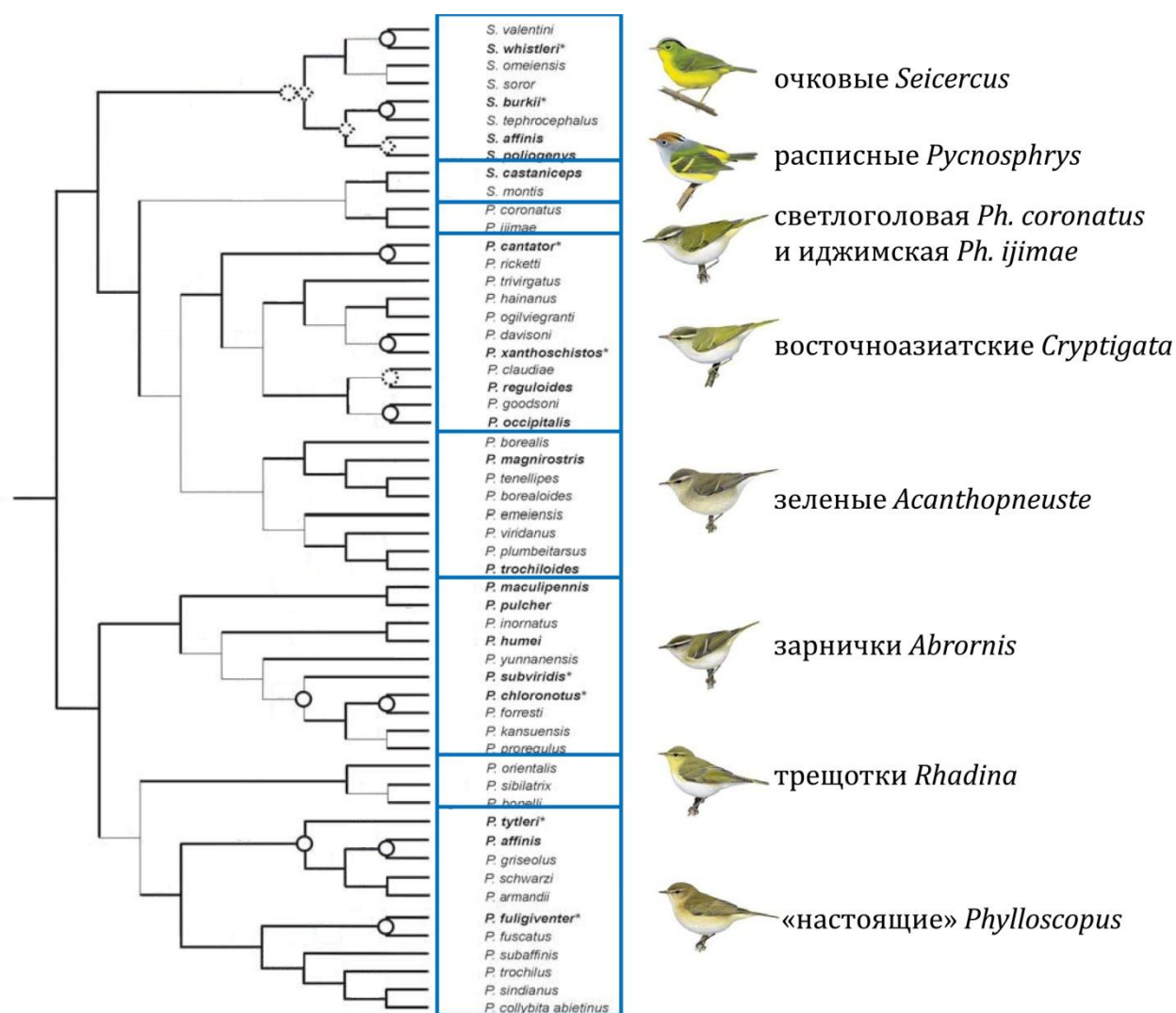


Рисунок 5.18. Филогенетическое древо евразийских пеночек, синими рамками выделены основные группы/подроды. Каждую иллюстрирует один ее представитель – изображены (сверху вниз) пеночки очковая *Phylloscopus* (*Seicercus*) *burkii*, красноголовая расписная *Ph.* (*Pycnosphrys*) *castaniceps*, светлоголовая *Ph. coronatus*, корольковидная *Ph.* (*Cryptigata*) *reguloides*, зеленая *Ph.* (*Acanthopneuste*) *viridanus*, зарничка *Ph.* (*Abrornis*) *inornatus*, трещотка *Ph.* (*Rhadina*) *sibilatrix* и теньковка *Ph. collybita*. Древо взято из: Johansson et al., 2007, названия подродов даны по: Коблик и др., 2017.

Трещотки *Rhadina*

Сюда относится три европейских вида. Для всех них характерно «дрожание» крыльями при пении – подобно голосистой пеночке (см. ниже). Рекламная вокализация двух видов описана в литературе. Манера пения – дискретная. Песня пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* длится несколько секунд и состоит из начальной части и заключительной трели. В репертуаре каждого самца выделяют две группы песен (типов песен, или EP, вероятно,

больше), различающихся структурой заключительной трели (Temrin, 1986). В арсенале самцов светлобрюхой пеночки *Phylloscopus bonelli* в среднем 5 типов песен. Каждая из них длится около секунды и представляет собой быструю трель (гомотипическую серию) коротких тоновых звуков (Bremond, 1975: цит. по Read, Weary, 1992).

Зарнички и корольковые пеночки: подрод *Abrornis*

Группа включает 10 видов, 8 из которых гнездятся в Гималаях и сопредельных горах Китая (Коблик и др., 2017). Иногда всех этих пеночек объединяют под именем *Reguloides* (Степанян, 2003) Характерны небольшие размеры тела – именно к *Abrornis* относятся самые мелкие *Phylloscopus*. Многие виды на гнездовании связаны с хвойными или смешанными лесами. Поэтому в южной части своего ареала (Гималаи и горы центрального Китая) – это преимущественно высокогорные птицы.

За китайской пеночкой *Phylloscopus yunnanensis** (иногда используемый младший синоним – *Ph. sichuanensis*) я наблюдал в китайской провинции Хэбэй, в смешанном елово-широколиственном лесу на высоте 1200–1300 м.н.у.м. Пение этой пеночки – «бесконечное», простой структуры (рисунок 5.19). Единичный компонент песни (EP) – слог из нескольких (5–7) преимущественно тоновых звуков. Такие слоги в строго-выдержанном ритме (паузы между EP постоянны) повторяются много раз кряду. Песня может продолжаться от нескольких секунд до 1–2 минут. В моей выборке у одного самца разброс значений составил 1.6–37.4 сек ($n=20$), а у другого – 4.7–75.1 сек ($n=12$). Паузы между последовательными песнями также широко варьируют, но часто не велики и значительно меньше песни (в среднем 4.0 ± 2.3 с одного самца и 7.4 ± 4.6 с – у другого).

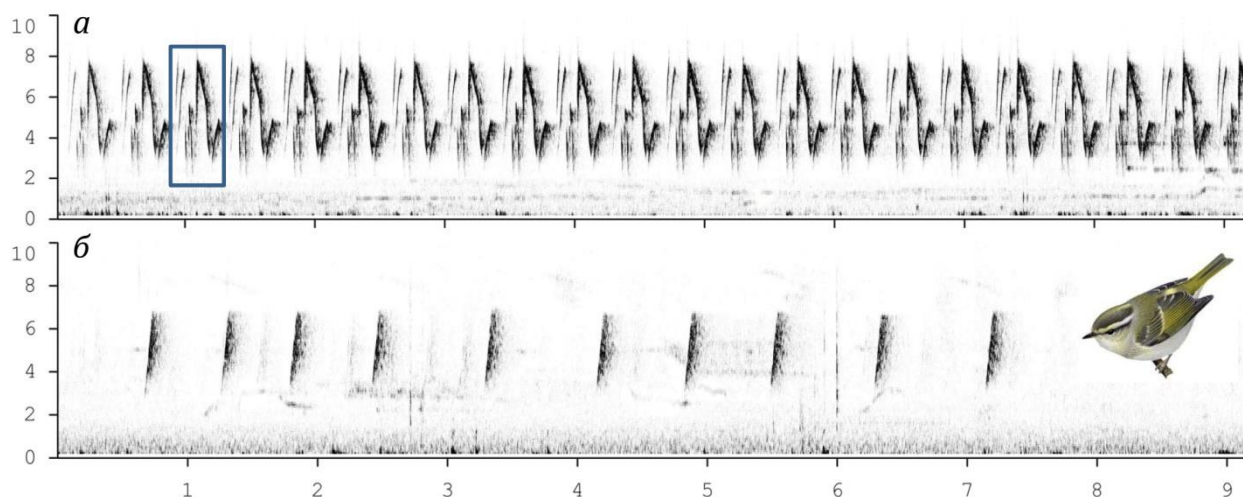


Рисунок 5.19. Фрагмент «бесконечной» песни китайской пеночки (а, рамкой выделена EP), и «позывка-песня» (б, call-song) этого вида. По фонограммам автора из провинции Хэбэй, Китай.

Мартенс (Martens, 2010) выделяет у китайской пеночки еще «позывку-песню» (call-song; рисунок 5.19). По моему мнению, это «плотная» серия позывок, которые часто употребляются и поодиночке. Характерен также меняющийся ритм: паузы между последовательными звуками широко варьируют, что не характерно для типичной (рекламной) песни. «Позывку-песню» в данной работе я не анализировал.

Зарнички представлены тремя формами – *inornatus*, *humei* и *mandellii* (Irwin et al., 2001). Их объединяют в два вида – зарничка *Phylloscopus inornatus** и тусклая зарничка *Phylloscopus humei** (включая *mandellii*), симпатричные на обширной территории от Саян и Тувы на западе до Хамар-Дабана на востоке. Здесь предполагается ограниченная гибридизация (Irwin et al., 2001; Red'kin, Konovalova, 2004). Пение обоих видов организовано довольно просто. Индивидуальные репертуары самцов зарнички включали два типа EP – один из них (рисунок 5.20, 2) можно назвать «песней», а второй (рисунок 5.20, 1) – из-за его простоты – отнести к категории позывок. Однако исполняются они обычно в составе единой секвенции рекламного пения. Репертуары двух самцов номинального подвида тусклой зарнички включали в моей выборке по 3 типа EP (по форме *mandellii* см.: Lyu et al., 2016). Среди них выделяется характерный для вида звук «вжжж» (рисунок 5.20, 3), благодаря которому пение этого вида можно

легко узнать. Для обоих видов характерна периодическая вариативность. Но у тусклой зарнички, единица репертуара «вжжж» обычно не повторяется несколько раз подряд, перемежаясь гомотипическими сериями ЕР №№ 1 или 2 (рисунок 5.20).

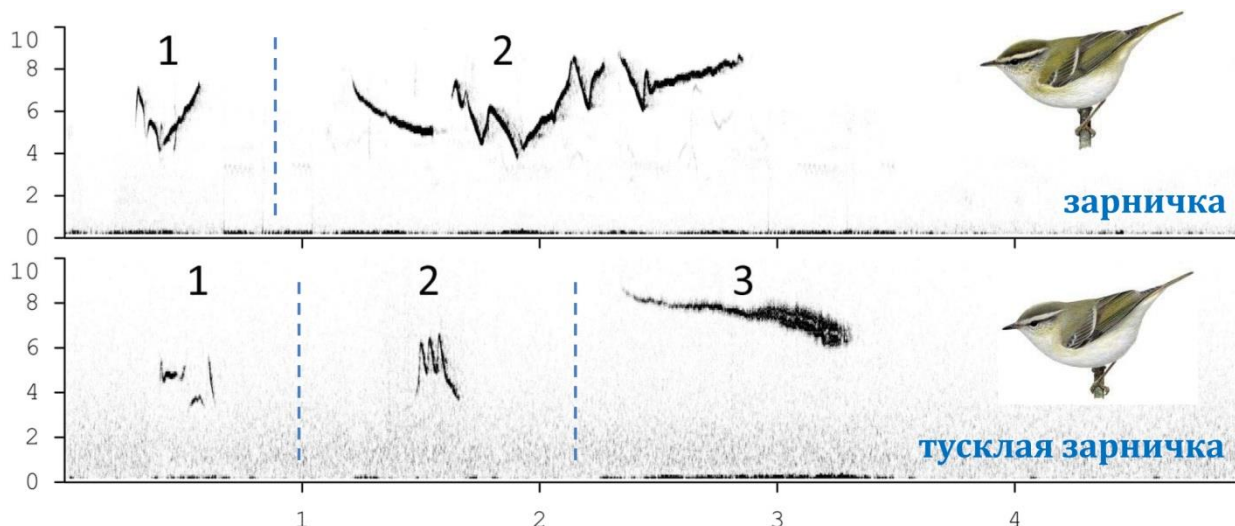


Рисунок 5.20. Индивидуальные репертуары зарнички и тусклой зарнички, номерами обозначены типы ЕР. По фонограммам автора из Амурской области (зарничка) и Центрального Тянь-Шаня (тусклая зарничка).

Рекламная вокализация еще одного вида группы – корольковой пеночки *Phylloscopus proregulus* – подробно описана В.В. Иваницким и И.М. Маровой (Иваницкий, Марова, 2010; Ivanitskii, Marova, 2012). Единица репертуара (ЕР) этого вида – трель из 1–2 типов звуков. Характерна дискретная манера пения, в состав одной песни может входить как одна ЕР, так и 2–3. Индивидуальные репертуары включают 184–269 (в среднем 216) типов трелей (ЕР). Организация песенного цикла сложна. Трели группируются в вокальные композиции (куда входит до 10–12 разных трелей), причем одни и те же типы трелей в разных композициях обычно не встречаются. Порядок исполнения и число повторов ЕР (трелей) в составе композиции варьирует по принципу ABCD, DBAC, CADB и т.п. (комбинаторный синтаксис). В ходе пения разные типы композиций объединяются в «суперкомпозиции» – последовательности из нескольких (до 10) композиций, исполняющихся в строго определенном порядке (линейный синтаксис).

Настоящие пеночки *Phylloscopus*

Номинативный подрод объединяет относительно крупных пеночек без полосок на крыльях. Группа хотя монофилетичная (Johansson et al., 2007; Alström et al., 2018), но неоднородная. В отдельные подроды иногда выделяют «бурых» (*Oreopneuste*) и голосистую (*Herbivocula*) пеночек (Дементьев, Гладков, 1954; Портенко, 1960; Степанян, 2003).

«Бурые» пеночки представлены двумя близкими видами – собственно **бурой пеночкой** *Phylloscopus fuscatus** (рисунок 5.23, в–г), обитающей в Северной Азии, и дымчатой *Ph. fuligiventer* (Гималаи и Центральный Китай). Первым из этих видов я специально занимался в Хинганском заповеднике (см. также главу 7). Кроме того, пению бурой пеночки посвящены исследования других авторов (Forstmeier, Balsby, 2002; Forstmeier et al., 2002; Иваницкий и др., 2011; Ivanitskii et al., 2012).

Бурая пеночка – территориальный вид; система спаривания – факультативная полигиния (Forstmeier et al., 2001). В Хинганском заповеднике эти птицы селятся поселениями, включающими несколько (до 6-ти) самцов, живущих в непосредственной близости друг от друга. Соседи могут петь на расстоянии всего в 30 м.

У бурой пеночки есть два режима пения (Forstmeier, Balsby, 2002). Они различаются как составом песен, так и их организацией в последовательность. При вариабельном V-пении (V-song: variable song type) самец исполняет десятки (до 60–70) разных типов песен (Иваницкий и др., 2011; Ivanitskii et al., 2012). А при стереотипном S-пении (S-song: stereotype song type) птица оперирует лишь 1–3 типами песен, которые монотонно повторяет по ходу исполнения. V- и S-песни в репертуаре конкретного самца – это разные типы песен. Но в целом в популяции эти типы вокализаций слабо различаются по структуре (Forstmeier, Balsby, 2002), и наугад взятую песню бурой пеночки невозможно отнести к одной или другой категории. По данным Форстмейера и Балсби (Forstmeier, Balsby, 2002) индивидуальная изменчивость S-пения высока: репертуары S-песен разных самцов обычно различны, что позволяет даже различать отдельных птиц на слух.

А вот многие V-песни схожи или фактически идентичны у разных птиц (Forstmeier, Balsby, 2002; мои данные). В контексте данной главы я анализировал только V-пение. Индивидуальные репертуары 15 изученных самцов включали 14–74 (медиана 55) типов песен (EP). [Из этих 15 особей для общего анализа были выбраны фонограммы трех самцов (см. Приложение) с наиболее контрастными размерами репертуаров.] Каждая EP – это гомотипическая серия из 2–7 (чаще 3–5) слогов, каждый из которых состоит либо из одного звука, либо (реже) из двух–трех (рисунок 5.21). Манера пения – дискретная. Для бурой пеночки характерны «сдвоенные» и (реже) «строенные» песни, содержащие, соответственно, 2 или 3 типа EP (рисунок 5.21, 4–6). Такие композиции составили у разных самцов 0–43% от всех песен (медиана 13%, $n=15$ самцов). Прочие песни (их большинство) представляют собой одну EP – т.е. их можно считать типом песни (рисунок 5.21, 1–3). Одна и та же EP может исполняться как одиночно (т.е. составлять тип песни), так и входить в состав «сдвоенной» или «строенной» песни.

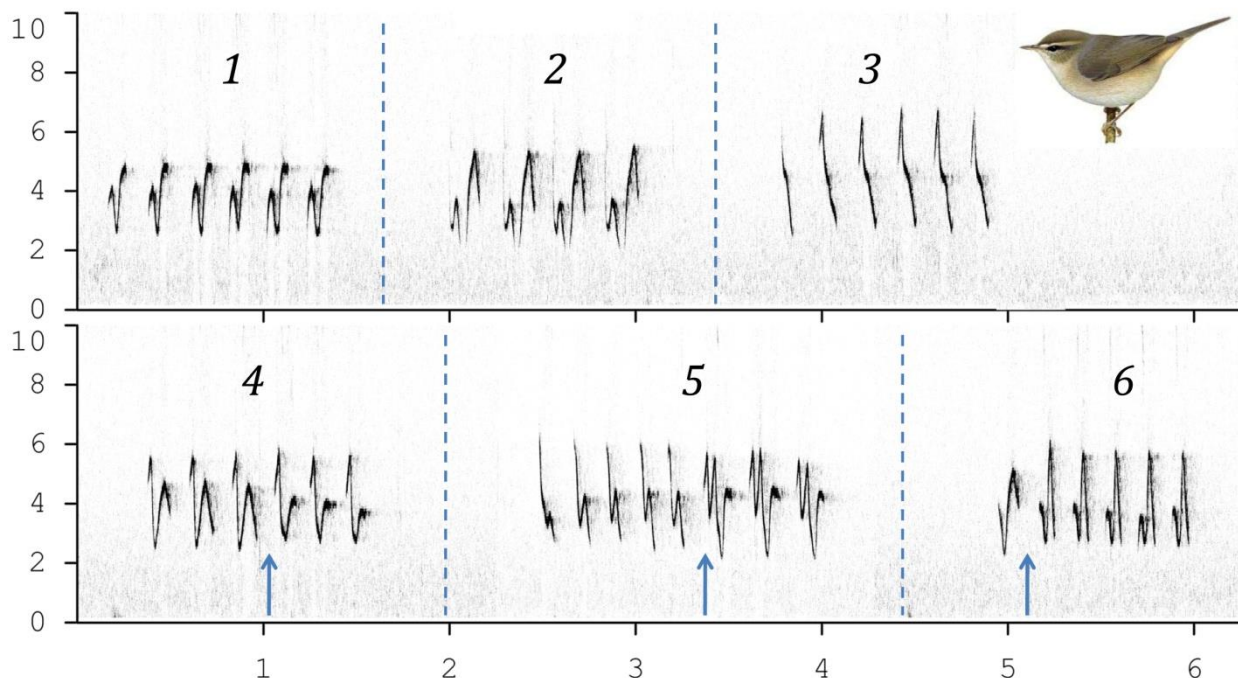


Рисунок 5.21. Примеры рекламных песен бурой пеночки. 1–3 – песни, состоящие из одного типа EP; 4–6 – «сдвоенные» песни, содержащие по два типа EP (стрелками показаны границы между разными типами EP). По фонограмме автора из Хинганского заповедника.

При пении птицы избегают повторять один и тот же тип EP несколько раз подряд (непрерывная вариативность). Разные типы группируются в отчетливые кластеры (рисунок 5.22). Песни (EP) одного кластера обычно взаимно ассоциированы по ходу пения, но порядок исполнения варьирует. Такую организацию пения иллюстрируют довольно высокие значения индексов модулярности (0.52–0.73, $n=3$), и «умеренно» низкие показатели энтропии (0.11–0.14, $n=3$).

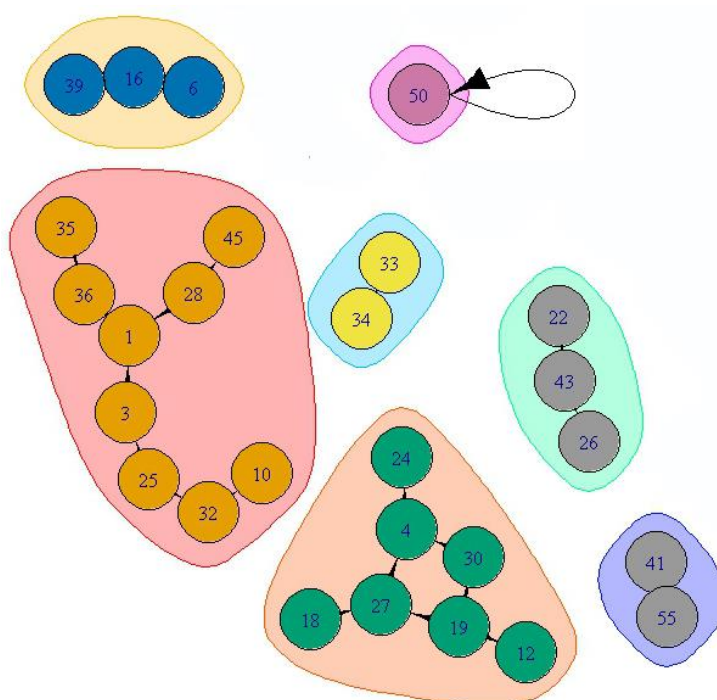


Рисунок 5.22. Организация пения одного самца бурой пеночки, выявленная методом теории графов. Номера обозначены единицы репертуара (EP: всего 27 типов). Составлено по фонограмме автора из Хинганского заповедника.

Песня пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* – обычного вида европейских лесов – подробно описана в литературе (Gil, Slater, 2000). По данным этих авторов, стереотипные типы песен в репертуаре этого вида, также практикующего дискретную манеру пения, отсутствуют. Каждая песня продолжается около 3 сек и состоит в среднем из 17 звуков (=EP) 8-ми разных типов. Каждый тип звука (EP) обычно повторяется в песне несколько раз подряд: гомотипические серии являются заметным компонентом песни (см. рисунок 1.6).

Индивидуальные репертуары ЕР (звуков) достигают 70 типов. Структура каждой песни характерна: первый ее звук обычно наиболее высокочастотный, а основная частота последующих постепенно снижается. Поэтому большинство ЕР приурочено к определенной части песни – началу, середине либо концу. Разные типы ЕР группируются в составе песни не случайно, хотя и не жестко. Наиболее стереотипны последовательности ЕР в начале и в конце песни, а середина более изменчива. Каждая последующая песня обычно отличается по набору ЕР от предыдущей (непрерывная вариативность).

Пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita* s.l., ранее принимаемая в качестве единого вида, ныне трактуется как комплекс из 5 форм: это теньковки иберийская *Ph. ibericus*, европейская *Ph. collybita* s.s., сибирская *Ph. tristis*, канарская *Ph. canariensis* и горная *Ph. sindianus* (del Hoyo, Collar, 2016). Группа происходит, вероятно, с юга западной Палеарктики. Именно здесь, от Канарских островов и до западных предгорий Гималаев, сосредоточено максимальное разнообразие таксонов видового и подвидового рангов. Глубокую дифференциацию между разными формами подтверждает не только межвидовая дивергенция в пении и структуре ДНК, но также довольно заметные различия по этим признакам между некоторыми подвидами таких политипических видов, как *Ph. collybita* и *Ph. sindianus* (Квартальнов и др., 2015; Марова и др., 2018; Raković et al., 2019).

Организация пения подробно описана, насколько мне известно, лишь для европейской теньковки (Průchová et al., 2017). Каждый самец этого вида в Чехии (форма *Ph. c. collybita*) имеет репертуар из 2–8 типов песен (медиана 5), включающих суммарно 9–24 типов звуков. Каждый тип песни состоит из несколько типов звуков, конкретный порядок исполнения которых, однако, варьирует от случая к случаю. Песни разных типов исполняются в режиме периодической вариативности, причем количество повторов одного и того же типа песни нередко превышает сотню. Обычно имеется один «любимый» тип песни, который самец исполняет чаще других (в среднем в 55% случаев).

Голосистую пеночку *Phylloscopus schwarzi** ранее выделяли в род *Herbivocula*, противопоставляя прочим пеночкам нашей фауны, за которыми было

оставлено родовое имя *Phylloscopus* (Дементьев, Гладков, 1954; Портенко, 1960). На своеобразие этого вида указывал и Е.Н. Панов (1973). Молекулярно-генетические данные, однако, не подтверждают обособленность голосистой пеночки (рисунок 5.18).

В Хинганском заповеднике эти птицы обычны и достаточно равномерно заселяют пригодные местообитания – опушки березовых и дубовых рёлок, часто поселяясь также и в глубине светлых дубняков (Антонов и др., 2016; мои данные). Это территориальный вид, поющий много и активно. Социальная система – факультативная полигиния; самцы обычно не принимают участия в насиживании и выкармливании птенцов (Антонов, Квартальнов, 2014). Территории самцов голосистой пеночки в Хинганском заповеднике могут быть достаточно обширны. По данным П.В. Квартальнова, крайние точки пения одного самца находились в 700 м одна от другой (Антонов, Квартальнов, 2014). По моим наблюдениям в 2017 г., максимальное расстояние между песенными постами меченого самца составило в два последовательных дня 165 м. Вероятно, размеры индивидуальных участков могут быть меньше. Так, минимальное расстояние между поющими самцами составило в 2017 г. всего 55 м, а медианное – 166 м ($n=21$; мои данные).

Поющий самец голосистой пеночки вытягивает шею и дрожит всем телом (рисунок 5.23, б), особенно бросается в глаза трепетание концов крыльев. Это отмечали и другие авторы (Дементьев, Гладков, 1954; Панов, 1973). Интересно, что пение этого вида необычно громкое. Так, его амплитуда почти на 10 дБ превышает пение бурой пеночки, рекламная вокализация которой по первому впечатлению сходна (Ораев, Shishkina, 2020).

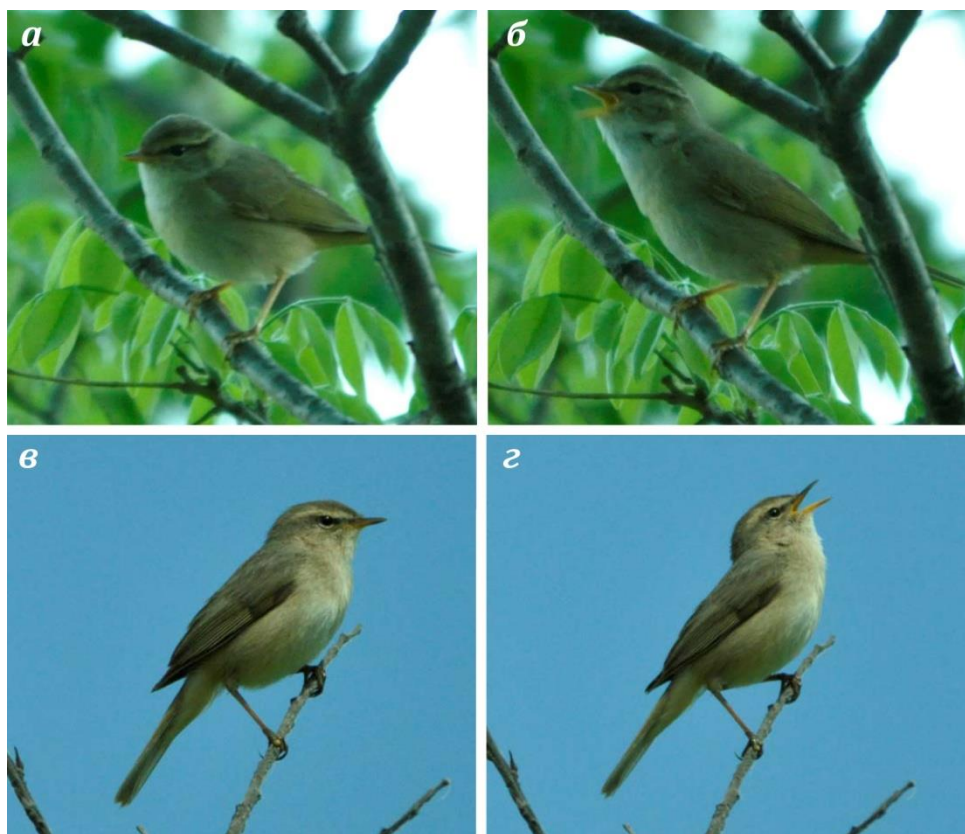


Рисунок 5.23. Поющие самцы голосистой (*а–б*) и бурой (*в–г*) пеночек. Птицы показаны «в покое» (т.е. между песнями, *левые* фото) и во время исполнения (*правые*). Видно, что голосистая пеночка при пении заметно вытягивает шею (*б*), в отличие от пеночки бурой (*г*). Фото автора.

Структура и организация пения голосистой пеночки подробно описана В.В. Иваницким с соавторами (Иваницкий и др., 2011; Ivanitskii et al., 2012). Мои данные (Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020) в целом совпадают с этими материалами. Песня голосистой пеночки – звонкая трель (гомотипическая серия) из нескольких одинаковых звуков или коротких слогов, предваряемая 1–3 тихими тресками (рисунок 5.24). В составе некоторых песен объединены две последовательные трели. Манера пения – раздельная. В пении каждой особи выделяются строго-стереотипные типы песен (EP), каждый из которых самец воспроизводит время от времени в неизменном виде. Размер репертуара варьировал, по моим данным, от 18 до 43, медиана 38 типов песен ($n=19$). Организация пения большинства самцов соответствовала линейному синтаксису. Т.е., после каждого данного типа песни в большинстве случаев следовал другой строго определенный тип (примеры: самцы 11 и 5 на рисунке 5.25). В тоже время,

у 2-х самцов из 19-ти организация пения была далека от линейной (например, самец 7 на рисунке 5.25). Таким образом, у этого вида имеется внутривидовая изменчивость организации пения.

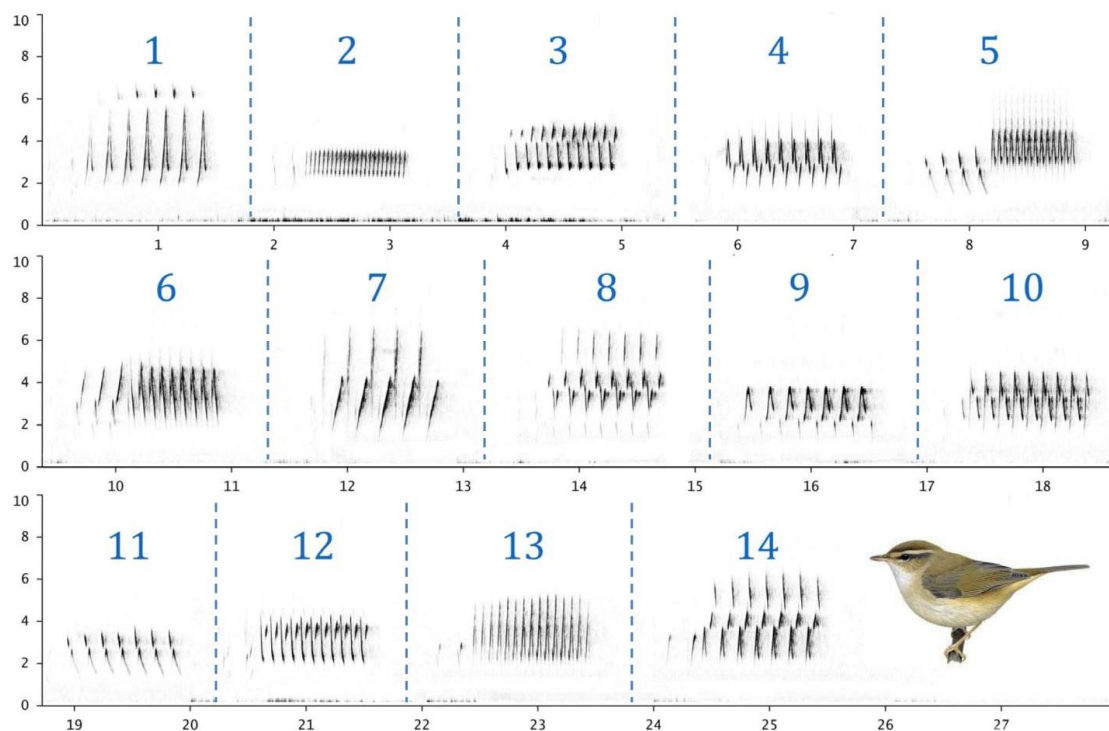


Рисунок 5.24. Фрагмент репертуара одного самца голосистой пеночки. Показаны 14 типов песен (EP) из 28. Из: Опаев, Колесникова, 2019, с изменениями.

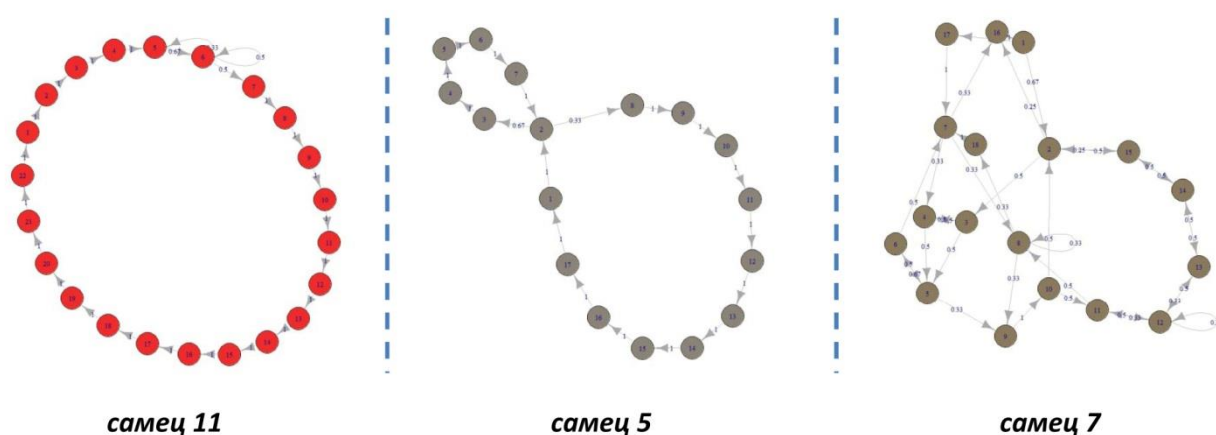


Рисунок 5.25. Наблюдаемые переходы между разными типами песен (EP) при пении самцов голосистой пеночки №№ 11, 5 и 7. Каждый тип песни обозначен кружком, а стрелками отмечены все наблюдаемые переходы. Из: Опаев, Колесникова, 2019, с изменениями.

Очковые пеночки *Seicercus*

К очковым пеночкам относятся, по современным представлениям, 8 видов. Все они являются так называемыми криптическими видами (на русском языке см.: Боркин и др., 2004; Опаев, 2010) – потому что весьма схожи по внешнему облику, но заметно различаются вокализацией и структурой ДНК. В группе выделяется комплекс *Ph. burkii* s.l., к которому примыкают еще два близких между собою вида – *Ph. intermedius* (ранее этот таксон именовали *Seicercus affinis*) и *Ph. poliogenys*. Все 8 видов (особенно – *Ph. burkii* s.l.) внешне очень схожи. Таксономия и филогеография комплекса *Ph. burkii* s.l. привлекла внимание исследователей в 1999 году, когда были опубликованы сразу две статьи (Alström, Olsson, 1999; Martens et al., 1999). Было показано, что широко распространенный вид *Ph. burkii* s.l. на самом деле включает в себя 5 разных. Последующие работы уточнили таксономию и эволюцию группы (Päckert et al., 2004; Alström, Olsson, 2000; Martens et al., 2003; Johansson et al., 2007; Alström et al., 2018), подняв число таксонов видового ранга как минимум до 6 (del Hoyo, Collar, 2016).

Распространены очковые пеночки в Гималаях (2 вида) и прилежащих к ним горам Западного и Центрального Китая. В последнем регионе (Китай) живут 6 видов, три из которых проникают также в Индокитай. Очковые пеночки – обитатели разных типов горных лесов, ниже 500–1000 м.н.у.м они не гнездятся. В некоторых горных системах Китая симпатрично обитают до 4-х видов. В такой ситуации разные виды обычно в той или иной степени разделены по высотным поясам. Однако, в некоторых местах до 3-х видов могут жить бок о бок (Martens et al. 2003, 2011). Именно такая ситуация сложилась в месте моих наблюдений за очковыми пеночками. В окрестностях стационара Динпинг (Dinping station) в заповеднике Хупиньшань (север провинции Хунань, Китай) на высоте около 1800 м.н.у.м. симбиотопично живут **сероголовая очковая пеночка *Phylloscopus tephrocephalus****, **очковая пеночка Мартенса *Phylloscopus omeiensis**** и **очковая пеночка Бианки *Phylloscopus valentini****. Любопытно, что мне не удалось выявить каких-либо различий в микробиотопах у этих пеночек. При этом самцы разных видов совершенно не реагировали на пение каждого из двух других, но

активно отвечали на трансляцию пения собственного вида. Этот необычный с точки зрения экологии случай описан отдельно (Опаев, Колесникова, 2018; Ораев, Kolesnikova, 2019). В настоящей работе, помимо трех названных видов, я проанализировал также (по записям из интернета) рекламную вокализацию **очковой пеночки Уистлера *Phylloscopus whistleri**** (рисунок 5.26).



Рисунок 5.26. Очковые пеночки – сероголовая (а), Мартенса (б), Бианки (в) и Уистлера (г). Фото автора из Китая (а–в) и северной Индии (г).

Все четыре вида имеют дискретную манеру пения. Каждая песня длится около 1 сек. Песни сестринских, но аллопатричных *S. valentini* (Китай) и *S. whistleri* (Гималаи) похожи и отличаются (в том числе – на слух) от очковых пеночек сероголовой и Мартенса более низким значением верхней границы основной частоты (рисунок 5.27). Последние два вида, согласно молекулярно-генетическим данным (Alström et al., 2018), принадлежат к разным кладам. Тем не

менее, пение их очень схоже: различить на слух можно лишь при некотором навыке. В песнях сероголовой очковой пеночки, в отличие от пеночки Мартенса, почти всегда имеется вступление из 1–2 коротких тихих «щелчков». Кроме того, в арсенале самцов *Ph. tephrocephalus* много «трелевых» песен – т.е. содержащих быстрые повторы коротких звуков (как песни 4–5 на рисунке 5.27). Более детально видовые различия описаны в литературе (Päckert et al. 2004). В репертуаре самцов каждого вида – несколько стереотипных типов песен (рисунок 5.27): по моим данным, у *Ph. tephrocephalus* – 18–36 типов песен (медиана 34, $n=6$), *Ph. omeiensis* 24–48 (медиана 43, $n=10$), *Ph. valentini* 12–43 (медиана 23, $n=11$), а у одного самца *Ph. whistleri* – 28 типов.

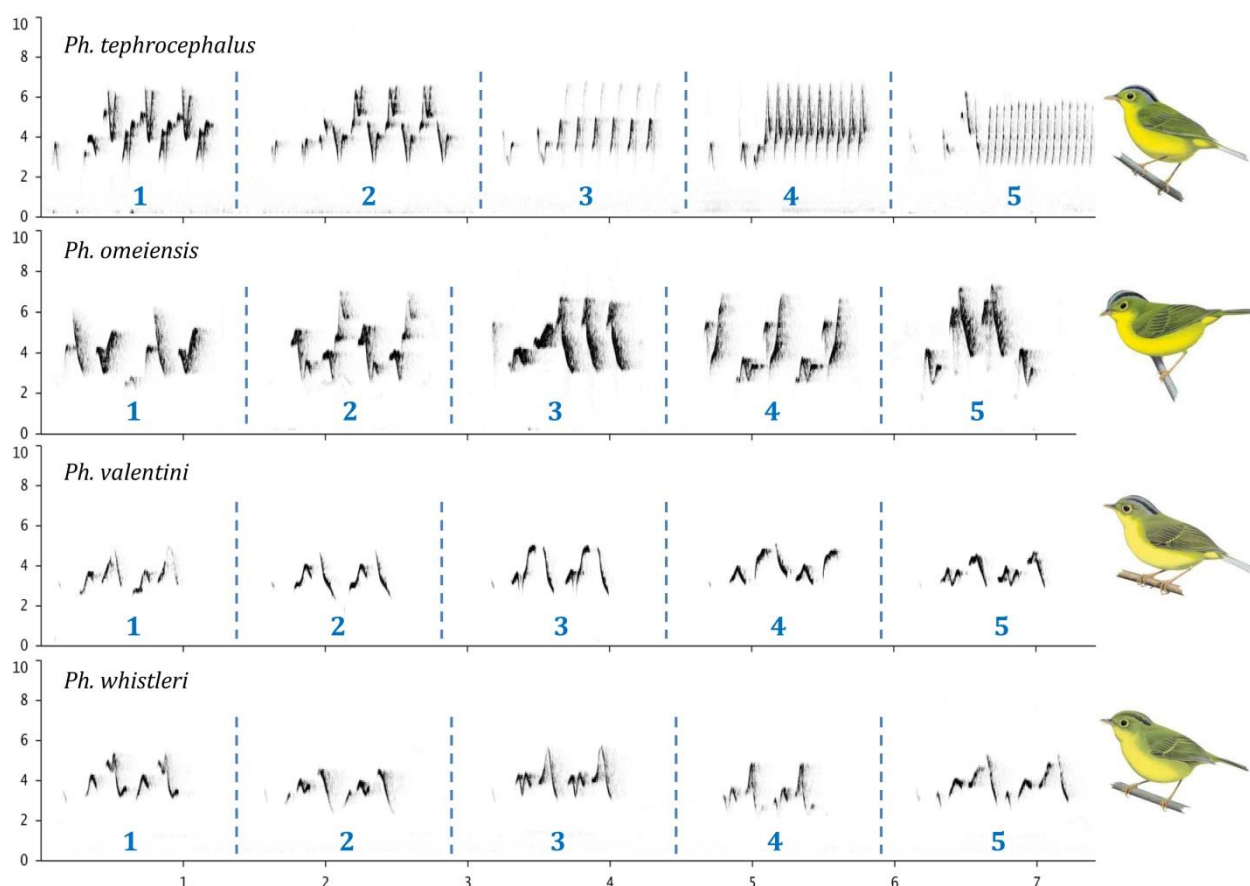


Рисунок 5.27. Примеры типов песен (обозначены номерами) четырех видов очковых пеночек. Приведена часть песен из репертуара одного самца каждого вида. По фонограммам автора из китайской провинции Хунань (*Ph. tephrocephalus*, *Ph. omeiensis*, *Ph. valentini*) и Фрэнка Ламберта (Frank Lambert) из индийского штата Аруначал-Прадеш (*Ph. whistleri*).

Общим свойством организации пения всех видов является непрерывная вариативность. Мною выявлена заметная индивидуальная изменчивость в организации пения сероголовой пеночки (Ораев, 2016) и пеночки Мартенса. Два основных варианта организации пения этих видов (на примере *Ph. omeiensis*) представлены на рисунке 5.28. Наиболее часто встречаются такие, с одной стороны, как у самца №4, а с другой – как у самца №9. Но имеются и переходные между ними. В первом случае все песни из репертуара исполняются в линейной последовательности (линейный синтаксис). А во втором – последовательность песен детерминирована в меньшей степени. Тем не менее, выделяются кластеры ассоциированных друг с другом типов песен (об этом говорит высокое значение модулярности: рисунок 5.28) – это комбинаторный синтаксис. Для самцов, практикующих второй вариант пения, более характерны также чередования песен по принципу АВВВ. У очковых пеночек Бианки и Уистлера индивидуальная изменчивость выражена в гораздо меньшей степени. Организация пения всех изученных самцов ($n=11$) очковой пеночки Бианки и одного – пеночки Уистлера соответствовала комбинаторному синтаксису.

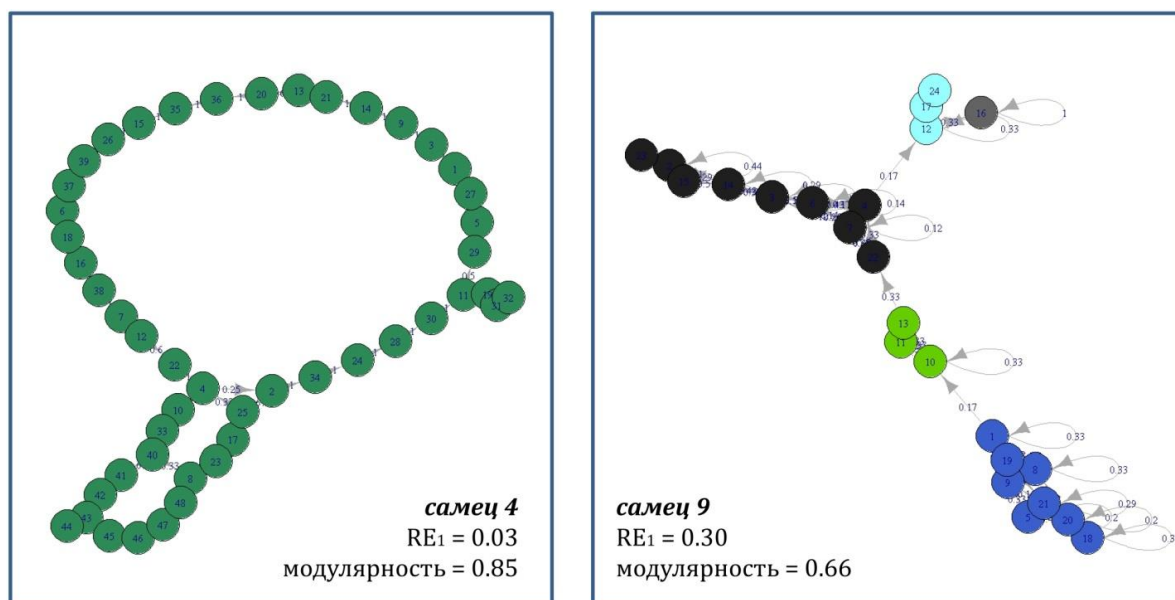


Рисунок 5.28. Организация пения двух самцов очковой пеночки Мартенса, показанная в виде Марковской цепи первого порядка. Для каждого приведены значения относительной энтропии первого порядка (RE_1) и индекса модулярности. Составлено по фонограммам автора из Китая.

Группа светлоголовой пеночки *Phylloscopus coronatus*

Название этого раздела пока не претендует на какой-либо таксономический статус. Условно я обозначил так группу, монофилетичную по молекулярно-генетическим признакам (Johansson et al., 2007; Alström et al., 2018; рисунок 5.18) и включающую 4 вида: это живущие на Филиппинах пеночки Цебу *Ph. cebuensis* и филиппинская *Ph. olivaceus*, а также собственно светлоголовую и иджимскую *Ph. ijimae* (последний вид – эндемик японских островов Идзу и некоторых островов группы Токара). Светлоголовую и иджимскую пеночек сближают либо с подродом *Cryptigata* (Коблик и др., 2017), либо с *Acanthopneuste* (Нечаев, Гамова, 2009). Очевидно, необходимы дальнейшие таксономические исследования всех упомянутых форм.

В Хинганском заповеднике **светлоголовая пеночка *Phylloscopus coronatus**** населяет смешанные леса маньчжурского типа. Во многих местах – это обычный вид. Выделяется два режима пения. По аналогии с пеночкой бурой (см. выше), я обозначил их как S- и V-пение: здесь я анализирую оба эти типа вокализаций. S-пение наиболее характерно для начала периода гнездования, когда большинство самцов еще холостые. Позже чаще можно услышать V-пение (Панов, 1973; мои наблюдения).

S-пение – это монотонное повторение единственного типа песни. S-песни разных самцов часто (но не всегда) очень сходны или почти идентичны (как песни 1–6 на рисунке 5.29, а). При V-пении индивидуальные репертуары заметно больше (6–18 типов песен, медиана 11, $n=4$), а последовательные песни обычно разные (рисунок 5.29, б). V- и S-песни часто хорошо отличаются по структуре – первые представляют собой трех–пяти кратное повторение 1–2 свистовых звуков (по принципу: АА... или АВ АВ...), а вторые включают 2–4 разных звука, в том числе – характерный заключительный шумовой элемент «вжжж». Но так бывает не всегда – некоторые V-песни (например, песни 1 и 4 на рисунке 5.29, б) «визуально» очень напоминают S-песни. Кроме того, отдельные S-песни могут вкрапляться и в V-режим. При V-пении несколько (до 5, чаще 2–3) разных типов песен (ЕР) могут группироваться в составе единой песни. Доля таких «составных»

песен у изученных самцов варьировала в пределах 25–67% (медиана 35%, $n=4$ самца). Судя по всему, разные EP сочетаются не случайно: некоторые из таких вариантов особенно часты. В остальном, чередование разных типов EP при V-пении выглядит случайным.

Иджимскую пеночку *Phylloscopus ijimae** ранее считали лишь подвидом светлоголовой (Martens, 2010). Они действительно схожи внешне, но вот пение очень разное. На одной фонограмме иджимской пеночки с о-ва Мияке (Япония) самец 11 раз повторил одну и ту же песню. Песня – гомотипическая серия из 5–7 частотно-модулированных и довольно высоких звуков, их амплитуда (громкость) увеличивается от начала серии к концу (рисунок 5.29, в; см. также рисунки в работе Martens, 2010).

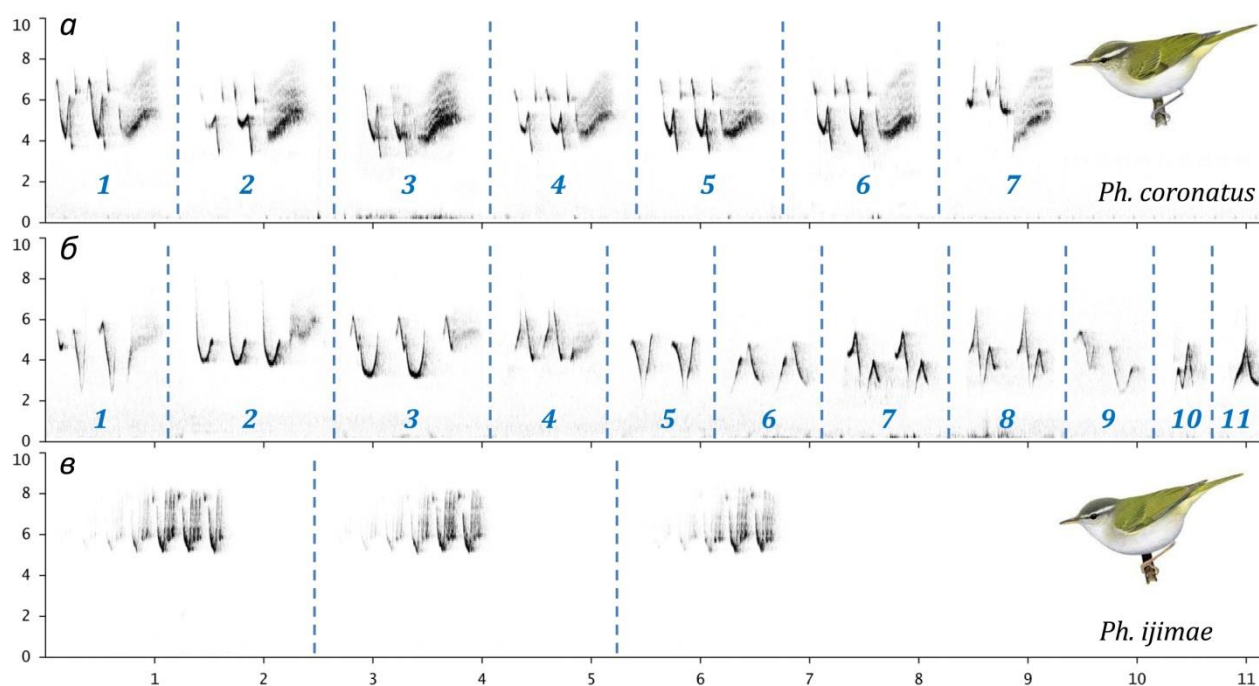


Рисунок 5.29. Рекламная вокализация светлоголовой (а, б) и иджимской (в) пеночек. Показано разнообразие песен S-режима 7-ми разных самцов с р. Карапча (а, песня каждого самца обозначена номером) и каталог типов песен V-режима другого самца (б). Песни 5–11 V-режима, представляющие собой повторение 3–5 одинаковых звуков, показаны не полностью. Для иджимской пеночки приведены три одинаковые песни из одной записи. По фонограммам автора из Хинганского заповедника (а) и Хингано-Архаринского заказника (б) и Фрэнка Ламберта (Frank Lambert) с острова Мияке, Япония (в).

Ширококлювые, или зеленые пеночки *Acanthopneuste*

Группа включает 10 видов. Это крупные пеночки, часто имеющие зеленоватую окраску верха и распространенные главным образом в Азии.

Наиболее известен комплекс зеленых пеночек *Phylloscopus trochiloides* s.l. Дело в том, что в последнее время эти птицы, в том числе – структура их пения – стали пристально изучаться в связи с теоретическими вопросами видообразования. Распространение зеленых пеночек считали ярким примером так называемых кольцевых ареалов, поскольку разные формы комплекса образует «кольцо» вокруг непригодного для жизни этих птиц Тибетского нагорья (Irwin et al., 2005). Однако, идея «кольцевого» (парапатрического) видообразования в этой группе в полной мере не подтвердилась (Alcaide et al., 2014). В настоящее время выделяют два вида – западная *Ph. trochiloides* и восточная *Ph. plumbeitarsus* зеленые пеночки. К ним близка обитающая на Кавказе и в горах северного Ирана желтобрюхая пеночка *Ph. nitidus* (del Hoyo, Collar, 2016; Alström et al., 2018).

Организация пения, однако, подробно описана лишь для собственно зеленой пеночки *Ph. trochiloides* (Ковылов и др., 2012; Морковин и др., 2018). Песня этого вида отличается ускоренным темпом и сложной формой частотной модуляции многих звуков. Каждый самец имеет репертуар из нескольких типов песен (EP) длительностью 1.5–2.5 сек каждая – до 7-ми типов у одной особи. При пении преобладает непрерывная вариативность.

Группа таловок объединяет 3 вида, морфо-биологически очень сходных. Прежде всех их считали единым видом. Но пристальное изучение молекулярно-генетических и биоакустических признаков показало видовую самостоятельность трех форм: (1) *Ph. borealis* (материковая Евразия), (2) *Ph. examinandus* (Камчатка, Сахалин, Курильские острова, о-в Хоккайдо) и (3) *Ph. xanthodryas* (Японские острова за исключением о-ва Хоккайдо) (Saitoh et al., 2008; Martens, 2010; Alström et al., 2011; Малых, 2014).

Структура песен хорошо различается у разных видов (Alström et al., 2011; Малых, 2014), но общие принципы сходны (рисунок 5.30). Каждая песня (EP) представляет собой гомотипическую серию коротких слогов (трель) длительность

около 2 с. У *Ph. borealis* слоги наиболее короткие, каждый состоит из 1–3 (чаще всего – 2) звуков. У *Ph. examinandus* слоги длиннее, и включают до 6 звуков нескольких типов, а ритм исполнения (количество звуков в единицу времени) меньше, чем у *Ph. borealis* (Малых, 2014). Свои особенности имеет и песня японской *Ph. xanthodryas*, но в общих чертах она похожа на *Ph. examinandus*, только еще более «медленная» (Alström et al., 2011).

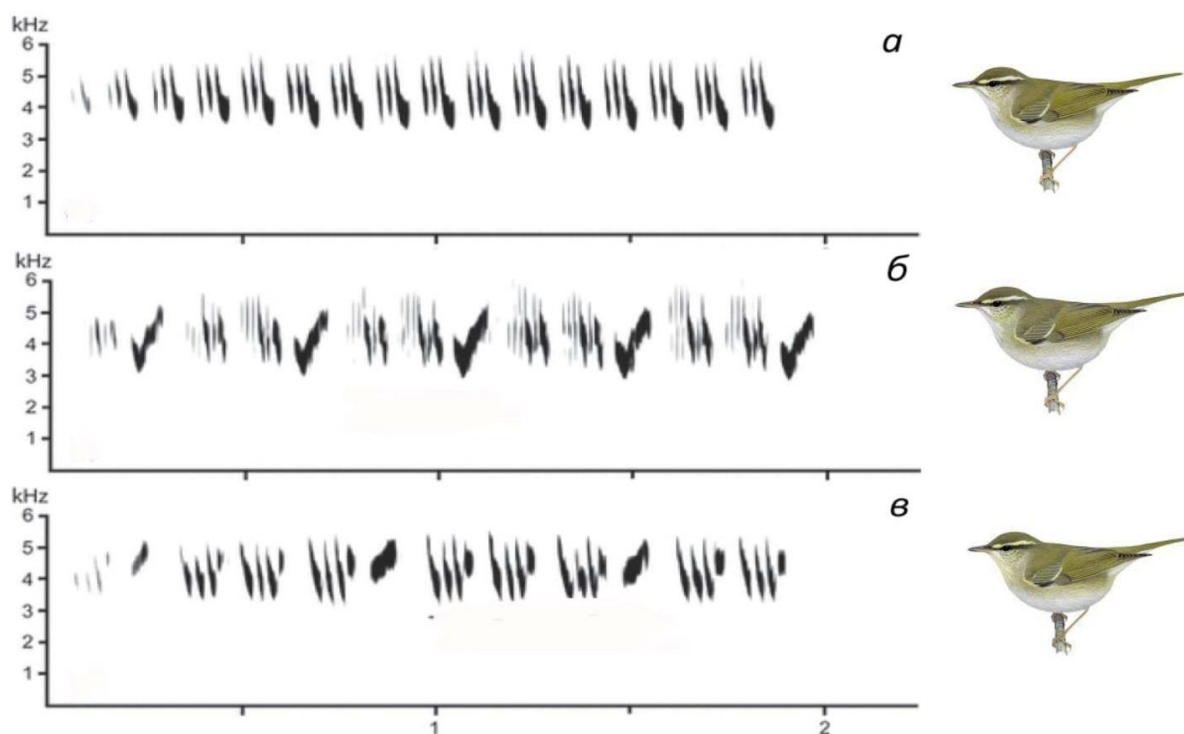


Рисунок 5.30. Примеры песен разных видов таловок – *Ph. borealis* (а), *Ph. examinandus* (б) и *Ph. xanthodryas* (в). Из: Alström et al., 2011, с изменениями.

Известно, что каждый самец *Ph. borealis* имеет в репертуаре несколько типов песен (до 21, каждый состоит из уникальных слогов). Размер репертуара *Ph. examinandus* – до 15 типов песен, а *Ph. xanthodryas* – до 18. Характер чередования песен разных типов – это периодическая вариативность. Причем самец обычно много раз (нередко – десятки) повторяет данный тип прежде, чем перейти к следующему.

Бледноногая пеночка *Phylloscopus tenellipes** (Восточная Азия) и сахалинская пеночка *Ph. borealoides* (Сахалин, Курилы, Япония) – два сестринских аллопатричных вида, ранее считавшихся единым. Из-за значительных различий в вокализации, А.А. Назаренко (1971) предположил

видовую самостоятельность материковой бледноногой пеночки и островной сахалинской еще задолго до распространения в систематике молекулярно-генетических методик. Позднее это мнение было подтверждено и поддержано другими исследователями и сейчас является общепринятым (Martens, 2010; Малых, 2014; del Hoyo, Collar, 2016). Бледноногая пеночка – типичный обитатель таежных лесов Приамурья и Приморья. В Хингано-Архаринском заказнике, где я наблюдал за этим видом в 2018 г., поющие самцы чаще всего встречались по крутым лесистым берегам реки Архара. Предпочтение горных склонов равнинной местности может быть связано с тем, что гнезда эти пеночки обычно устраивают в нишах вертикальных обнажений (Глущенко и др., 2016).

У бледноногой пеночки мною также выявлено два режима пения. Используемые в них песни не различаются по своим частотно-временным параметрам – как это имеет место, например, у светлоголовой пеночки. В первом случае (S-пение) самец монотонно повторяет единственный тип песни, а во втором (V-пение) чередует песни 4–8 разных типов (рисунок 5.31). Для V-пения может быть характерен режим как периодической, так и непрерывной вариативности, а также их «смесь». Каких-либо закономерностей в чередовании песен разных типов мне выявить не удалось. Каждая песня длится 1.5–2 сек и представляет собой гомотипическую серию (трель) коротких слогов из 1 (чаще всего) либо 2 звуков каждый (рисунок 5.31).

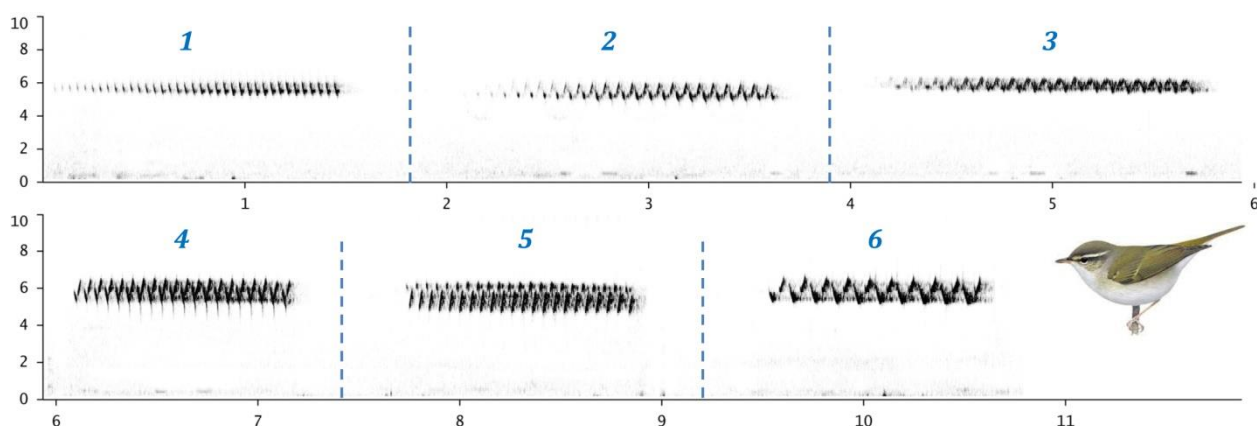


Рисунок 5.31. Каталог типов песен V-режима одного самца бледноногой пеночки. По фонограмме автора из Хингано-Архаринского заказника.

Рекламная песня **большеклювой пеночки** *Phylloscopus magnirostris**, распространенной в Гималаях и горах Западного Китая, довольно проста (рисунок 5.32). Она представляет собой последовательность из 5 разных звуков (в редких случаях встречаются песни из 4 или 6), по степени сходства группирующиеся в три группы (рисунок 5.32, слева направо). Первая группа содержит один звук, вторая и третья – по два (Martens, 2010; Колесникова, Опаев, 2016). Каждый звук – тоновая посылка с минимальной частотной модуляцией либо вовсе без таковой. От первого к последнему звуку песни основная частота падает. Предполагается, что песня такой структуры является адаптацией к обитанию вблизи шумных горных рек и потоков (Martens, 2010). Исключительно в таких условиях большеклювая пеночка живет в Гималаях (Martens, Еск, 1995), но в китайской части ареала спектр местообитаний шире и в целом иной (Колесникова, Опаев, 2016). Каждый самец большеклювой пеночки имеет в репертуаре 3–8 типов песен (рисунок 5.32), медиана 5.5 ($n=10$). Преобладающий режим пения – непрерывная вариативность. Очередность исполнения песен разных типов выглядит случайной.

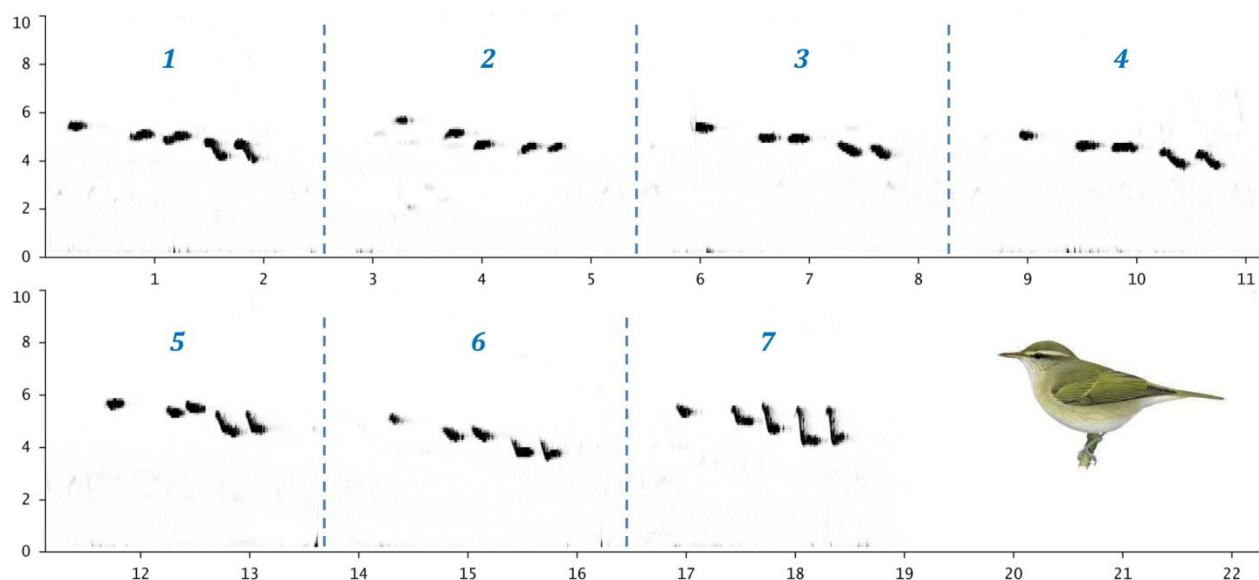


Рисунок 5.32. Каталог типов песен одного самца большеклювой пеночки. По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай).

Удивительно, но пение большеклювой пеночки на слух поразительно схоже с песнями совершенно не родственной ей белошейной веерохвостки (по этому виду см. раздел 4.5 и рисунок 4.18). Услышав (записать не удалось) пение последнего вида в предгорьях Гималаев (Индия, шт. Уттаракханд, г. Массури, октябрь 2017 г.), где может быть встречена как пеночка, так и веерохвостка, я был в полной уверенности, что поет хорошо знакомая мне *Ph. magnirostris*. Ошибка выяснилась, лишь когда певца удалось рассмотреть. Необычно в этой ситуации то, что пение большеклювой пеночки очень характерно, и не узнать его, услышав лишь однажды, сложно.

К *Acanthopneuste* относится также недавно описанный вид – эмейская пеночка *Phylloscopus emeiensis* с гор Центрального Китая (Alström, Olsson, 1995), по молекулярно-генетическим данным занимающая базальное положение в группе (Alström et al., 2018). Внешне эта пеночка очень напоминает представителей подрода *Cryptigata*. Биоакустические данные, однако, также свидетельствуют в пользу ее родства с пеночками ширококлювыми. Песня *Ph. emeiensis* – простая трель из коротких широкополосных звуков шумовой природы. По структуре она напоминает пение *Ph. borealis* или *Ph. tenellipes*, но более продолжительна – до 3–4 сек (Alström, Olsson, 1995).

Восточноазиатские пеночки *Cryptigata*

Восточноазиатские пеночки представлены 18 видами, встречающимися в основном в Гималаях и горах Западного и Центрального Китая. Ареалы лишь некоторых азиатских видов полностью или частично локализованы в Индокитае. Кроме того, к *Cryptigata* относятся пеночки Индонезии, Филиппин (но здесь живут также два вида из «группы светлоголовой пеночки», см. выше), Новой Гвинеи и Соломоновых островов. Здесь обитают 7 преимущественно аллопатричных форм, населяющих горные леса островов тропического пояса. Лишь на острове Куламбангара (Соломоновы острова) два вида живут симбиотопично – это *Ph. poliocephalus* и *Ph. atoenus*, различающиеся как пропорциями тела, так и способами кормления (Maug, Diamond, 2001).

К надвиду чернобровая пеночка *Ph. cantator* s.l. относятся несколько южно-азиатских форм. В настоящее время выделяют три вида. В первую очередь, надвид был разделен на два вида – **пеночка чернобровая *Phylloscopus cantator**** и **пеночка Рикетта *Phylloscopus ricketti****. Далее, в 2009 г. в качестве самостоятельного вида была описана до того входящая в *Ph. ricketti* форма *Ph. calciatilis* (Alström et al., 2009) – морфологически они почти неотличимы. *Ph. cantator* распространена в предгорьях Гималаев и на севере Лаоса, *Ph. ricketti* занимает юго-восточную часть Китая, а *Ph. calciatilis* гнездится на севере Индокитая (Martens, 2010). Для всех характерны три ярко-желтые полосы на голове, нижняя сторона тела также желтая, полностью (*Ph. ricketti*, *Ph. calciatilis*) или частично (*Ph. cantator*). Так что окрашены эти пеночки вполне ярко. Все формы встречаются в лесах предгорий, где они не поднимаются выше 1500–1700 м.н.у.м. (Martens, 2010; Robson, 2011).

За пеночкой Рикетта я наблюдал в заповеднике Хупиньшань (Китай). Здесь этот вид встречается в лесах на высоте около 500–1000 м.н.у.м. Манера пения – дискретная. Каждая песня (рисунок 5.33) – это короткая (1–1.5 сек) последовательность из 4–6 тоновых звуков, большинство из которых различны. Звуки модулированы по частоте, но модуляция обычно простая – восходящая, нисходящая либо V-образная. Для начала песни характерны 1–2 очень коротких высокочастотных (6–8 кГц) вступительных звука. Индивидуальные репертуары самцов включали 2–9 (медиана 7, $n=9$) стереотипных типов песен (Колесникова, Опаев, 2016; Kolesnikova et al., 2019). Частота смены напева – 0.31–0.59. Тенденции к линейному синтаксису не подмечено, однако при пении часты чередования по принципу ААВАВВВ... За счет этого индексы модулярности довольно высоки (0.57–0.59 у трех самцов). Визуализация этой тенденции методом теории графов показывает существование кластеров из двух взаимно-ассоциированных во времени типов песен каждый (рисунок 5.34).

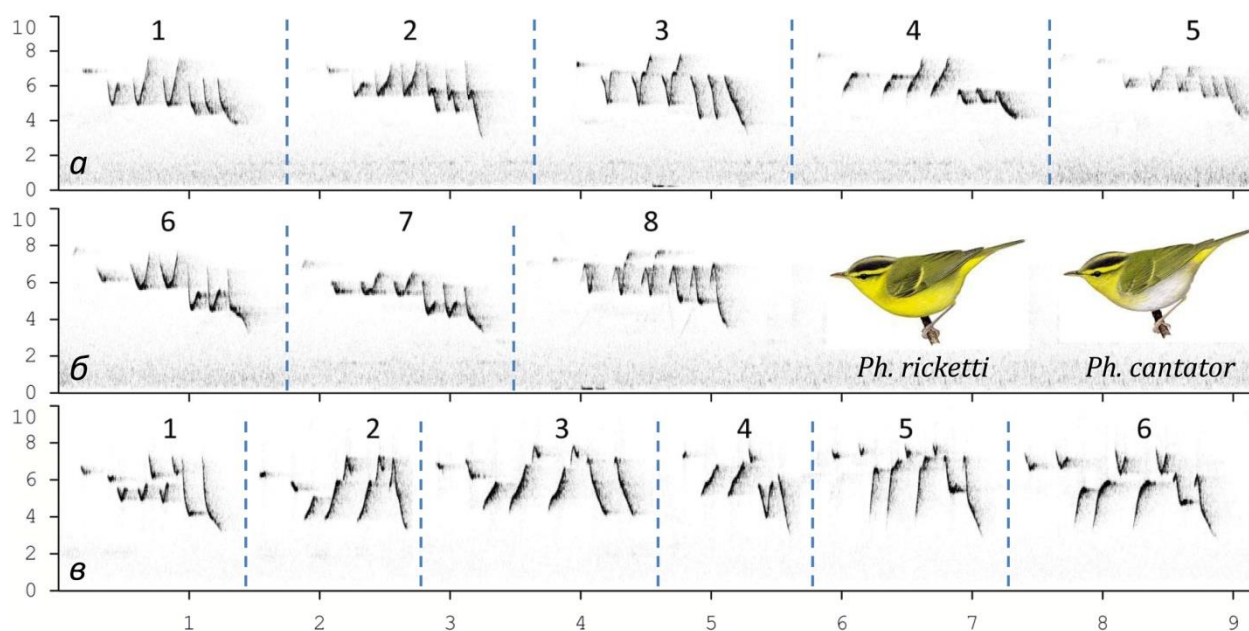


Рисунок 5.33. Индивидуальные каталоги типов песен (EP) пеночки Рикетта (*a*, *б*) и чернобровой (*в*). По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай) (*a*, *б*) и D. Farrow из Бутана (*в*).

Вокализация чернобровой пеночки схожа с таковой предыдущего вида как структурой песен (рисунок 5.33), так и (вероятно) организацией песенного цикла. Одна фонограмма этого вида из Бутана содержала 13 песен 6-ти разных типов.

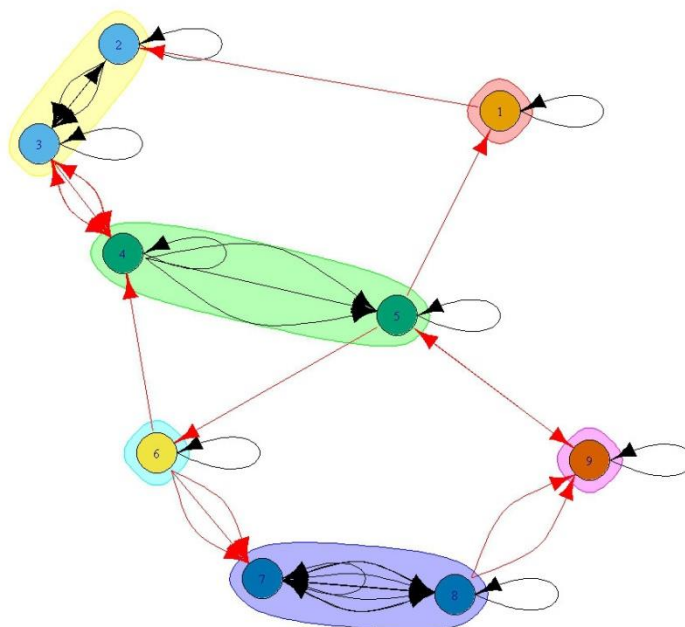


Рисунок 5.34. Организация пения одного самца пеночки Рикетта, выявленная методом теории графов. Номерами обозначены типы песен (EP). Составлено по фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (провинция Хунань, Китай).

Ранее комплекс *Ph. reguloides* s.l., рассматривали в качестве единого вида. На основании молекулярно-генетических и биоакустических данных это «широкий» вид был разделен на три (Olsson et al., 2005; Päckert et al., 2009): это (1) собственно **корольковидная пеночка** *Phylloscopus reguloides** (Гималаи и Центральный Китай), (2) **пеночка Клаудии** *Phylloscopus claudiae** (Центральный и Северо-восточный Китай) и (3) пеночка Хартерта *Ph. goodsoni* (Юго-восточный Китай). Все это – горные формы, обычно не встречающиеся ниже 1500 м.н.у.м. К этому комплексу примыкает обитающая в Западных Гималаях и горах Средней Азии зеленокрылая пеночка *Ph. occipitalis* (Alström et al., 2018). Интересной особенностью всех четырех названных видов является привычка с большой амплитудой и относительно малой частотой трепетать крыльями (проще говоря – «вскидывать» их) – моторная акция, в таком точно виде не характерная для других пеночек (Olsson et al., 2005; мои данные), которые обычно трепещут крыльями, наоборот, с большой частотой и маленькой амплитудой.

Основные особенности пения всех видов схожи. Каждый самец поет в дискретной манере и имеет в репертуаре несколько стереотипных типов песен, исполняемых чаще в режиме непрерывной вариативности (возможное исключение – зеленокрылая пеночка, данных по которой недостаточно). Каждая песня длится 1–2 сек и включает в себя гомотипические повторы отдельных звуков либо коротких слогов из 2–3 звуков каждый. Такие повторы составляют основную часть песни, но их может предварять «вступление» из нескольких коротких посылок (как у *Ph. claudiae*, см. рисунок 5.35). Различия в структуре пения разных видов подробно рассмотрены в работе Пäckерта с соавторами (Päckert et al., 2009). Они касаются (1) наличия/отсутствия вступления и (2) структуры слогов основной части.

Я проанализировал пение самцов из двух популяций пеночки Клаудии. Первая из них обитает в провинции Хэбэй, на северо-востоке Китая, а вторая – в центре этой страны (провинция Хунань). Расстояние между этими локациями по прямой – около 1400 км.

Выяснилось, что птицы из этих популяций различаются как по структуре песен (рисунок 5.35), так и по организации пения (см. ниже). Я не исключаю даже, что в данном случае мы имеем дело с разными формами пеночек ранга подвидов или даже видов. Серьезные сравнения молекулярно-генетических признаков хунаньских и хэбейских пеночек Клаудии, однако, пока не сделаны, а пилотные исследования свидетельствуют скорее в пользу их конспецифичности (Päckert et al., 2009; M. Päckert, личн. сообщ.).

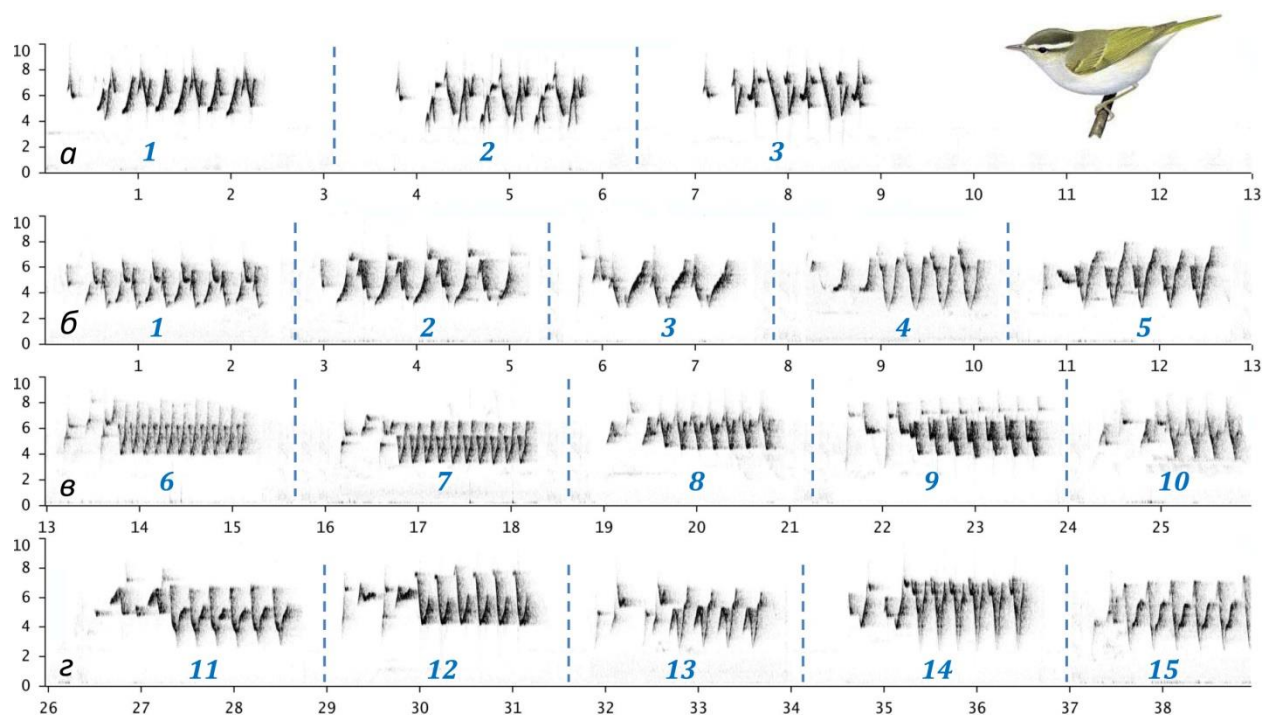


Рисунок 5.35. Индивидуальные каталоги двух самцов пеночки Клаудии из китайских провинций Хунань (а) и Хэбей (б–г). По фонограммам автора.

Спонтанное пение хунаньских пеночек Клаудии включает в среднем 5 типов песен ($n=14$). Реальный репертуар каждого самца, однако, заметно больше, о чем говорит изучение изменений пения при экспериментальной трансляции видовой песни (глава 7). А вот хэбейские пеночки «спонтанно», т.е. в отсутствие внешних стимулов, поют разнообразнее. Репертуары трех изученных самцов включали 15, 20 и 21 типов песен (EP). Чередование песен разных типов при этом не случайно. Характерен комбинаторный синтаксис, т.к. выделяются кластеры ассоциированных типов песен. Это иллюстрирует рисунок 5.36, а также высокие значения индексов модулярности (0.53, 0.63 и 0.81 у трех птиц).

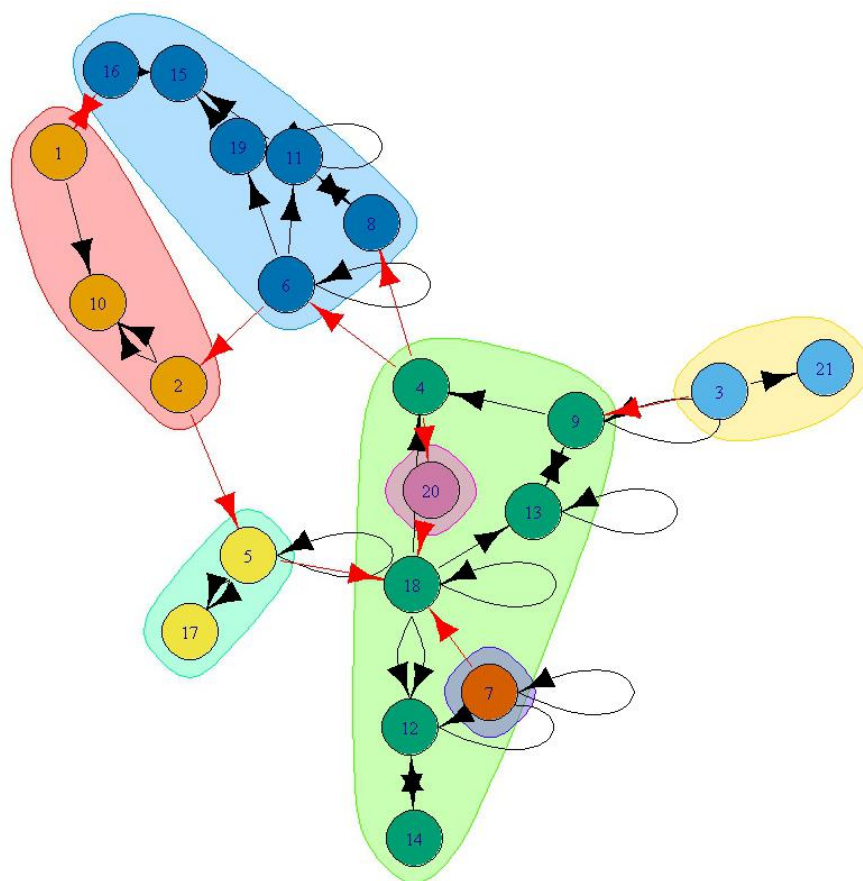


Рисунок 5.36. Организация пения самца пеночки Клаудии, выявленная методом теории графов. Номерами обозначены типы песен (EP). Составлено по фонограмме автора из провинции Хэбей (Китай).

Структура и организация пения корольковидной пеночки подробно описана в литературе (Singh, Price, 2015) – эти материалы в целом совпадают с моими фрагментарными данными (запись одного самца с сайта xeno-canto.org). Характерна непрерывная вариативность: самец чаще всего каждый раз меняет тип песни, но иногда возможны повторения одного типа. Все типы песен обычно исполняются в линейной последовательности, а потом – все с начала. В репертуаре – от 1 до 6 типов (в среднем 3.4 типа песни, $n=132$ самца; рассчитано по: Singh, Price, 2015, Suppl. Table S8). Сами песни очень напоминают таковые пеночки Клаудии, особенно – хэбейской популяции этого вида.

* * *

Ниже (разделы 5.5–5.6) я рассмотрю вокализацию видов, известных под собирательным названием «*тимелии*». В последнее десятилетие систематика этих птиц претерпела существенные изменения. Оказалось, что на самом деле это сборная группа, сюда относятся представители как минимум пяти семейств (Alström et al., 2013; del Hoyo, Collar, 2016). Большинство (но не всех) представителей трех из них традиционно относили к тимелиями и раньше, до широко привлечения к изучению филогении группы молекулярно-генетических методов. Это Timaliidae, Leiothrichidae и Pellorneidae, первые два рассмотрены ниже. Кроме того, имеется еще два семейства, в данной работе не рассмотренные. Помимо «классических тимелий», они широко включают и «не тимелий». Это Sylviidae (некоторые тимелии в классическом понимании и славки *Sylvia*) и Zosteropidae (белоглазки и юины; последние «были тимелиями» и раньше).

5.5. Настоящие тимелии (сем. Timaliidae)

К семейству относится не менее 54 видов, распространенных в Азии, преимущественно южной (Cibois, 2003; Gelang et al., 2009; Moyle et al., 2012; del Hoyo, Collar, 2016).

Кривоклювые тимелии *Pomatorhinus* и *Erythrogenys*

Прежде единый род кривоклювых тимелий *Pomatorhinus* недавно разделили на два – был выделен род *Erythrogenys* (Dong et al., 2010). Кроме того, своеобразную тонкоклювую тимелию *P. superciliaris* переместили из монотипического рода *Xiphirhynchus* (Dong et al., 2010; Reddy, Moyle, 2011; Reddy et al., 2015). Все это – птицы размером примерно со скворца, с удлинённым и загнутым книзу клювом (рисунок 5.37). Обитают в различных типах лесов, чаще горных, где держатся в нижнем и среднем ярусах.



Рисунок 5.37. Кривоклювые тимелии из родов *Pomatorhinus* (слева) и *Erythrogenus* – красношейная и краснощекая *E. erythrogenus* (последний вид в работе не рассмотрен). Фото автора из Китая (слева) и северной Индии.

Структурной простотой отличается пение гималайской кривоклювой тимелии *Pomatorhinus schistaceps**. Каждая песня состоит из нескольких (3–9 в моей выборке) одинаковых тоновых звуков (рисунок 5.38). В трех изученных фонограммах из Вьетнама присутствовало лишь по одному типу песни (EP).

Красношейная кривоклювая тимелия *Pomatorhinus ruficollis** в заповеднике Хупиньшань (Китай, провинция Хунань), где я проводил свои наблюдения, не представляет редкости на высотах около 1300–1900 м.н.у.м. Здесь она населяет различные типы вторичных лесов. Птицы живут отдельными парами, партнеров часто можно видеть вместе. Это территориальные птицы. Судя по моим фрагментарным наблюдениям за одним гнездом, по крайней мере в выкармливании птенцов принимают участие оба партнера.

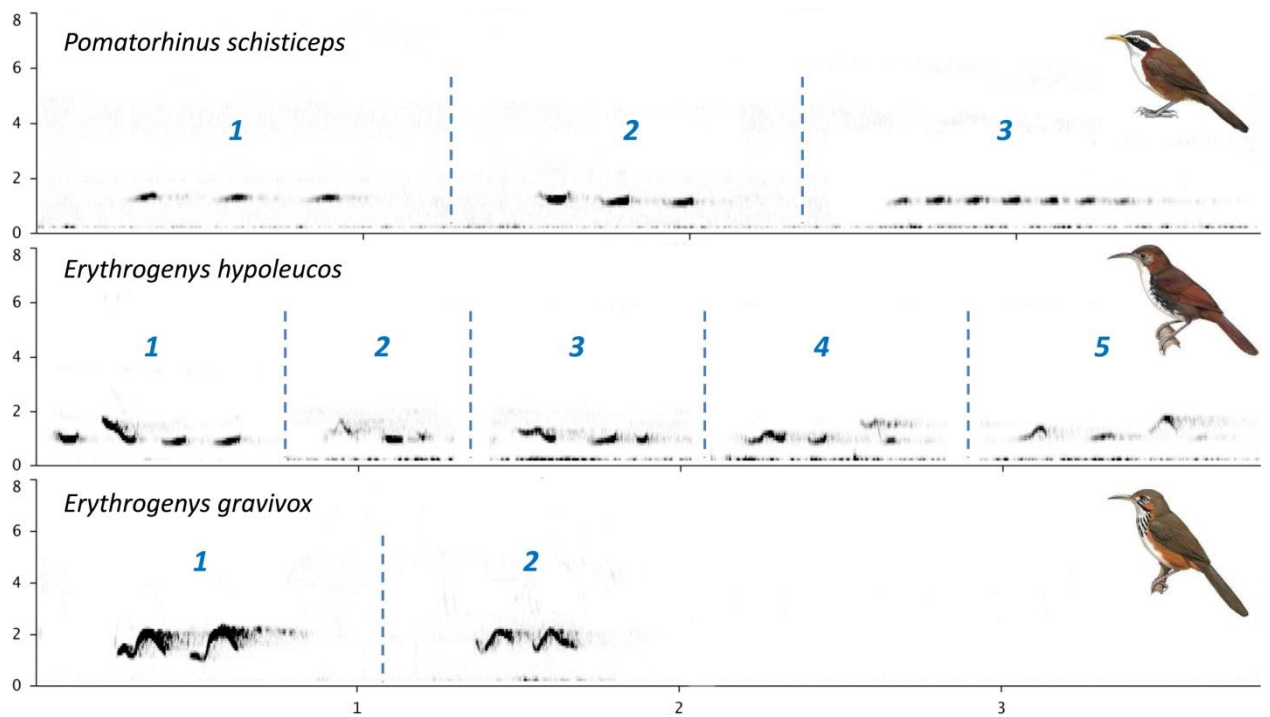


Рисунок 5.38. Вверху: примеры песен разных особей гималайской кривоклювой тимелии *P. schisticeps* из Вьетнама. По фонограммам И.В. Палько из КатТьена (1–2) и С.С. Гоголевой из БиДупа (3). В центре: примеры типов песен (EP) большой кривоклювой тимелии (*E. hypoleucos*) из Вьетнама (по фонограммам С.С. Гоголевой): 1 – по записи из КонПлонга, 2–5 – из записи «переключки» двух птиц из МаДа (2–4: типы песен первой особи, 5 – песня второй тимелии). Внизу: примеры песен двух разных особей пятнистогрудой кривоклювой тимелии (*E. gravivox*). По фонограммам автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

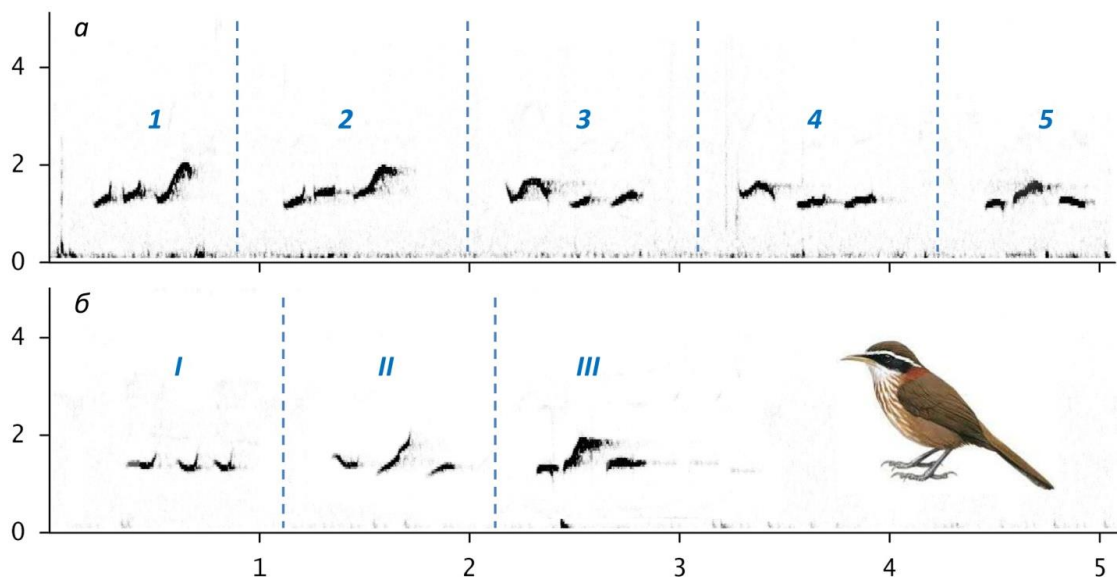


Рисунок 5.39. Примеры песен красношейной кривоклювой тимелии: а – пять (1–5) разных типов песен (EP) с непрерывной фонограммы одной особи; б – три песни (I–III), принадлежащие разным индивидуумам. По фонограммам автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

Песня красношейной кривоклювой тимелии – это 3 тоновых (свистовых) звука, обычно разных (рисунок 5.39). Репертуара каждой особи может включать несколько – до 5-ти – типов песен. Но обычно каждая конкретная серия песен содержит вокализации лишь одного типа. Так, песни только одного типа присутствовали на 3-х из 4-х изученных мною фонограмм. А в четвертой выявлено 5 типов (рисунок 5.39, 1). В последнем случае были характерны чередования. Например, птица сначала чередовала два каких-либо типа (по принципу АВАВАВ...), а затем переходила к чередованию песен других типов. Но предпочтений к чередованию песен каких-либо определенных типов песен не выявлено. Т.е., один и тот же тип песни может быть встречен в чередованиях с любым другим. Таким образом, для песенных последовательностей красношейной кривоклювой тимелии наиболее характерна периодическая вариативность с длительным повторением песен одного типа.

То же свойственно и **большой кривоклювой тимелии** *Erythrogenys hypoleucos**. В одной из просмотренных фонограмм имелось 32 песни всего одного типа (1 на рисунке 5.38), а на второй была записана «перекличка» двух птиц. Из них одна издавала песни трех типов (2–4 на рисунке 5.38) в режиме периодической вариативности, а вторая – одного типа (5 на рисунке 5.38). Таким образом, как и у других *Pomatorhinus*, в репертуаре каждой особи, скорее всего, имеется несколько типов песен, которые исполняются обычно в виде продолжительных серий песен одного типа. Что касается структуры самих песен, то они включают в себя 3–4 звука (обычно разных), тоновых и относительно низкочастотных.

Особенностью большой кривоклювой тимелии является также обычность вокальных «перекличек» двух птиц – вероятно, из разных пар. Так, на пяти просмотренных нами фонограмм из Вьетнама (фонотека ЗММГУ), песни по меньшей мере 2-ух птиц присутствовали в трех. «Переклички» упоминаются даже в справочных изданиях (MacKinnon, Phillipps, 2013). При «перекличках» партии двух птиц во времени четко не согласованы.

Две оригинальные фонограммы **пятнистогрудой кривоклювой тимелии** *Erythrogenys gravivox** из Китая содержали только по одному типу песни (рисунок 5.38), а еще одна – двух типов. Основу песни составляет тоновый свистовой звук, заметно модулированный по частоте. Таких звуков в песни может быть два или один.

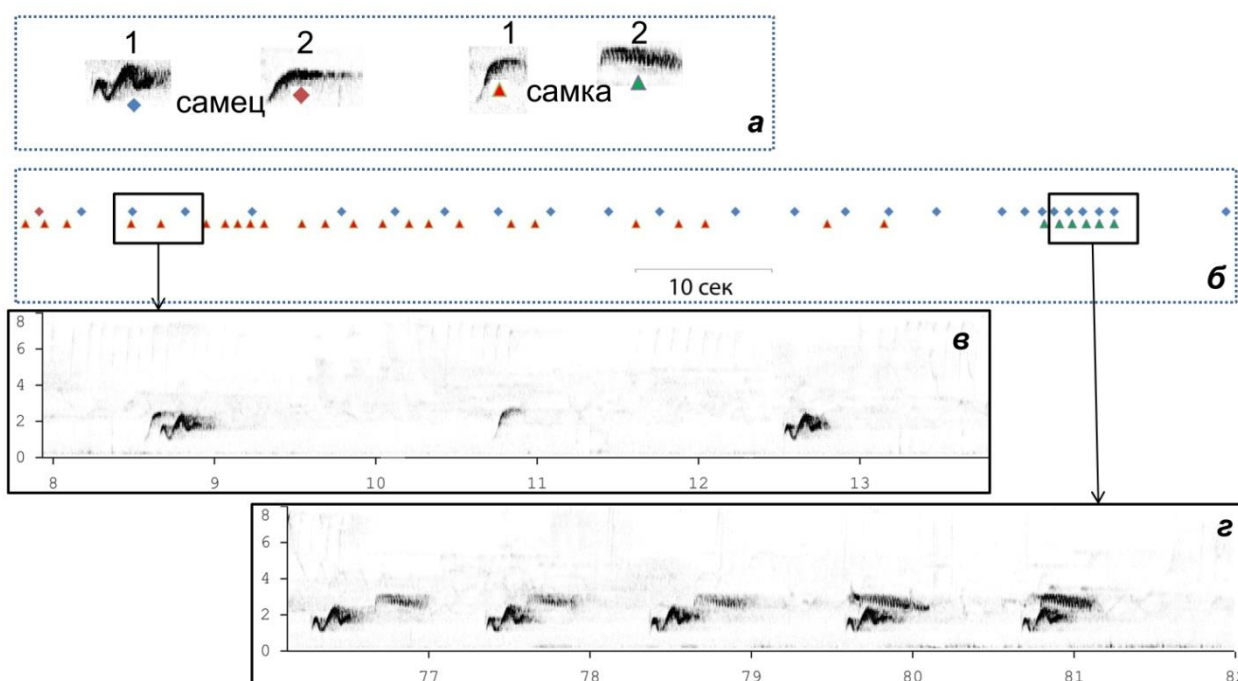


Рисунок 5.40. Дуэт и предшествующая ему вокальная «переключка» двух пятнистогрудых кривоклювых тимелий. *а* – по два типа звуков двух особей (предположительно, самца и самки из пары), отмеченные в фонограмме (только звук типа 2 самки специфичен для дуэтов, остальные звуки могут быть услышаны и при вокализации одной особи); *б* – схема фонограммы, показывающая распределение разных типов звуков (=песен в данном случае) по оси времени (значки обозначающие звуки, соответствуют таковым на *а*); *в* – спектрограмма «переключки» партнеров, характеризующейся относительно редкой и мало согласованной между птицами подачей сигналов; *г* – собственно дуэт, при котором звуки двух птиц исполняются согласованно. По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

Весьма интересны также зафиксированные мною дуэты двух птиц этого вида – предположительно, самца и самки из одной пары. Удалось записать две подобные вокализации, одна из них разобрана на рисунке 5.40. Дуэты, характеризующиеся относительно упорядоченными во времени вокализациями

двух птиц, длились в этих случаях 8.6 сек (этот дуэт приведен на рисунке 5.40) и 11.0 сек. Дуэт – это быстрая серия звуков двух птиц, закономерно чередующихся таким образом, что за тоновыми частотно-модулированными звуками одной (предположительно, самца) следует более высокочастотные «трели» другой (вероятно, самки). Наблюдения показывают, что такой упорядоченный дуэт является заключительной частью совместной вокализации партнеров. Сначала можно услышать звуки двух птиц, мало-согласованные друг с другом и исполняемые с большими промежутками времени (рисунок 5.40, в). В это время птица, являющаяся предположительно самцом, исполняет те же звуки, что используются в дуэте. А самка – звуки иной природы: тоновые свисты. В какой-то момент самка начинает отвечать на очередную песню самца своей специфической именно для дуэтов трелью (звук 2 самки на рисунке 5.40, а). Это приводит к тому, что самец значительно увеличивает частоту песен (сокращаются паузы между ними), между которыми теперь ритмично вклиниваются звуки самки (рисунок 5.40, з). В моей выборке двух дуэтов они содержали, соответственно, по 8 (этот дуэт приведен на рисунке 5.40) и 12 звуков самца и 6 и 9 – самки. После описанного короткого дуэта партнеры, как правило, тотчас замолкают. Таким образом, дуэт является, по сути, терминальной фазой «переклички» партнеров, которая в общей сложности длится до нескольких минут.

Стахирисы *Stachyris*

Сюда относятся небольшие тимелии (13 видов), внешне напоминающие славок *Sylvia*. Морфологически они сходны также с цианодермами *Cyanoderma* (см. ниже), ранее эти два рода считали одним. Сходства между *Stachyris* и *Cyanoderma* выявляются и в вокализации.

Песня сероголового стахириса *Stachyris nigriceps** – трель из 7–12 (у разных особей) звуков, паузы между которыми в несколько раз меньше самих звуков (рисунок 5.41). Основная частота градуально меняется по ходу пения. Эта динамика, как правило, имеет форму, близкую к U-образной: т.е. первые и последние звуки несколько выше тех, что располагаются в середине песни. Кроме

того, первый звук, как правило, короче остальных, тише, и отделен от остальных звуков более продолжительной паузой. В репертуаре каждой особи имеется, по-видимому, всего один песни.

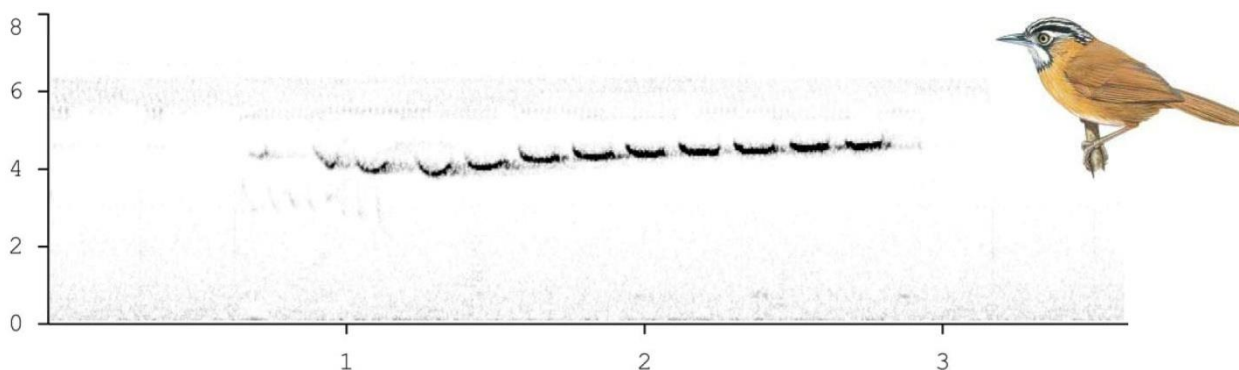


Рисунок 5.41. Песня сероголового стахириса. По фонограмме С.С. Гоголевой из ЧуЯнгСина (Вьетнам).

Синицевые бабблеры *Mixornis*

Небольшая группа (5 видов) мелких тимелий. Два рассмотренных ниже вьетнамских вида *Mixornis* (ранее их относили к роду *Macronus*, в котором ныне оставлено только два вида) внешне похожи на некоторых *Cyanoderma*. Филогенетическая близость *M. gularis*, с одной стороны, и *C. ruficeps* и *C. chrysaemum*, с другой, показана молекулярно-генетическими методами (Cibois et al., 2002). В связи с этим интересно, что пение *Mixornis* имеет крайне мало общего с таковым *Cyanoderma* (см. ниже).

Пение обычного во многих местах Вьетнама **желтогрудового синицевого бабблера *Mixornis gularis**** организовано, на фоне большинства других тимелий, вполне своеобразно (рисунок 5.42). Основу этой вокализации составляет повторение всего одной тоновой посылки (EP) с нисходящей частотой (частота быстро падает от начала к концу звука) длительностью 0.08–0.09 сек. Такие звуки группируются в серии, организованные ритмически довольно четко. Это значит, что паузы между последовательными звуками довольно постоянны и составляют около 0.15–0.20 сек. Вокализируя, птица периодически прерывает такую монотонную серию – во всяком случае, отдельные серии условно можно

разделить на том основании, что паузы между ними больше (хотя бы и незначительно), чем между звуками в одной серии. Такие серии можно считать вокальными эпизодами или «песнями». Число составляющих их звуков может быть различно: в моей выборке из трех самцов этот параметр имел разброс значений от 1 до 103. Соответственно, и длительность такой «песни» может достигать десятков секунд (в моей выборке максимально – 36 сек).

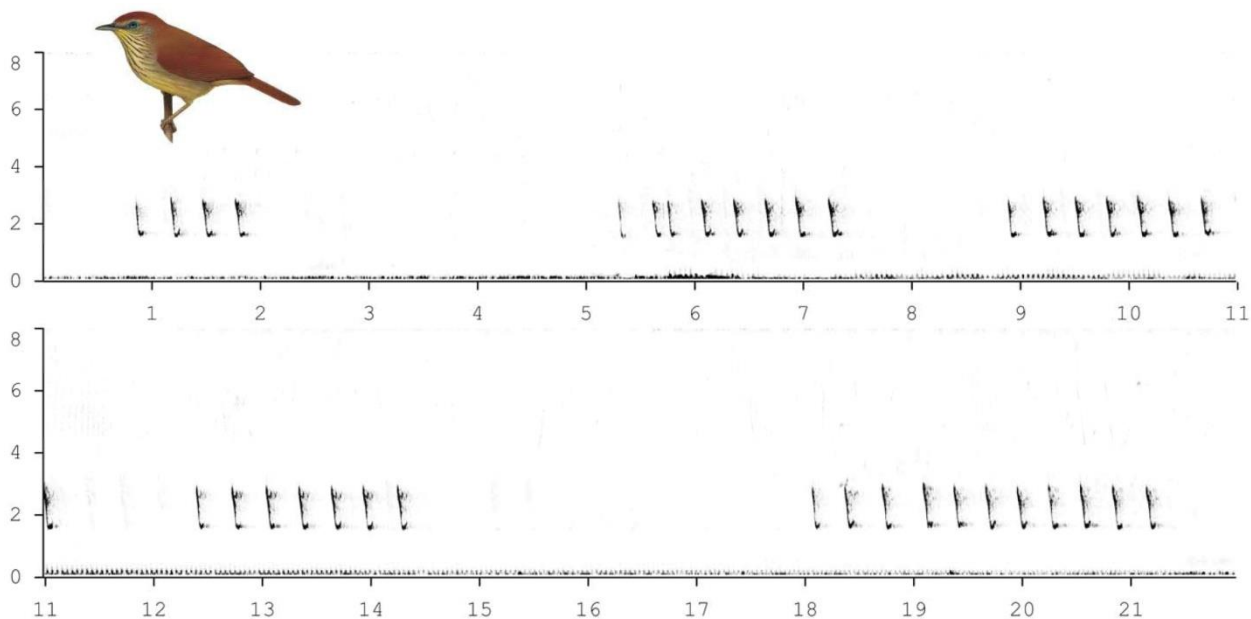


Рисунок 5.42. Пять последовательных песен желтогрудового синицевого бабблера. По фонограмме С.С. Гоголевой из КатТьена (Вьетнам).

У серолицего синицевого бабблера *Mixornis kellei** (рисунок 5.43) пение устроено очень сходно с предыдущим видом. Отличие касается структуры самих единичных звуков (EP). У *M. kellei* – это короткие (0.09 сек) узкополосные (в отличие от широкополосных у *M. gularis*) тоновые посылки со слабовыраженной U-образной частотной модуляцией.

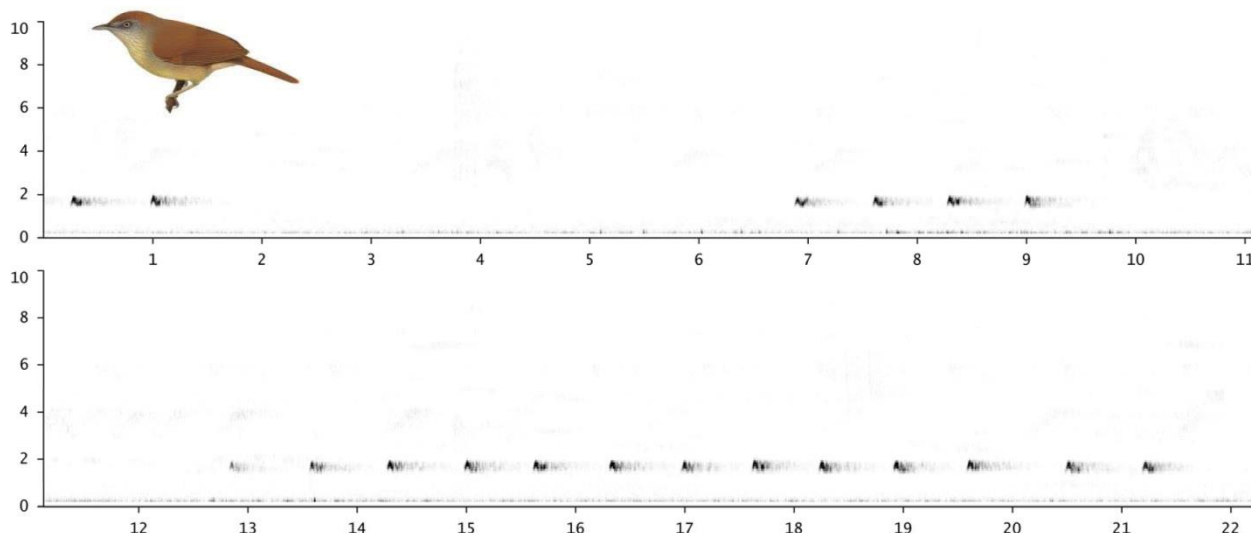


Рисунок 5.43. Три последовательные песни сероголового синицевого баблера. По фонограмме М.В. Калякина из КатТьена (Вьетнам).

Цианодермы *Cyanoderma*

В этой, уже упоминавшейся выше группе насчитывают 7 видов (del Ноуо, Collar, 2016).

Песня **рыжешапочной цианодермы *Cyanoderma ruficeps**** представляет собой последовательность из 5–9 тоновых и практически не модулированных по частоте звуков («чистых» свистов). Первый звук в песне может отличаться от последующих (рисунок 5.44, б), либо, по крайней мере, быть отделенным от остальных паузой (т.е. выделяться ритмически: рисунок 5.44, а). Указанная выше вариабельность числа звуков в песне касается межиндивидуального уровня: все песни одной особи одинаковы и содержат всегда точно постоянное число звуков. Песенный репертуар этого вида включает всего один тип песни; об этом говорят также данные тайваньских орнитологов (Shief, Liang, 2007). По моим наблюдениям в Китае, для этой цианодермы характерна относительно низкая активность пения. Так, на трех проанализированных фонограммах птицы исполнили в среднем по 3–5 песен в минуту.

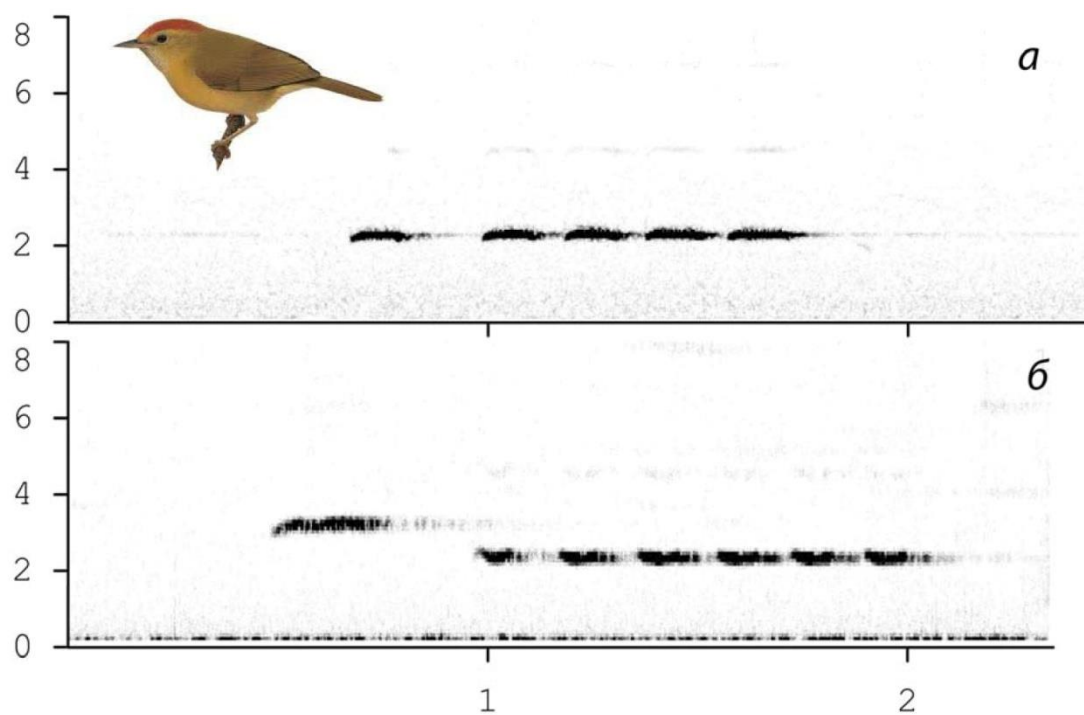


Рисунок 5.44. Примеры песен рыжешапочной цианодермы: *а* – по фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (Китай); *б* – по фонограмме И.В. Палько из БиДупа (Вьетнам).

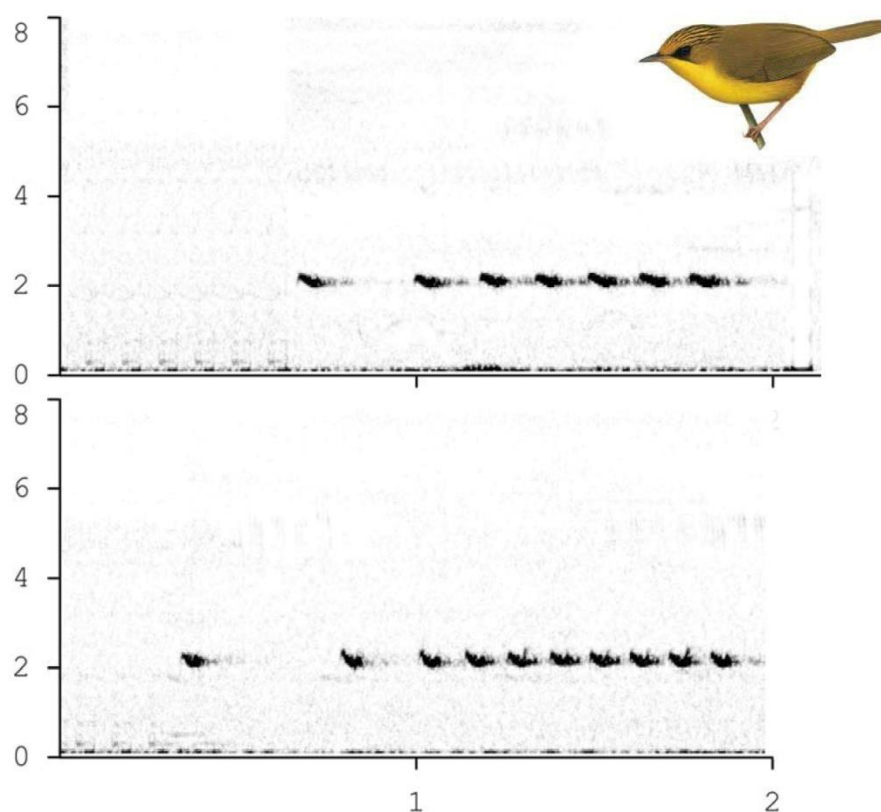


Рисунок 5.45. Песни двух разных особей золотоголовой цианодермы. По фонограммам С.С. Гоголевой из КонПлонга (Вьетнам).

Пение золотоголовой цианодермы *Cyanoderma chrysaеum** организовано аналогично таковому у предыдущего вида. В репертуаре каждой особи имеется один тип песни. Каждая песня представляет собой последовательность (трель) одинаковых звуков, среди которых первый обычно отделен от последующих бóльшей паузой (рисунок 5.45). Не касаясь тонких различий в структуре песен двух этих видов (вполне близких филогенетически) отметим, у *C. chrysaеum* (в отличие от *C. ruficeps*) может наблюдаться незначительная изменчивость в числе звуков в последовательных песнях одной особи. В трех изученных фонограммах пределы изменчивости этого параметра составили 7–10 ($n=29$ песен), 8–10 ($n=28$) и 7–12 ($n=23$). Еще одно небольшое различие в организации пения состоит в несколько большей частоте пения (количество песен в минуту): 6.7–8.3 у трех птиц. Пока неизвестно, действительно ли эти небольшие различия «разделяют» эти два вида, пусть и на уровне тенденции.

5.6. Кустарницы (сем. *Leiothrichidae*)

К семейству относится 148 видов (del Hoyo, Collar, 2016) относительно крупных тимелий. Распространены они преимущественно в южной Азии – за исключением рода *Turdoides*, широко радировавшего также в Африке.

Альциппы *Alcippe*

В современном понимании род включает 7 видов (del Hoyo, Collar, 2016). Ранее, сюда относили и фулветт *Fulvetta*: ныне они входят в семейство славковых *Sylviidae*. Есть мнение, что альципп следует выделить в отдельное семейство *Alcippeidae* (Cai et al., 2019).

В заповеднике Хупиньшань (Китай) я наблюдал за серощекой альциппой *Alcippe morrisonia** в заросшем лесом ущелье на высоте 500–700 м.н.у.м. Мои данные ограничены концом апреля (2013 и 2014 гг.). В это время альциппы еще

держались стайками по 5–10 особей, что характерно для негнездового периода. Птицы перемещались по зарослям кустарников, в том числе и под пологом леса. К группам альципп могли присоединяться другие птицы – аналогичные наблюдения сделаны и на Тайване (Chen, Hsieh, 2002).

Обычно птицы вели себя молча, но несколько раз мне удалось зафиксировать фрагменты пения – причем одновременно могли петь 2 или 3 птицы. Индивидуальные репертуары двух птиц включали лишь один тип песни, что полностью совпадает с литературными данными (Shieh, 2004). Согласно этому автору, песня серещекой альциппы включает две части – первая состоит из свистовых звуков, а вторая, более тихая и исполняемая не всегда, укомплектована посылками с гармонической структурой спектра. На моих фонограммах все песни состояли только из свистовой части (рисунок 5.46).

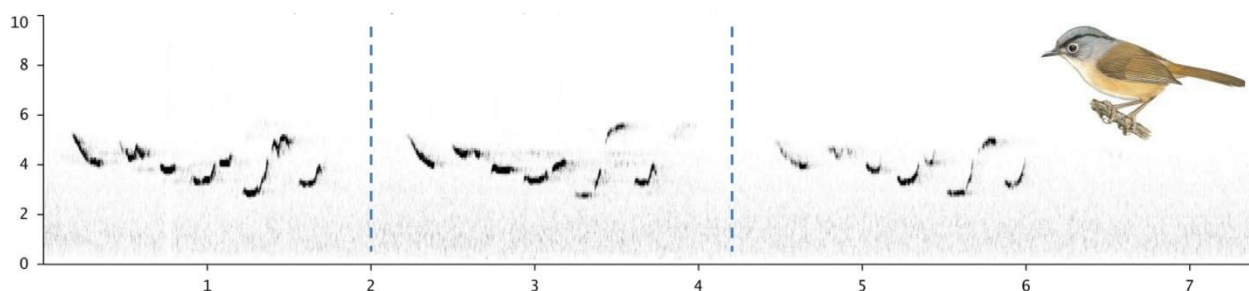


Рисунок 5.46. Примеры песен трех разных особей серощекой альциппы. По фонограммам автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

Кустарницы, или смеющиеся тимелии – роды *Garrulax* и *Trochalopteron*

В широком понимании группа включает несколько десятков видов тимелий, но в последнее время наблюдается отчетливая тенденция разделения *Garrulax* s.l. на несколько родов. Само число их, однако, неодинаково у разных авторов – от 4 (Moyle et al., 2012) до 8 (China bird report, 2012). В этой работе я будет придерживаться «компромиссного» решения (del Hoyo, Collar, 2016) и выделять два рода: *Garrulax* (50 видов) и *Trochalopteron* (23 вида). Между ними имеются различия и в биологии. Так, было замечено, что у большинства *Trochalopteron* яйца имеют небольшой крап (как правило, на тупом конце), тогда как у *Garrulax*

они однотонные (Luo et al., 2009). Все виды – крупные, несколько похожие на дроздов птицы, распространенные главным образом в Гималаях и прилегающих горах Южного и Центрального Китая. Большинство видов живут в горных лесах, лишь немногие – на равнине.

Разнообразие структуры и организации рекламной вокализации в пределах *Garrulax* велико. С одной стороны, необычной для группы в целом сложностью выделяется пение двух сестринских видов очковых кустарниц – *G. canorus* (Центральный и Юго-Восточный Китай) и *G. taevanus* (Тайвань). В пении этих видов имеются песни, лишенные стереотипности и заметно варьирующие по длительности (от 1 до 15 сек). Каждая песня – последовательность нескольких (5–118) гомотипических серий, в каждой из которых от 1 до 5–7 (чаще 1–3) раз повторяется один слог (EP) из 1 или нескольких (до 4–5) звуков (рисунок 5.47). Индивидуальные репертуары могут включать до 40–60 типов EP (слов). Порядок исполнения разных типов EP, видимо, не совсем случаен: во всяком случае, отдельные конкретные комбинации встречены у двух и более птиц. Приведенное описание основано на работе: Tu, Severinghaus, 2004. К сожалению, собственными репрезентативными данными по этим интересным видам я почти не располагаю, за исключением одной фонограммы пения *G. canorus* (рисунок 5.47).

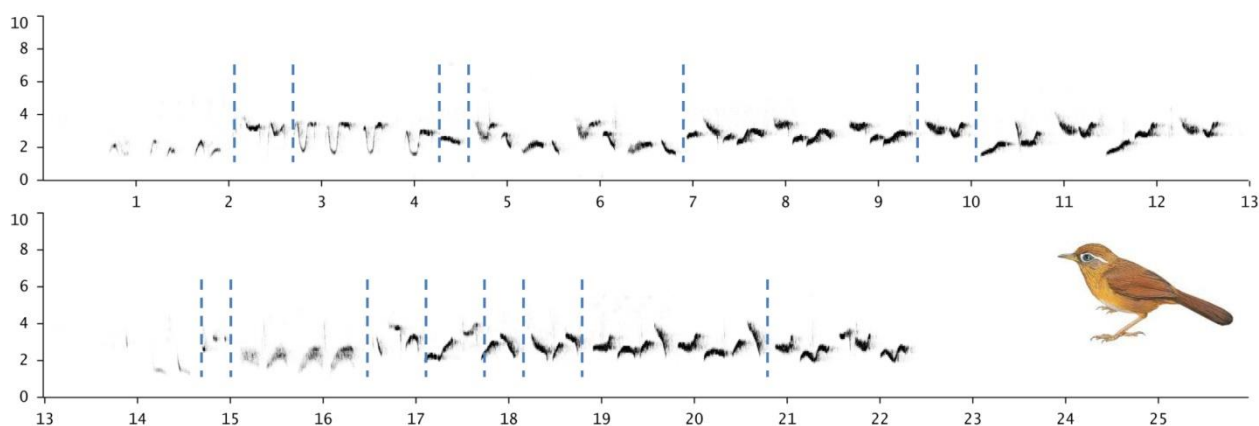


Рисунок 5.47. Две песни очковой кустарницы. Пунктиром в каждой песне разделены слоги/серии слогов разных типов. По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

С другой стороны, у некоторых *Garrulax* пение как таковое вообще трудно выделить. Вероятно, в наибольшей степени это свойственно видам, живущим коммунами в тропическом и субтропическом климате равнин и предгорий. В качестве примеров можно назвать кустарниц белохохлую *G. leucolophus* (Квартальнов, 2008; Chinkangsadarn, Situsuwan, unpubl. thesis), а также, вероятно, рыжегорлую *G. rufogularis* и белощекую *G. sannio* (мои фрагментарные наблюдения в провинции Хунань, Китай).

Однако, многие, а может и большинство горных форм кустарниц, обитающие в условиях умеренного климата, имеют в репертуаре один или несколько стереотипных типов песен. В гнездовой период эти птицы живут отдельными территориальными парами, хотя во внегнездовой могут попадаться группами (Lu et al., 2008; Wang et al., 2010, 2011; Опаев и др., 2017a). Сказанное в той или иной степени характерно для двух рассмотренных ниже представителей *Garrulax* и *Trochalopteron*, обитающих в горах Центрального Китая, по которым я располагаю собственными подробными материалами. Вокализацию этих видов я полагаю наиболее типичной для обоих рассматриваемых родов. Кроме этих, специально изученных видов, в целом аналогичная структура пения характерна, по моим данным, также для кустарниц полосатой (*T. lineatum*, наблюдения на севере Индии, 2017 г.), нильгирийской *T. cachinans* (юг Индии, 2011 г.), и китайского бабакса *G. (Babax) lanceolatus* (Китай, 2013–2014 и 2016 гг.). Все три последних вида – также жители гор субтропического и тропического поясов, не встречающиеся ниже 1000 м.н.у.м.

Песня лесной кустарницы *Garrulax ocellatus** представляет собой 3 (реже 4) тоновых низкочастотных свиста (рисунок 5.48, а). Поют, вероятно, представители обоих полов, но самцы много чаще. В репертуаре каждой особи есть несколько типов песен – до 4-х, по моим данным. Интересен дуэт этого вида (рисунок 5.48, б). В этом случае к песне самца добавляются 2–3 одинаковых звука самки, специфичных для дуэтов (рисунок 5.48, б).

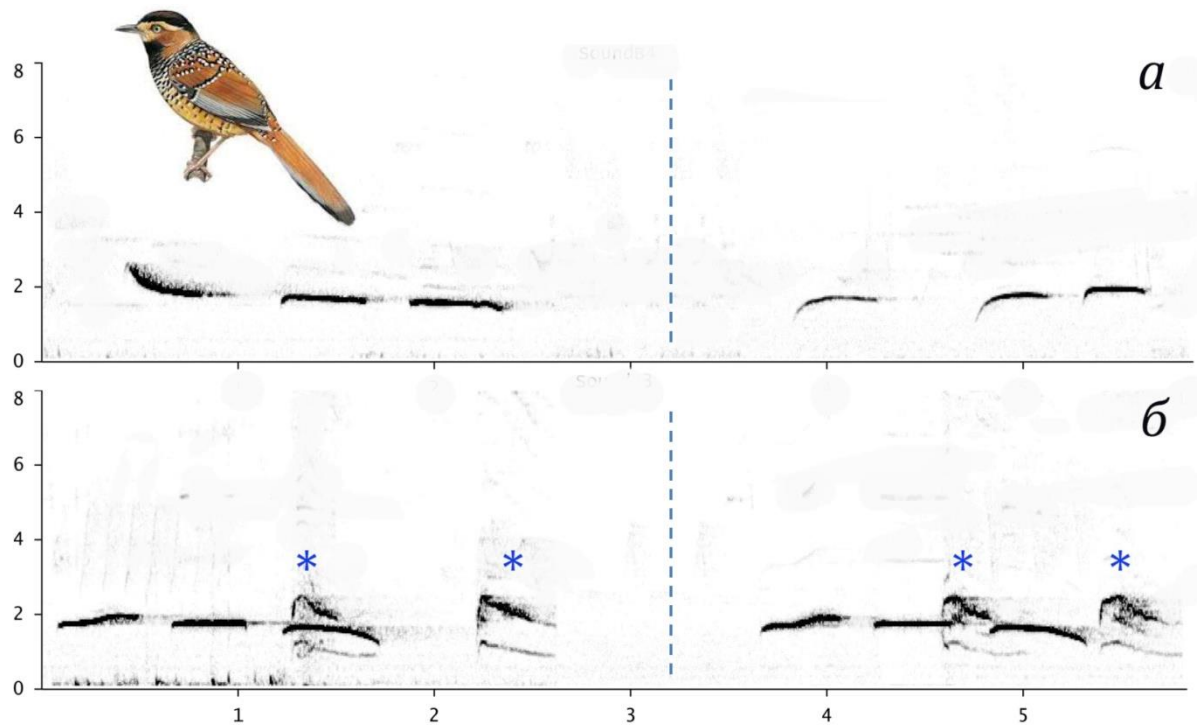


Рисунок 5.48. Пение лесной кустарницы: *a* – два типа песен (EP) из репертуара одной особи; *б* – примеры двух дуэтов из непрерывной фонограммы другой пары: «дуэтные» звуки самки отмечены звездочками. По фонограммам автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

Более подробно я изучил вокализацию **желтокрылой кустарницы** *Trochalopteron elliotii** – вида, вполне обычного в горных лесах заповедника Хупиньшань в Китае на высотах 1600–1900 м.н.у.м. Подробную информацию можно найти в отдельной работе (Опаев и др., 2017б), здесь я укажу на основные результаты. Песня желтокрылой кустарницы – это короткая (длительность около 1 сек) акустическая конструкция из 2–3 тоновых звуков, обычно модулированных по частоте, и предваряемых 1–2 короткими тихими звуками – «вступлением» (рисунок 5.49). Поют представители обоих полов, но самцы делают это много чаще. Репертуар каждой особи включает до 4-х типов песен. Тимелии исполняют песни сериями, или вокальными эпизодами. Каждый эпизод длится немногие минуты (в моей выборке максимум 13 мин, обычно не более 5 мин, медиана 2.5 мин) и отделен от следующего продолжительной паузой, часто это десятки минут. Важно, что каждый такой вокальный эпизод включал в моей выборке песни лишь одного типа: это свойство всех проанализированных в контексте данной работе фонограмм.

Интересна дуэтная вокализация. Дуэт начинается всегда песней самца, далее вступает самка. Она использует специфические тоновые звуки (в количестве 2-х или 3-х), в иных ситуациях не встречающиеся. Партии самца и самки обычно перекрываются в той или иной степени (рисунок 5.49, в). Интересно, что как пение, так и дуэты этого вида в целом аналогичны таковым у лесной кустарницы – при том, что виды эти филогенетически друга от друга отдалены и относятся к разным родам.

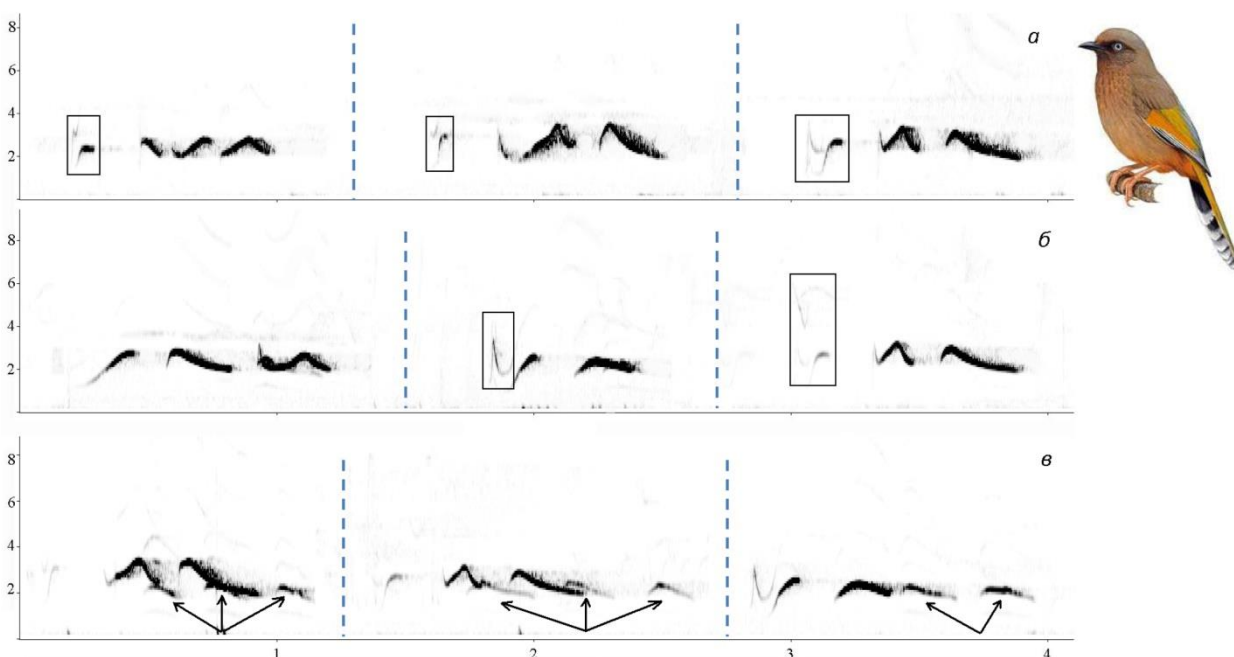


Рисунок 5.49. Примеры трех типов песен (EP) из репертуаров двух особей (вероятно – самцов) желтокрылой кустарницы (*а* и *б*), рамкой выделено вступление; *в* – примеры дуэтов трех разных пар (вокальные партии самок отмечены стрелками, а соединенные стрелки указывают на звуки одной особи). Из: Опаев и др., 2017б, с изменениями.

Сибии *Heterophasia*

Сибии (7 видов) – довольно крупные, часто контрастно-окрашенные тимелии. Несмотря на крупный размер, в питании многих видов важен нектар (рисунок 5.50, слева), некоторые виды даже имеют специальные адаптации к его потреблению (Chang et al., 2013).



Рисунок 5.50. Черно-белая сибия кормится нектаром (слева) и поет. Фото автора.

В горных лесах заповеднике Хупиньшань обычна **черно-белая сибия** *Heterophasia desgodinsi**. Это жестко-территориальные птицы: однажды наблюдаемый мною конфликт соседних пар, в котором принимали участие представители обоих полов, был довольно экспрессивен. В обычной же ситуации, особенно в начале периода гнездования, самцов нередко можно застать распеваящими широковещательные песни. В такие моменты сибия размещается в верхней части кроны дерева, иногда довольно открыто (рисунок 5.50). В репертуаре каждого самца только один тип песни. Песня состоит из 23–26 тоновых звуков, до 10 разных типов (рисунок 5.51). В периоды активного пения самцы этой сибии исполняют до 4–7 песен в минуту.

Организация пения еще одного вида – рыжей сибии *H. capistrata* – за которым я наблюдал на севере Индии (штат Уттаракханд, г. Массури, октябрь 2017 г.), в целом аналогична предыдущему. В репертуаре каждой особи имеется лишь один тип песни.

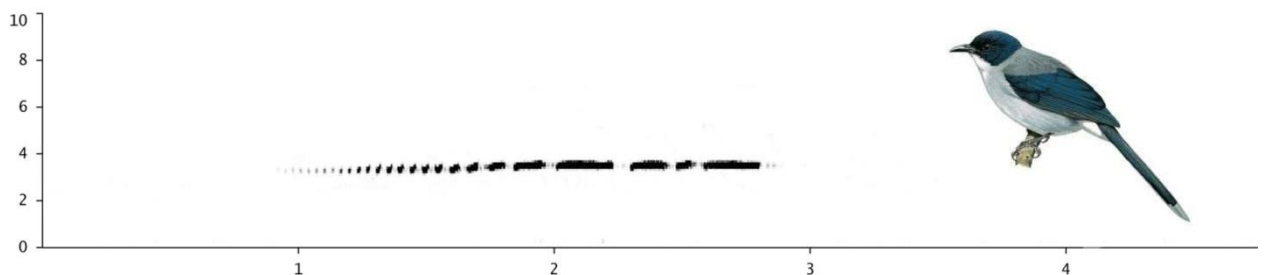


Рисунок 5.51. Песня черно-белой сибии. По фонограмме автора из заповедника Хупиньшань (Китай).

ГЛАВА 6

СТРУКТУРА И ЭВОЛЮЦИЯ ПЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ: АНАЛИЗ МАТЕРИАЛОВ ГЛАВ 3–5

6.1. Значения изученных параметров пения и корреляции между ними

В этом разделе приведены, во-первых, различные описательные статистики для большинства (где это нужно) изученных параметров. Во-вторых, рассмотрены взаимосвязи (корреляции) между разными параметрами: соответствующие коэффициенты корреляции Спирмена (R) указаны в таблице 6.1. В качестве единиц анализа во всех случаях я использовал средние значения каждого параметра для каждого вида ($n=80$ видов). Конкретный объем выборки (указанный ниже на рисунках или в подписях к ним) варьирует между переменными потому, что некоторые из них невозможно измерить для фонограмм, содержащих всего один тип EP (см. главу 2).

Характеристики записи: параметры 1–3

Сюда относятся три параметра, не описывающих собственно пение: это (1) длительность фонограммы (сек), (2) количество песен на фонограмме и (3) количество единиц репертуара (EP) на фонограмме (описательные статистики для этих параметров см. в главе 2). Параметры 1–3, естественно, связаны между собой: $R=0.68-0.75$ ($p<0.001$ во всех случаях).

Любопытно, что параметры 1–3 сильно и положительно коррелировали с индексом Симпсона (параметр 19, см. ниже). Особенно сильны и показательны связи с количеством песен на фонограмме ($R=0.91$, $n=48$, $p<0.0001$) и количеством EP на фонограмме ($R=0.94$, $n=52$, $p<0.0001$). Индекс Симпсона можно посчитать лишь для тех фонограмм, количество типов EP на которых не менее двух. Выяснилось, что, с увеличением, например, количества EP на анализируемой

фонограмме, индекс Симпсона постепенно растет и вскоре «выходит на плато» (рисунок 6.1).

Индекс Симпсона указывает на выравненность объема разных групп – т.е. высокие значения индекса (в форме: $1-D$) говорят о примерно равной встречаемости ЕР разных типов. Поэтому рисунок 6.1 иллюстрирует интересную зависимость: в целом на конкретных фонограммах воробьиных птиц разные типы ЕР обычно встречаются с равной частотой, но для выявления этой закономерности требуется проанализировать не менее 50–100 ЕР.

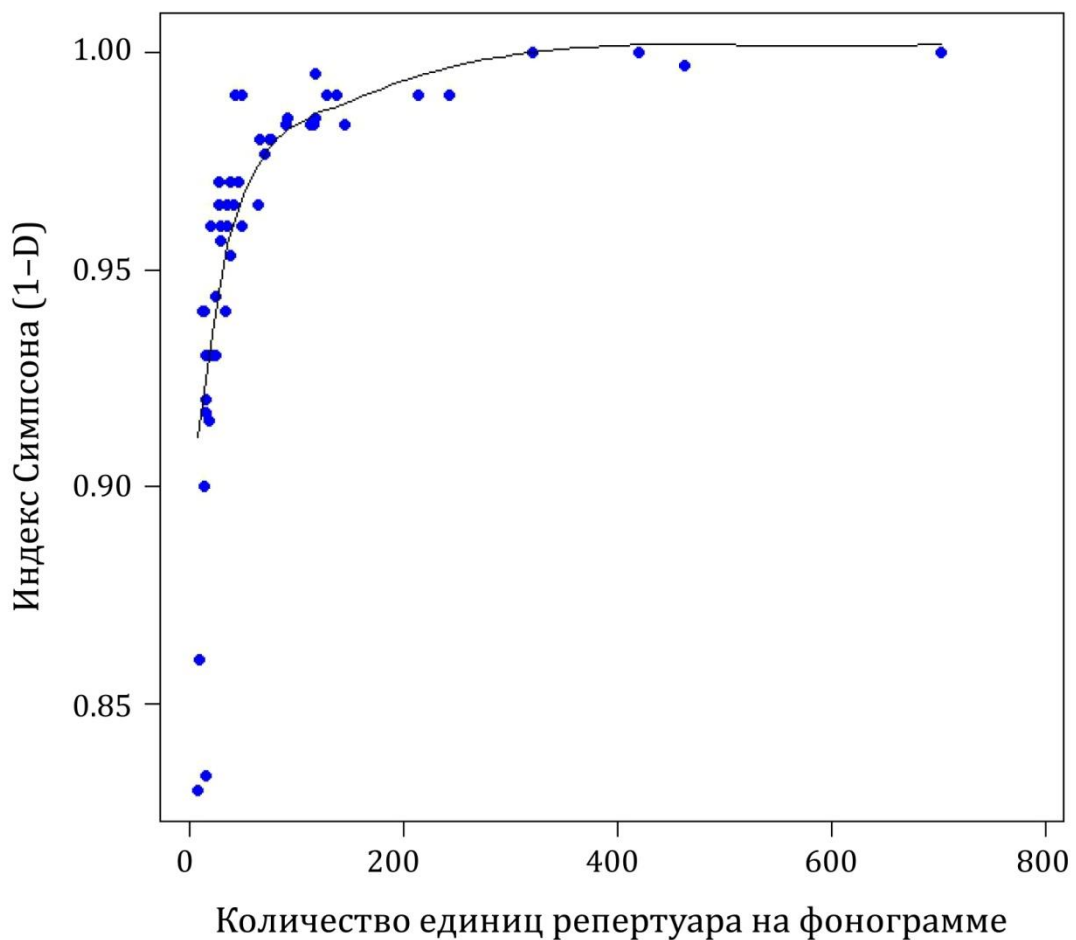


Рисунок 6.1. Значения индексов Симпсона (в форме $1-D$) для данного вида ($n=52$ вида) в зависимости от количества единиц репертуара (ЕР) в записи. При построении графика (но не при расчете корреляции) убраны три «уклоняющихся» вида: соловьиный сверчок (в среднем 4770 ЕР на трех записях) пятнистый сверчок (в среднем 4106 ЕР на двух записях) и длиннохвостый сорокопуд (2357 ЕР у одного самца).

Таблица 6.1. Достоверные с поправкой FDR ($p < 0.022$) коэффициенты корреляции Спирмена (R) для всех пар параметров пения, рассчитанные по средним значениям для каждого вида ($n \leq 80$: некоторые параметры нельзя измерить для ряда видов): Зеленым показаны «ожидаемые» корреляции, а синим – корреляции, связывающие параметры структурной сложности пения и сложности организации пения (подробнее см. в тексте). Красным выделены коэффициенты корреляции, для которых выполняется: $|R| > 0.4$.

	Длит-ть песен, сек	Длит-ть пауз, сек	Число звуков в песне	Типов звуков в песне	Частота пения (в мин)	Типов EP в песне	Длит-ть EP, сек	Индекс Симпсона	Число звуков в EP	Типов звуков в EP	Индекс линейности	Индекс постоянства	Частота смены напева	Энтропия	Репертуар: типов EP	Разнообразие (в 10-ти EP)	Репертуар типов звуков	Индекс модулярности
Длит-ть песен, сек ($n=75$)																		
Длит-ть пауз, сек ($n=75$)																		
Число звуков в песне ($n=76$)	0.76																	
Типов звуков в песне ($n=76$)	0.34		0.46															
Частота пения (в мин) ($n=75$)	0.59	0.74	0.48															
Типов EP в песне ($n=76$)																		
Длит-ть EP, сек ($n=80$)	0.37	0.56	0.29	0.33	0.37	0.29												
Индекс Симпсона ($n=52$)		0.39				0.37	0.57											
Число звуков в EP ($n=80$)		0.43	0.59	0.48	0.29		0.80											
Типов звуков в EP ($n=80$)			0.33	0.88			0.52		0.66									
Индекс линейности ($n=50$)									0.37									
Индекс постоянства ($n=50$)	0.36					0.36					0.67							
Частота смены напева ($n=77$)					0.31	0.27						0.58						
Энтропия ($n=50$)									0.37		0.45							
Репертуар: типов EP ($n=80$)						0.44		0.56				0.52	0.93	0.41				
Разнообразие (в 10-ти EP) ($n=77$)					0.29	0.29						0.51	0.97	0.35	0.97			
Репертуар: типов звуков ($n=80$)			0.37	0.63		0.34		0.34		0.36		0.40	0.81	0.35	0.86	0.85		
Индекс модулярности ($n=48$)														0.66	0.46	0.35	0.42	

Ритмические характеристики пения: параметры 4–6

Сюда относятся: (4) медианная длительность песен, (5) медианная длительность пауз между песнями и (6) частота пения (песен/мин). Гистограммы и соответствующие описательные статистики приведены на рисунке 6.2. Как можно видеть из этого рисунка, типичная («средняя») воробьиная птица имеет дискретную манеру пения: песни длительностью 1–2 сек разделены промежутками в 3–8 сек.

Никаких неожиданных взаимосвязей для этих параметров не выявлено (таблица 6.1). К примеру, длительность песни ожидаемо коррелирует с количеством звуков в ней ($R=0.76$), а на частоту пения (т.е. количество песен в минуту) влияют как медианная пауза между песнями ($R=-0.74$), так и медианная длительность самой песни ($R=-0.59$). Подобные корреляции названы в таблице 6.1 «ожидаемыми».

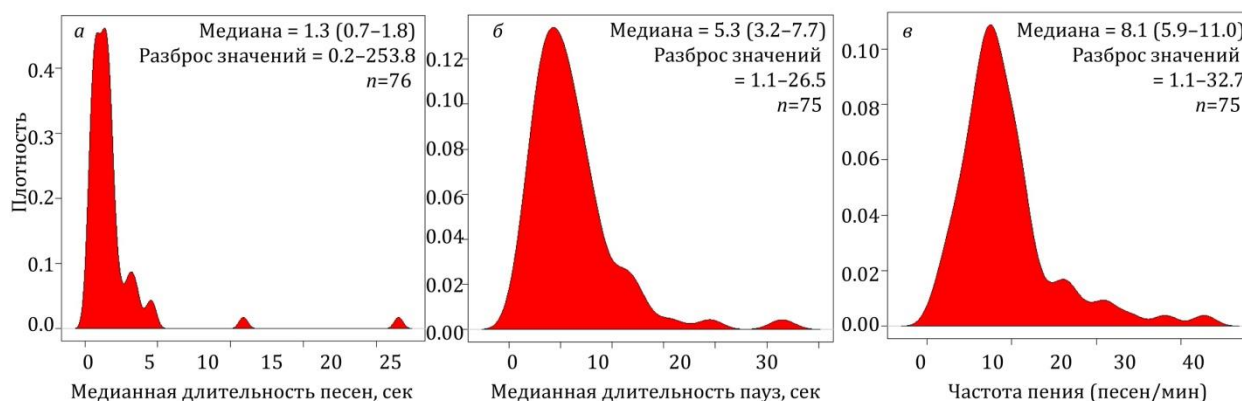


Рисунок 6.2. Ядерная оценка плотности распределения (*Kernel density plot*) медианных длительностей песен (а), пауз между песнями (б) и частоты пения (в). При построении графика для длительностей песен исключен уклоняющийся вид – пятнистый сверчок (средняя длительность песни 253.8 сек). Приведены также медианы (в скобках – 25% и 75% квантили), разброс значений (минимум–максимум) и число видов (*n*).

Состав песни: параметры 7–12

У большинства (но не всех!) изученных видов песня равнозначна единице репертуара (ЕР), ведь медианное количество типов ЕР в песне = 1 (рисунок 6.3). Иными словами, можно выделить типы песен (или только один тип), которые и

являются единицами рекомбинации при пении. В моей выборке из 198 изученных особей это было характерно для 172 (87%). А из 80 видов, только у 11 (14%) песни в норме состояли из более, чем одного типа ЕР. А еще у 3 видов это было выявлено лишь на некоторых (не всех) фонограммах, и далеко не во всех песнях.

Поэтому я объединил параметры собственно песен и параметры ЕР в одном разделе. Они таковы: (7) количество типов ЕР в песне, (8) длительность ЕР, (9) число звуков в песне, (10) число типов звуков в песне, (11) число звуков в ЕР и (12) число типов звуков в ЕР. Взаимосвязи между разными параметрами ожидаемы. Так, длительность ЕР очевидным образом связана с количеством звуков и их типов в ЕР ($R=0.80$ и $R=0.52$, соответственно). Имеются и другие, столь же предсказуемые корреляции (таблице 6.1).

Гистограммы и описательные статистики для параметров 7–12 показаны на рисунке 6.3. Ожидаемо слабо различаются между собой параметры песен и ЕР (длительности тех и других, количество звуков и их типов там и тут). К сказанному в предыдущем подразделе я могу добавить, что каждая песня «типичной» воробьиной птицы обычно стереотипна (относится к определенному типу) и включает 4–10 звуков 2–5 разных типов. Выделяются, однако, несколько видов с песнями из нескольких сотен или даже тысяч звуков (красные стрелки на рис 6.3, б). Это птицы с «бесконечным» пением, состоящим из монотонного повторения одного или нескольких звуков. В пении таких видов, однако, вполне можно выделять отдельные песни, отделенные паузами от других песен. Таковы некоторые сверчки (раздел 5.2) и китайская пеночка (раздел 5.4).

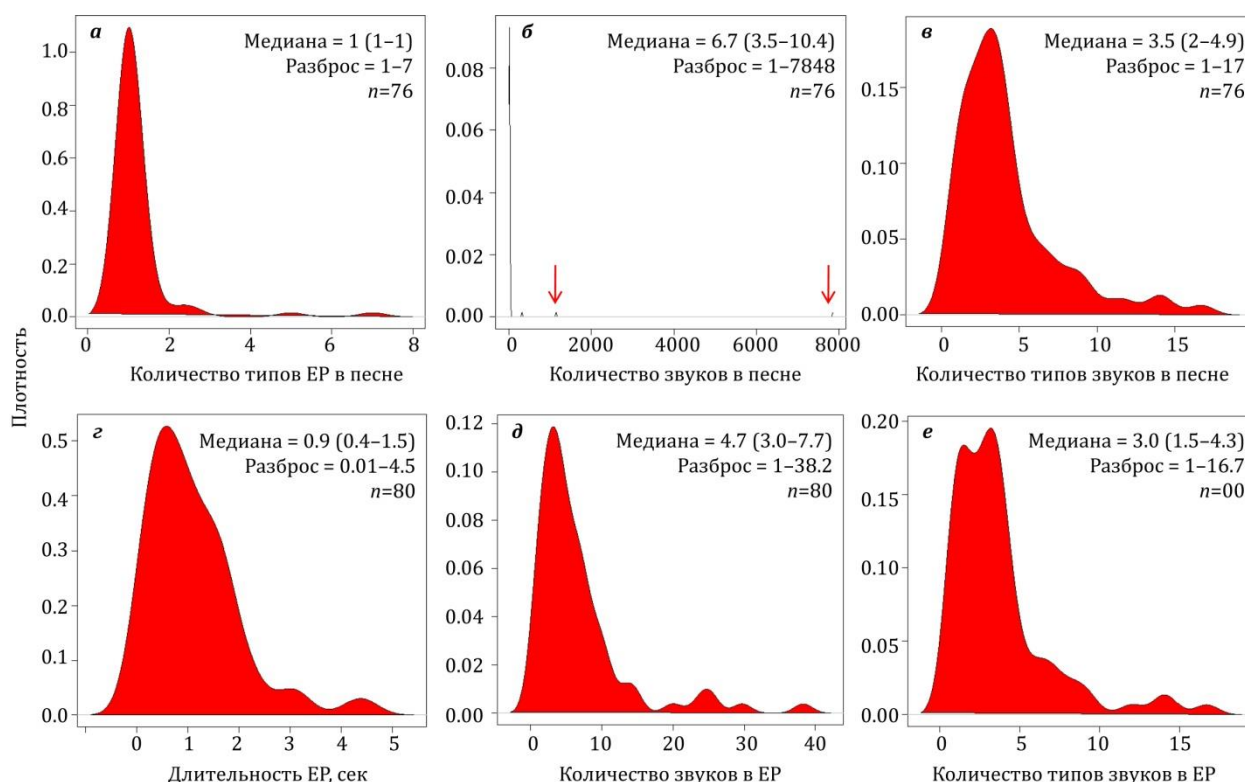


Рисунок 6.3. Ядерная оценка плотностей распределения для: количества типов EP в песне (а), длительностей EP (г), числа звуков в песне (б), числа типов звуков в песне (в), числа звуков в EP (д) и числа типов звуков в EP (е). Приведены также медианы (в скобках – 25% и 75% квантили), разброс значений (минимум–максимум) и число видов (n).

Размер репертуара – количество типов EP и типов звуков: параметры 13–14

В моей выборке размер репертуара EP (параметр 13) в пении варьировал от 1 до 155, но большинство видов имели небольшие репертуары – 1–7 типов (рисунок 6.4, а). Каждый EP включает чаще всего нескольких типов звуков (рисунок 6.3, е). А разные типы EP, как правило (но не всегда), состоят из уникальных звуков, т.е. не встречающихся в других типах EP данной особи. Поэтому индивидуальные репертуары звуков (параметр 14) больше (рисунок 6.4, б), чем репертуары EP. Параметры 13 и 14 довольно сильно связаны: $R=0.86$.

При оценке размера репертуара необходимо принимать во внимание зависимость его от объема выборки – т.е. от длительности фонограммы и количества песен/EP на ней. Размеры репертуара, выраженные как в типах EP, так и в типах звуков, несильно, но вполне заметно коррелировали с этими характеристиками записи: $R=0.55–0.69$ ($p<0.001$). Возможная причина в моем

случае – чисто методическая. Дело в том, что у многих видов с «простым» пением я анализировал не очень продолжительные фонограммы – более длинные просто не были доступны (см. Приложение).

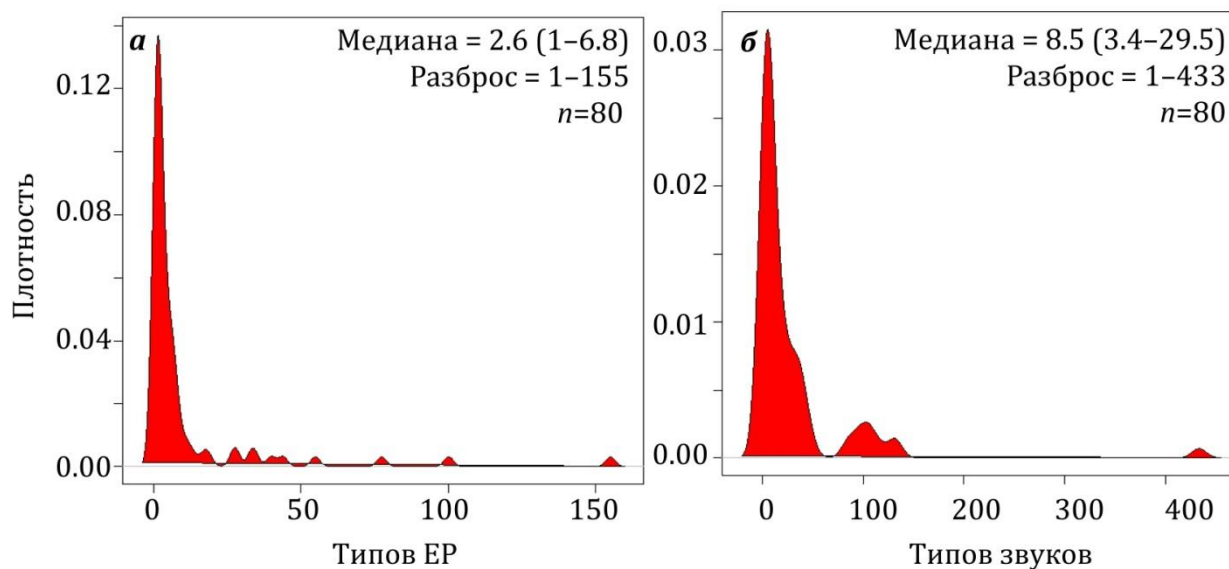


Рисунок 6.4. Ядерная оценка плотности распределения размеров репертуаров, выраженных в количествах типов EP (*a*) и типов звуков (*б*). Приведены также медианы (в скобках – 25% и 75% квантили), разброс значений (минимум–максимум) и число видов (*n*).

Корреляционный анализ показал, что размер репертуара связан со многими изученными параметрами организации пения (рисунок 6.5–6.6; эти корреляции также выделены синим цветом в таблице 6.1). Рассмотрим наиболее интересные и важные из них. Ниже они показаны на примере репертуара EP – как единицы рекомбинации в пении и, соответственно, единицы анализа в изучении организации пения. Для репертуара звуков в целом характерны те же закономерности, что и не удивительно (таблица 6.1).

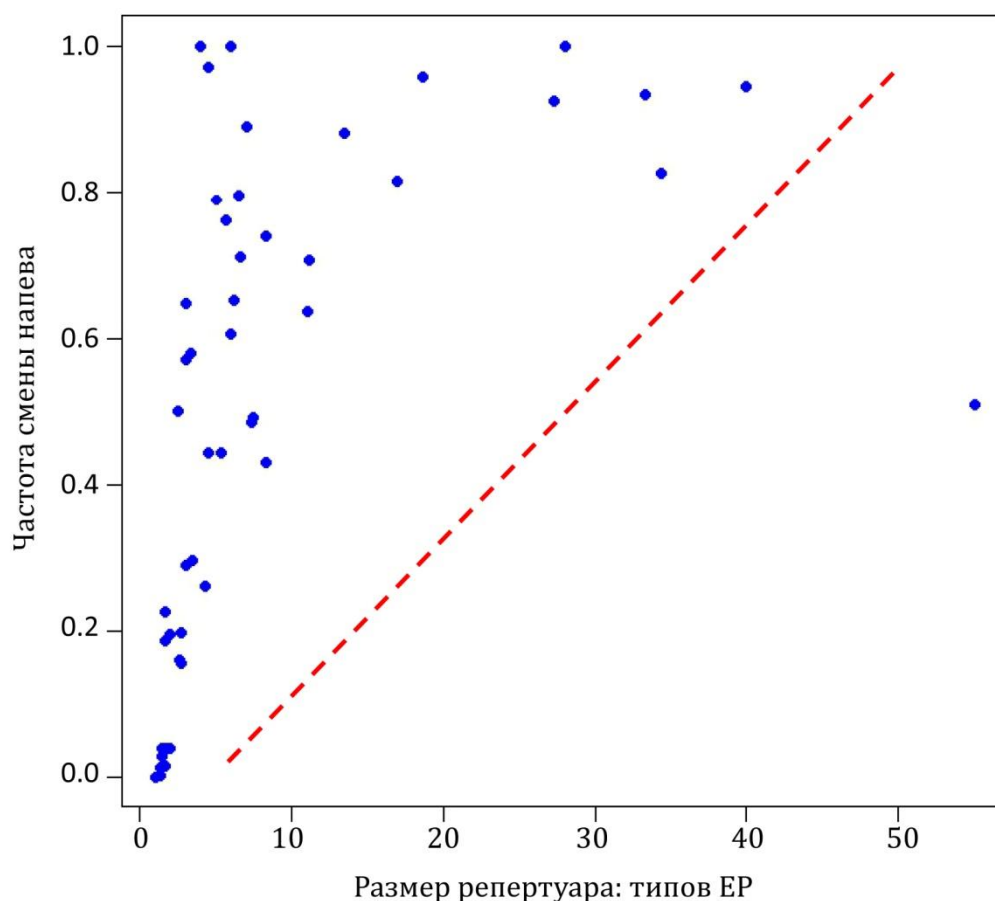


Рисунок 6.5. Взаимосвязь размера репертуара и частоты смены напева ($n=76$). Красная линия условно ограничивает область с наибольшей концентрацией точек. При построении рисунка убрана уклоняющаяся точка: самец длиннохвостого сорокопута (размер репертуара EP = 155, частота смены напева = 0.6). Кроме того, не учтены 3 вида камышевок, для которых частота смены напева не была измерена.

Прежде всего, размер репертуар был положительно скоррелирован с частотой смены напева: $R=0.93$ (таблица 6.1, рисунок 6.5). Этот рисунок иллюстрирует интересную закономерность: обладатели небольших репертуаров (не более 10 типов EP) могут петь в режиме как периодической (низкие значения частоты смены напева) так и непрерывной вариативности. Для певцов с обширными наборами разных песен наиболее характерна вариативность непрерывная (высокие значения частоты смены напева), а периодическая встречается редко: об этом говорит практически «пустая» правая нижняя область на рисунке 6.5, отграниченная красной линией.

Далее, размер репертуар влиял на степень упорядоченности в чередовании песен разных типов. Выявлены достоверные корреляции с относительной

энтропией RE_1 и индексом модулярности: $R = -0.41$ и $R = 0.46$, соответственно (рисунок 6.6). Из рисунка видно, что связи не вполне линейные. Так, что касается энтропии, то у обладателей небольших репертуаров могут быть как высокие, так и низкие значения этого параметра. А вот у видов с обширными наборами песен – уже почти всегда низкие. Это иллюстрирует «пустая» правая верхняя область на рисунке 6.6, а. Таким образом, обладатели небольших репертуаров при пении могут чередовать песни как вполне случайно, так и в соответствии с некими правилами. А для птиц с обширными репертуарами те или иные правила характерны почти неизменно. То же самое, но менее наглядно, иллюстрирует рост индекса модулярности с увеличением размера репертуара (рисунок 6.6, б).

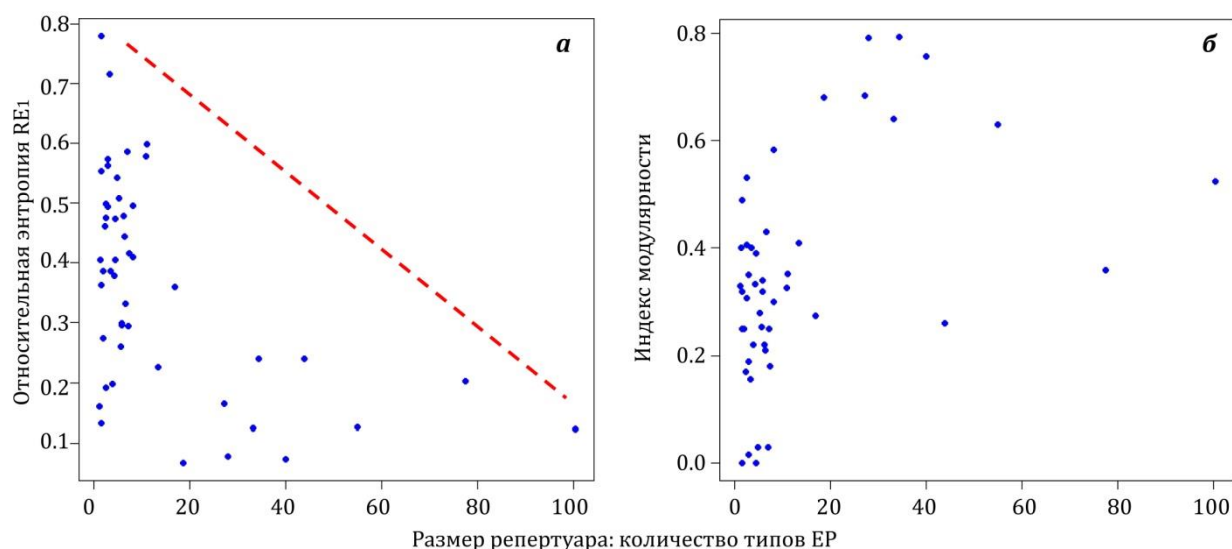


Рисунок 6.6. Взаимосвязи размера репертуара и относительной энтропии RE_1 (а, $n=50$ видов) и индекса модулярности (б, $n=48$ видов). Красная линия (на рисунке а) отграничивает область всех наблюдаемых значений. При построении обоих рисунков убрана уклоняющаяся точка: длиннохвостый сорокопут (размер репертуара EP одного самца = 155).

Можно предположить, что наблюдаемая корреляция энтропии и размера репертуара объясняется чисто стохастическими причинами. Дело в том, что при увеличении репертуара, относительное (т.е. взвешенное к количеству типов EP) число наблюдаемых переходов будет, при прочих равных условиях, меньше. Просто из-за того, что многие потенциально возможные переходы не попадут в анализируемую выборку. Это может уменьшить энтропию. Однако,

стохастической природе рассматриваемой связи противоречат три обстоятельства. Во-первых, индекс линейности, намного более, чем энтропия, чувствительный к количеству наблюдаемых типов переходов, не зависит от размера репертуара (таблица 6.1). Во-вторых, индекс модулярности, в меньшей степени связанный с объемом выборки, демонстрирует тот же паттерн зависимости организации пения от размера репертуара. Кроме того, что будет рассмотрено в следующем подразделе, энтропия неплохо коррелирует с индексом модулярности. В-третьих, в пользу реальности этой закономерности говорят описания пения разных видов птиц. Из глав 3–5 можно видеть, что те или иные правила чередования разных типов EP в основном свойственны видам с богатыми репертуарами, а не тем, в арсенале которых имеется всего несколько типов EP.

Размер репертуара EP также был положительно связан с индексом Симпсона ($R=0.56$). Таким образом, у видов с богатыми репертуарами встречаемость EP разных типов выглядит более «выровненной» – т.е. EP каждого типа в целом попадают в пении с равной частотой (рисунок 6.7).

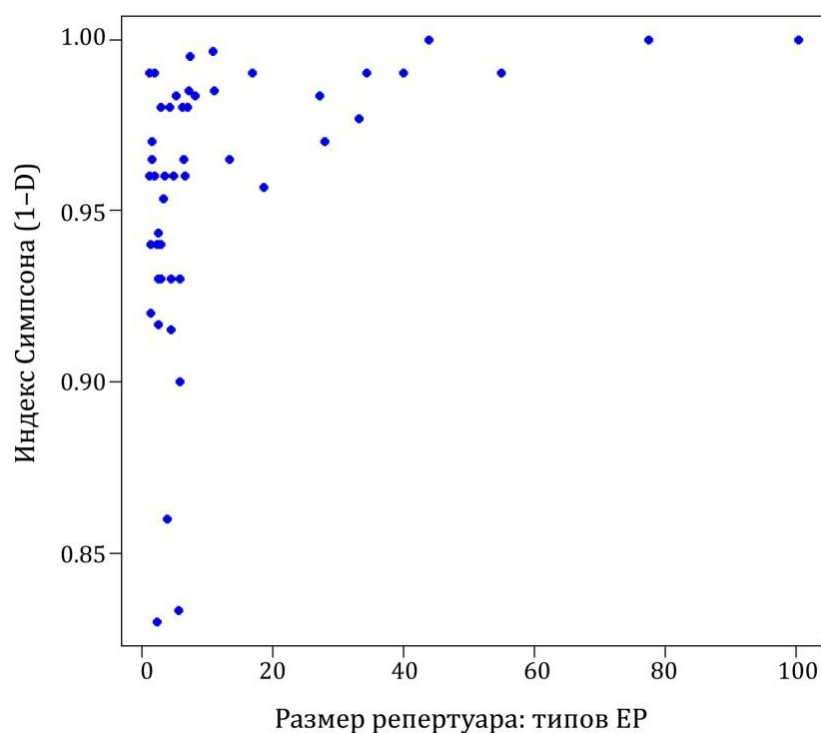


Рисунок 6.7. Взаимосвязь размера репертуара и индекса Симпсона в форме (1-D), $n=52$ вида. При построении рисунков убрана уклоняющаяся точка: самец длиннохвостого сорокопуга (размер репертуара EP = 155, индекс Симпсона=1.00).

Организация пения: параметры 15–22

Сюда относятся параметры, так или иначе описывающие закономерности появления разных типов EP из репертуара при пении. Это (15) частота смены напева, (16) индекс линейности S_{LIN} , (17) индекс постоянства S_{CONS} , (18) относительная энтропия первого порядка RE_1 , (19) индекс Симпсона (1-D), (20) разнообразие типов EP в 10-ти последовательных EP и (21) индекс модулярности.

Я оценил взаимосвязи между разными параметрами организации пения (таблица 6.1). Выяснилось, что энтропия лучше всего подходит в качестве некой интегральной характеристики. Дело в том, что этот параметр коррелирует с максимальным числом других: это индекс линейности ($R = -0.45$), разнообразие типов EP в 10-ти EP (параметр 20, $R = -0.35$) и индекс модулярности (параметр 21, $R = -0.66$, рисунок 6.8).

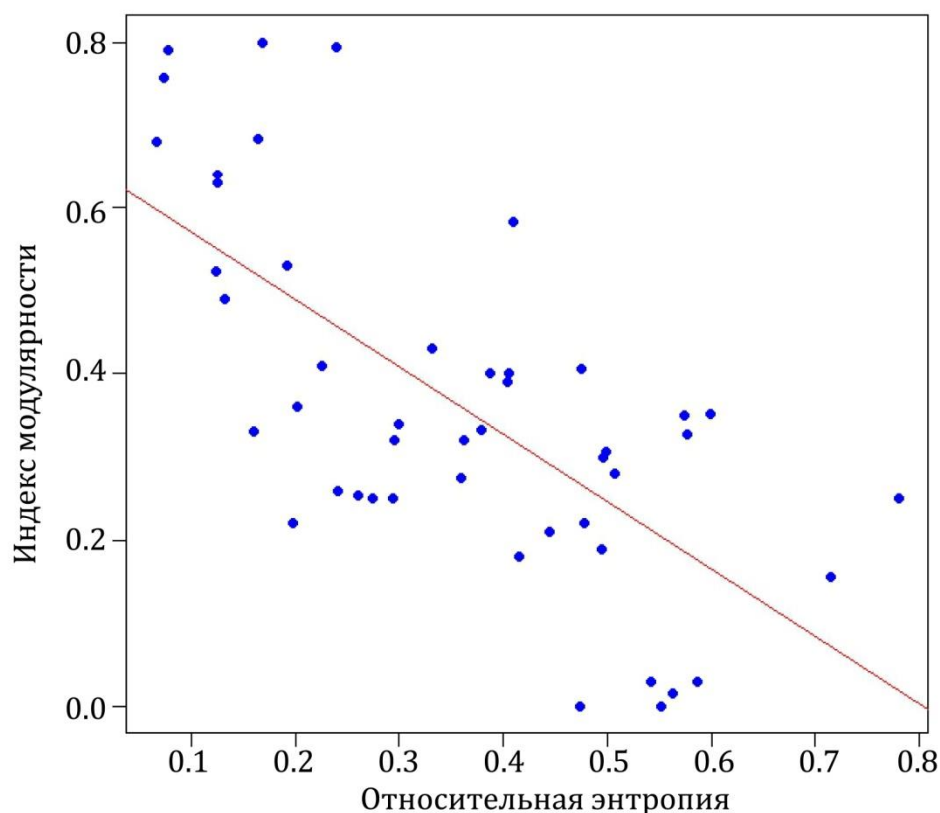


Рисунок 6.8. Взаимосвязи относительной энтропии первого порядка RE_1 и индекса модулярности ($n=48$ видов). Красным показана линия регрессии.

6.2. К классификации пения воробьиных птиц: разнообразие организации песенных циклов

Пение воробьиных птиц крайне разнообразно (главы 3–5). Вероятно поэтому серьезных попыток составить какую-либо классификацию, по большому счету, не было (подробнее см. раздел 1.2). Я полагаю, что любая классификация должна основываться на некоторой совокупности взаимосвязанных признаков. Ведь только в этом случае она будет иметь предсказательную ценность. Иными словами, свойства нового объекта можно будет предположить, исходя из особенностей уже изученных и классифицированных форм. Это хорошо иллюстрирует современный тренд в систематике птиц. Ранее многие специалисты чаще строили свои системы (групп близких видов, родов, семейств или разных отрядов) на основе анализа только одного набора признаков. Сначала это обычно была лишь морфология, затем – структура ДНК. Сейчас превалирующим становится интегральный подход (*integrative taxonomy*: Radial et al., 2010; Sangster, 2019). В частности, предлагаемые таксономические решения должны подтверждаться не одной, а несколькими группами данных. Применительно к воробьиным птицам, это чаще всего триада: морфология – структура ДНК – вокализация (Alström et al., 2016; Ораев et al., 2018).

Выше я привел результаты корреляционного анализа параметров пения изученных видов воробьиных птиц (раздел 6.1, таблица 6.1). Выяснилось, что очень многие из этих параметров изменяются, при межвидовых сравнениях, независимо друг от друга (кроме ожидаемо влияющих друга на друга, как например, длительность песни ↔ количество звуков в ней, и т.п.). По сути, имеется лишь одна группа переменных, тесно связанных между собой «неочевидными» коррелятивными связями. Это размер репертуара (выраженный в типах EP и типах звуков) и некоторые параметры организации пения. Самые важные из них: частота смены напева, относительная энтропия первого порядка RE_1 и индекс модулярности Q .

Именно эти пять скоррелированных между собою параметров я решил использовать в кластерном анализе: репертуар EP, репертуар звуков, частота смены напева, относительная энтропия RE_1 и индекс модулярности. В анализе были использованы средние значения каждого параметра каждого вида. Задача этого анализа не в том, чтобы (наконец) составить классификацию пения (песен) воробьиных птиц. Скорее, я рассматриваю это как предлог, чтобы обсудить разнообразие песенных циклов в избранной группе. Кроме того, главное, эти материалы будут использованы в дальнейшем эволюционном анализе (раздел 6.4).

Проведённый кластерный анализ (рисунок 6.9) позволил выделить 6 вариантов пения. Они пронумерованы в зависимости от размеров репертуаров – от наибольших к наименьшим. Эти 6 вариантов я далее условно объединил в три типа, по два варианта в каждом. Ниже я привожу обобщенные описания каждого типа (см. также таблицу 6.2). Эти описания не претендуют на полноту, а призваны лишь максимально просто, «грубыми мазками» показать основные способы организации пения воробьиных птиц с разными размерами репертуаров.

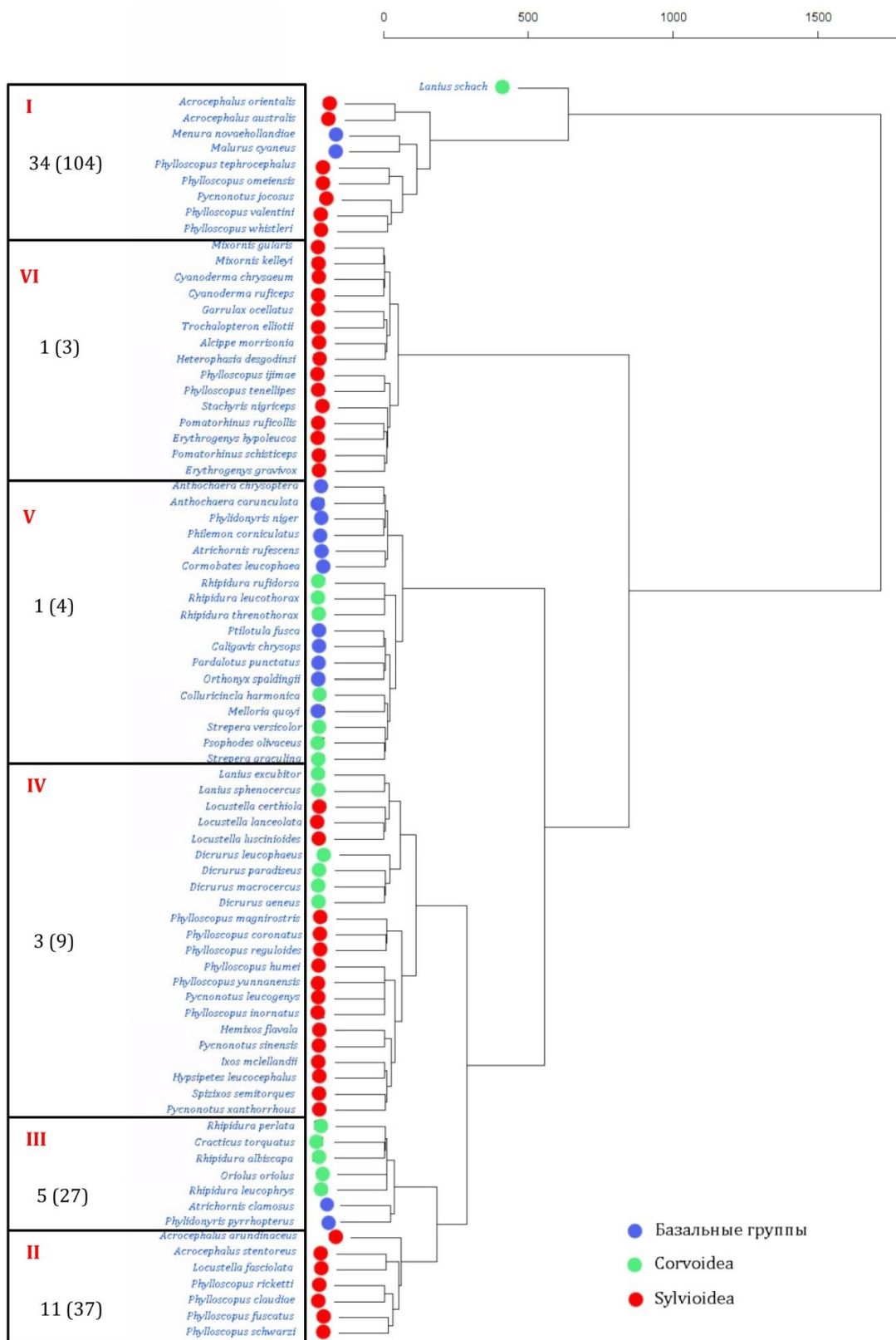


Рисунок 6.9. Результаты кластеризации (кластерный анализ, дистанция Евклида, метод = ward.D) 5-ти параметров пения: репертуар EP, репертуар звуков, частота смены напева, относительная энтропия RE_1 и индекс модулярности. Номер каждого кластера обозначен красной римской цифрой, черной цифры показывает медианный размер репертуара EP (в скобках – репертуар типов звуков) видов данной группы.

Таблица 6.2. Медианы (в скобках: минимум–максимум) медианных значений параметров пения изученных видов воробьиных птиц, демонстрирующих тот или иной вариант организации пения (соответствующая дендрограмма приведена на рисунке 6.9). Для каждого варианта указано количество видов (*n*).

	Репертуар: типов EP	Репертуар: типов звуков	Частота смены напева	RE ₁	Индекс модулярности
<i>Вариант I</i> (<i>n</i> =9)	34 (6–100)	104 (84–132)	0.88 (0.51–1.00)	0.16 (0.07–0.26)	0.63 (0.25–0.79)
<i>Вариант II</i> (<i>n</i> =7)	11 (3–44)	37 (35–47)	0.67 (0.20–0.96)	0.41 (0.07–0.60)	0.41 (0.26–0.68)
<i>Вариант III</i> (<i>n</i> =7)	5 (3–7)	27 (20–41)	0.61 (0.45–0.97)	0.47 (0.30–0.72)	0.19 (0–0.43)
<i>Вариант IV</i> (<i>n</i> =22)	3 (1–17)	9 (1–24)	0.28 (0–1.00)	0.43 (0.13–0.59)	0.26 (0–0.49)
<i>Вариант V</i> (<i>n</i> =18)	1 (1–4)	4 (1–9)	0 (0–0.5)	0.46 (0.39–0.78)	0.31 (0.17–0.40)
<i>Вариант VI</i> (<i>n</i> =15)	1 (1–3)	3 (1–12)	0 (0–0.20)	0.27 (0.19–0.39)	0.39 (0.25–0.53)

Тип 1

Вариант I объединяют виды с самыми обширными репертуарами типов звуков и (за исключением малюра) – типов EP. Сюда относятся некоторые камышевки, пеночки, птица-лира и блестящий малюр (рисунок 6.9). Медианные репертуары типов звуков разных видов этой группы варьируют от 84 до 132, а типов EP в пределах 6–100 (таблица 6.2). Как правило, характерна непрерывная вариативность, высокие значение индекса модулярности и умеренно низкие – энтропии (таблица 6.2). Сюда же приближается организация пения видов, практикующих *вариант II*. Это, в основном, также некоторые камышевки и пеночки (рисунок 6.2). Их репертуары несколько меньше (3–44 типов EP), а пение менее упорядоченное: об этом говорят более высокие значения энтропии и низкие – модулярности (таблица 6.2).

Таким образом, для пения рассматриваемого типа 1 характерны обширные репертуары – чаще не менее, чем из 10 разных типов EP (свойственно 13 видам из 16). Для организации пения характерна непрерывная вариативность, а чередование EP разных типов обычно не случайно, и подчиняется линейному или (чаще) комбинаторному синтаксису.

К типу 1 также следует отнести длиннохвостого сорокопута *Lanius schach*, который в проведенном кластерном анализе образует отдельную группу из-за обширного (155 типов EP) репертуара одного изученного самца.

Тип 2

Ко второму типу принадлежат два варианта организации пения (*вариант III* и *вариант IV*). Относящиеся сюда виды имеют индивидуальные репертуары из более, чем одного, но менее, чем из 10 типов EP (23 вида из 29). Различие между вариантами в том, что для первого из них (*вариант III*) характерны более богатые репертуары типов звуков – т.е. каждый данный тип EP в среднем структурно сложнее (таблица 6.2). Варьитивность может быть как периодической, так и непрерывной. Упорядоченность песенного цикла также широко варьирует (таблица 6.2).

Таким образом, разнообразие способов организации пения (в терминах вариативности и упорядоченности) здесь больше, чем у видов, относящихся к типу 1. Однако, наиболее сложные способы организации, вроде линейного синтаксиса, как правило, для рассматриваемого типа не характерны. Отмечу, что это иллюстрируют также рисунки 6.5 и 6.6: именно, для видов с обширными репертуарами (тип 1) почти неизменно характерно упорядоченное пение и непрерывная вариативность, тогда как у видов со «средним» по сложности пением (тип 2) могут встречаться разные способы организации пения.

К типу 2 относятся самые разные виды птиц, представляющие как базальные группы, так и Corvoidea и Sylvioidea. Это некоторые пеночки, сверчки, бьюльбюли, сорокопуть, иволги, веерохвостки, дронго, свистуны и некоторые другие (рисунок 6.9).

Тип 3

Объединяет виды с наиболее «бедным» (простым) пением. Индивидуальные репертуары многих составляет лишь один тип EP: это 23 вида из 33. Соответственно, об организации их песенного цикла в терминах энтропии,

модулярности и смены напева говорить не приходится. *Вариант V* объединяет виды из базальных группы (в частности, несколько видов медососов), и также некоторых веерохвосток (рисунок 6.9). К *варианту VI* относится большинство изученных видов тимелий (семейства Timaliidae и Leiothrichidae), имеющие в репертуаре лишь один (реже: 2–3) простой тип песни из нескольких звуков. Различия между *вариантами V* и *VI* касаются главным образом медианного числа типов звуков в репертуарах (таблица 6.2).

В целом для видов тех видов с пением типа 3, репертуары которых включают более 1 типа EP, характерна периодическая вариативность и отсутствие правил чередования разных типов EP (высокая энтропия).

6.3. Филогенетический сигнал в параметрах пения

Рассчитанные значения филогенетического сигнала (лямбды Пэйджэла) для каждого из изученных параметров приведены в таблице 6.3. В этом анализе для каждого вида ($n=80$) были взяты средние значения каждого параметра. Филогенетическое древо, топология которого применена в расчетах, можно увидеть на рисунке 6.10.

Напомню, что филогенетический сигнал показывает наличие/отсутствие у близких видов тенденции иметь более сходные значения данного параметра, по сравнению со случайно взятым видом из анализируемой совокупности.

Наиболее сильный филогенетический сигнал (красный и зеленый шрифты в таблице 6.3) выявлен для трех групп признаков. Это (1) ритмика пения (паузы между песнями, частота пения), (2) структура EP (длительность EP, количество звуков в EP) и (3) частота смены напева и связанное с ней (см. таблицу 6.1) разнообразие типов EP в 10-ти последовательных EP. Тенденция сохранится, если учитывать только достоверные значения (т.е. красные в таблице 6.3).

Таблица 6.3. Значения лямбды Пэйджела (Pagel's λ) и соответствующие значения p изученных параметров пения. Красным выделены переменные с достоверным филогенетическим сигналом ($p < 0.002$ с учетом поправки FDR). Зеленым – недостоверные, но имеющие относительно высокие значения лямбды Пэйджела.

Параметры	лямбда Пэйджела	p
Медианная длительность песни	<0.001	1
Медианная длительность паузы между песнями	1.01	0.001
Медианное количество звуков в песне	<0.001	1
Медианное количество типов звуков в песне	<0.001	1
Частота пения (песен/мин)	0.7	0.113
Медианное количество EP в песне	0.56	0.005
Медианная длительность EP	1	<0.001
Размер репертуара: количество типов EP	<0.001	1
Медианное количество звуков в EP	0.68	1
Медианное количество типов звуков в EP	<0.001	1
Индекс линейности	0.15	0.669
Индекс постоянства	<0.001	1
Частота смены напева	0.71	<0.001
Относительная энтропия первого порядка	0.05	0.792
Индекс Симпсона	0.39	1
Разнообразие: типов EP в 10-ти последоват.	0.66	<0.001
Размер репертуара: количество типов звуков	<0.001	1
Индекс модулярности	0.88	0.041
Плотность нейронной сети	<0.001	1

Таким образом, названные группы параметров можно, предположительно, отнести к эволюционно-стабильным. Любопытно, что сюда не относятся переменные, описывающие структурную сложность (например, размеры репертуаров, количество типов звуков в песне/EP) и сложность организации пения (индексы линейности и постоянства, энтропия). Действительно, сложность пения может различаться даже у близких видов (многочисленные примеры можно найти в главах 3–5).

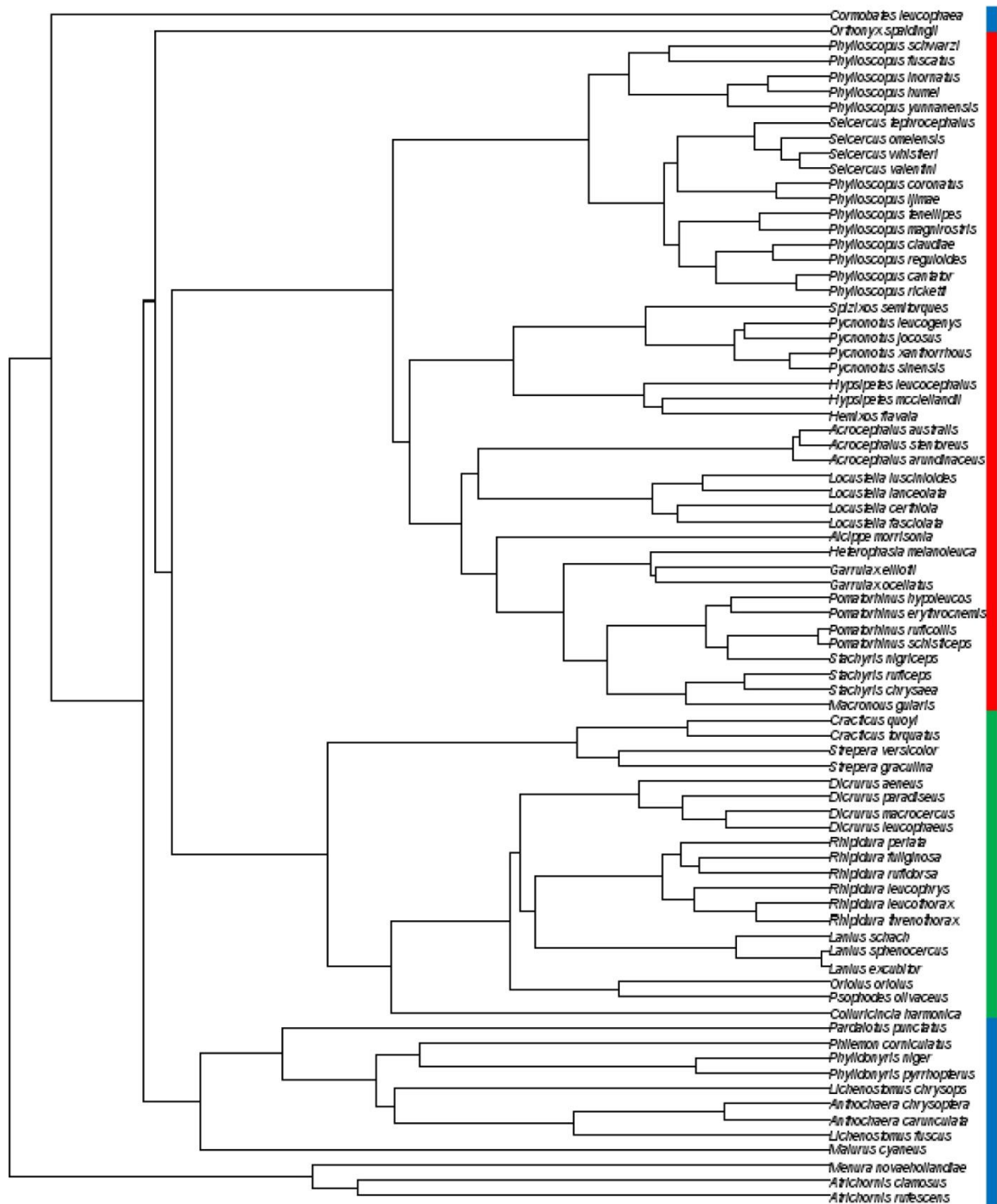


Рисунок 6.10. Филогенетическое древо изученных видов, построенное по данным с сайта www.birdtree.org, и использованное в расчетах. Синим обозначены базальные группы воробьиных птиц, зеленым – представители Corvoidea, красным – Sylvioidea. На древе показаны 78 видов из 80 изученных. Отсутствующие в базе www.birdtree.org два вида (*Acrocephalus orientalis*, *Mixornis kelleyi*) в анализе заменены близкими – *Acrocephalus arundinaceus* и *Mixornis gularis*, соответственно. Кроме того, на рисунке я сохранил видовые названия, принятые в www.birdtree.org – в некоторых (немногих) случаях они отличаются от используемых в настоящей работе.

6.4. Эволюция пения и реконструкция предковых состояний признаков

На основе филогении изученных видов (см. рисунок 6.10), я смоделировал гипотетические предковые состояния для некоторых изученных песенных параметров. Были взяты 6 параметров, измеренные у всех без исключения видов ($n=80$). Результаты моделирования, единицей анализа в котором выступали средние значения каждого параметра для каждого вида, приведены в таблице 6.4. Всего 6 переменных были взяты потому, что анализ прочих параметров потребовал бы (1) аппроксимации (моделирования) пропущенных значений либо (2) использования «усеченных» филогенетических деревьев (т.е. включающих только часть изученных видов). В обоих случаях это привело бы к не вполне сопоставимым результатам. К тому же, именно приведенные в таблице 6.4 параметры кажутся мне наиболее интересными – а некоторые другие, интересующие меня не меньше, связаны с ними корреляционными связями (см. таблицу 6.1).

Таблица 6.4. Анцестральные состояния изученных признаков, реконструированные методом максимального правдоподобия. Показаны предполагаемые средние, их 95%-ный доверительный интервал и логарифмы функции максимального правдоподобия (log-likelihood).

Параметры	Среднее	95%-ный интервал	Log-likelihood
Длительность EP, сек	1.98	1.44–2.52	251.7
Репертуар EP	11.3	-12.2–34.7	-327.8
Репертуар звуков	32.7	-63.1–128.6	-530.9
Число звуков в EP	9.3	4.1–14.5	-96.2
Число типов звуков в EP	3.8	1.3–6.4	14.6
Разнообразие типов EP (в 10-ти последовательных)	2.9	1.3–4.6	79.7

Реконструкция предкового состояния изученных признаков показала, что анцестральное состояние каждого из них примерно соответствует пению типичной воробьиной птицы (таблица 6.4). Иными словами, предполагаемое предковое пение было довольно простым. Однако, реконструкция анцестрального состояния в этих случаях – дело не очень благодарное. Причина – значительная ошибка среднего, т.е. широкий 95%-ный интервал (таблица 6.4). Причем это относится как к эволюционно стабильным, так и к лабильным признакам. В качестве примера я привожу сделанные реконструкции для трех параметров из таблицы 6.4 (рисунки 6.11–6.13). Из этих рисунков видно, в частности, что пределы ошибки среднего зачастую покрывают значительную часть наблюдаемых значений данного параметра (пожалуй, единственное исключение иллюстрирует рисунок 6.11). Эти результаты, в общем, ожидаемы, учитывая очень высокую межвидовую изменчивость в структуре и организации пения (главы 3–5).

В таблице 6.5 приведены медианные значения и разброс значений изученных песенных параметров отдельно для каждой из трех групп воробьиных птиц: это (1) базальные группы, (2) *Corvoidea* и (3) *Sylvioidea*. Видно, что различия между ними минимальные и касаются лишь немногих параметров. Это еще раз подтверждает сказанное о значительном размахе межвидовой изменчивости. А также иллюстрирует сложности, с которыми сталкивается исследователь, пытающийся выявить возможные эволюционные тренды (или показать их отсутствие) в пении птиц. И, наконец, иллюстрирует, что эволюция пения не имела «тренда» в его «классическом» понимании. Именно, не происходило последовательное усложнение либо упрощение пения.

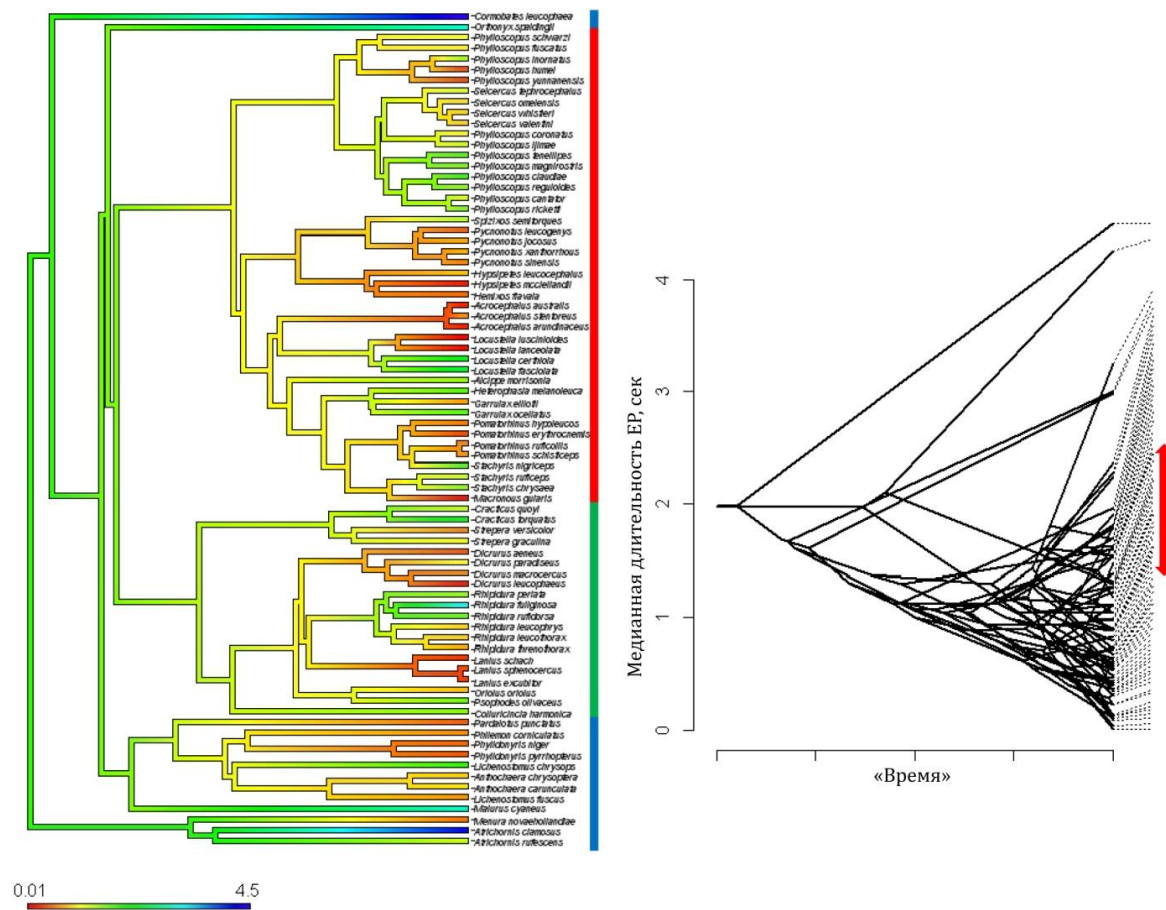


Рисунок 6.11. Реконструкция эволюционных преобразований параметра «длительность ER». Слева – филогенетическое древо изученных видов (аналогичное таковому на рисунке 6.10), на котором цветом обозначены значения данного параметра у них и реконструкция предкового состояния (легенда приведена внизу слева). Справа – реконструкция эволюции параметра (по оси Y – гипотетическое эволюционное «время»). Красная стрелка указывает на 95%-ный доверительный интервал среднего значения длительности ER у предкового вида, а само среднее соответствует точке укоренения дерева.

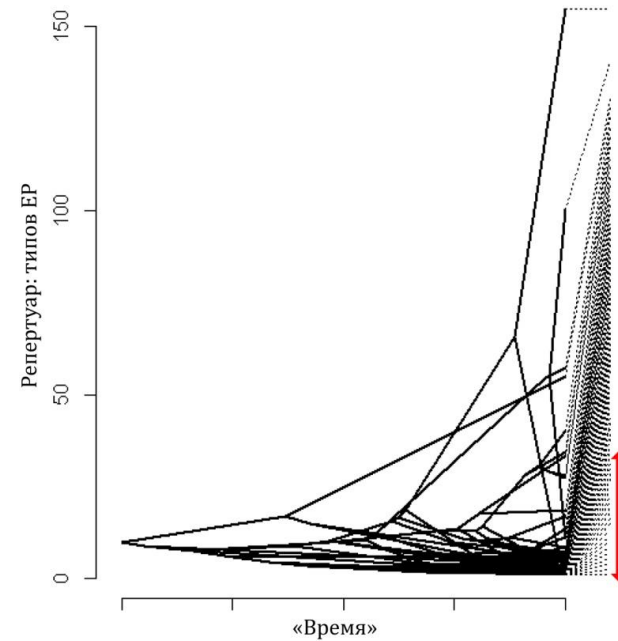
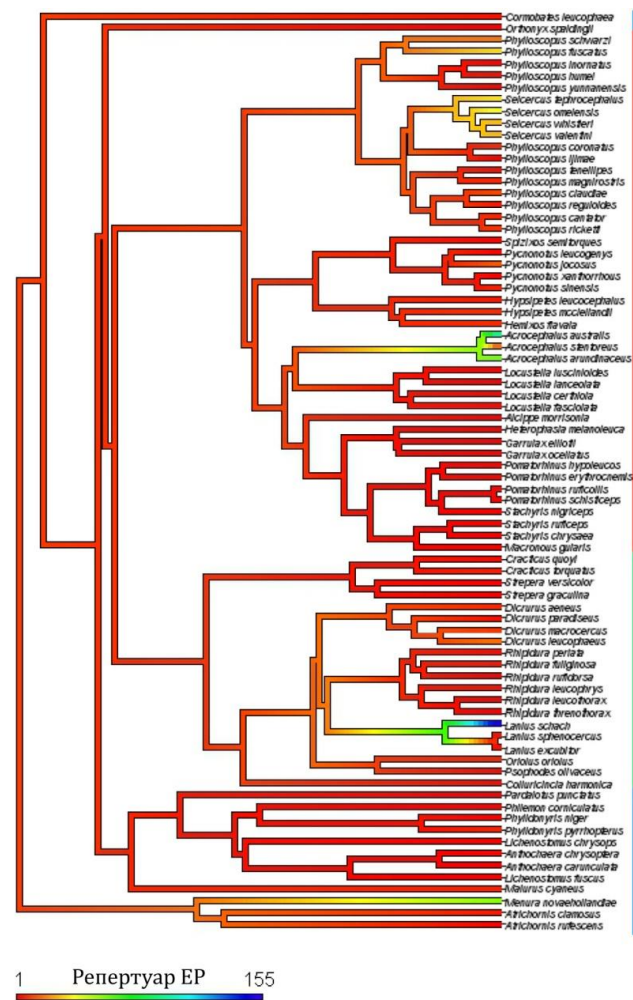


Рисунок 6.12. Реконструкция эволюционных преобразований параметра «размер репертуара EP». Суть изображения пояснена в подписи к рисунку 6.11.

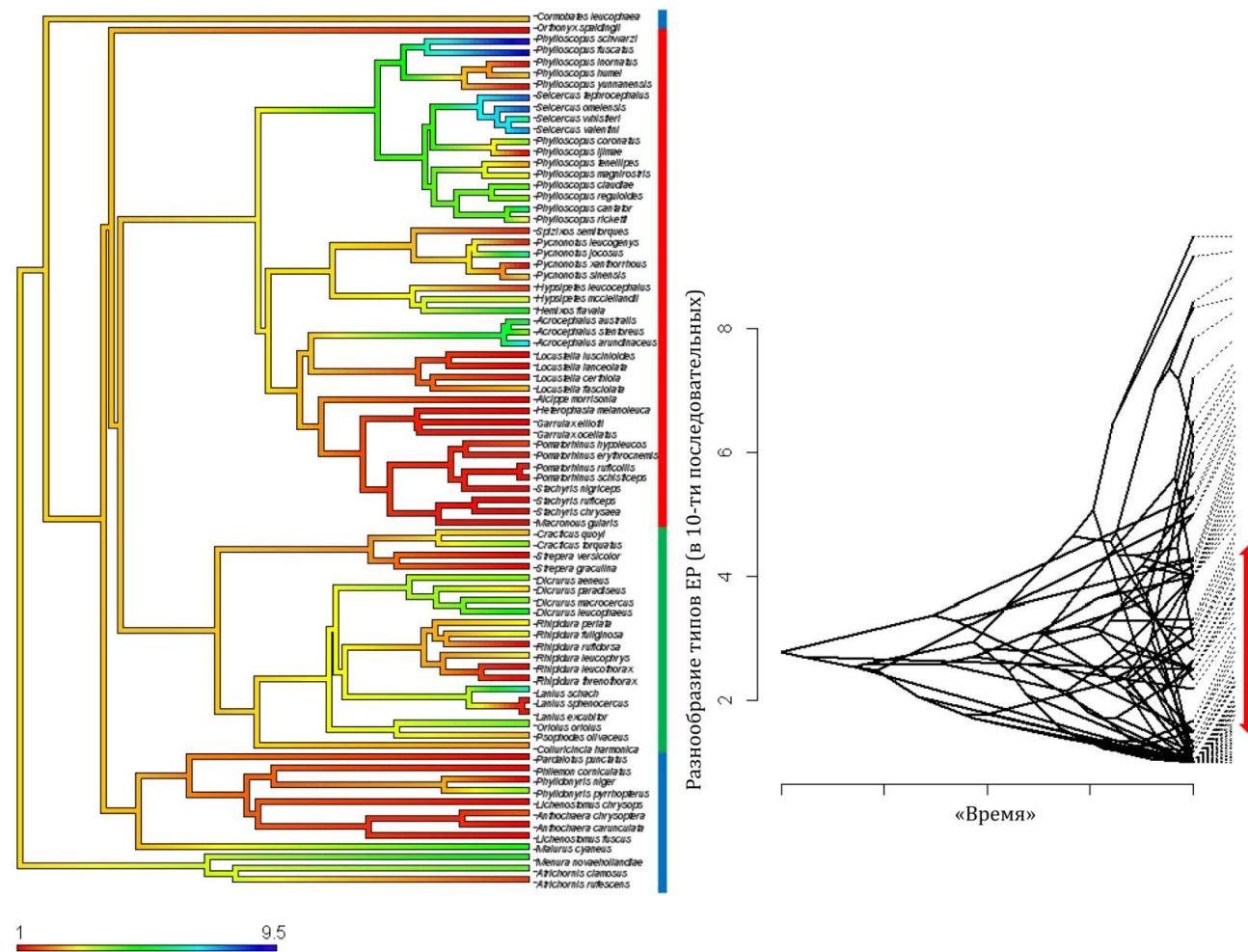


Рисунок 6.13. Реконструкция эволюционных преобразований параметра «Разнообразие: количество типов ЕР в 10-ти последовательных ЕР». Суть изображения пояснена в подписи к рисунку 6.11.

Таблица 6.5. Значения параметров пения у трех изученных групп певчих воробьиных птиц. Для каждого параметра приведены медианы, в скобках – разброс значений и число видов (n). Красным выделены медианы параметров данного группы, достоверно отличающиеся от двух других групп; зеленым – медианы параметров тех групп видов, которые отличаются лишь друг от друга, но не от видов третьей группы – критерий Манна-Уитни, $p < 0.05$ (все выявленные различия недостоверны с поправкой Бонферрони).

Параметры	Базальные группы	Corvoidea	Sylvioidea
Медианная длительность песни	1.3 (0.4–4.3, $n=13$)	1.3 (0.2–3.2, $n=17$)	1.4 (0.3–253.8, $n=46$)
Медианная длительность паузы между песнями	6.6 (1.3–26.5, $n=12$)	6.2 (1.7–19.5, $n=17$)	4.8 (1.1–11.5, $n=46$)
Медианное количество звуков в песне	7.0 (3.2–38.3, $n=13$)	4.3 (1.0–29.7, $n=17$)	7.6 (1.7–7849.0, $n=46$)
Медианное количество типов звуков в песне	3.5 (1.0–16.7, $n=13$)	3.8 (1.0–14.0, $n=17$)	3.0 (1.0–14.2, $n=46$)
Частота пения (песен/мин)	7.1 (2.5–21.2, $n=12$)	8.7 (2.9–24.1, $n=17$)	8.1 (1.1–32.7, $n=46$)
Медианное количество EP в песне	1.0 (1.0–1.6, $n=12$)	1.0 (1.0–2.3, $n=17$)	1.0 (1.0–7.0, $n=46$)
Медианная длительность EP	0.9 (0.4–4.5, $n=14$)	0.9 (0.1–3.2, $n=20$)	0.9 (0.1–2.4, $n=46$)
Размер репертуара: количество типов EP	1.3 (1.0–55.0, $n=14$)	2.8 (1.0–155.0, $n=20$)	2.7 (1.0–100.3, $n=46$)
Медианное количество звуков в EP	6.5 (1.5–38.3, $n=14$)	3.3 (1.0–29.8, $n=20$)	4.8 (1.0–25.3, $n=46$)
Медианное количество типов звуков в EP	3.1 (1.0–16.7, $n=14$)	3.3 (1.0–14.0, $n=20$)	3.0 (1.0–14.2, $n=46$)
Индекс линейности	0.50 (0.40–0.66, $n=7$)	0.45 (0.29–0.66, $n=14$)	0.49 (0.23–0.82, $n=29$)
Индекс постоянства	0.64 (0.55–0.92, $n=7$)	0.62 (0.50–0.99, $n=14$)	0.64 (0.42–0.95, $n=29$)
Частота смены напева	0.02 (0–0.97, $n=14$)	0.50 (0–0.82, $n=20$)	0.19 (0–1.0, $n=43$)
Относительная энтропия первого порядка	0.39 (0.13–0.78, $n=7$)	0.45 (0.16–0.72, $n=14$)	0.29 (0.07–0.60, $n=29$)
Индекс Симпсона	0.93 (0.83–0.99, $n=7$)	0.96 (0.83–1.00, $n=15$)	0.98 (0.86–1.00, $n=30$)
Разнообразие: типов EP в 10-ти последоват. EP	1.3 (1.0–5.3, $n=14$)	2.7 (1.0–6.5, $n=20$)	1.5 (1.0–9.5, $n=46$)
Размер репертуара: количество типов звуков	4.9 (1.5–104.0, $n=14$)	10.2 (1.0–433.0, $n=20$)	9.5 (1.0–132.0, $n=46$)
Индекс модулярности	0.34 (0–0.63, $n=7$)	0.29 (0.02–0.80, $n=14$)	0.35 (0–0.79, $n=27$)

Учитывая сказанное выше, я решил реконструировать предковое состояние не для конкретного признака, а для типа пения. Дополнительный смысл этого в том, что тип пения «кодирует» также «уровень» упорядоченности пения. Как я уже говорил, количественно описать организацию пению можно лишь для тех видов, репертуар которых включает более одного типа ЕР. Поэтому в описанном выше анализе параметры организации пения не участвовали.

Итак, я посмотрел распределение трех выделенных мною типов пения по эволюционному дереву. Оказалось, что с наибольшей вероятностью общий предок всех *Passeri* имел пение типа 3 (рисунок 6.14). Вероятность этого 60%. Тип 2 мог быть предковым с вероятностью 24%, а тип 1 – 16%. Таким образом, базальным способом организации пения певчих воробьиных птиц является, скорее всего, самый простой (тип 3) – т.е. включающий один или несколько (немного) типов ЕР. А большие репертуары, где, к тому же, разные типы ЕР исполняются при пении по определенным правилам, в большей степени свойственны молодым группам. Эту закономерность неплохо иллюстрирует также рисунок 6.15.

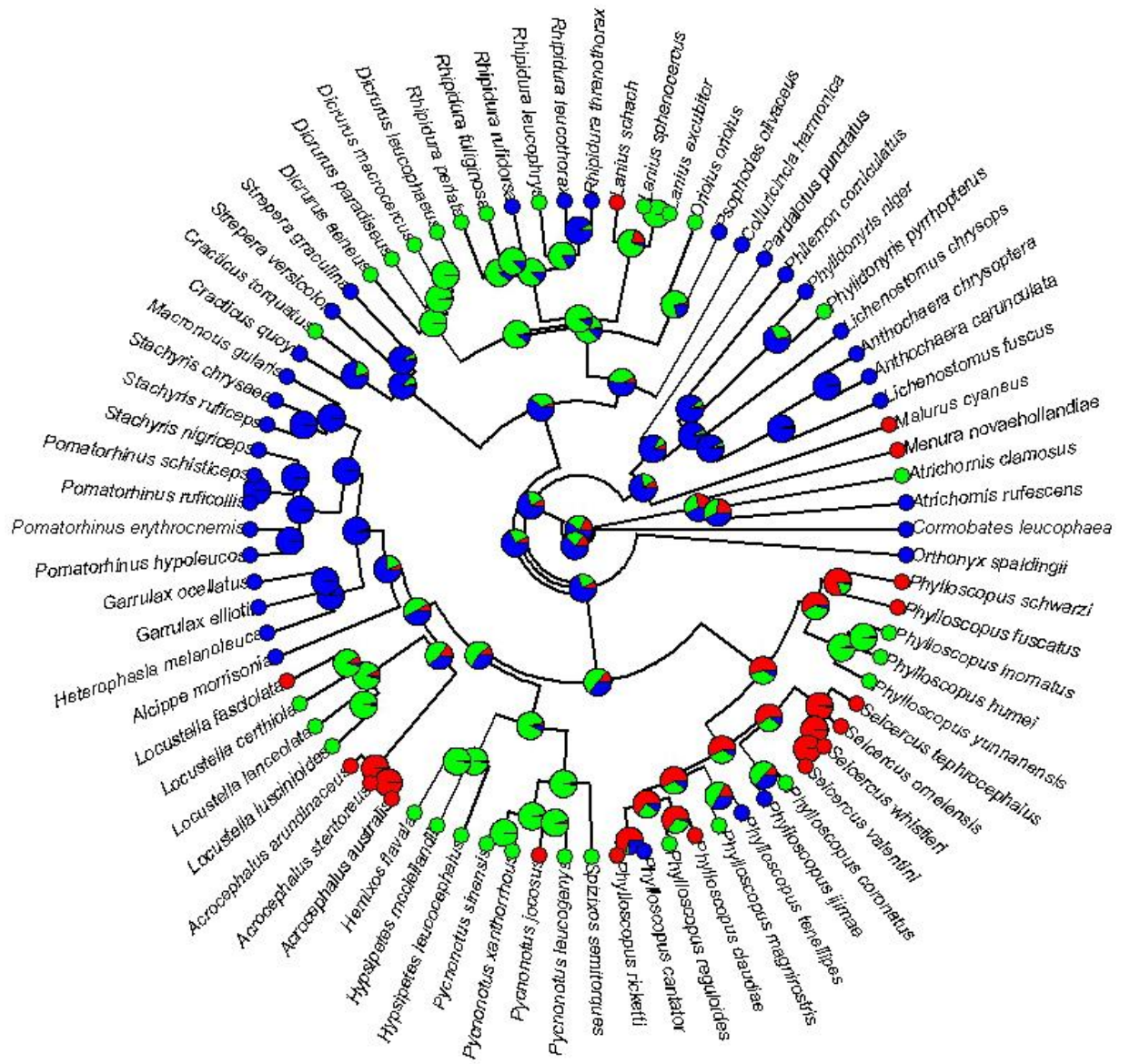


Рисунок 6.14. Реконструкция анцестрального типа пения в разных узлах ветвления филогенетического дерева. Типы пения изученных видов показаны на концах терминальных ветвей. Синий цвет – пение типа 3, зеленый – типа 2, а красный – типа 1.

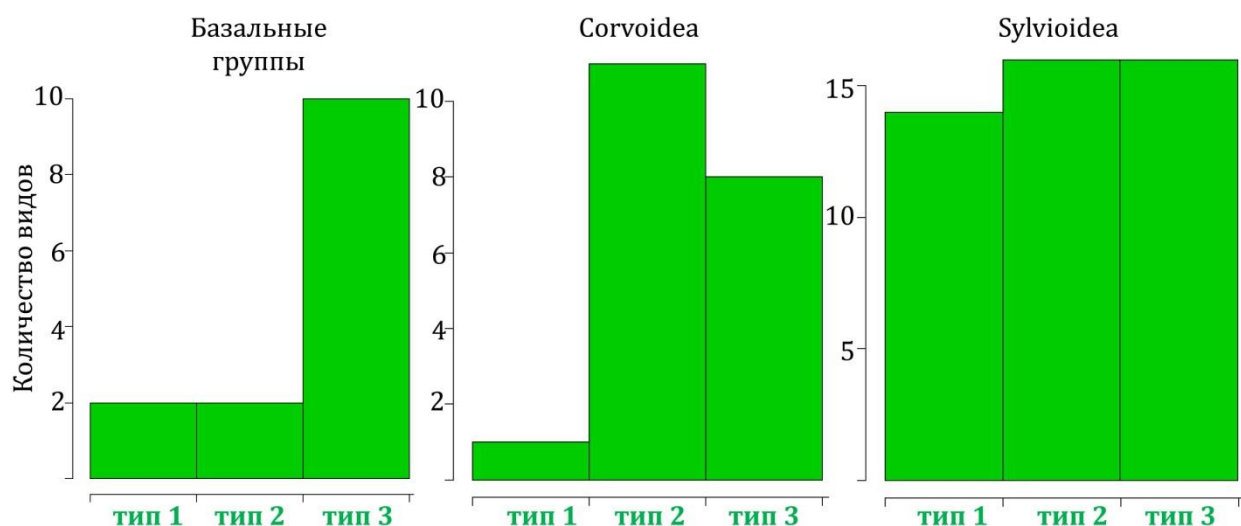


Рисунок 6.15. Количество видов трех групп певчих птиц (базальных, Corvoidea и Sylvioidea), практикующих тот или другой тип пения.

Из рисунка 6.15 видно, что большинству изученных представителей базальных групп (10 видов из 14 изученных) свойственно самое простое пение типа 3. У изученных Corvoidea дополнительно к типу 3 широко распространенным становится также тип 2. А для проанализированных представителей Sylvioidea характерны все три типа примерно в равных пропорциях. Это позволяет заключить, что в эволюции воробьиных птиц, от более древних групп к самым молодым, шло увеличение разнообразия структуры и организации песенных циклов. Т.е. широкое распространение получали все более сложные типы пения, на фоне сохранения простых (исходных). Такой характер эволюции – увеличение разнообразия пения, а не, например, его упрощение или усложнение – частично объясняет, почему попытки реконструировать предковое состояние конкретных признаков не дали внятных и четких результатов.

6.5. Структура и организации пения в зависимости от географической широты

В главе 1 (раздел 1.3) я рассмотрел известные потенциальные корреляты сложного/простого пения. Это: система спаривания (социальная и генетическая), степень выраженности полового диморфизма, а также миграционное поведение (вид оседлый или мигрирующий) и связанная с этим широта обитания вида (к примеру, тропики или умеренные широты). В данном разделе я проанализировал связь изученных параметров пения с широтой записи – единственным параметром из перечисленных, который я могу надежно оценить количественно. В анализе я также использовал средние значения каждой переменной для каждого вида. Широта записи – а не, скажем, средняя широта ареала вида – была взята для минимизации возможной внутривидовой изменчивости, которая, в свою очередь, также может зависеть от широты (а также от трактовок границ данного вида). В немногочисленных случаях, когда я изучил записи данного вида из нескольких локаций, я рассчитал среднюю широту. Широта анализировалась двумя способами. В качестве переменных выступали (1) «реальная» широта (северная широта кодировалась знаком «+», а южная – знаком «-») и (2) «абсолютная» широта, т.е. модуль «реальной» широты.

Результаты корреляционного анализа представлены в таблице 6.6. Видно, что изученные параметры пения практически не зависели от широты. Особенно показательное полное отсутствие корреляций с «абсолютной» широтой, которая указывает на климатический пояс наиболее интегрально. Корреляции с «реальной» широтой малочисленные, слабые и недостоверные с поправкой Бонферрони. На рисунке 6.16 приведены примеры диаграмм рассеяния, отражающих связь «реальной» широты с энтропией и индексом Симпсона. Тот и другой параметр, однако, можно рассчитать лишь для тех видов, в пении которых выявлено более одной единицы репертуара (EP). Это вполне могло повлиять на этот в любом случае слабый результат.

Таблица 6.6. Взаимосвязь средних параметров пения и широты записи изученных видов. Для каждого параметра приведены коэффициенты корреляции Спирмена (R), уровень значимости (p) и число видов, участвовавших в данном тесте (n). Для расчета «реальной» широты были взяты значения средней широты записей данного вида – со знаком «плюс» для северной широты, и «минус» – для южной. А «абсолютная» широта – это модуль широты «реальной». Красным выделены значения p , для которых выполняется: $p < 0.05$ (все они недостоверны с поправкой Бонферрони).

	Широта «реальная»		Широта «абсолютная»	
	R	p	R	p
Длит-ть песен ($n=76$)	0.04	0.74	0.06	0.62
Длит-ть пауз ($n=75$)	-0.26	0.03	-0.10	0.38
Число звуков в песне ($n=76$)	0.08	0.51	0.14	0.22
Число типов звуков в песне ($n=76$)	-0.12	0.30	-0.04	0.71
Частота пения (песен/мин) ($n=75$)	0.07	0.56	-0.06	0.62
Кол-во типов EP в песне ($n=76$)	-0.01	0.94	0.11	0.36
Длит-ть EP ($n=80$)	-0.18	0.12	-0.09	0.42
Репертуар: типов EP ($n=80$)	0.19	0.09	0.17	0.12
Число звуков в EP ($n=80$)	-0.09	0.41	-0.01	0.92
Число типов звуков в EP ($n=80$)	-0.17	0.13	-0.10	0.40
Индекс линейности ($n=50$)	0.02	0.88	-0.02	0.89
Индекс постоянства ($n=50$)	0.11	0.44	0.12	0.40
Частота смены напева ($n=77$)	0.07	0.55	0.04	0.71
Относительная энтропия ($n=50$)	-0.28	0.05	-0.22	0.13
Индекс Симпсона ($n=52$)	0.46	<0.001	0.20	0.15
Разнообразие типов ЭР (в 10-ти последовательных) ($n=77$)	0.10	0.37	0.10	0.39
Репертуар типов нот ($n=80$)	0.09	0.43	0.13	0.25
Модулярность ($n=50$)	0.34	0.02	0.27	0.06

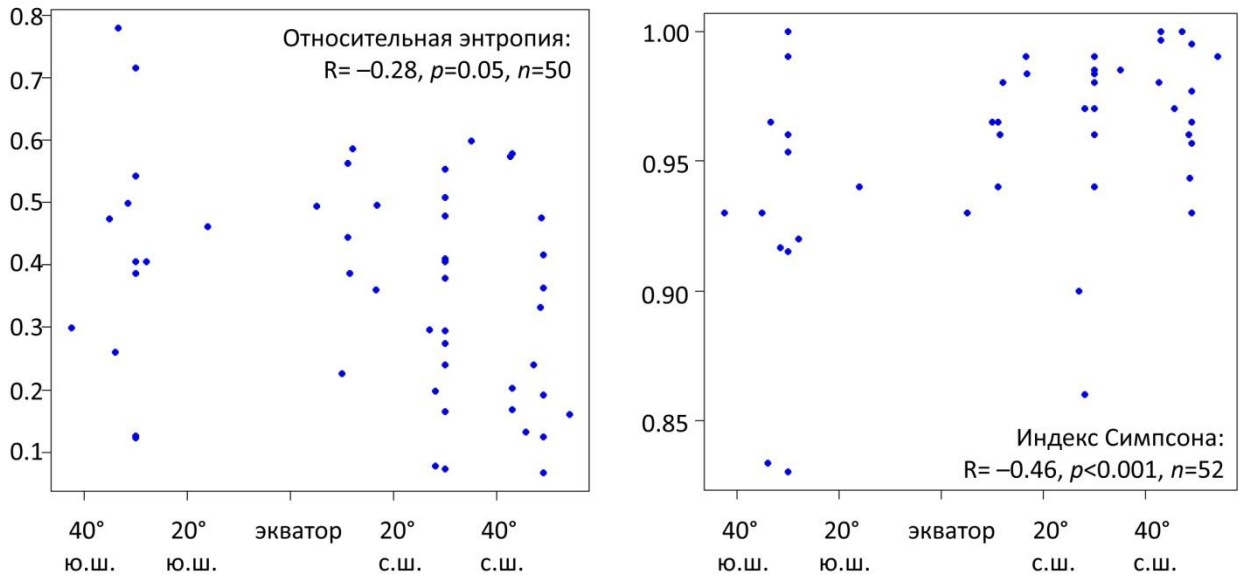


Рисунок 6.16. Связь относительной энтропии (слева) и индекса Симпсона с широтой записи данного вида. Приведены коэффициенты корреляции Спирмена (R), уровень значимости (p) и число видов, для которых были рассчитаны соответствующие параметры (n).

Показательно отсутствие достоверной корреляции широты и размера репертуара – одного из главных показателей сложности пения (рисунок 6.17).

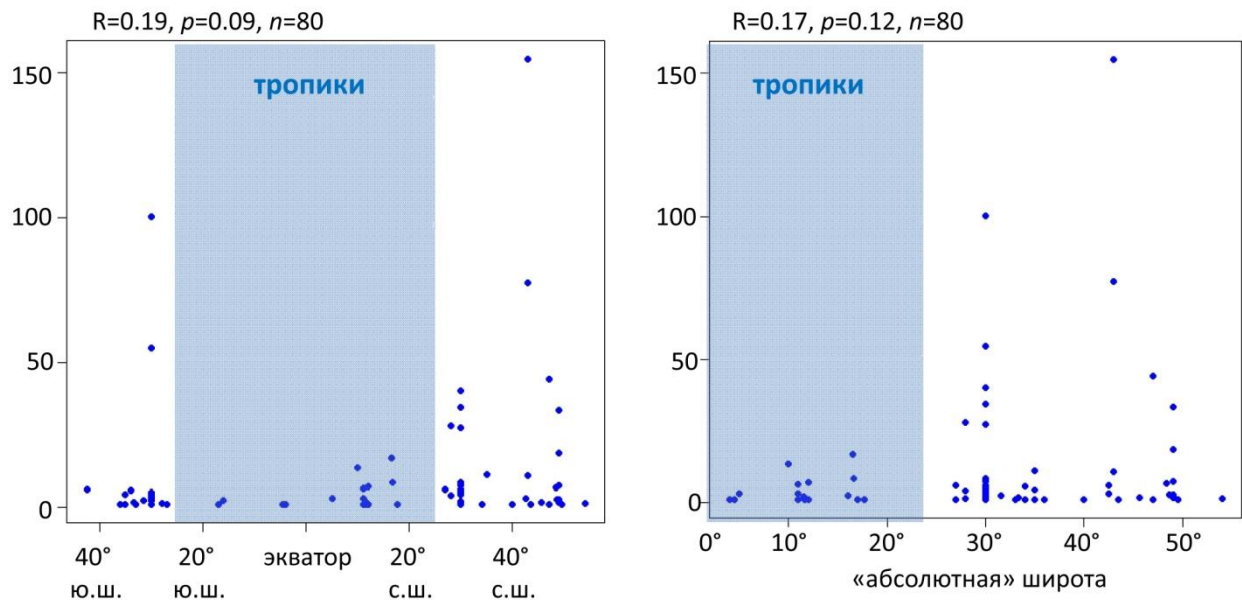


Рисунок 6.17. Связь размера репертуара (ось Y) с «реальной» (слева) и «абсолютной» широтой записи. Приведены коэффициенты корреляции Спирмена (R), уровень значимости (p) и число видов, для которых были рассчитаны соответствующие параметры (n). Синим полем выделен диапазон широт, соответствующий тропикам – т.е. локализованный между тропиком Козерога ($23^{\circ}26'14''$ ю. ш.) и тропиком Рака ($23^{\circ}26'14''$ с. ш.).

Таким образом, в моей выборке не прослеживается линейной корреляции параметров пения с широтой – в отличие от некоторых (но не всех!) работ аналогичной направленности. Тем не менее, возможные закономерности прослеживаются. Как видно из рисунка 6.17, для обитателей тропиков в целом характерны небольшие репертуары, тогда как виды умеренных широт могут иметь как сложное, так и простое с точки зрения размера репертуара пение.

Важное методическое заключение этого раздела состоит в том, что широта записи скорее всего значимо не влияла (в качестве «скрытого» фактора) на результаты филогенетического анализа и реконструкцию гипотетического предкового пения (разделы 6.3–6.4).

ЧАСТЬ III
КОММУНИКАТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЛОЖНЫХ ПЕСЕННЫХ
ЦИКЛОВ

ГЛАВА 7

ПЕНОЧКИ *PHYLLOSCOPUS*

В этой главе я выясню, каким образом меняется пение разных видов пеночек в ситуации имитации территориального вторжения – т.е. в эксперименте с трансляцией видоспецифичной песни. Или, по-другому, как вероятные изменения в мотивационном состоянии исполнителя отражаются в его пении. Зафиксированные изменения могут указывать либо на агрессивную мотивацию самца, либо на нарастание его общей мотивации, ситуативно неспецифичной (гипотеза неспецифической активации поведения: Панов, 1978). Разделить эти две возможности, исходя из моих данных, сложно.

Я проанализировал материалы по 7 видам пеночек. Эти результаты в основном опубликованы (Опаев, Колесникова, 2019; Kolesnikova et al., 2019; Ораев et al., 2019; Опаев и др., 2019). Данные по структуре и организации спонтанного пения (по сути – до эксперимента) всех изученных видов приведены в разделе 5.4. Здесь я сопоставляю пение до трансляции с таковым во время и после нее. Ниже в основном я привожу только достоверные либо приближающиеся к уровню достоверности различия (с поправкой FDR, т.е. $0.005 < p < 0.05$), а прочие случаи не рассматриваю. Т.е. если некий параметр не упомянут при описании результатов экспериментов с данным видом – то различий по этой переменной между пением (1) до и (2) во время и/или после выявлено не было. Отмечу также, что большинство самцов всех видов активно реагировали на экспериментальную трансляцию, подлетая к колонке и летая вокруг.

Бурая пеночка

У бурой пеночки есть два режима пения (V-пение и S-пение), которые различаются как составом песен, так и их организацией в последовательность (раздел 5.4). В опытах с бурой пеночкой 2017 года я последовательно предъявлял каждому самца две записи. Эксперимент (25 мин) проходил по такой схеме: (а) запись спонтанного пения (5 мин) → (б) трансляция V-пения и запись ответного

пения самца (5 мин) → (e) запись пения после трансляции (5 мин) → (z) трансляция S-пения и запись ответного пения самца (5 мин) → (d) запись пения после трансляции (5 мин). Порядок предъявления стимулов менялся: одним самцам сначала проигрывали V-пение, а другим, наоборот, первым включали S-пение. В этих опытах V- и S-пение отличались только размером репертуара – 18 типов песен в экспериментальной фонограмме V-пения и 3 типа – S-пения. В качестве анализируемых переменных выступали, во-первых, параметры пения (см. разделы 2.2 и 2.5), а также (1) число перелетов самца в радиусе 10 м от динамика и (2) количество «тресков» (см. ниже). Различий в реакции на V- и S-пение выявлено не было (GLS, $p > 0.05$ для всех параметров, $n = 15$ самцов).

Известно, что при последовательном предъявлении одинаковых стимулов реакции на них падает. На этом основан метод «первой пробы» (prime-probe technique: Zuberbühler et al., 1999). Т.е. если реакция на последовательно предъявляемые стимулы падает (различается) – стимулы для реципиента одинаковые, а если не падает (не различается) – разные. В рамках этого подхода я сравнил реакцию самцов бурой пеночки на первую и вторую трансляцию, контролируя при этом тип тестовой записи (V- или S-пение) и номер самца. Различия были выявлены (GLMM: $Z = 3.36$, $p < 0.001$, $n = 15$) – на вторую запись птицы реагировали менее активно. Все это означает, что самцы данного вида одинаково реагируют на записи, заметно различающиеся по разнообразию песен (размеру репертуара). Кроме того, это позволило мне объединить опыты, в которых первой предъявлялась запись V- или S-пения. Ниже я рассмотрю реакцию каждого самца только на первую запись (любого типа) из двух, предъявляемых последовательно.

Самцы этого вида при пении иногда издают щелчки – очень короткие шумовые звуки, вставляемые между песнями или (чаще) непосредственно перед песней (рисунок 7.1). Количество щелчков увеличилось *во время* трансляции: в среднем 46.33 ± 54.17 (медиана 27) на записях пения *во время* эксперимента против 9.53 ± 20.48 (медиана 0) на фонограммах *до*. Различия приближаются к порогу достоверности (GLS, $p = 0.011$). Таким образом, территориальная агрессия в

вокализации бурой пеночки потенциально может выражаться появлением или увеличением числа щелчков между песнями. А параметры собственно пения менее важны или вовсе не играют роли.

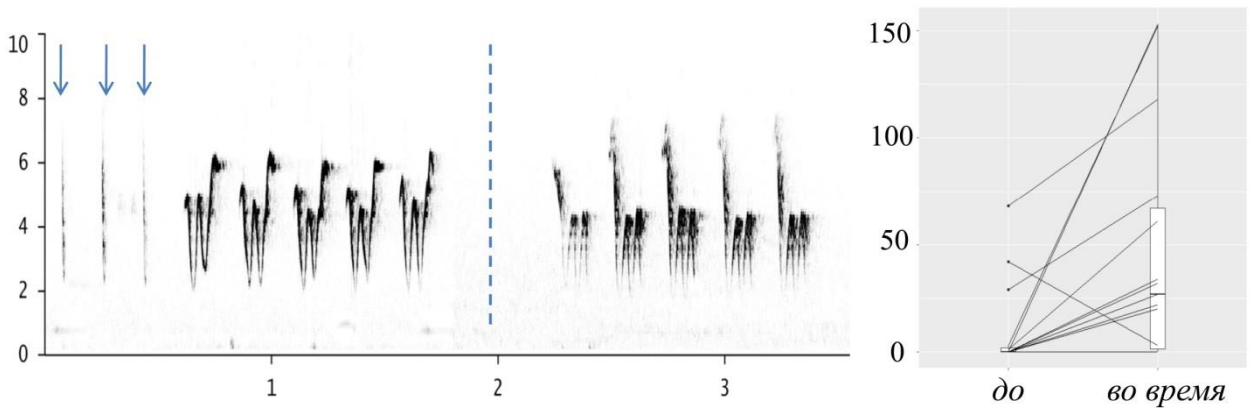


Рисунок 7.1. Слева – спектрограммы двух песен бурой пеночки, предваряемые тресками и нет (трески отмечены синими стрелками). Справа – сравнение количества тресков на фонограммах до и во время экспериментов с трансляцией видовой песни. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квартили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

Кроме того, некоторые самцы во время трансляции временами пели тише, чем обычно. Тихие песни я зафиксировал у 8 самцов из 15 – но лишь «на слух», поэтому эти данные не бесспорны. Тем не менее, считается, что тихие песни маркируют агрессию (раздел 1.4).

Голосистая, или толстоклювая пеночка

Пение голосистой пеночки до трансляции достоверно не отличалось от пения во время (GLS: $p > 0.05$ для всех переменных кроме длительности пауз, $n=19$). Однако, интенсивность пения несколько возросла: сокращение длительностей пауз между песнями во время трансляции приближалось к порогу достоверности (GLS, $p=0.04$, не достоверно с поправкой FDR). Таким образом, самцы продолжали петь во время трансляции примерно так же, как и до нее. При этом все они подлетали (сокращали дистанцию) и активно перелетали вокруг динамика: количество перелетов увеличилось от 0 (до) до 2–29 (медиана 21) во время (GLS, $p < 0.0001$).

Ситуация изменилась сразу *после* трансляции. Выяснилось, что пение голосистых пеночек отличается *до* и *после* трансляции им видовой песни по ряду параметров. По сравнению с пением *до*, при пении *после* достоверно сокращаются паузы между песнями, увеличиваются частота пения и наблюдаемый размер репертуара. Кроме того, пение становится менее упорядоченным: сокращаются индексы линейности и постоянства, и увеличивается (хотя и недостоверно) относительная энтропия (рисунок 7.2).

Все эти параметры можно считать кодирующими территориальную агрессию и/или отражающими общий уровень возбуждения самца. Если это так, то названные метрики, по идее, должны зависеть от уровня агрессивности самца. Однако, я выявил лишь одну такую взаимосвязь, оценивая агрессивность особи как количество перелетов в радиусе 10 м от динамика *во время* трансляции. Корреляционный анализ (корреляция Спирмена с поправкой FDR) показал, что количество переплетов достоверно коррелировало с длительностью пауз *после* трансляции ($R = -0.73$, $p = 0.003$). Прочие параметры пения *во время* и *после* трансляции с количеством перелетов не были связаны.

Таким образом, *после* экспериментальной трансляции (1) сокращались паузы между песнями, (2) увеличивался размер репертуара и (3) организации пения становилась менее упорядоченной. В последнем случае наиболее частая практика была в том, что самец, певший более или менее в соответствии с принципом линейного синтаксиса (как это свойственно спонтанному пению голостистой пеночки – раздел 5.4), *после* трансляции начинал более свободно чередовать песни разных типов (рисунок 7.3).

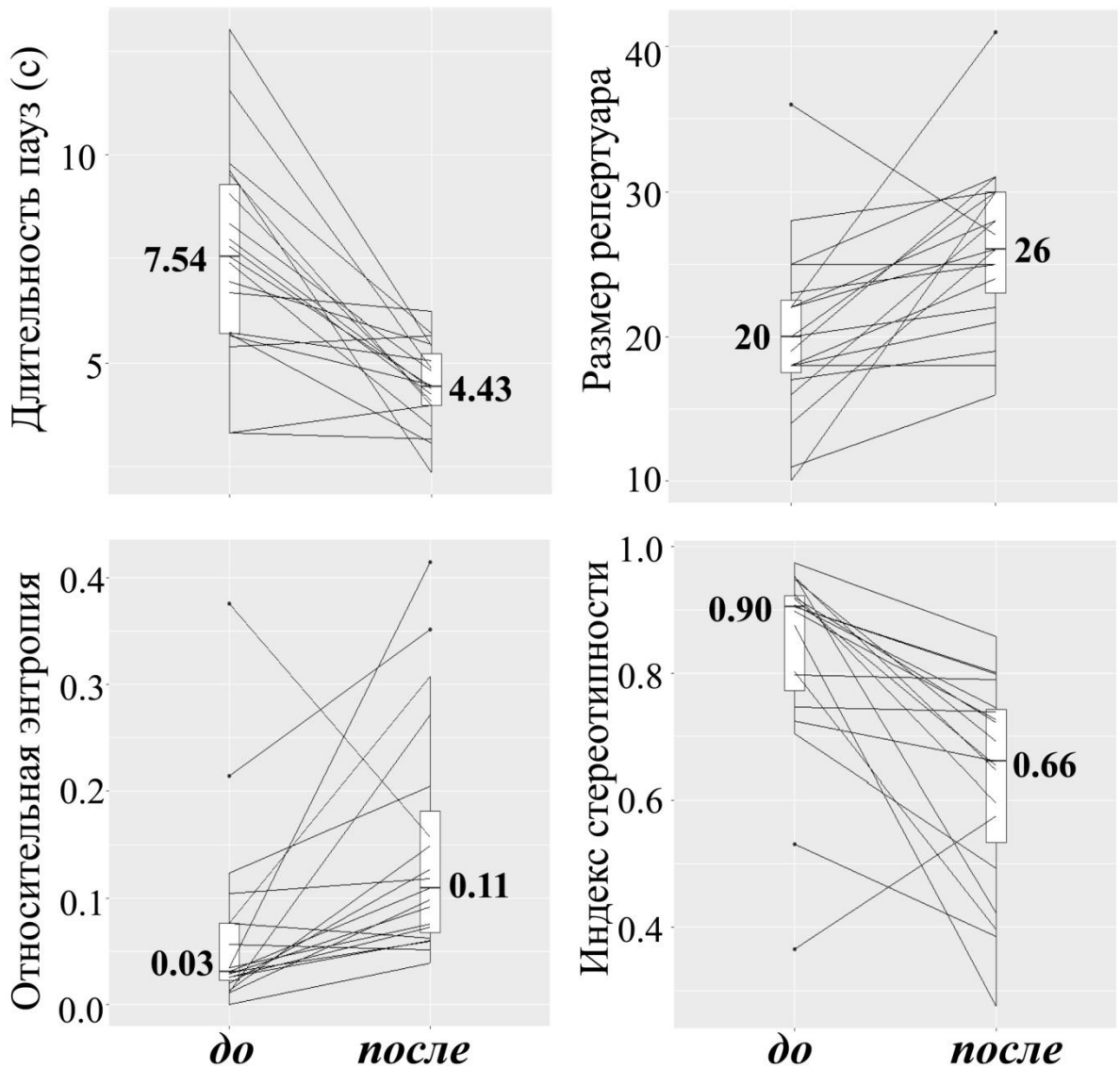


Рисунок 7.2. Сравнение медианных длительностей пауз, наблюдаемого размера репертуара, относительной энтропии первого порядка RE_1 и индекса стереотипности S ($S=(S_{LIN}+S_{CONS})/2$) на фонограммах самцов голосистой пеночки ($n=19$) *до* и *после* экспериментальной трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квартили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы (цифры рядом с ними – значения медиан). Из: Опаев, Колесникова, 2019.

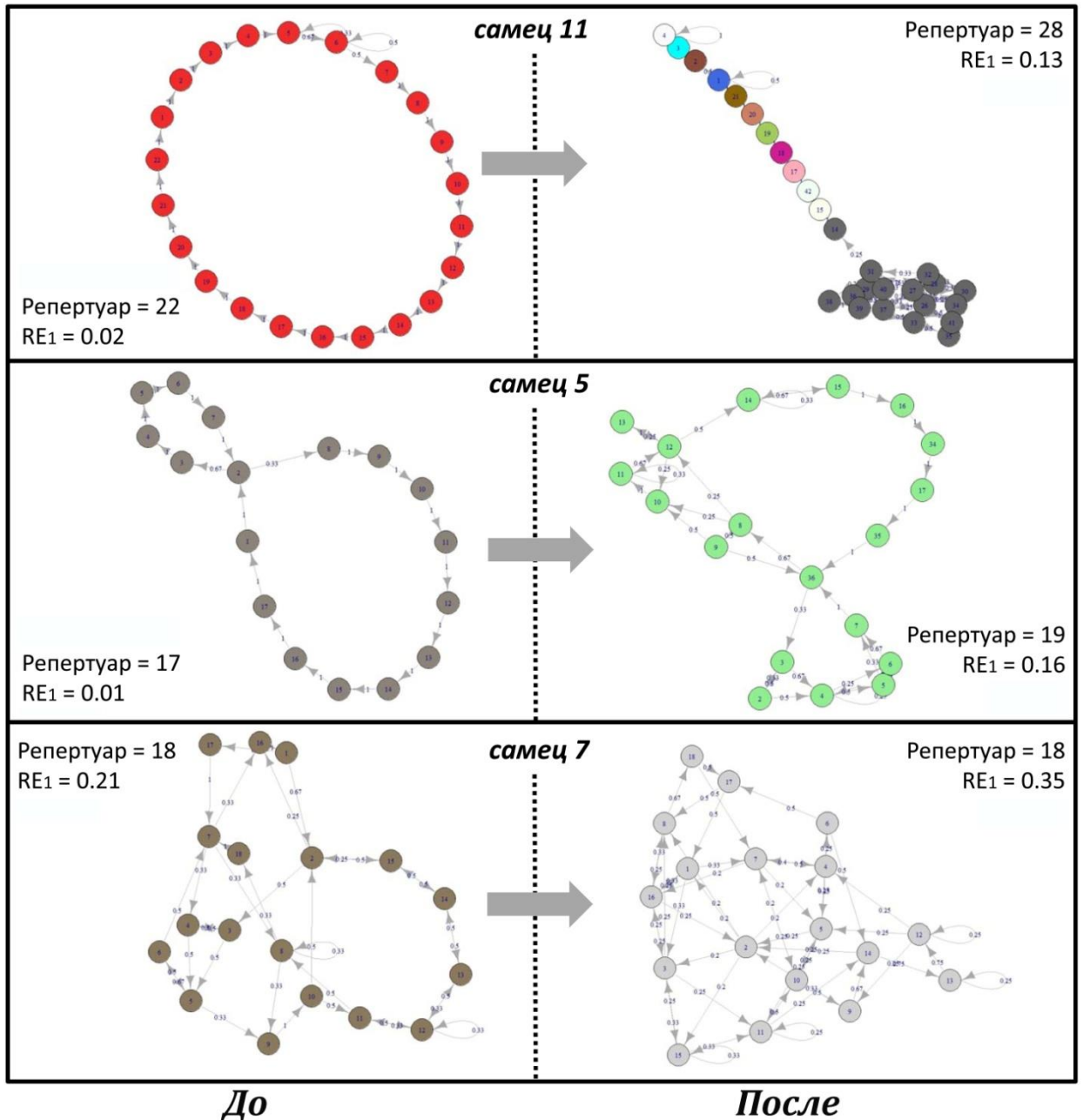


Рисунок 7.3. Наблюдаемые переходы между песнями у самцов №№ 11, 5 и 7 голосистой пеночки *до* и *после* экспериментальной трансляции. Каждый кружок соответствует одному типу песни, стрелки – все отмеченные переходы между ними на соответствующей фонограмме. Приведены значения наблюдаемого размера репертуара и относительной энтропии первого порядка RE₁. Из: Опаев, Колесникова, 2019.

Светлоголовая пеночка

Как и бурая пеночка, самцы этого вида имеют два режима пения: V- и S- (раздел 5.4). S-пение – это монотонное повторение единственного типа песни. При V-пении индивидуальные репертуары заметно больше (6–18 типов песен), а последовательные песни обычно разные (рисунок 7.4).

Мы (с А.И. Антоновым) проводили эксперименты в начале сезона гнездования: в это время все опытные самцы пели *до* трансляции в S-режиме (этот режим как раз и характерен для этого периода: раздел 5.4). Выяснилось, что *во время* трансляции видového пения (было использовано S-пение) все они тотчас переходили в V-режим. А *после* постепенно возвращались к S-режиму.

При этом сразу *после* трансляции все самцы сначала разнообразили S-пение позывками (двух типов: рисунок 7.4) либо вообще издавали только позывки. А многие приступали к исполнению позывок еще *во время* трансляции. Лишь через несколько минут *после* ее завершения позывки переставали быть слышны: самец снова пел исключительно S-песни. Радикальная смена режимов пения между фонограммами *до* и *во время* трансляции определяет различия по большинству изученных параметров структуры и организации пения (GLS, $p < 0.05$, данные не приведены). Отмечу только, что V-пение *во время* трансляции было более интенсивно, чем S-пение *до*: паузы между последовательными песнями составили в среднем 2.65 ± 0.66 и 9.10 ± 4.88 сек, соответственно (различия достоверны: GLS, $p < 0.0001$). Кроме того, V-пение в эксперименте немного отличалось от спонтанного V-пения (см. раздел 5.4) – в первом случае песни были достоверно короче (соответственно 0.78 ± 0.31 и 1.29 ± 0.94 сек: GLS, $p = 0.009$) и, по примеру пеночки бурой, часто исполнялись тише (тихие песни).

Одно из ключевых различий V- и S-пения – это наблюдаемый размер репертуара. Поэтому, переходя к V-пению *во время* трансляции светлоголовые пеночки, по сути, демонстрировали ту же закономерность, что и пеночки голосистые. Именно – увеличивали разнообразие пение. Еще одно сходство – сокращение длительности пауз между песнями. Интересно также, что количество перелетов самца близ динамика было положительно связано с частотой пения (коэффициент корреляции Спирмена $R = 0.60$, $p = 0.013$). Т.е. самцы, реагирующие более активно, в целом пели интенсивнее (так же – у пеночки голосистой).

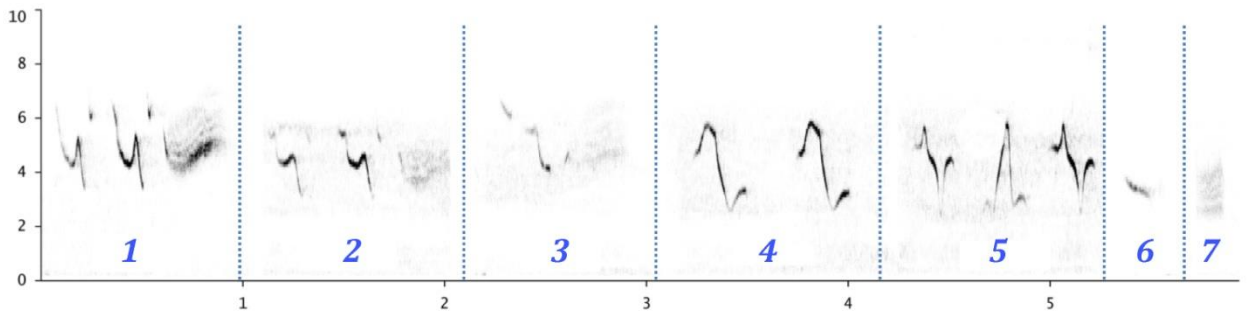


Рисунок 7.4. S-песня (1) и V-песни (2–5) из репертуара самца №13 светлоголовой пеночки, его же позывка (6), и второй тип позывки в исполнении самца №18 (7). Из: Опаев и др., 2019, с изменениями.

Бледноногая пеночка

У этого вида я также выявил два режима пения (см. раздел 5.4). В первом случае (S-пение) самец монотонно повторяет единственный тип песни, а во втором (V-пение) чередует песни 4–8 разных типов (рисунок 5.31 и рисунок 7.5). Большинство (6 из 8) протестированных самцов до трансляции пели в S-режиме. Из 8 особей, только 5 подлетели к колонке во время трансляции и перелетали вокруг, а 3 – пели на том же месте и не приближались. Было замечено, что у многих (4 из 5) активно реагировавших самцов ярко увеличился размер репертуара – с 1–6 (медиана 1) до 1–8 (медиана 6) типов песен, но эти различия в изученной выборке не достоверны (GLS, $p > 0.05$, $n = 5$). Выяснилось также, что количество перелетов близ динамика было положительно связано с разнообразием пения: коэффициент корреляции Спирмена $R = 0.79$, $p = 0.02$, $n = 8$. Таким образом, предварительно можно говорить, что и у бледноногой пеночки наблюдаемый размер репертуара (разнообразие пения) во время трансляции увеличивается, поэтому этот параметр потенциально может выражать агрессивный настрой самца.

Некоторые самцы бледноногой пеночки во время трансляции демонстрировали еще один вариант поведения: они хлопали крыльями при перелетах. В результате получался треск (рисунок 7.4, 4), слышимый, по меньшей мере, за 10 м. Перелеты с тресками отмечены только у 3 самцов из 8: эти особи перелетали около колонки наиболее активно. Наконец, некоторые самцы (3 из 8)

переменяли песни позывками (рисунок 7.5, 5) – как *до*, так и *во время* трансляции (рисунок 7.5, 5).

После трансляции самцы постепенно возвращались к пению, не отличимого от их вокализации *до* эксперимента.

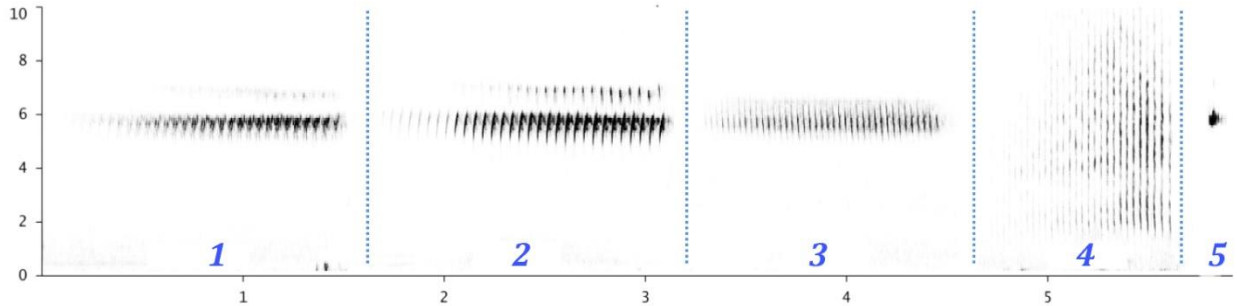


Рисунок 7.5. Три типа песни (1–3) из репертуара самца №8 бледноногой пеночки (1 – песня S-режима, 2–3 – V-режима), а также позывка (5) самца №11 и его треск (4), зафиксированный при перелетах с ветки на ветку. Из: Опаев и др., 2019, с изменениями.

Большеклювая пеночка

Различий в пении *до* и *во время* эксперимента у этого вида не выявлено (GLS, $p > 0.005$). Однако, перелетая *во время* эксперимента поблизости от динамика, самцы часто производили в полете треск крыльями (рисунок 7.6), получающийся за счет быстрых хлопков их друг о друга. Это действо напоминало таковое у бледноногой пеночки, но звук был немного тише. Трески изредка можно было услышать и при спонтанном пении *до* эксперимента, но частота их достоверно увеличивалась *во время* трансляции: 11 тресков (приведена медиана) *во время* всего эксперимента против 0 *до* (различия приближаются к порогу достоверности с поправкой FDR: GLS, $p = 0.007$).

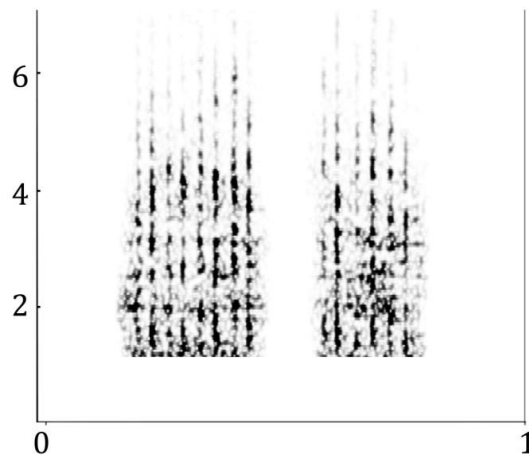


Рисунок 7.6. Два треска, произведенные крыльями большеклювой пеночкой в полете. Из: Kolesnikova et al., 2019, с изменениями.

Пеночка Рикетта

У пеночки Рикетта не удалось выявить различий в пении *до* и *во время* трансляции видовой песни (GLS, $p > 0.005$). Любопытно, что самцы этого вида тоже способны трещать крыльями при перелетах – но делают это крайне редко (единичные наблюдения).

Таким образом, этот вид отличается от всех прочих тем, что его вокализация значимо не меняется *во время* проигрывания видоспецифичного пения (Kolesnikova et al., 2019).

Пеночка Клаудии

Индивидуальные репертуары самцов при спонтанном пении *до* трансляции включали в среднем 5.1 ± 3.6 типов песен. *Во время* трансляции пение стало существенно более разнообразным: наблюдаемые размеры репертуаров увеличились до 11.1 ± 6.4 типов: различия достоверны (GLS, $p = 0.005$). Как правило, в ответ на воспроизведение видовой песни самцы добавляли новые типы песен, продолжая исполнять все (так делали 8 самцов из 14) или большинство типов, отмеченных при пении *до* эксперимента (рисунок 7.7). Любопытно, что пение подопытных самцов *во время* становилось также более упорядоченным (рисунок 7.8), но этот результат не четок. Так, хотя RE_1 достоверно сокращалась с 0.68 ± 0.29 до 0.36 ± 0.22 (GLS, $p = 0.003$), но индексы S_{LIN} и S_{CONS} не различались *до*

и во время опыта (GLS, $p > 0.05$). Кроме того, во время трансляции самцы пели интенсивнее: паузы между последовательными песнями сокращались с 7.52 ± 2.96 до 3.60 ± 1.55 сек (GLS, $p < 0.0001$).

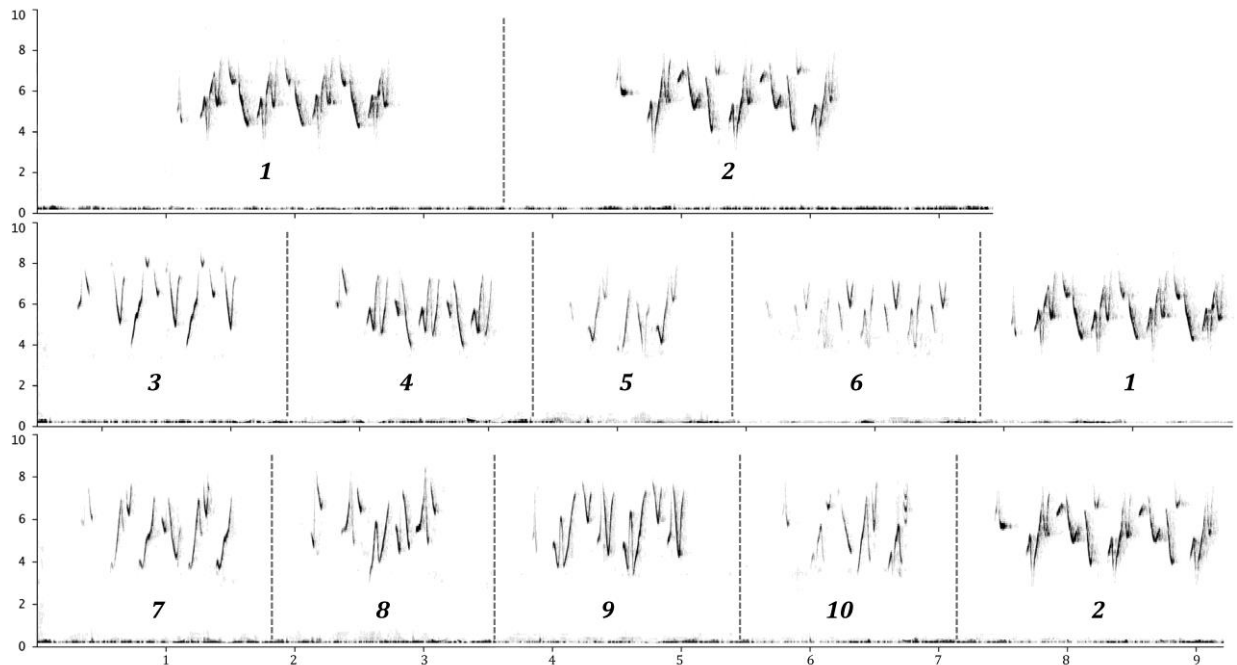


Рисунок 7.7. Каталог типов песен самца №12 пеночки Клаудии. Типы песни (1, 2), зафиксированные при спонтанном пении, показаны на верхней спектрограмме. А средняя и нижняя иллюстрируют репертуар песен (1–10), записанных во время трансляции. Из: Ораев et al., 2019.

Отвечая на трансляцию видовой песни, многие самцы (8 из 14) начинали исполнять так называемые «тихие песни». У пеночек (в частности – у бурой и светлоголовой, см. выше), как и у ряда других воробьиных птиц, – это обычные песни, но исполняемые с меньшей амплитудой (тише). Считается, что тихие песни маркируют агрессию. Действительно, у пеночек Клаудии они наблюдались только во время трансляции (когда агрессивная мотивация возрастает), но не до. Самцы, исполнявшие, в том числе, и тихие песни, чаще перелетали в радиусе 10 м от колонки (т.е. реагировали активнее) – по сравнению с теми, которые во время трансляции пели с обычной амплитудой (медиана = 48 перелетов за эксперимент для первой группы самцов, и 17 – для второй: различия достоверны по критерию Манна-Уитни, $p = 0.028$).

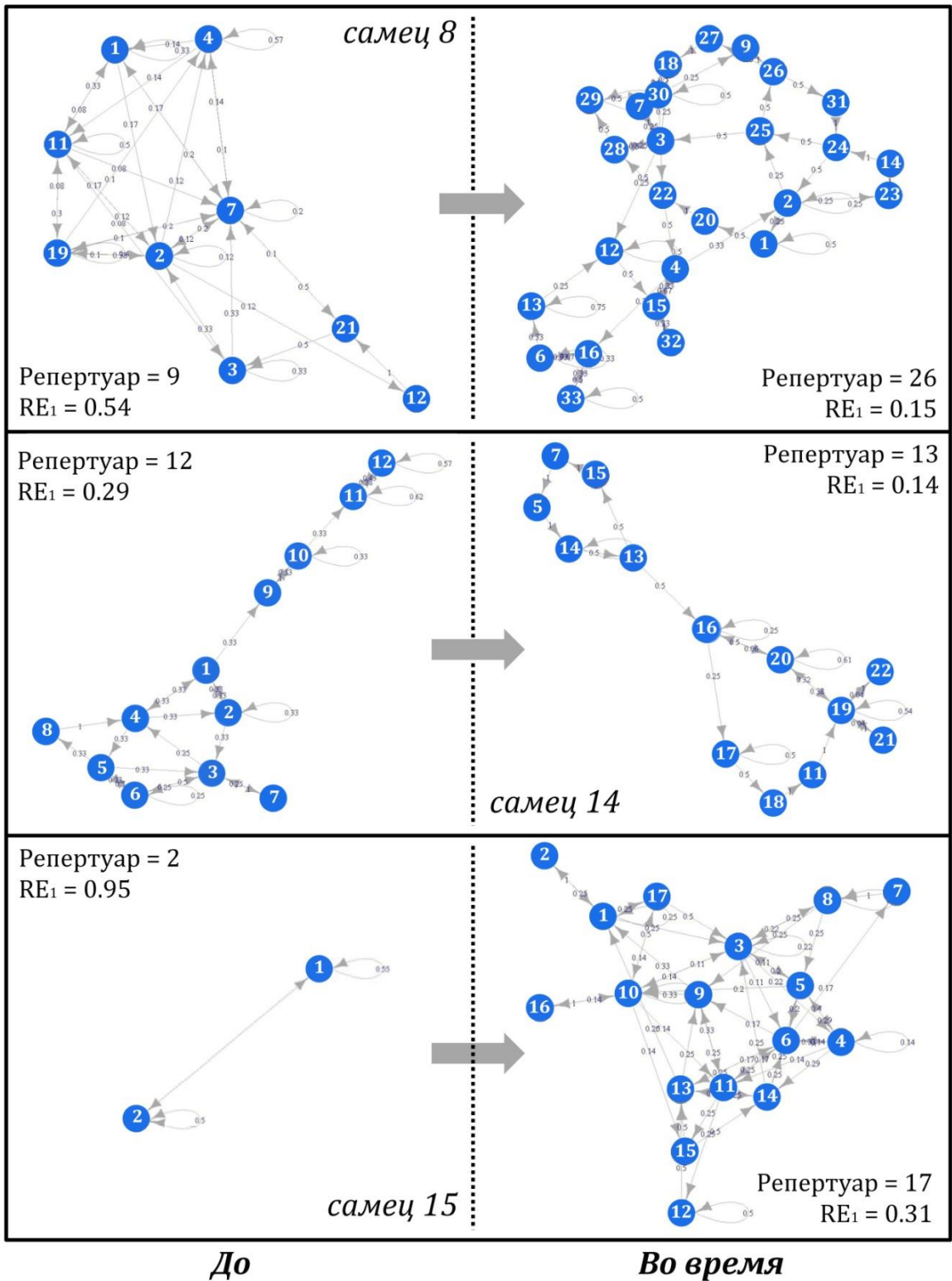


Рисунок 7.8. Наблюдаемые переходы между разными типами песен при пении у самцов пеночки Клаудии №№ 8, 14 и 15 на фонограммах *до* (слева) и *во время* экспериментальной трансляции им видовой песни. Каждый тип песни обозначен кружком с цифрой, а стрелками отмечены все наблюдаемые переходы. Из: Ораев et al., 2019, с изменениями.

ГЛАВА 8

ОВСЯНКИ *EMBERIZA*

Речь здесь пойдет о двух близких видах овсянок – обыкновенной *Em. citrinella* и белошапочной *Em. leucosephalos*. Эти виды имеют обширную область симпатрии, протянувшуюся на 2500 км от Уральских гор до озера Байкал. На всем ее протяжении формируются смешанные популяции, фенотипический состав которых заметно варьирует (рисунок 8.1). Так, доля фенотипических гибридов в разных смешанных популяциях изменяется от 15 до 40% (Панов, 1989; Панов и др., 2003, 2007; Рубцов, Тарасов, 2017). В одной из таких популяций (Онгудайский район республики Алтай) в мае–июне 2017–2018 гг. А.С. Рубцов по моей просьбе провел эксперименты с двумя видами овсянок и их фенотипическими гибридами. Затем я проанализировал эти записи – всего 24 фонограммы 23-х разных самцов (один меченый самец белошапочной овсянки тестирован дважды, в два последовательных года).

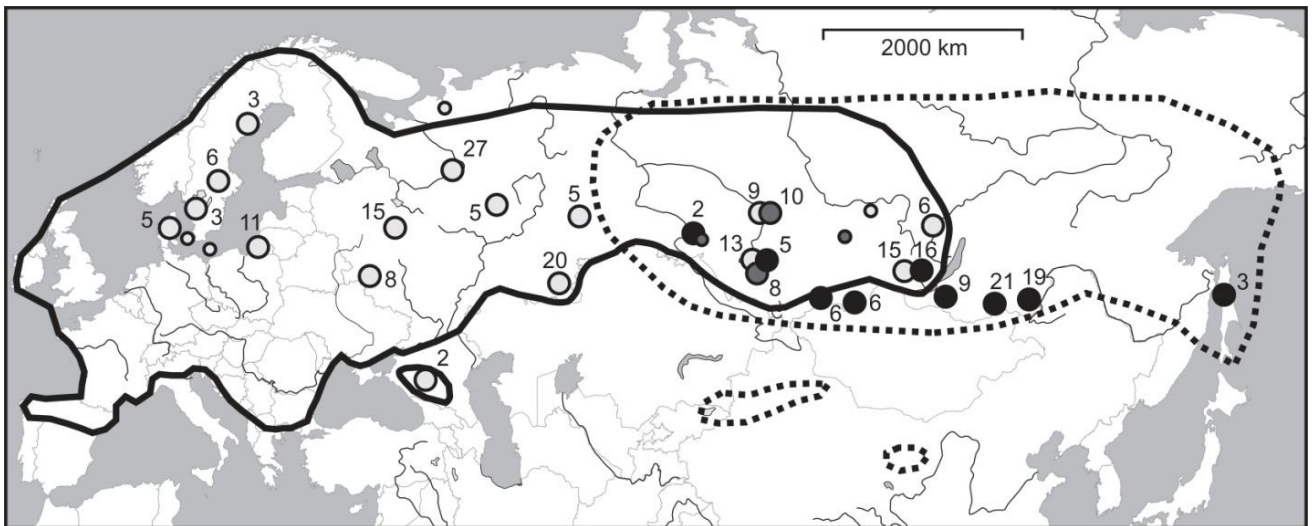


Рисунок 8.1. Распространение обыкновенной (сплошная линия) и белошапочной (пунктир) овсянок. Кругами показаны некоторые изученные популяции: светло-серым обозначены фенотипически чистые обыкновенные овсянки, черным – белошапочные, а темно-серым – гибриды. Из: Irwin et al., 2009.

Фенотипическое разнообразие этой популяции может быть сведено к четырем главным фенотипам – «чистые» обыкновенные и белошапочные овсянки, а также гибриды двух типов – белые и желтые (рисунок 8.2). В проведенных экспериментах участвовали самцы всех фенотипов: обыкновенные ($n=6$), белошапочные ($n=4$), белые гибриды ($n=7$) и желтые гибриды ($n=6$).



Рисунок 8.2. Типичные примеры четырех фенотипов самцов из смешанной гибридной популяции обыкновенной и белошапочной овсянок в Онгудайском районе республики Алтай. Фото А.С. Рубцова.

В первую очередь я посмотрел, каким образом меняется вокализация самцов в ответ на экспериментальную трансляцию. Помимо параметров собственно пения, была проанализирована также частота встречаемости позывок разных типов (см. ниже). Так как распределения последних параметров заметно отличались от нормального (ведь во многих случаях такая частота была равна нулю), был использован непараметрический метод: обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMM: generalized linear mixed models). Фенотип самца и год эксперимента были использованы на этом этапе в качестве случайных эффектов. Выяснилось, что в эксперименте достоверно меняется частота пения, а также встречаемость позывок разных типов.

Частота пения падает *во время* трансляции, и начинает восстанавливаться к прежним значениям, характерным для спонтанного пения, сразу *после* (рисунок 8.4, *a*).

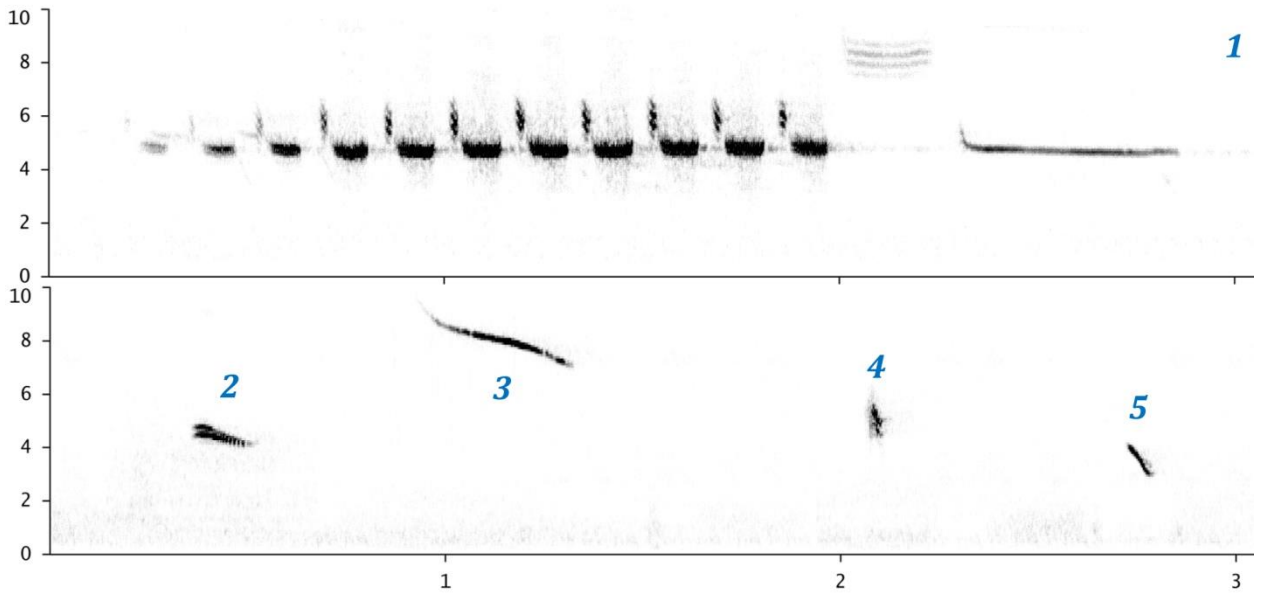


Рисунок 8.3. Примеры песни обыкновенной овсянки (1), а также позывок четырех типов: хриплый свист (белошапочная овсянка, 2), протяжный свист (обыкновенная овсянка, 3), циканье (белошапочная овсянка, 4) и глухое циканье (желтый гибрид, 5).

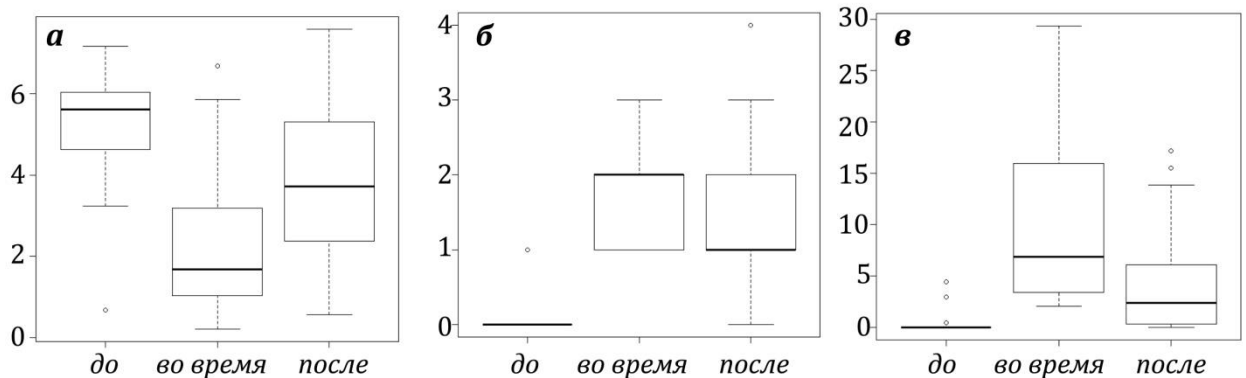


Рисунок 8.4. Частота пения (песен в минуту, а), количество типов позывок (б) и суммарная частота (в минуту) позывок всех типов (в) на фонограммах ($n=24$) до, во время и после экспериментальной трансляции. Показаны медианы (жирная линия), квантили и уклоняющиеся значения.

Во всей выборке я выделил 4 типа позывок (рисунок 8.3). Конкретный самец почти никогда издавал их все (лишь 1 случай в записи *после* трансляции). *Во время* чаще можно было услышать 1–2, медиана 2 типа позывок (рисунок 8.4, б). Суммарная частота позывок (всех типов) *во время* трансляции существенно превосходила таковую *до* (когда они обычно не отмечались вовсе) и, в меньшей степени, – *после* (рисунок 8.4, в). Таким образом, маркировать территориальную

агрессию у овсянок может использование позывок разных типов, в дополнение к пению либо (реже) без него.

Затем я посмотрел, зависит ли акустический ответ самца от его фенотипа. Для этого также использовал обобщенную линейную модель со смешанными эффектами, считая на этом раз фенотип самца фиксированным эффектом. Была проанализирована только вокализацию *во время* трансляции, все акустические параметры в совокупности.

Оказалось, что зависит: $|z|=3.1-5.6$ для разных фенотипов, $p<0.002$. Последующий *post-hoc* анализ (GLMM с одной, а не многими анализируемыми переменными) показал, что достоверные различия касаются частоты исполнения позывок разных типов (рисунок 8.5). Из этого рисунка видно, что для обыкновенных овсянок наиболее характерны протяжные свисты и циканья, а для белошапочных – хриплые свисты и глухое циканье. Подобные межвидовые различия ранее были зафиксированы Е.Н. Пановым (1989). Интересно, что особенности использования позывок, характерные для родительских форм, причудливо перемешиваются у их фенотипических гибридов (рисунок 8.5). Пока не ясно, играют ли выявленные различия какую-либо роль в функционировании этой смешанной гибридной популяции.

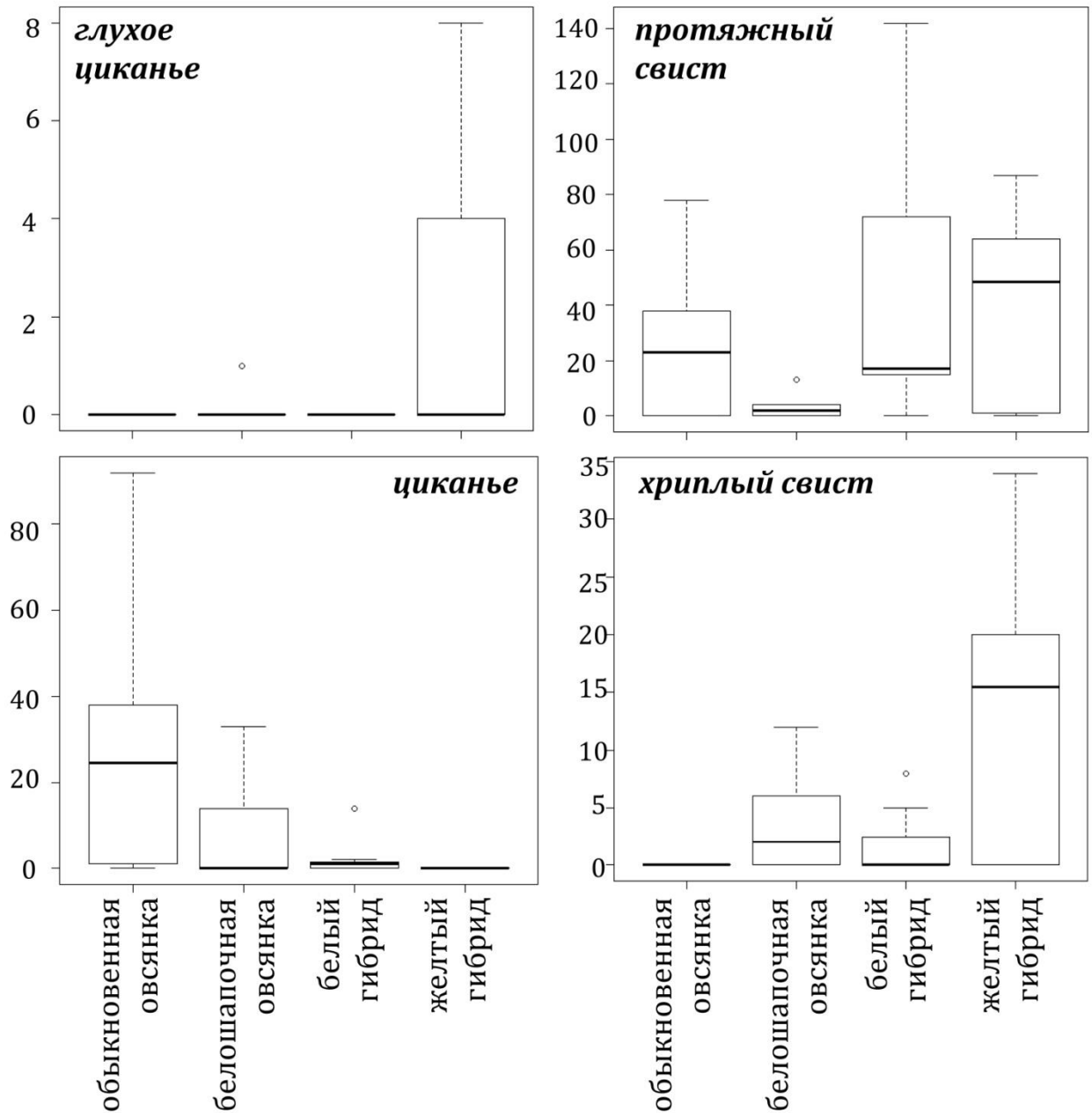


Рисунок 8.5. Количество позывок четырех типов, зафиксированных во время трансляции (5 мин) у самцов разных фенотипов. Показаны медианы (жирная линия), квартили и уклоняющиеся значения. Названия позывок даны по: Панов, 1989.

ЧАСТЬ IV
ОБСУЖДЕНИЕ

ГЛАВА 9

ОБСУЖДЕНИЕ

Основу данной работы составили описание и анализ пения 80 видов певчих птиц. В большинстве случаев я анализировал вокализацию всего 2–3 самцов каждого вида. А имеющиеся фонограммы не всегда были очень продолжительны. Кроме того, эти самцы были «анонимными» в том смысле, что ничего не было известно об их возрасте, социальном или гормональном статусе и т.п. Все это, очевидно, накладывает ограничения на репрезентативность моих данных. Главные причины ограничений следующие. [Это – не считая возможных межпопуляционных различий.]

Во-первых, структура пения зависит от возраста (обзор: Kipper, Kiefer, 2010). В особенности – размер репертуара. В течение взрослой жизни особи он остается неизменным либо увеличивается. Динамика увеличения репертуара различается у разных видов. Выявлено два паттерна. Так, у лугового чекана *Saxicola rubetra* размер репертуара наиболее заметно увеличивается между вторым и третьим календарными годами жизни, а в дальнейшем почти не меняется (Vaytina, Shitikov, 2017). А у скворца *Sturnus vulgaris* накопление новых типов EP происходит постоянно в течение жизни (Adret-Hausberger et al., 1990; Eens et al., 1992).

Во-вторых, в данный промежуток времени (час, день, месяц или даже год) птица может исполнять не весь набор звуков/песен, хранящихся в ее памяти (Geberzahn, Hultsch, 2003; Kipper, Kiefer, 2010). Причины этого не всегда понятны.

В-третьих, пение может меняться в зависимости от контекста и/или мотивации исполнителя в данный момент (см. главы 7–8).

В-четвертых, структура и организация пения может различаться у разных самцов данного вида, в том числе – из одной популяции. В качестве примеров можно привести пеночек голосистую и очковых (см. раздел 5.4).

Пожалуй, единственным способом преодолеть (по крайней мере – статистически) эти ограничения является увеличение объема выборки. В данной

работе я поступил именно таким образом. Иными словами, мои описания вокализации некоторых отдельных видов вполне могут быть неполными и/или неточными. Однако выявленные общие тенденции и закономерности, по моему мнению, должны быть корректны.

9.1. Структура и организация пения певчих воробьиных птиц

Базовое свойство пения певчих птиц – наличие в нем более или менее стереотипных акустических блоков, т.е. единиц рекомбинации. Я назвал их «единицами репертуара» (ЕР). В качестве ЕР могут выступать отдельные звуки, их короткие сочетания (слоги, фразы) либо целые песни (типы песен). Это фундаментальное свойство позволяет представить пение в виде последовательности символов, каждый из которых соответствует данному типу ЕР. Отмечу, что такое свойство вовсе не характерно для всех птиц вообще. К примеру, у некоторых Неворобьиных четко-очерченные типы ЕР выделить не удастся, т.к. между разными «типами» имеется вся гамма переходов (Панов, Зыкова, 2002; Панов, Павлова, 2007; Опаев и др., 2009; Назаров и др., 2011).

Я выяснил (глава 6), что в целом у воробьиных птиц разные типы ЕР имеют тенденцию встречаться с равной частотой, или, по крайней мере, «стремятся» к этому. Это значит, что разные типы ЕР при пении чередуются не случайно – в противном случае сходных частот встречаемости не достичь. Логично предположить и обратное: проявления неслучайности в пении приводят к максимизации (увеличению) разнообразия акустической продукции в единицу времени, о чем и говорит примерная равная встречаемость ЕР разных типов. Речь идет о закономерностях, позволяющих птице в некий промежуток времени исполнить больше разных звуков/песен, чем это наблюдалось бы при случайном комбинировании исходных акустических единиц. Ниже (раздел 9.3) я рассмотрю, зачем может быть такая максимизация нужна.

Правила чередования EP при пении могут быть очень простыми. Однако даже они подразумевают механизмы памяти. Например, пение камышевки-барсучка содержит очень немного правил, регулирующих чередование разных типов EP. Однако, даже для этого вида свойственно «поддержание новизны» – поэтапное введение в песню тех EP, которые не использовались на некотором промежутке времени, о чем птица должна, очевидно, «помнить» (Панов и др., 2004).

Основные известные правила чередования разных EP (по-другому – синтаксис пения) я рассмотрел в разделе 1.2. По ходу выполнения данного исследования я дополнил имеющиеся литературные примеры многими другими. Итак, какие же основные способы используют воробьиные птицы для максимизации разнообразия своего пения?

Проведенный мною анализ позволил разделить пение всех изученных видов на три типа (типы 1–3, раздел 6.2). Скорее всего, пение всех или большинства других птиц можно классифицировать таким же образом.

К типу 3 относятся виды с самым простым пением. Индивидуальные репертуары EP включают у многих лишь один тип, у других 2–3 типа. О механизмах максимизации разнообразия здесь говорить сложно – а в случае репертуаров из одного типа EP это вообще лишено смысла. Каких-либо особенных правил, направленных на максимизацию разнообразия последовательности из 2–3 символов (EP) также не требуется. Я полагаю, что у видов с пением типа 3 максимизация разнообразия не происходит вовсе, хотя здесь и требуются специальные исследования. Тем не менее, одно важное правило чередования EP у многих таких птиц есть. Это – периодическая вариативность. Т.е. тенденция повторять данную EP несколько раз прежде, чем перейти к следующей.

Периодическая вариативность – это один из вариантов сериального поведения. Т.е. такого, в котором данный поведенческий паттерн повторяется несколько раз подряд (серией). В более общем виде это явление описывается автокорреляцией – в данном случае это положительная зависимость между

количественными и/или качественными характеристиками последовательных действий животного (Непомнящих, 2012). Автокорреляции (и, соответственно, сериальность) очень широко распространены в животном мире, от самых низших животных до человека. В качестве пояснения приведу несколько примеров, почерпнутых из обзора В.А. Непомнящих (2012): «У человека реакции на последовательные одинаковые раздражители варьируют, причем между количественными характеристиками последовательных реакций часто наблюдается корреляция. Например, в эксперименте на испытуемых действовали слабым электрическим сигналом, каждый раз одинаковым, через каждые 1.5–4.5 сек. Если испытуемые чувствовали сигнал, то сообщали об этом экспериментатору. Они реагировали не на каждый сигнал, при этом наблюдалась корреляция в поведении испытуемых: пропуски сигнала (П) и реакции (Р) наблюдались сериями, например ППППРРРРПППРРРРРРРР (Monta et al., 2008). Если мокрицы *Armadillium vulgare* во время движения встречаются с вертикальными столбиками, они несколько раз подряд могут подниматься на каждый следующий столбик, а затем проигнорировать несколько столбиков подряд и пробежать мимо них (Moriyama, Migita, 2004). Аналогичным образом золотые рыбки *Carassius auratus* с большей вероятностью обследуют один и тот же зрительный ориентир при встрече с ним, если при предыдущей встрече уже обследовали его (Непомнящих, 2000)». Сериальность наблюдается также и в моторных акциях, таких, как грумминг грызунов (Berridge, 1990). Таким образом, перед нами один из фундаментальных принципов организации поведения. Вероятно, периодическая вариативность в пении птиц – одно из его воплощений. Еще одно свойство пения, также общее с груммингом грызунов – тенденция к чередованию однотипных элементов (АВАВАВ... или АААВВВВВ...), которую можно найти в пении ряда видов птиц. Таким образом, я полагаю, что организация пения типа 3 в целом не имеет каких-либо специфических особенностей, характерных исключительно для песенного поведения.

К типу 2 относятся виды, пение которых включает обычно от 3 до 10 типов ЕР. Особенности организации пения видов этой группы могут широко

варьировать. Может быть характерна как периодическая, так и непрерывная вариативность (а также промежуточные варианты). Чередования EP разных типов у одних видов могут быть более-менее случайными. А у других выявляется комбинаторный либо (реже) линейный синтаксис.

Наиболее сложное пение свойственно видам, пение которых относится к типу 1. Характерны обширные репертуары и частый отказ от периодической вариативности в пользу регулярного обновления напева (непрерывная вариативность). Чередование EP разных типов обычно неслучайно и подчиняется линейному или, чаще, комбинаторному синтаксису.

Сравнение последних двух типов показывает, что у видов с обширными репертуарами (тип 1) обычно встречается упорядоченное пение и непрерывная вариативность, тогда как у видов со «средним» по сложности пением (тип 2) могут встречаться самые разные способы его организации. На первый взгляд эта закономерной кажется неожиданной. Ведь получается, что с увеличением размера репертуара количество способов организации пения не увеличивается, как можно было бы ожидать, а сокращается.

Таким образом, по мере структурного усложнения пения (т.е. увеличения размера репертуара) в целом наблюдается усложнение его организации. Усложнение организации сопровождается увеличением роли памяти в построении песенной последовательности, а также «отказом» от общих принципов поведения (например, автокорреляций) в пользу правил, специфичных именно для пения (синтаксисы комбинаторный и линейный). Детализируем эту схему. Для типа 3 (простое пение) характерны почти или исключительно «общие принципы» организации поведения (например, автокорреляции). В пение типа 2 («среднее») могут встречаться как упомянутые «общие принципы», так и специфичные именно для пения паттерны. Именно такая «смесь принципов», на мой взгляд, и объясняет максимальное разнообразие способов организации пения у птиц с пением типа 2. Что касается самого сложного типа 3, то здесь «отказ» от общих принципов поведения наблюдается у большинства видов.

Усложнение организации пения, и отказ от «общих принципов» поведения, по моему мнению, обеспечивает (в том числе) максимизацию разнообразия акустической продукции в единицу времени. Формальные свидетельства связи структурной сложности (размер репертуара) и сложности организации пения приведено в главе 6. А о том, что усложнение синтаксиса, в свою очередь, действительно способствует максимизации разнообразия, говорит рисунок 9.1.

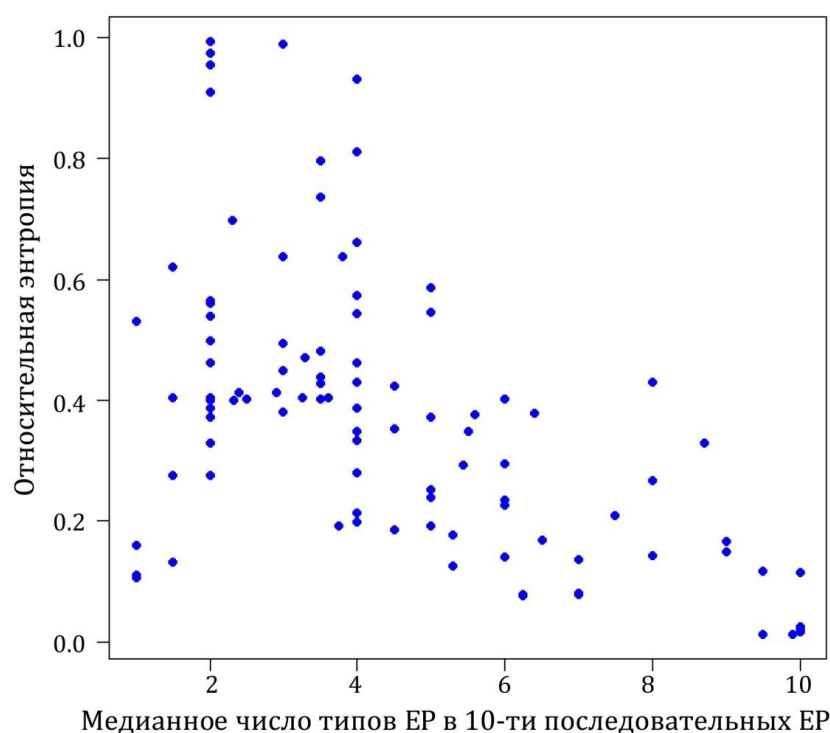


Рисунок 9.1. Взаимосвязь медианного числа типов EP в десяти последовательных EP и относительной энтропии первого порядка RE_1 данной записи. Эти два параметра коррелируют: $R = -0.52$, $p < 0.001$, $n = 105$ фонограмм. Т.е. чем более упорядоченно пение (меньше энтропия), тем максимизация (разнообразие типов EP на данном отрезке) выражена в большей степени.

Необходимо отметить, что выявленные закономерности являются тенденцией, но отнюдь не правилом. Структура и организация пения очень разнообразна, так что исключений хватает. К примеру, выше я писал, что с увеличением размера репертуара склонность к периодической вариативности падает. Но бывает и наоборот. Два близких вида кустарниковых крапивников различаются количеством типов песен в репертуарах: у полосатого *Thryothorus sinaloa* 13–16 типов, а у яркого *Th. felix* – 23–35. Первый меняет напев в 6 раз

чаще, чем второй (Brown, Lemon, 1979) – т.е. тенденция противоположна той, что характерная для певчих воробьиных птиц в целом.

9.2. Эволюция пения певчих воробьиных птиц

В главе 6 я несколько раз говорил о некой усредненной (типичной) песне певчих воробьиных птиц. Напомню, что она из себя представляет. У большинства видов выделяются типы песен. Т.к. EP – это чаще всего (не всегда!) и есть целая песня, отделенная при пении выраженной паузой от других таких же (дискретная манера пения). Такая песня длится около 1–2 сек, содержит 4–10 звуков 2–5 разных типов и отделена от других песен паузой в 3–8 сек. «Типичная» певчая птица имеет небольшой репертуар из 1–7 типов песен (EP). Таким образом, «типичное» пение довольно простое и соответствует типу 2 или типу 3 в моей классификации. Такое пение можно найти у разных видов Passeri, представляющих как самые древние, так и наиболее молодые группы подотряда. Можно ли тогда говорить о каком-либо эволюционном тренде в пении птиц? Очевидно, что этот возможный тренд не был однонаправленным, т.е. это не было поступательное изменение от состояния *A* к состоянию *B*, как это может наблюдаться в классической макроэволюции морфологических признаков.

Напомню результаты анализа филогенетического сигнала в пении изученных видов (раздел 6.3). Я выяснил, что наиболее эволюционно инертными являются (1) ритмика пения, (2) структура EP и (3) характер вариативности – например, частота смены напева. При этом параметры, описывающие структурную сложность пения (размер репертуара) и сложность его организации (энтропия, модулярность и проч.), оказываются, с точки зрения эволюции, лабильными. Действительно, эти параметры могут отличаться даже у видов одного рода или близких родов. Таковы, например, кустарниковые птицы (раздел 3.2), дронго (раздел 4.6), сорокопуть (раздел 4.7), камышевки (раздел 5.1), сверчки (раздел 5.2), бюльбюли (раздел 5.3), кустарницы (раздел 5.6) и пеночки

(раздел 5.4). Особенно впечатляет разнообразие пения у представителей последней группы (рисунок 9.2). Аналогичные данные имеются и в литературе – они касаются как некоторых названных выше родов (пеночки), так и кое-каких других (Марова-Кляйнбуб, 2018). Так что неудивительно, что выявить возможные эволюционные тренды в структуре и организации пения сложно: ведь даже близкие виды могут заметно различаться по этим параметрам.

Действительно, проведенная мною реконструкция предкового состояния для некоторых избранных признаков не показала внятного результата (раздел 6.4). Хотя удалось показать, что гипотетическое предковое пение скорее всего соответствовало типу 2 или типу 3 в моей классификации, во всех случаях ошибка среднего (доверительный интервал) была высока.

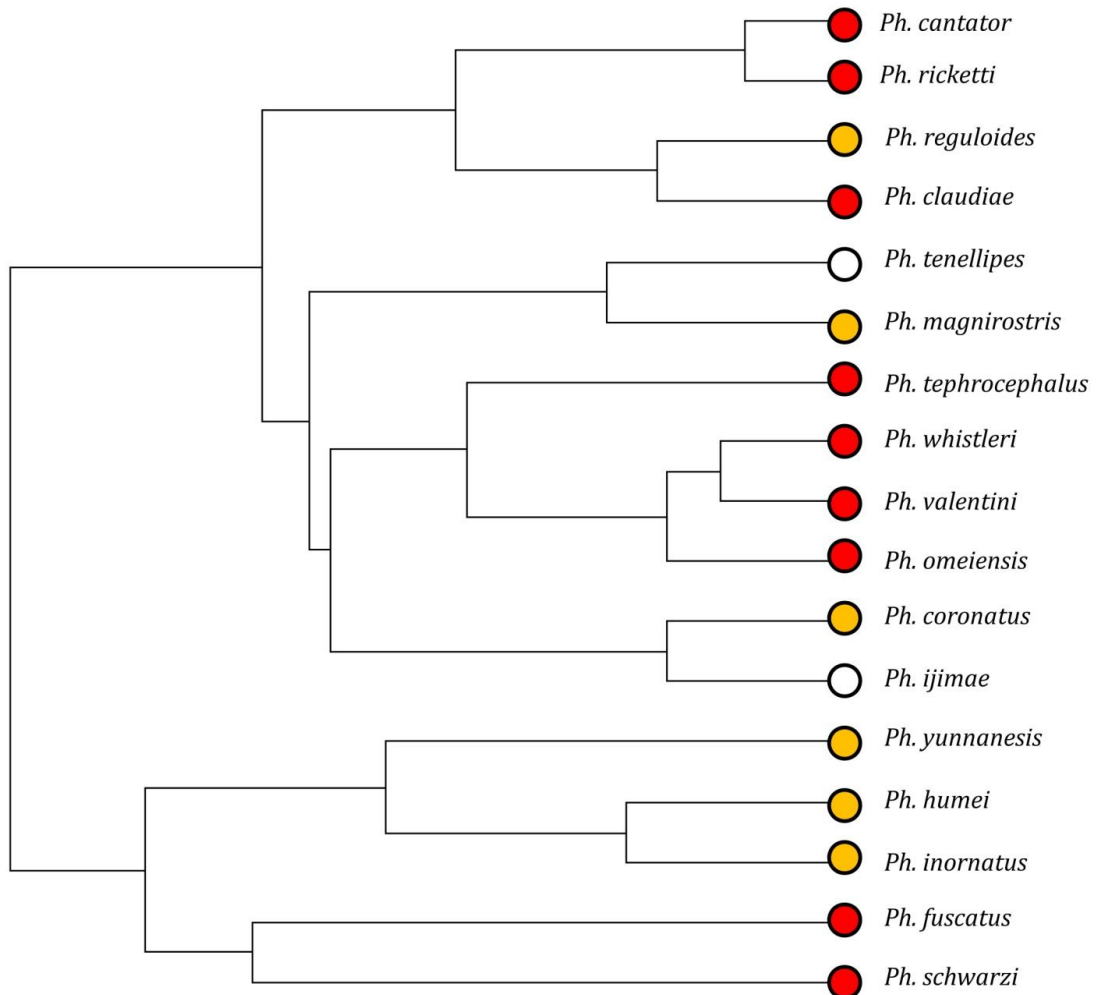


Рисунок 9.2. Филогенетическое древо изученных видов пеночек *Phylloscopus* s.l., построенное по данным с сайта www.birdtree.org. Для каждого вида указан тип пения – самое простое (тип 3, белые кружки), «среднее» (тип 2, оранжевые) и «сложное» (тип 1, красные).

Поэтому я решил реконструировать предковое состояние не для конкретного признака, а для типа пения. Смысл этого еще и в том, что тип пения в известной степени «кодирует» также и организацию пения, которую «отдельно» можно оценить количественно лишь для тех видов, репертуар которых включает более одного типа EP. Выяснилось, что с наибольшей вероятностью общий предок всех Passeri имел самое простое пение типа 3. А в последующей эволюции воробьиных птиц, от более древних групп к самым молодым, шло увеличение разнообразия структуры и организации пения. Широкое распространение получали все более сложные типы пения, на фоне сохранения простых (см. рисунок 6.15). Иными словами, для древних групп в наибольшей степени характерно простое пение. А для групп молодых возможны самые разные варианты, как простые, так и сложные. Значит, вероятный эволюционный тренд – расширение межвидового разнообразия пения за счет повышения частоты встречаемости сложных его типов. Таким образом, паттерны эволюции коммуникативного поведения (в частности – пения) вполне могут отличаться от таковых для признаков морфологических.

Но важно понимать, что имеется немало видов и групп с (предположительно) вторично «упрощенным» пением. Часто это виды, занимающие периферийные части ареала рода. Поэтому они, скорее всего, относятся к эволюционно-молодым его представителям. Таков, например, дрозд-рябинник *Turdus pilaris*, пение которого не сравнится с красивыми сложными руладами ряда других, более древних *Turdus*. Из других примеров можно упомянуть белую трясогузку *Motacilla alba*, серую мухоловку *Muscicapa striata* и полевого воробья *Passer montanus*. Таким образом, вторичное упрощение пения, вероятно, не представляет особой редкости, но специально я не изучал этот вопрос. Но такое упрощение, конечно же, могло оказать влияние на выявленный паттерн эволюции пения.

Отмечу, что выявленная эволюционная тенденция имеет самый общий характер, и отдельные группы птиц могут иметь свои особенности. Об этом

говорят данные литературы. К примеру, в пределах семейства трупялов Icteridae выявлена эволюционная тенденция, направленная от пения в режиме непрерывной вариативности к пению, построенному по принципу вариативности периодической (Price, Lanyon, 2002, 2004). Т.е. эволюционный тренд отличается от описанного выше, хотя прямо моим данным и не противоречит.

Причины выявленного мною характера эволюции пения (расширение разнообразия, а не некий направленный тренд) пока сложно объяснить. Одно из объяснений (пока не доказуемое) может состоять в реализации здесь принципов самоорганизации – т.е. процесса упорядочивания в системе, происходящего за счёт внутренних, а не внешних факторов (приложимость принципа самоорганизации к биосоциальным системам см.: Грабовский, 1989). Конечно, такое объяснение вовсе не исключает возможное адаптивное значение рассматриваемого эволюционного тренда.

Эволюцию пения певчих воробьиных птиц интересно сравнить с эволюцией окраски. Те и другие признаки могут заметно варьировать, не только на межвидовом, но и на межпопуляционном уровнях. Окраска певчих воробьиных птиц (а также и других пернатых) подчас очень сложна. Наконец, как и в случае пения, появление в эволюции яркой привлекающей внимание окраски часто связывают с выбором самок. Считается, в частности, что эволюция окраски оперения птиц могла идти по пути последовательного отказа от криптической ее функции под влиянием, прежде всего, полового отбора (Коблик, Мосалов, 2006). Но, как и для пения, роль полового отбора в этом процессе далеко не бесспорна (Панов, 2014б, 2017). При таких сравнениях, однако, важно понимать, что окрасочные и акустические признаки составляют единое целое в коммуникативной системе вида, поэтому рассматривать их отдельно можно только условно.

В отношении возможных эволюционных трендов окрасочных признаков у птиц нет единого мнения. Е.В. Козлова (1975) более простую и «обобщенную» окраску считала более примитивной в данной группе. К примеру, среди видов

рода *Linaria* более примитивной и близкой к предковой форме с этой точки зрения выглядят горная чечётка *L. flavirostris*, а заметно более яркая коноплянка *L. cannabina* – форма более измененная и, соответственно, молодая (Козлова, 1975). И.Б. Волчанецкий (1972) на большом фактическом материале выявил противоположную закономерность. По вероятным путям расселения вида, в направлении окраины ареала, он наблюдал редукцию рисунка и общее посветление окраски.

Недавно эволюционные изменения в окраске певчих воробьиных птиц в целом попробовали выявить А.А. Мосалов и Е.А. Коблик (2017). Они сравнили паттерны окраски в двух крупных подразделениях подотряда: Corvides и Passerides. Т.е. в некоторой степени их подход напоминал мой, но воплощенный на примере окрасочных признаков. Оказалось, что у Corvides, по сравнению с Passerides, намного чаще встречаются украшающие перьевые структуры (хохолок, видоизмененные рулевые перья и проч.). А криптическая («тусклая») окраска самцов более характерна для Passerides. Конечно, эти различия не абсолютны. В частности, выявлены случаи окрасочного параллелизма между отдельными представителями Corvides и Passerides (Мосалов, Коблик, 2017). Несложно заметить, что ситуация здесь прямо противоположна таковой для пения. Т.е. сложный (яркий) рисунок оперения (в том числе – украшающие перья) чаще встречается у более древних Corvides. В этой связи можно вспомнить, что у некоторых выюрков яркость оперения самцов оказалось обратно связанной со сложностью пения (раздел 1.3, рисунок 1.18).

Таким образом, паттерны эволюционных изменений окрасочных и акустических признаков имеют немало общего. Ключевое различие: разная направленность трендов на континууме «простота – сложность».

Как окрасочные, так и акустические признаки используются во внутри- и межвидовой коммуникации. Соответствующие каналы связи – зрительный и акустический – являются основными у певчих воробьиных птиц (роль канала ольфакторного изучена у них пока недостаточно: Roper, 1999; Balthazart, Taziaux, 2009). Выше я показал, что, в противоположность сложной окраске, сложное

пение становится более распространенным в эволюционно молодых группах. Возможное коммуникативное значение (функцию) сложного пения я рассмотрю в следующем разделе.

9.3. Коммуникативное значение сложных песенных циклов

Часто предполагается, что сложное пение могло возникнуть в результате дифференцированного выбора самок под действием полового отбора (см. раздел 1.3). Однако в последнее время эта точка зрения все чаще ставится под сомнение. Причина – публикация результатов многих исследований, где дифференцированный успех самцов у самок (а также – успех размножения) в зависимости от сложности их пения не подтверждается (обзоры: Garamszegi, Møller, 2004; Byers, Kroodsma, 2009; Cardoso, Hu, 2011).

Песня имеет разные функции. С одной стороны, она выступает в качестве дальне-дистантного маркера, обозначая видовую и половую принадлежность птицы, а также, возможно, сигнализируя о качестве самца (к примеру, более «качественные» самцы могут иметь более разнообразную песню или петь интенсивнее). Именно последнюю возможность обычно рассматривают последователи теории полового отбора.

С другой стороны, песня часто используется и во время непосредственных взаимодействий между птицами, например при территориальных конфликтах или формировании пары. Здесь важнейшее значение приобретает изменчивость пения на коротких промежутках времени, что может отражать сиюминутное мотивационное состояние исполнителя. Такая ситуативная изменчивость к настоящему времени изучена неплохо (см. ниже), но все же недостаточно. В частности, не до конца ясно, какова (и есть ли) здесь возможная роль сложного пения. Некоторые авторы не исключают даже, что именно такая коммуникативная функция могла сыграть важную роль в возникновении сложного и разнообразного пения в эволюции певчих птиц (Byers, Kroodsma, 2009). Фактологическая база для

такого заключения, однако, пока недостаточна, поскольку основана на изучении всего нескольких видов американских крапивников из рода *Cistothorus* (Kroodsmá, 1977; Kroodsmá, Verner, 1978; Kroodsmá et al., 2001).

В современной этологии практикуют два полярных (но дополняющих друг друга) подхода к изучению коммуникации животных. В первом из них постулируют в той или иной степени жесткое соответствие между структурой сигнала и его «значением». Во втором важная коммуникативная роль отводится не только сигналам, но и организации их в последовательность. Последний подход в англоязычной литературе сейчас известен как «градуальная коммуникация» (gradual communication: Okanoуа, 2013). Но первым, в нашей стране, эти представления развивал Е.Н. Панов (1978, 2012, 2014а). Пение птиц является, судя по всему, именно «градуальной» коммуникативной системой.

В данном исследовании я проанализировал результаты экспериментов с 7 видами пеночек и 2 видами овсянок. Во всех случаях я смотрел, как изменяется их пение в ответ на предъявление видовой песни – т.е. в ситуации «имитации» вторжения на участок резидента постороннего и, к тому же, активно поющего самца (потенциального захватчика).

Сравнительный анализ позволил наметить некоторые общие закономерности. Удалось выявить три не исключających друг друга вокальных стратегии реагирования на трансляцию видовой песни. Это: (1) увеличение разнообразия пения (расширения наблюдаемого репертуара типов EP), (2) появление в пении иных звуков (позывок либо инструментальных звуков) и (3) увеличение интенсивности пения (т.е. числа песен в единицу времени). Эти три стратегии были известны и ранее (обзоры: Todt, Naguib, 2000; Byers, Kroodsmá, 2009; Searcy, Beecher, 2009). Значение (если оно есть) прочих изученных переменных пока не ясно, требуются дополнительные исследования. Нет конкретных данных по этому поводу и в литературе.

Сокращение длительности пауз между песнями (в меньшей степени – увеличение частоты пения) выглядит одним из важнейших параметров, маркирующих песенное поведение самца *во время* и/или сразу *после* трансляции

видовой песни. Паттерн выявлен у 3 видов из 9 изученных: это пеночки корольковидная, голосистая и светлоголовая. Важно, что самцы последних двух видов, поющие более интенсивно, также реагировали на трансляцию активнее, т.к. чаще перелетали в радиусе 10 м от динамика.

Увеличение частоты пения и сокращение длительности пауз между песнями часто наблюдается при территориальных взаимодействиях и у многих других видов воробьиных птиц, и также – в ответ на трансляцию им видовой песни (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009). Это известно и для пеночек (Scordato, 2017; Szymkowiak, Kuczyński, 2017). В этом нет ничего удивительного, ведь это, судя по всему, самый простой способ модификации песенной последовательности. К тому же – очень лабильный, так как такие изменения могут отражать сиюминутное состояние исполнителя, и, кроме того, слушателю заметны сразу (Searcy et al., 2000; Baker et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński, 2017).

Разнообразие пения в некий временной отрезок (по-иному – наблюдаемый размер репертуара) – второй важный показатель. Разнообразие пения увеличивается у пеночек корольковидной, голосистой, светлоголовой и бледноногой. Кроме того, пять видов (в том числе – некоторые из названных) разнообразят пение *во время* эксперимента «не песенными» сигналами – это щелчки бурой пеночки, трещание крыльями пеночек большеклювой и бледноногой, и позывки двух видов овсянок. Таким образом, 8 видов из 9 изученных тем или иным образом разнообразят свою вокализацию в ответ на трансляцию им видовой песни (рисунок 9.3). В некоторых случаях можно говорить о смене режима пения (с простого на более разнообразное), как у пеночек светлоголовой, бледноногой и, отчасти, бурой. Однако, основные различия между режимами кроются не в структуре отдельных песен, а в общей организации песенной последовательности (см. главу 7). Поэтому я полагаю, что именно организация пения (в частности – его разнообразие), а не структура отдельных песен, выступает у пеночек и овсянок в качестве важнейшего механизма выражения территориальной агрессии (см. также: Опаев, 2012a; Опаев и др., 2019).

Подобные данные есть и для других видов. Самцы травяного короткоклювого крапивника *Cistothorus platensis* пели разнообразнее (использовали большее число типов песен), когда неподалеку вокализировал другой самец или самцы (Kroodsma, Verner, 1978). Самцы рыжебокой древесницы *Setophaga pensylvanica* имеют в репертуаре в среднем 8 типов песен. При обычном пении используются чаще лишь два из них, а остальные удается услышать очень редко. Доля в пении таких редких типов достоверно увеличивалась при пении в ответ на трансляцию видовой песни (Byers, 2017), т.е. пение становилось разнообразнее. А самцы красноплечего трупяла *Agelaius phoeniceus* использовали больше типов песен, когда ухаживали за самкой (Searcy, Yasukawa, 1990). Некоторые авторы не исключают, что возможные коммуникативные преимущества являются одной из причин появления в эволюции больших песенных репертуаров (Byers, Kroodsma, 2009). Вообще-то, идея о связи разнообразия пения с контекстом далеко не нова. Так, еще в 1938 году Фрэнк Чапмэн был настолько впечатлен пением чернобрюхого кустарникового крапивника *Pheugopedius fasciatoventris* на острове Барро-Колорадо (Панама), что посвятил этой птице почти целую главу в одной из своих книг о животном мире острова (Chapman, 1938). Чапмэн писал, что при возбуждении птица (речь шла о наблюдениях за одним самцом) пела разнообразнее. А когда ничего особенного в округе не происходило, разнообразие пения было меньше.

Увеличение наблюдаемого размера репертуара, увеличение частоты пения и появление разных «непесенных» звуков совместно приводят к максимизации разнообразия акустической продукции – т.е. увеличению числа разных ее типов в единицу времени. Я полагаю, что у пеночек и овсянок, и, вероятно, многих других воробьиных птиц, максимизация разнообразия пения на коротких промежутках времени может указывать на агрессивную мотивацию и/или отражать повышения общего уровня его возбуждения. Но конкретные способы такой максимизации разнообразия различаются у разных видов.

Одно из функциональных значений увеличения разнообразия может состоять в увеличении времени привыкания к стимулу. Известно, что при

монотонном повторении единственного типа сигнала привыкание к нему происходит быстрее, чем если типов сигналов в последовательности больше (Ryan, 1998; Collins, 1999; Flower et al., 2014). Проще говоря, вокализируя разнообразнее, самцы эффективнее «воздействуют» на своих конкурентов.

Таким образом, анализ собственных и литературных данных показал, что у певчих воробьиных птиц возможны три не исключających друг друга вокальных способа максимизации (увеличения) разнообразия:

1) *Увеличение разнообразия пения.* В территориальном контексте самец использует тот же набор песен, что и при «обычном» (в отсутствие стимула) пении, но появляются ранее не используемые типы песен.

2) *Появление иных звуков.* В территориальном контексте самец дополнительно использует иные типы вокализации. Это могут быть позывки или инструментальные звуки (т.е. издаваемые без помощи вокального аппарата – сиринкса).

3) *Увеличение частоты пения.* В территориальном контексте самец максимизирует разнообразие (в единицу времени) исходного набора песен, увеличивая, например, частоту пения или (реже) частоту смены напева.

Сравнительный анализ изученных мною видов показал (рисунок 9.3), что с увеличением размера репертуара повышается число реализуемых тактик кодирования территориальной агрессии. Так, размер репертуар у видов, реализующий одну какую-то тактику, почти достоверно меньше, чем у видов, использующих две тактики (критерий Манна-Уитни, $p=0.1$) (ни один вид из изученных не реализовал все три тактики сразу): медиана первой выборки 5.5 типов песен, а второй – 15. Количество реализованных тактик было также связано с размером репертуара (корреляция Спирмена, $R=0.61$, $p=0.10$). Таким образом, с увеличением размера репертуара повышается разнообразие коммуникативных возможностей: это иллюстрирует рисунок 9.3.

По мнению Е.Н. Панова (2012, 2014a), коммуникативные системы животных и человека принципиально различны. Приведённые материалы как будто подтверждают этот тезис. Ведь описанные выше принципы выражения

территориальной агрессии и/или «возбуждения» не имеют, на мой взгляд неспециалиста, очевидных аналогов в речи человека.

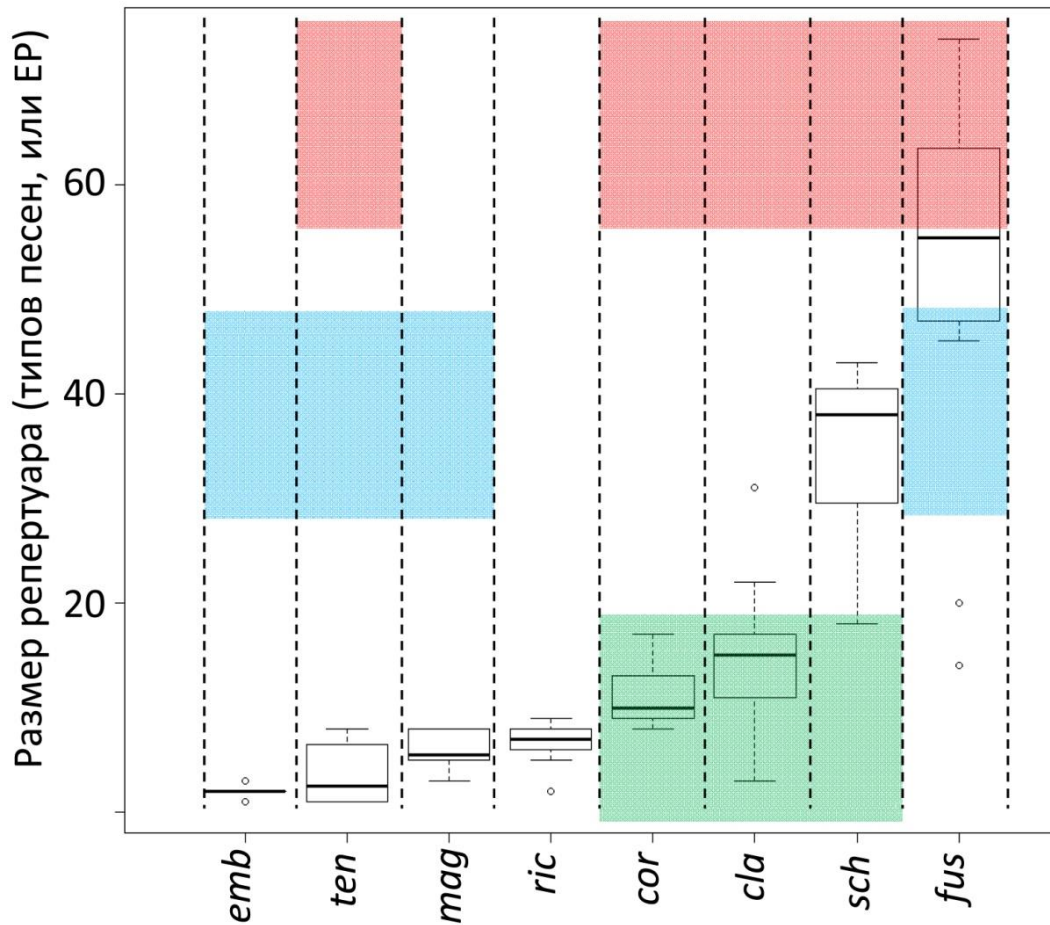


Рисунок 9.3. Размеры индивидуальных репертуаров обыкновенной и белошапочной овсянок и их гибридов (*emb*), а также 7 видов пеночек: бледноногой (*ten*), большеклювой (*mag*), Рикетта (*ric*), светлоголовой (*cor*), Клаудии (*cla*), голосистой (*sch*) и бурой (*fus*). Показаны медианы, кватили и разброс значений. На график схематично нанесены тактики изменения пения в эксперименте: увеличение разнообразия пения (красное поле), появление иных звуков (синее) и повышение частоты пения (зеленое).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Один из важных результатов этой работы – создание и апробация единого методологического подхода к описанию и анализу пения самых разных видов певчих воробьиных птиц. До сих пор этого сделано не было, что, очевидно, затрудняло как сравнительный анализ, так и сопоставление результатов разных исследований. В предлагаемом мною подходе не использованы какие-то принципиально новые методы анализа. Скорее, я обобщил имеющиеся данные по пению певчих птиц, а затем подобрал и стандартизовал параметры, учитывающие большинство известных к настоящему времени закономерностей в структуре и организации этого типа акустического поведения.

Проведенное исследование показало, что мой подход хорошо подходит для самых разных задач. Это и сравнительное изучение пения разных видов птиц, и выявление изменений, происходящих в пении в зависимости от контекста, стадии годового цикла и проч. Хочется надеяться, что в дальнейшем он поможет получить новые интересные данные по коммуникации, поведению, экологии и эволюции воробьиных птиц.

ВЫВОДЫ

1. Разработан и успешно апробирован интегральный методологический подход к аналитическому сравнительному описанию пения 82 видов певчих воробьиных птиц разного эволюционного возраста.

2. Для большинства изученных певчих воробьиных птиц характерно простое пение. У значительно меньшего числа видов разнообразие песенных конструкций больше, а их последовательности (пение) более упорядочены (т.е. регулируются большим количеством правил).

3. Более разнообразное пение организовано более сложно: виды/особи с большим размером репертуара имеют больше правил чередования разных типов единиц репертуара при пении, чем обладатели простого пения.

4. Гипотетический предок певчих воробьиных птиц с наибольшей вероятностью имел простое пение. В последующей эволюции широкое распространение получали все более сложные типы пения, на фоне сохранения простых (исходных). Т.е. разнообразие пения увеличивалось.

5. У изученных видов пеночек и овсянок возможны несколько не исключających друг друга вокальных способа модификации пения в территориальном контексте: (1) увеличение разнообразия пения (числа используемых типов песен), (2) появление в вокализации позывок и/или инструментальных звуков и (3) увеличение частоты (темпа) пения. Все эти способы приводят к максимизации разнообразия акустической продукции в единицу времени.

6. Одно из возможных функциональных преимуществ сложного пения может состоять в повышении числа реализуемых тактик максимизации разнообразия, что расширяет разнообразие коммуникативных возможностей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Эта работа не состоялась бы без моих учителей – Е.Н. Панова и В.В. Иваницкого. За вдохновляющую поддержку и консультации на всех этапах работы я признателен А.В. Сурову. Особо отмечу Л.Ю. Зыкову, поддержавшую мои начинания. С благодарностью вспоминаю участников совместных поездок и экспедиций – особенно П.В. Квартальнова и И.М. Марову, а также Н.Н. Николаева, А.В. Грибкова, Е.Ю. Павлову, В.В. Самоцкую, Е.Н. Соловьеву, В.В. Панкратова и М.В. Головину. В проведении экспериментов с пеночками и овсянками, а также обработке этих данных участвовали А.С. Рубцов, А.И. Антонов, Ю.А. Колесникова и Е.М. Шишкина. Помощь в организации и проведении полевых исследований оказали: в Окском заповеднике – В.П. Иванчев; в Казахстане – А.Э. Гаврилов, А.Ф. Ковшарь, Н.Н. Березовиков и В.Г. Колбинцев; в Ростовской области – Л.В. Маркитан; в Хинганском заповеднике – А.И. Антонов, В.А. Кастрикин и М.П. Парилов, в Китае – Мейши Лю (Meishi Liu), Джу Кан (Zujie Kang) и Шуронг Тиан (Shurong Tian); в Австралии – Пол МакДональд (Paul McDonald), Стив Дебус (Steve Debus) и Ахмат Барати (Ahmad Barati). В проведении филогенетического анализа мне помогли А.В. Бушуев и Е.Н. Соловьева. За возможность использовать записи фонотеки Зоологического музея МГУ из Вьетнама и необходимые консультации по этим фонограммам я благодарю С.С. Гоголеву. Я признателен всем коллегам, плодотворно обсуждавшим мое исследование на межлабораторных коллоквиумах и семинарах ИПЭЭ РАН, прежде всего – А.В. Чабовскому, А.Ю. Целлариусу, Н.Ю. Феоктистовой, К.А. Роговину, О.В. Бурскому и М.Я. Горецкой. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Президента РФ (МК-4457.2013.4) и грантов РФФИ (11-04-01392-а и 17-04-00903-а).

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. Рубцов А.С., **Опаев А.С.** 2012. Реконструкция филогении обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucosephala*) овсянок по песне и морфологическим признакам // Зоологический журнал. Т. 91. № 5. С. 577–591.
2. **Опаев А.С.** 2013. Поведение и вокализация клинохвостого сорокопута (*Lanius sphenocercus* Cabanis, 1873) на ранних стадиях гнездового цикла // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 271–279.
3. Непомнящих В.А., **Опаев А.С.** 2014. Корреляции в ритмической организации пения у дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*, Sylviidae, Aves) // Доклады Академии наук. Т. 454. № 2. С. 241–243.
4. Марова И.М., Вальчук О.П., **Опаев А.С.**, Квартальнов П.В., Иваницкий В.В. 2014. Биология размножения и структура популяции восточной дроздовидной камышевки *Acrocephalus orientalis* (Sylviidae) в южном Приморье // Бюллетень МОИП. Отд. биол. Т. 119. Вып. 2. С. 29–41.
5. Samotskaya V.V., **Опаев А.С.**, Ivanitskii V.V., Marova I.M., Kvartalnov P.V. 2016. Syntax of complex bird song in the large-billed reed warbler (*Acrocephalus orinus*) // Bioacoustics. V. 25. № 2. P. 127–143.
6. **Опаев А.** 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // Journal of Ornithology. V. 157. № 4. P. 949–960.
7. 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. Т. 95. № 10. С. 1207–1217.
8. Головина М.В., **Опаев А.С.** 2016. Гнездовая биология и социальная организация восточносибирского черноголового чекана – *Saxicola (torquatus)*

- stejnegeri* (Parrot, 1908) (Muscicapidae, Aves) // Поволжский экологический журнал. Вып. 2. С. 131–143.
9. **Опаев А.С.**, Мейши Лю, Кан Джун. 2017. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron (Garrulax) elliotii*, Timaliidae, Aves). 1. Биология гнездования и социальное поведение // Зоологический журнал. Т. 96. № 6. С. 665–675.
 10. **Опаев А.С.**, Мейши Лю, Кан Джун. 2017. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron (Garrulax) elliotii*, Timaliidae, Aves). 2. Вокальный репертуар // Зоологический журнал. Т. 96. № 7. С. 805–817.
 11. **Ораев А.**, Red'kin Y., Kalinin E., Golovina M. 2018. Species limits in Northern Eurasian taxa of the common stonechats, *Saxicola torquatus* complex (Aves: Passeriformes, Muscicapidae) // Vertebrate Zoology. V. 68. № 3. P. 199–211.
 12. Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z., **Ораев А.** 2019. Song does not function as a signal of direct aggression in two Leaf-warbler species: playbacks prompt behavioral response but no change in singing patterns // Ornithological Science. V. 18. № 1. P. 17–26.
 13. **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.
 14. **Ораев А.**, Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z. 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. № 2.
 15. **Опаев А.С.** 2019. К организации пения длиннохвостого сорокопуга (*Lanius schach erythronotus*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 7. С. 819–824.
 16. **Опаев А.С.**, Колесникова Ю.А., Антонов А.И. 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология. №1(53). С. 133–147.

17. **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. V. 50. № 11. P. 1–9.
18. Шишкина Е.М., **Опаев А.С.** 2020. Изменчивость пения самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) в разные дни // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 450–458.
19. **Опаев А.С.**, Shishkina E.M. 2020. Song amplitude and population density in two sympatric warblers, *Phylloscopus schwarzi* and *P. fuscatus* // Bioacoustics. <https://doi.org/10.1080/09524622.2020.1720816>.

Статьи в сборниках и прочих изданиях

1. **Опаев А.С.** 2010. Роль случайных факторов в эволюции песни птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка») // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН 8–9 апреля 2010 года. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 215–220.
2. Панов Е.Н., **Опаев А.С.** 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных) // Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №1. 31 с.
3. **Опаев А.С.** 2011. Дивергенция оологических признаков в комплексе «дроздовидная камышевка» // Теоретичні та практичні аспекти оології в сучасній зоології. Мат. Міжнарод. науково-практичної конф. Київ–Канев, 5–8 жовтня 2011. С. 293–296.
4. **Опаев А.С.** 2012. Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? // Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №2(6). 14 с.

5. **Опаев А.С.** 2012. Пение птиц: разные компоненты – разные функции? // Экология, эволюция и систематика животных. Мат-лы международной научно-практической конференции, 13–16 ноября 2012, Рязань. С. 337–338.
6. **Опаев А.С.** 2012. Взаимоотношения дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок в зоне вторичного контакта на юге Казахстана // Наземные позвоночные животные аридных экосистем. Мат-лы междунаро. конф., посвящ. памяти Н.А. Зарудного. Ташкент, 24–27 октября 2012 года. С. 255–259.
7. **Опаев А.С.** 2012. Поведение и вокализация серого сорокопуга *Lanius excubitor* на ранних стадиях гнездового цикла // Труды Окского государственного биосферного заповедника. Вып. 27. Рязань: НП "Голос губернии". С. 17–34.
8. **Опаев А.С.** 2014. Организация вокального репертуара малой крачки (*Sternula albifrons*) в связи с ее таксономическим положением // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 154–155.
9. **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 // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Мат-лы Всероссийской конф., посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Деметьева. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 265–271.
10. **Ораев А., Ilyashenko V., Gungaa A., Ilyashenko E., Purev-Ochir G.** 2020. Vocalization of the ground-jays supports their subdivision into two genera: *Podoces* and *Eupodoces* // *Podoces*. V. 14. № 2. P. 18–27.

Тезисы конференций

1. **Опаев А.** 2011. Divergence of social behaviour in three cryptic warbler species // 8th Conf. of the European Ornithologists' Union, 27–30 August 2011, Riga. Programme and abstracts. P. 288.
2. **Опаев А.** 2013. Vocalization of Little tern *Sternula albifrons* and the validity of the genus *Sternula* // 9th Conference of the European Ornithologists' Union, 27–31 August 2013, Norwich. Programme and abstracts. P. 173.
3. **Опаев А.С.** 2014. The stereotypy and variability of repertoires in two groups of nonpasserine birds in evolutionary perspective // Ornithological science. Vol. 13 Supplement. P. 469.
4. Samotskaya V.V., Ivanitskii V.V., Marova I.M., Kvartalnov P.V., **Опаев А.С.** 2014. Advertising vocalization of the Large-billed Reed Warbler (*Acrocephalus orinus*) // Ornithological science. Vol. 13 Supplement. P. 490.
5. Kolesnikova Y.A., **Опаев А.С.**, Meishi L., Kang Z. 2017. Claudia's leaf warblers (*Phylloscopus claudiae*) increase observed repertoire size and decrease entropy in response to simulated territorial intrusion // 11th Conference of the European Ornithologists' Union, 18–22 August 2017, Turku, Finland. Programme and abstracts. P. 121.
6. **Опаев А.С.**, Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z. 2017. A common coding strategy in different vocal systems: use of the complex call by Elliot's laughingthrush (*Trochalopteron elliotii*) and use of the song repertoire by Claudia's leaf warbler (*Phylloscopus claudiae*) // XXVI International Bioacoustics Congress, Haridwar, India, October 8–13, 2017. P. 109.
7. Kolesnikova Y., **Опаев А.С.** 2017. Pattern of song sharing for the Martens's warbler (*Seicercus omeiensis*) // XXVI International Bioacoustics Congress, Haridwar, India, October 8–13, 2017. P. 179.
8. **Опаев А.С.**, Колесникова Ю.А. 2017. Кодирование территориальной агрессии в пении пеночек // VI Всероссийская конференция по поведению животных. Материалы научной конференции. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 113.

9. **Опаев А.С.**, Колесникова Ю.А. 2018. Кодирование территориальной агрессии в пении пеночек // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, 29 января – 4 февраля). Тезисы докладов. Тверь. С. 245–246.
10. Колесникова Ю.А., **Опаев А.С.** 2018. У расписной пеночки Мартенса типы песен, общие для нескольких самцов, имеют более простую структуру // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, 29 января – 4 февраля). Тезисы докладов. Тверь. С. 153.
11. Калинин Е.Д., **Опаев А.С.**, Соловьева Е.Н., Головина М.В., Марова И.М., Редькин Я.А. 2018. Комплексный анализ изменчивости палеарктических форм черноголовых чеканов // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, 29 января – 4 февраля). Тезисы докладов. Тверь. С. 139–140.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Антонов А.И., Кадетова А.А., Мельникова Ю.А., Парилов М.П., Кастрикин В.А., Кочетков Д.Н., Бабыкина М.С. 2016. Кадастр наземных позвоночных животных Хинганского заповедника и прилегающих территорий. Благовещенск. 80с.
2. Антонов А.И., Квартальнов П.В. 2014. Уточнение списка гнездящихся птиц Хинганского заповедника // Амур. зоол. журн. 6: 85–87.
3. Беме Р.Л., Флинт В.Е. 1994. Пятиязычный словарь названий животных. Птицы. М.: «Руссо». 846 с.
4. Беме И.Р., Горецкая М.Я. 2013. Песни птиц (учебное пособие). М.: Тов-во научных изд-ний КМК. 78с.
5. Боркин Л.В., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Скоринов Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий) // Зоол. журн. 83(8): 936–960.
6. Вепринцев Б.Н., Вепринцева О.Д., Рябицев В.К., Дмитренко М.Г., Букреев С.А., Гашков С.И. 2007. Голоса птиц России. Ч. 1: Европейская Россия, Урал и Западная Сибирь: Звуковой справочник-определитель.
7. Волкова Н.В. 2017. Ранняя эволюция Passeriformes: новые находки воробьеобразных в раннем миоцене Азии и обзор дочетвертичных представителей отряда // Современные проблемы биологической эволюции. Мат-лы III Международ. конф. Москва, 16–20 октября 2017, с. 299–301.
8. Володин И.А., Володина Е.В. 2008. Методические рекомендации по изучению звукового поведения животных // Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М.: Московский зоологический парк. С. 67–83.
9. Волчанецкий И.Б. 1972. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски птиц // Проблемы эволюции 2: 198–211.
10. Горецкая М.Я. 2013. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию // Зоол. журн. 92(6): 718–730.

11. Глущенко Ю.Н., Сотников В.Н., Балацкий Н.Н. 2015. Новые материалы к изучению японского сверчка *Locustella pryeri* на крайнем юго-западе Приморского края // Русск. орнитол. журн. 24: 3415–3423.
12. Глущенко Ю.Н., Нечаев В.А., Редькин Я.А. 2016. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М.: Тов-во научных изданий КМК. 523с.
13. Грабовский В.И. 1989. Самоорганизация биосоциальных систем // Поведение человека и животных: сходства и различия. Сб. науч. трудов. Пущино. С. 187–204.
14. Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.) 1954. Птицы Советского Союза. Т. VI. М.: Советская наука. 792с.
15. Иваницкий В.В. 1989. Коммуникация у животных: теории и факты // Поведение животных и человека: сходства и различия. Пущино. С. 124–141.
16. Иваницкий В.В., Калякин М.В., Марова И.М., Квартальнов П.В. 2005. Эколого-географический анализ распространения камышевок (*Acrocephalus*, *Sylviidae*) и некоторые вопросы их эволюции // Зоол. журн., 84(7): 870–884.
17. Иваницкий В.В., Марова И.М., Квартальнов П.В. 2006. Акустическая сигнализация и поведение индийской камышевки, *Acrocephalus agricola* (Passeriformes, *Sylviidae*) // Зоол. журн., 85(8): 971–982.
18. Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н. 2008. Рекламная песня восточной тонкоклювой камышевки (*Acrocephalus melanopogon mimica*, *Sylviidae*): структурно-функциональные и филогенетические аспекты // Зоол. журн., 87(3): 319–330.
19. Иваницкий В.В., Бочкарева Е.Н., Марова И.М. 2008. На рубеже между слитной и раздельной песней: рекламная вокализация чернобровой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*, *Sylviidae*) // Зоол. журн., 87(9): 1348–1360.
20. Иваницкий В.В., Марова И.М., Бочкарева Е.Н. 2009. Структура рекламной вокализации садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*, *Sylviidae*): существует ли очередность разных песен у видов с богатым репертуаром? // Зоол. журн., 88(3): 326–338.

21. Иваницкий В.В., Марова И.М. 2010. К проблеме вокальной памяти у певчих птиц: сверхсложные акустические конструкции в песне корольковой пеночки (*Phylloscopus proregulus*) // Докл. Акад. наук, 432: 426–429.
22. Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М. 2011. Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, *Sylviidae*) // Докл. Акад. наук 438: 570–573.
23. Иваницкий В.В., Марова И.М., Антипов В.А. 2013. Принципы построения и особенности дифференциации песни в московской популяции восточного соловья (*Luscinia luscinia*, *Turdidae*) // Зоол. журн. 92(2): 206–220.
24. Калякин М.В. 2007. Формирование ключевых трофических адаптаций певчих воробьиных птиц тропических лесных экосистем Юго-Восточной Азии. Автореф. дис... докт. биол. наук. М. 51с.
25. Квартальнов П.В. 2008. Белохохлые кустарницы: поведение, экология и роль в сообществе тропического леса // Биология – наука XXI века: сборник тезисов 12-й междунард. Пущинской школы-конференции молодых ученых. С. 297–298.
26. Квартальнов П.В., Ильина И.Ю., Абдулназаров А.Г., Грабовский А.В. 2015. Гнездовая биология горной теньковки (*Phylloscopus sindianus*: *Aves*, *Phylloscopidae*) // Бюлл. МОИП, Отд. биол. 120: 11–27.
27. Коблик Е.А. 2001. Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). М.: Изд-во МГУ. Ч. 1., 384с.; Ч. 2., 400с.; Ч. 3. 360с.; Ч. 4., 384с.
28. Коблик Е.А., Мосалов А.А. 2006. Окраска оперения птиц: типологизация и эволюция // Зоол. журн. 85(3): 266–282.
29. 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. СПб: Ат Санкт-Петербург. С. 173–178.
30. 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? // Зоол. журн. 91: 702–713.
31. Козлова Е.В. 1975. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 59. Л.: Наука. 252 с.
 32. Колесникова Ю.А., Опаев А.С. 2016. Различия в организации песенных репертуаров двух видов пеночек (Phylloscopidae): большеклювой (*Phylloscopus magnirostris*) и пеночки Рикетта (*Phylloscopus ricketti*) // Зоол. журн. 95(10): 1207–1217.
 33. Малых И.М. 2014. Птицы материковых и островных популяций у восточных пределов Палеарктики: сравнительный анализ изменчивости на примере видов семейства Славковых Sylviidae. Автореф... канд. биол. наук. М. 22 с.
 34. Марова-Кляйнбуб И.М. 2018. Песня птиц и ее дифференциация в локальных популяциях, на пространстве ареалов и в гибридных зонах. Автореф... докт. биол. наук. М. 48 с.
 35. Марова И.М., Ильина И.Ю., Квартальнов П.В., Грабовский В.И., Иваницкий В.В. 2018. От Босфора до Копетдага: биоакустическая дифференциация теньковок в Турции, на Кавказе и в западном Туркменистане // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Мат-лы Всероссийской конф., посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Дементьева. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 232–236.
 36. Морковин А.А., Ковылов Н.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2018. Изменчивость и особенности синтаксиса песни западной зеленой пеночки (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Мат-лы Всероссийской конф., посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Дементьева. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 259–264.
 37. Мосалов А.А., Коблик Е.А. 2017. Окрасочные признаки, как маркеры базальных групп певчих воробьиных птиц (Oscines, Passeriformes, Aves) // Дискус. вопр. орнитол. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). Тр. Мензбир. орнитол. общ. 3: 96–111.

38. Назаренко А.А. 1971. Краткий обзор птиц заповедника Кедровая Падь // Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока. Владивосток. С. 39–40.
39. Назаров Ю.Н., Гамова Т.В., Сурмач С.Г., Бурковский О.А. 2011. Китайский волчок *Ixobrychus sinensis* (J.F. Gmelin, 1789) // Птицы России и сопредельных регионов. Пеликанообразные. Аистообразные. Фламингообразные. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 189–197.
40. Непомнящих В.А. 2000. Изменчивость реакции на зрительный раздражитель у золотых рыбок *Carassius auratus* L. (Cyprinidae: Pisces) // Журн. Общ. Биол. 61(2): 315–324.
41. Непомнящих В.А. 2012. Увеличение изменчивости поведения животных вследствие автокорреляций // Журн. Общ. Биол. 73(4): 243–252.
42. Нечаев В.А., Гамова Т.В. 2009. Птицы Дальнего Востока России (аннотированный список). Владивосток. 564с.
43. Опаев А.С. 2008. Социальная организация и гнездовая биология туркестанской камышевки *Acrocephalus stentoreus* (Hemprich et Ehrenberg, 1833) // Поволжский экол. журн. 4: 304–316.
44. Опаев А.С. 2010. Основные направления дивергенции криптических видов птиц (на примере комплекса «дроздовидная камышевка»). Автореф. дисс. канд. биол. наук. М. 24с.
45. Опаев А.С. 2012а. Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? // Этол. зоопсих. [научн. электрон. журн.] 2(6): 14 с.
46. Опаев А.С. 2012б. Взаимоотношения дроздовидной (*Acrocephalus arundinaceus*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок в зоне вторичного контакта на юге Казахстана // Наземные позвоночные животные аридных экосистем. Мат-лы междунаrod. конф., посвящ. памяти Н.А. Зарудного. Ташкент, 24–27 октября 2012 года. С. 255–259.
47. Опаев А.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2009. Морфологическая дифференциация и географическая изменчивость дроздовидной

- (*Acrocephalus arundinaceus*), восточной (*A. orientalis*) и туркестанской (*A. stentoreus*) камышевок (Sylviidae, Passeriformes) // Зоол. журн., 88(7): 871–882.
48. Опаев А.С., Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2009. Сравнительный анализ акустической сигнализации некоторых видов журавлей (Gruiformes, Gruidae) // Зоол. журн. 88(10): 1230–1247.
49. Опаев А.С., Иваницкий В.В. 2010. Рекламная вокализация туркестанской камышевки (*Acrocephalus stentoreus*, Sylviidae) // Зоол. журн., 89(2): 198–211.
50. Опаев А.С., Мейши Лю, Кан Джу. 2017а. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron (Garrulax) elliotii*, Timaliidae, Aves). 1. Биология гнездования и социальное поведение // Зоол. журн. 96(6): 665–675.
51. Опаев А.С., Мейши Лю, Кан Джу. 2017б. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron (Garrulax) elliotii*, Timaliidae, Aves). 2. Вокальный репертуар // Зоол. журн. 96(7): 805–817.
52. 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 // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Мат-лы Всероссийской конф., посвященной 120-летию со дня рождения проф. Г.П. Дементьева. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 265–271.
53. Опаев А.С., Колесникова Ю.А. 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоол. журн. 98(3): 319–331.
54. Опаев А.С. 2019. К организации пения длиннохвостого сорокопуга – *Lanius schach erythronotus* // Зоол. журн. 98(6).
55. Опаев А.С., Колесникова Ю.А., Антонов А.И. 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вест. Твер. гос. ун-та. Сер. биол. и экол. 1(53): 133–147.
56. Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск. 376с.

57. Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306с.
58. Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 512с.
59. Панов Е.Н. 2008. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. Экология, поведение, эволюция. М.: Тов-во научных изданий КМК. 650 с.
60. Панов Е.Н. 2012. Парадокс непрерывности: языковой рубикон. О непреодолимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека. М.: Языки славянских культур. 456 с.
61. Панов Е.Н. 2014а. Эволюция диалога. Коммуникация в развитии: от микроорганизмов до человека. М.: Языки славянской культуры. 400 с.
62. Панов Е.Н. 2014б. Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания. М.: Тов-во научных изд-ний КМК. 412 с.
63. Панов Е.Н., 2017. Оперение птиц и доктрина полового отбора // Дискус. вопр. орнитол. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005). Тр. Мензбир. орнитол. общ. 3: 68–95.
64. Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2002. Сравнительный анализ коммуникативных систем в двух крупных таксонах Ржанкообразных (Charadriiformes): чайки и крачки // Зоол. журн. 81(1): 91–104.
65. Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2003. Взаимоотношения двух видов овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белошапочной *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоол. журн. 82(4): 470–484
66. Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Рубцов А.С. 2004. Организация песни у камышевки-барсучка, *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeformes, Sylviidae) // Зоол. журн. 83(4): 464–479.
67. Панов Е.Н., Рубцов А.С., Монзиков Д.Г. 2007. Новые данные о взаимоотношении двух видов овсянок (*Emberiza citrinella*, *E. leucocephalos*), гибридизирующих в зонах перекрывания их ареалов // Зоол. журн. 86(11): 1362–1378.

68. Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. 2006. Организация пения у обыкновенной овсянки, *Emberiza citrinella* (Aves: Emberizidae) // Зоол. журн. 85(11): 1341–1354.
69. Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, *Anseriformes*) мировой фауны. 2. Акустические компоненты поведения // Зоол. журн. 86(6): 709–738.
70. Панов Е.Н., Опаев А.С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных) // Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №1. 31 с.
71. Портенко Л.А. 1960. Птицы СССР. Часть IV. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 414с.
72. Рубцов А.С., Тарасов В.В. 2017. О характере взаимоотношений обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*Emberiza leucoccephalos*) овсянок в лесостепном Зауралье // Зоол. журн. 96(5): 522–536.
73. Степанян Л.С. 2003. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М.: ИКЦ «Академкнига». 808 с.
74. Aebischer A., Perrin N., Krieg M., Studer J., Meyer D.R. 1996. The role of territory choice, mate choice and arrival date on breeding success in the Savi's Warbler *Locustella luscinioides* // J. Avian Biol. 27: 143–152.
75. Agnihotri S., Sundeep P.V.D.S., Seelamantula C.S., Balakrishnan R. 2014. Quantifying vocal mimicry in the Greater Racket-tailed Drongo: a comparison of automated methods and human assessment // PLOS One 9: e89540.
76. Akçay E., Roughgarden J. 2007. Extra-pair paternity in birds: review of the genetic benefits // Evol. Ecol. Res. 9: 855–868.
77. Alcaide M., Scordato E.S., Price T.D., Irwin D.E. 2014. Genomic divergence in a ring species complex // Nature 511: 83–85.
78. Alström P., Cibois A., Irestedt M., Zuccon D., Gelang M., Fjeldså J., Andersen M.J., Moyle R.G., Pasquet E., Olsson U. 2018. Comprehensive molecular phylogeny of the grassbirds and allies (Locustellidae) reveals extensive non-

- monophyly of traditional genera, and a proposal for a new classification // *Mol. Phyl. Evol.* 127: 367–375.
79. Alström P., Davidson P., Duckworth J.W., Eames J.C., Trong Le T., Nguyen C., Olsson U., Robson C., Timmins R. 2009. Description of a new species of *Phylloscopus* warbler from Vietnam and Laos // *Ibis* 152: 145–168.
 80. Alström P., Olsson U. 1995. A new species of *Phylloscopus* warbler from Sichuan province, China // *Ibis* 137: 459–468.
 81. Alström P., Olsson U. 1999. The Golden-spectacled Warbler: a complex of sibling species from Sichuan Province, China // *Ibis* 141: 545–568.
 82. Alström P., Olsson U. 2000. Golden-spectacled Warbler systematics // *Ibis* 142: 495–500.
 83. Alström P., Ericson P.G.P., Olsson U., Sundber P. 2006. Phylogeny and classification of the avian superfamily Sylvioidea // *Mol. Phyl. Evol.* 38: 381–397.
 84. Alström P., Saitoh T., Williams D., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K., Irestedt M., Björklund M., Olsson U. 2011. The Arctic warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed // *Ibis* 153: 395–410.
 85. Alström P., Fregin S., Norman J.A., Ericson P.G.P., Christidis L., Olsson U. 2011. Multilocus analysis of a taxonomically densely sampled dataset reveal extensive non-monophyly in the avian family Locustellidae // *Mol. Phyl. Evol.* 58: 513–516.
 86. Alström P., Olsson U., Lei F. 2013. A review of the recent advances in the systematics of the avian superfamily Sylvioidea // *Chinese Birds* 4(2): 99–131.
 87. Alström P., Rasmussen P.C., Zhao C., Xu J., Dalvi S., Cai T., Guan Y., Zhang R., Kalyakin M.V., Lei F., Olsson U. 2016. Integrative taxonomy of the Plain-backed Thrush (*Zoothera mollissima*) complex (Aves, Turdidae) reveals cryptic species, including a new species // *Avian Res.* 7:1.
 88. Alström P., Rheindt F.E., Zhang R., Zhao M., Wang J., Zhu X., Gwee G.Y., Hao Y., Ohlson J., Jia C., Prawiradilaga D.M., Ericson P.G.P., Lei F., Olsson U. 2018. Complete species-level phylogeny of the leaf warbler (Aves: Phylloscopidae) radiation // *Mol. Phyl. Evol.* 126: 141–152.

89. Ames P.L. 1987. The unusual syrinx morphology of Australian Treecreepers *Climacteris* // *Emu* 87: 192–195.
90. Adret-Hausberger M., Güttinger H.R., Merkel F.W. 1990. Individual life-history and song repertoire changes in a colony of starlings (*Sturnus vulgaris*) // *Ethology* 84: 265–280.
91. Aslan A., Kabasakal B., Erdoğan A., Griggio M. 2017. Pair bond and extra pair paternity in the white-eyed bulbul, *Pycnonotus xanthopygos* // 11th Conference of the European Ornithologists' Union, 18–22 August 2017, Turku, Finland. Programme and abstracts. P. 134.
92. Badyaev A.V., Leaf E.S. 1997. Habitat associations of song characteristics in *Phylloscopus* and *Hippolais* warblers // *Auk* 114: 40–46.
93. Badyaev A.V., Hill G.E., Weckworth B.V. 2002. Species divergence in sexually selected traits: increase in song elaboration is related to decrease in plumage ornamentation in finches // *Evolution* 56: 412–419.
94. Baker M.C. 1994. Loss of function in territorial song: comparison of island and mainland populations of the singing honeyeater (*Meliphaga virescens*) // *Auk* 111: 178–184.
95. Baker M.C. 1995. A comparison of songs from four species of Fairy-wrens (*Malurus*) // *Emu* 95: 294–297.
96. Baker M.C., Cunningham M.A. 1985. The biology of bird-song dialects // *Behav. Brain Sci.* 8: 85–133.
97. Baker T.M., Wilson D.R., Mennill D.J. 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interaction in Black-capped Chickadees // *Anim. Behav.* 84: 965–974.
98. Balaban E. 1988. Bird song syntax: learned intraspecific variation in meaningful // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 85: 3657–3560.
99. Ballentine B., Searcy W.A., Nowicki S. 2008. Reliable aggressive signaling in swamp sparrow // *Anim. Behav.* 75: 693–703.
100. Balthazart J., Taziaux M. 2009. The underestimated role of olfaction in avian reproduction? // *Behav. Brain Res.* 200: 248–259.

101. Barker F.K. 2011. Phylogeny and diversification of modern passerines // *Living Dinosaurs. The evolutionary history of modern birds*. Dyke G., Kaiser G. (eds). Wiley-Blackwell. 235–256.
102. Barker F.K., Cibois A., Schikler P., Feinstein J., Cracraft J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation // *PNAS* 101: 11040–11045.
103. Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. 2018. Package ‘lme4’. <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4>.
104. Beecher M.D., Stoddard P.K., Campbell E.S., Horning C.L. 1996. Repertoire matching between neighboring song sparrows // *Anim. Behav.* 51: 917–923.
105. Beecher M.D., Brenowitz E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds // *Trends Ecol. Evol.* 20: 143–149.
106. Bell H.L. 1982. Social organization and feeding of the rufous babbler *Pomatostomus isidori* // *Emu* 82: 7–11.
107. Benjamini Y., Hochberg Y. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing // *J. Roy. Statist. Soc. Ser. B.* 57: 289–300.
108. Berridge K.C. 1990. Comparative fine structure of action: rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species // *Behaviour* 113(1-2): 21–56.
109. Bhattacharya H., Cirillo J., Todt D. 2008. Universal features in the singing of birds uncovered by comparative research // *Our Nature* 6: 1–14.
110. van Buskirk J. 1997. Independent evolution of song structure and note structure in American wood warblers // *Proc. R. Soc. Lond. B* 264: 755–761.
111. Bock W.J., Clench M.H. 1985. Morphology of the noisy scrub-bird, *Atrichornis clamosus* (Passeriformes: Atrichornithidae): systematic relationships and summary // *Rec. Aust. Mus.* 37: 243–254.
112. Boles W.E. 1993. A logrunner *Orthonyx* (Passeriformes, Orthonychidae) from the Miocene of Riversleigh, north-western Queensland // *Emu* 93: 44–49.
113. Boles W.E. 1997. Fossil songbirds (Passeriformes) from the early Eocene of Australia // *Emu* 97: 43–50.

114. Boncoraglio G., Saino N. 2007. Habitat structure and the evolution of bird song: a meta-analysis of the evidence for the acoustic adaptation hypothesis // *Func. Ecol.* 21: 134–142.
115. Botero C.A., Boogert N.J., Vehrencamp S.L., Lovette I.J. 2009. Climatic patterns predict the elaboration of song displays in mockingbirds // *Curr. Biol.* 19: 1151–1155.
116. Bremond J.C. 1968. Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge *Erithacus rubecula* // *La Terre et la Vie* 2: 109–220.
117. Bremond J.C. 1975. Specific recognition in the song of Bonelli's warbler (*Phylloscopus bonelli*) // *Behaviour* 58: 99–116.
118. 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 // *J. Theor. Biol.* 262: 151–164.
119. Briefer E., Rybak F., Aubin T. 2013. Does true syntax or simple auditory object support the role of skylark song dialect? // *Anim. Behav.* 86: 1131–1137.
120. Brown E.D., Farabaugh S.M., Veltman C.J. 1988. Song sharing in a group-living songbird, the Australian Magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part I. // *Behaviour* 104: 1–28.
121. Brown E.D., Farabaugh S.M. 1991. Song sharing in a group-living songbird, the Australian Magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part III. Sex specificity and individual specificity of vocal parts in communal chorus and duet songs // *Behaviour* 118: 244–274.
122. Brown E.D., Veltman C.J. 1987. Ethogram of the Australian Magpie (*Gymnorhina tibicen*) in comparison to other Cracticidae and *Corvus* species // *Ethology* 76: 309–333.
123. Brown R.J., Brown M.N. 1994. Matched song and duetting by a breeding pair of Golden Whistlers *Pachycephala pectoralis* // *Emu* 94: 58–59.
124. Brown R.N., Lemon R.E. 1979. Structure and evolution of song form in the wrens *Thryothorus sinaloa* and *T. felix* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 111–131.

125. Bruce P.J. 1988. Spatial and individual variation in the song of the Yellow-throated Honeyeater *Lichenostomus flavicollis* // *Emu* 88: 65–69.
126. Buchanan K.L., Cockburn A. 2013. Fairy-wrens and their relatives (Maluridae) as model organisms in evolutionary ecology: the scientific legacy of Ian Rowley and Eleanor Russell // *Emu* 113: 1–7.
127. Byers B.E. 2015. Migration and song elaboration in wood-warblers (*Geothlypis*) // *Auk* 132: 167–179.
128. Byers B.E. 2017. Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive context // *Anim. Behav.* 125: 33–39.
129. Byers B.E., Kroodsma D.E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires // *Anim. Behav.* 77: 13–22.
130. Cai T., Cibois A., Alström P., Moyle R.G., Kennedy J.D., Shao S., Zhang R., Irestedt M., Ericson P.G.P., Gelang M., Qu Y., Lei F., Fjeldså J. 2019. Near-complete phylogeny and taxonomic revision of the world's babblers (Aves: Passeriformes) // *Mol. Phyl. Evol.* 130: 346–356.
131. Cain K.E., Langmore N.E. 2015. Female and male song rates across breeding stage: testing for sexual and nonsexual function of female song // *Anim. Behav.* 109: 65–71.
132. Cardoso G.C., Mota P.G. 2007. Song diversification and complexity in canaries and seedeaters (*Serinus* spp.) // *Biol. J. Linn. Soc.* 92: 183–194.
133. Cardoso G.C, Hu Y. 2011. Birdsong performance and the evolution of simple (rather than elaborate) sexual signals // *Amer. Natur.* 178: 679–686.
134. Carleton A.R., Owre O.T. 1975. The red-whiskered bulbul in Florida: 1960–71 // *Auk* 92: 40–57.
135. Catchpole C.K. 1976. Temporal and sequential organization of song in the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) // *Behaviour* 59(3-4): 226–246.
136. Catchpole C.K. 1980. Sexual selection and the evolution of complex song among European warbler of the genus *Acrocephalus* // *Behaviour* 74(1-2): 149–166.

137. Catchpole C.K. 1983. Variation in the song of the Great Reed Warbler *Acrocephalus arundinaceus* in relation to mate attraction and territorial defense // *Anim. Behav.* 31: 1217–1225.
138. Catchpole C.K., Leisler B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structure // *Behaviour* 108(1-2): 125–138.
139. Catchpole C.K., Dittami J., Leisler B. 1984. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with oestradiol // *Nature* 312: 563–564.
140. Catchpole C.K., McGregor P.K. 1985. Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in European buntings of the genus *Emberiza* // *Anim. Behav.* 33: 1378–1380.
141. Catchpole C.K., Leisler B. 1989. Variation in the song of the aquatic warbler *Acrocephalus paludicola* in response to playback of different song structure // *Behaviour*, 108(1-2): 125–138.
142. Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. *Bird song: biological themes and variations*. 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, 335p.
143. Chang Y.-M., Lin H.-Y., Hatch K.A., Yao C.-T., Shiu H.-J. 2013. Brush-tipped tongue structure of the Taiwan Yuhina (*Yuhina brunneiceps*) and White-eared Sibia (*Heterophasia auricularis*) // *Wilson J. Ornithol.* 125: 204–208.
144. Chapman F.M. 1938. *Life in an air castle*. Nature studies in the tropics. New York, London. 250 p.
145. Chen C.-C., Hsieh F. 2002. Composition and foraging behaviour of mixed-species flocks led by the Grey-cheeked Fulvetta in Fushan Experimental Forest, Taiwan // *Ibis* 144: 317–330.
146. Chesser R.T., ten Have J. 2007. On the phylogenetic position of the scrub-birds (Passeriformes: Menurae: Atrichornithidae) of Australia // *J. Ornithol.* 148: 471–476.
147. Chinkangsadarn S., Situsuwan N. Dialects of white-crested laughing thrush (*Garrulax leucolophus*). Unpublished thesis. 3 p.

148. Cibois A. 2003. Mitochondrial DNA phylogeny of babblers (Timaliidae) // *Auk* 120: 35–54.
149. Cibois A., Kalyakin M.V., Lian-Xian H., Pasquet E. 2002. Molecular phylogenetics of babblers (Timaliidae): revaluation of the genera *Yuhina* and *Stachyris* // *J. Avian Biol.* 33: 380–390.
150. Cibois A., Thibault J.-C., Pasquet E. 2008. Systematics of the extinct reed warblers *Acrocephalus* of the Society island of eastern Polynesia // *Ibis* 150: 365–376.
151. Colombelli-Negrel D. 2016. Female splendid and variegated fairy-wrens display different strategies during territory defense // *Anim. Behav.* 119: 99–110.
152. Clarke M.F., Schipper C., Boulton R., Ewen J. 2003. The social organization and breeding behavior of the Yellow-faced Honeyeater *Lichenostomus chrysops* – a migratory passerine from the Southern Hemisphere // *Ibis* 145: 611–623.
153. Cody M.L., Stabler E., Castellanos H.M.S., Taylor C.E. 2016. Structure, syntax and “small-world” organization in the complex songs of California Thrashers (*Toxostoma redivivum*) // *Bioacoustics* 25: 41–54.
154. Collins S.A. 1999. Is female preference for male repertoires due to sensory bias? // *Proc. R. Soc. B* 266: 2309–2314.
155. Collins S.A., de Kort S.R., Pérez-Tris J., Telleria J. 2009. Migration strategy and divergent sexual selection on bird song // *Proc. R. Soc. B* 276: 585–590.
156. Crouch N.M.A., Mason-Gamer R.J. 2019. Identifying ecological drivers of interspecific variation in song complexity in songbirds (Passeriformes, Passeri) // *J. Avian Biol.* 50(3).
157. Csárdi G. 2018. Package ‘igraph’. <https://cran.r-project.org/web/packages/igraph>.
158. Cristidis L., Norman J.A. 2010. Evolution of the Australasian songbird fauna // *Emu* 110: 21–31.
159. 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.
160. Da Silva M.L., Piqueira J.R., Vielliard J.M. 2000. Using Shannon entropy on measuring the individual variability in the Rufous-bellied thrush *Turdus rufiventris* vocal communication // *J. Theor. Biol.* 207: 57–64.

161. Dalziell A., Cockburn A. 2008. Dawn song in superb fairy-wren: a bird that seeks extrapair copulation during the dawn chorus // *Anim. Behav.* 75: 489–500.
162. Dalziell A., Peters R.A., Cockburn A., Dorland A.D., Maisey A.C, Magrath R.D. 2013. Dance choreography is coordinated with song repertoire in a complex avian display // *Current Biol.* 23: 1132–1135.
163. Dalziell A., Welbergen J.A. 2016. Elaborate mimetic vocal displays by female superb lyrebirds // *Front. Ecol. Evol.* 4: 34.
164. Debus S.J.S., Ford H.A., Page D. 2006. Bird communities in remnant woodland on the New England Tablelands, New South Wales // *Pacific Cons. Biol.* 12: 50–63.
165. Debus S.J.S., Rose A.B. 2005. Spring diet of Pied Currawongs at Imbota Nature Reserve, Armidale, New South Wales // *Corella* 29: 19–21.
166. Derrickson K.C. 1987. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*) // *Auk* 104: 198–207.
167. Dickinson E.C., Gregory S.M.S. 2002. On the priority of the name *Hypsipetes* Vigors, 1831, and the division of the broad genus of that name // *Systematic notes on Asian birds.* 24 – *Zool. Verh. Leiden* 340: 75–91.
168. Dong F., Li S.H., Yang X.J. 2010. Molecular systematics and diversification of the Asian scimitar babblers (Timaliidae, Aves) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences // *Mol. Phyl. Evol.* 57: 1268–1275.
169. Dong F., Li S.H., Zou F.S., Lei F.M., Liang W., Yang J.X., Yang X.J. 2014. Molecular systematics and plumage coloration evolution of an enigmatic babbler (*Pomatorhinus ruficollis*) in East Asia // *Mol. Phyl. Evol.* 70: 76–83.
170. Doutrelant C., Lambrechts M.M. 2001. Macrogeographic variation in song – a test of competition and habitat effects in blue tits // *Ethology* 107: 533–544.
171. Dowling J.L., Webster M.S. 2013. The form and function of duets and choruses in Red-backed Fairy-wrens // *Emu* 113: 282–293.
172. Doyle L.R., McCowan B., Hanser S.F., Chyba C., Bucci T., Blue J.E. 2008. Applicability of information theory to the quantification of responses to anthropogenic noise by Southeast Alaskan Humpback whales // *Entropy* 10: 33–46.

173. Driskell A.C., Christidis L. 2004. Phylogeny and evolution of the Australo-Papuan honeyeaters (Passeriformes, Meliphagidae) // *Mol. Phyl. Evol.* 31: 943–960.
174. Drovetski S.V., Zink R.M., Fadeev I.V., Nesterov E.V., Koblik E.A., Red'kin Y.A., Rohwer S., 2004. Mitochondrial phylogeny of *Locustella* and related genera // *J. Avian Biol.* 35: 105–110.
175. Dumbacher J.P., Fleischer R.C. 2001. Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds? // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 268: 1971–1976.
176. Dunn A.M., Zann R.A. 1996. Undirected song in wild zebra finch flock: contexts and effects of mate removal // *Ethology* 102: 529–539.
177. Dyrz A. 1994. Breeding biology and behavior of the Willie Wagtail *Rhipidura leucophrys* in the Madang region, Papua New Guinea // *Emu* 94: 17–26.
178. Eens M., Pinxten R., Verheyen R.F. 1992. Song learning in captive European starlings, *Sturnus vulgaris* // *Anim. Behav.* 44: 1131–1143.
179. Ericson P.G.P., Christidis L., Cooper A., Irestedt M., Jackson J., Johansson U.S., Norman J.A. 2002a. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens // *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 235–241.
180. Ericson P.G.P., Christidis L., Irestedt M., Norman J.A. 2002b. Systematic affinities of the lyrebirds (Passeriformes: *Menura*), with a novel classification of the major groups of passerine birds // *Mol. Phyl. Evol.* 25: 53–62.
181. Ericson P.G.P., Irestedt M., Johansson U.S. 2003. Evolution, biogeography, and patterns of diversification in passerine birds // *J. Avian Biol.* 34: 3–15.
182. Espmark Y. 1999. Song of the snow bunting (*Plectrophenax nivalis*) in areas with and without sympatric passerines // *Can. J. Zool.* 77: 1385–1392.
183. Ewen J.G., Ciborowski K.L., Clarke R.H., Boulton R., Clarke M.F. 2008. Evidence of extra-pair paternity in two socially monogamous Australian passerines: the Crescent Honeyeater and the Yellow-faced Honeyeater // *Emu* 108: 133–137.
184. Ey E., Fischer J. 2009. The “acoustic adaptation hypothesis” – a review of the evidence from birds, anurans and mammals // *Bioacoustics* 19: 21–48.

185. Falls J.B., d'Agincourt L.G. 1982. Why do meadowlarks switch song types? // *Can. J. Zool.* 60: 3400–3408.
186. Farabaugh S.M., Brown E.D., Hughes J.M. 1992. Cooperative territorial defense in the Australia magpie, *Gymnorhina tibicen* (Passeriformes, Cracticidae), a group-living songbird // *Ethology* 92: 283–293.
187. Ferrier S. 1984. The status of the Rufous Scrub-bird *Atrichornis rufescens*: habitat, geographical variation and abundance. Ph.D. Thesis, Univ. New England, Armidale.
188. Ficken M.S., Ficken R.W. 1970. Responses of four warbler species to playback of their two song types // *Auk* 87: 296–304.
189. Floyd R.B., Woodland D.J. 1981. Localization of soil dwelling scarab larvae by the Black-backed Magpie, *Gymnorhina tibicen* (Latham) // *Anim. Behav.* 29: 510–517.
190. Flower T. 2011. Fork-tailed drongos use deceptive mimicked alarm call to steal food // *Proc. R. Soc. B.* 278: 1548–1555.
191. Flower T.P., Gribble M., Ridley A.R. 2014. Deception by flexible alarm mimicry in an African bird // *Science* 344: 513–516.
192. Ford H.A., Paton D.C. 1977. The comparative ecology of ten species of honeyeaters in South Australia // *Austral. J. Ecol.* 2: 399–407.
193. Ford H.A., Tremont S. 2000. Life history characteristics of two Australian honeyeaters (Meliphagidae) // *Austral. J. Zool.* 48: 21–32.
194. Forstmeier W., Kuijper D.P.J., Leisler B. 2001. Polygyny in the dusky warbler, *Phylloscopus fuscatus*: the importance of female qualities // *Anim. Behav.* 62: 1097–1108.
195. Forstmeier W., Balsby T.J.S. 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement // *Behaviour* 139: 89–111.
196. Forstmeier W., Kempenaers B., Meyer A., Leisler B. 2002. A novel song parameter correlates with extra-pair paternity and reflects male longevity // *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1479–1485.

197. Freeberg T.M., Lucas J.R. 2012. Information theoretical approaches to chick-a-dee calls of Carolina chickadees (*Poecile carolinensis*) // J Comp Psychol 126: 68–81.
198. Fregin S., Haase M., Olsson U., Alström P. 2009. Multi-locus phylogeny of the family Acrocephalidae (Aves: Passeriformes) – the traditional taxonomy overthrown // Mol. Phyl. Evol., 55: 866–878.
199. Fregin S., Haase M., Olsson U., Alström P. 2012. New insights into family relationships within the superfamily Sylvioidea (Passeriformes) based on seven molecular markers // BMC Evol. Biol. 12: 157.
200. Frith C.B., Frith D.W. 1993. Courtship display of the tooth-billed bowerbird *Scenopoeetes dentirostris* and its behavioural and systematic significance // Emu 93: 129–136.
201. Frith C.B., Frith D.W., Jansen A. 1997. Nesting biology of the Chowchilla *Orthonyx spaldingii* (Orthonychidae) // Emu 97: 18–30.
202. Fulton G.R., Ford H.A. 2001. Stomach contents of parent and young Pied Currawongs *Strepera graculina* // Corella 25: 94–96.
203. Garamszegi L.Z., Møller A.P. 2004. Extrapair paternity and the evolution of bird song // Behav. Ecol. 15: 508–519.
204. Garamszegi L.Z., Balsby T.J.S., Bell B.D., Borowiec M., Byers B.E., Dragonoiu T., Eens M., Forstmeier F., Galeotti P., Gil D., Gorissen L., Hansen P., Lampe H.M., Leitner S., Lontkowski J., Nagle L., Nemeth E., Pinxten R., Rossi J.M., Saino N., Tanvez A., Titus R., Török J., Van Duyse E., Møller A.P. 2005. Estimating the complexity of bird song by using capture–recapture approaches from community ecology // Behav. Ecol. Sociobiol. 57: 305–317.
205. Gardner J.L., Trueman J.W.H., Ebert D., Joseph L., Magrath R.D. 2010. Phylogeny and evolution of the Meliphagoidea, the largest radiation of Australasian birds // Mol. Phyl. Evol. 55: 1087–1102.
206. Geberzahn N., Hultsch H. 2003. Long–time storage of song types in birds: evidence from interactive playbacks // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 270: 1085–1090.

207. Gelang M., Cibois A., Pasquet E., Olsson U., Alström P., Ericson P.G.P. 2009. Phylogeny of babblers (Aves, Passeriformes): major lineages, family limits and classification // *Zool. Scripta* 38: 225–236.
208. Gentner T. 2007. Mechanisms of temporal auditory pattern recognition in songbirds // *Lang. Learn. Develop.* 3: 157–178.
209. Goodale E., Kotagama S.W. 2006a. Context-dependent vocal mimicry in a passerine bird // *Proc. R. Soc. B.* 273: 875–880.
210. Goodale E., Kotagama S.W. 2006b. Vocal mimicry by a passerine bird attract other species involved in mixed-species flock // *Anim. Behav.* 72: 471–477.
211. Goretskaia M.I., Beme I.R., Popova D.V., Nevil A., Buchanan K.L., Sunnucks P., Pavlova A. 2018. Song parameters of the fuscous honeyeater *Lichenostomus fuscus* correlate with habita characteristics in fragmented landscapes // *J. Avian Biol.* 49: e01493.
212. Greig E., Pruett-Jones S. 2008. Splendid song: the vocal behavior of Splendid Fairy-wren (*Malurus splendens melanotus*) // *Emu* 108: 103–114.
213. Greig E.I., Spindel K., Brandley N. 2010. A predator-elicited vocalization in the Variegated Fairy-wren (*Malurus lamberti*) // *Emu* 110: 165–169.
214. Greig E.I., Price J.J., Pruett-Jones S. 2013. Song evolution in Maluridae: influences of natural and sexual selection on acoustic structure // *Emu* 113: 270–281.
215. Gil D., Slater P.J.B. 2000. Song organization and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus* // *Behaviour* 137: 759–782.
216. Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K., Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.C., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt C.C., Yuri T. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history // *Science* 5884: 1763–1768.
217. Hamao S. 2016. Asymmetric response to song dialects among bird populations: the effect of sympatric related species // *Anim. Behav.* 119: 143–150.

218. Hansson B., Gavrilov E., Gavrilov A. 2003. Hybridisation between great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* and clamorous reed warbler *A. stentoreus*: morphological and molecular evidence // *Avian Sci.* 3(2-3): 145–151.
219. Hartley R.S., Suthers R.A. 1989. Airflow and pressure during canary song: evidence for mini-breaths // *J. Comp. Physiol.* 165: 15–26.
220. Hartshorne C. 1973. *Born to sing*. Indiana Univ. Press. 304 p.
221. Hedley R.W. 2016. Composition and sequential organization of song repertoires in Cassin's Vireo (*Vireo cassinii*) // *J. Ornithol.* 157: 13–22.
222. Hill S.D., Brunton D.H., Anderson M., Ji W. 2018. Fighting talk: complex song elicits more aggressive responses in a vocally complex songbird // *Ibis* 160: 257–268.
223. Hof D., Hazlett N.. 2010. Low-amplitude song predicts attack in a North America wood warbler // *Anim. Behav.* 80: 821–828.
224. Holland J., Dabelsteen T., Paris A.P. 2000. Coding in the song of the wren: importance of rhythmicity, syntax and element structure // *Anim. Behav.* 60: 463–470.
225. Horn A.G., Falls J.B. 1991. Song switching in mate attraction and territory defense by western meadowlarks (*Sturnella magna*) // *Ethology* 87: 262–268.
226. del Hoyo J., Elliot A., Christy D. (ed.). 2006. *Handbook of the birds of the world*. V. 11. Old-world flycatchers to old-world warblers. Barcelona: Lynx edicion. 798 p.
227. del Hoyo J., Collar N.J. 2014. *HBW and BirdLife International illustrated checklist of the birds of the world*. Vol. 1: Non-Passerines. Lynx Edicions, Barcelona. 904 p.
228. del Hoyo J., Collar N.J. 2016. *HBW and BirdLife International illustrated checklist of the birds of the world*. Vol. 2: Passerines. Lynx Edicions, Barcelona. 1013 p.
229. Irwin D., Alström P., Olsson U., Benowitz-Fredericks Z.M. 2001. Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old Worlds leaf warbler) // *Ibis* 143: 233–247.
230. Irwin D.E., Bensch S., Irwin J.H., Price T.D. 2005. Speciation by distance in a ring species // *Science* 307: 414–416.

231. Irwin D.E., Thimgan M.P., Irwin J.H. 2008. Call divergence is correlated with geographic and genetic distance in greenish warbler (*Phylloscopus trochiloides*): a strong role for stochasticity in signal evolution? // J. Evol. Biol. 21: 435–448.
232. Irwin D.E., Rubtsov A.S., Panov E.N. 2009. Mitochondrial introgression and replacement between yellowhammers (*Emberiza citrinella*) and pine buntings (*Emberiza leucocephalos*) (Aves: Passeriformes) // Biol. J. Linn. Soc. 98: 422–438.
233. Ivanitskii V.V., Marova I.M. 2012. Huge memory in a tiny brain: unique organization in the advertising song of Pallas's Warbler *Phylloscopus proregulus* // Bioacoustics 21: 87–105.
234. Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M. 2012. Between order and chaos: contrasting syntax in the advertising song of Dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde's (*Ph. schwarzi*) Warblers // J. Ornithol. 153: 337–347.
235. Ivanitskii V.V., Ivlieva A., Gashkov S., Marova I. 2017. The song structure of the Siberian Blue Robin *Luscinia [Larvivora] cyane* and a comparison with related species // Ornithol. Sci. 16: 71–77.
236. Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A. 2017. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types // Bioacoustics 26: 199–215.
237. Janney E., Taylor H., Scharff C., Rothenberg D., Parra L.C., Tchernichovski O. 2016. Temporal regularity increases with repertoire complexity in the Australian pied butcherbird's song // R. Soc. open sci. 3: 160357.
238. Jansen A. 1999. Home range and group-territoriality in Chowchillas *Orthonyx spaldingii* // Emu 99: 280–290.
239. Jetz W., Thomas G.H., Joy J.B., Hartmann K., Mooers A.O. 2012. The global diversity of birds in space and time // Nature 491: 444–448.
240. 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* // Evolution 61: 324–333.

241. Jønsson K.A., Fjeldså J. 2006. A phylogenetic supertree of oscine passerine birds // *Zool Scripta* 35: 149–186.
242. Jønsson K.A., Bowie R.C.K., Moyle R.G., Christidis L., Norman J.A., Benz B.W., Fjeldså J. 2010. Historical biogeography of an Indo-Pacific passerine bird family (Pachycapthalidae): different colonization patterns in the Indonesian and Melanesian archipelagos. *J. Biogeogr.* 37: 245–257.
243. Joseph L., Slikas B., Alpers D., Schodde R. 2001. Molecular systematics and phylogeography of New Guinean logrunners (Orthonychidae) // *Emu* 101: 273–280.
244. Jurisevic M.A., Sanderson K.J. 1994. The vocal repertoires of six honeyeater (Meliphagidae) species from Adelaide, South Australia // *Emu* 94: 141–148.
245. Kamtaeja S., Sitasuwan N., Chomdej S., Jatisatienr A., Mennill D.J. 2012. Species-distinctiveness in the vocal behaviour of six sympatric bulbuls (genus *Pycnonotus*) in South-East Asia // *Emu* 112: 199–208.
246. Kaplan G. 1999. Song structure and function of mimicry in the Australian Magpie (*Gymnorhina tibicen*): compared to Lyrebird (*Menura* ssp.) // *Int. J. Comp. Psychol.* 12: 219–241.
247. Kearns A.M., Joseph L., Cook L.G. 2013. A multilocus coalescent analysis of the speciation history of the Australo-Papuan butcherbirds and their allies // *Mol. Phyl. and Evol.* 66: 941–952.
248. Keast A. 1993. Song structures and characteristics: members of a eucalypt forest bird community compared // *Emu* 93: 253–268.
249. Keen S., Ross J.C., Griffiths E.T., Lanzzone M., Farnsworth A. 2014. A comparison of similarity-based approaches in the classification of flight calls of four species of North American wood-warblers (Parulidae) // *Ecol. Informatics* 21: 25–33.
250. Kelley L.A., Healy S.D. 2010. Vocal mimicry in male bowerbirds: who learns from whom? // *Biol. Lett.* 6: 626–629.
251. Kershenbaum A. 2013. Entropy rate as a measure of animal vocal complexity // *Bioacoustics* 23: 195–208.

252. Kershenbaum A., Bowles A.E., Freeberg T.M., Jin D.Z., Lameira A.R., Bohn K. 2014a. Animal vocal sequences: not the Markov chains we thought they were // *Proc Biol Sci* 281: 20141370.
253. Kershenbaum A., Blumstein D.T., Roch M.A., Akcay C., Backus G., Bee M.A., Bohn K., Cao Y., Carter G., Casar C., Coen M., DeRuiter S.L., Doyle L., Edelman S., Ferrer I.C.R., Freeberg T.M., Garland E.C., Gustison M., Harley H.E., Huetz C., Hughes M., Hyland Bruno J., Ilany A., Jin D.Z., Johnson M., Ju C., Karnowski J., Lohr B., Manser M.B., McCowan B., Mercado E., Narins P.M., Piel A., Rice M., Salmi R., Sasahara K., Sayigh L., Shiu Y., Taylor C., Vallejo E.E., Waller S., Zamora-Gutierrez V. 2014b. Acoustic sequences in non-human animals: a tutorial review and prospectus // *Biol. Rev. Cambridge Philosoph. Soc.* 91: 13–52.
254. King S.L., McGregor P.K. 2016. Vocal matching: the what, the why and the how // *Biol. Lett.* 12: 20160666.
255. 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.
256. Kipper S., Kiefer S. 2010. Age-related changes in birds' singing styles: on fresh tunes and fading voices? // *Adv. Stud. Behav.* 41: 77–118.
257. Koetz A.H., Westcott D.A., Congdon B.C. 2007. Spatial pattern of song element sharing and its implications for song learning in the chowchilla, *Orthonyx spaldingii* // *Anim. Behav.* 74: 1019–1028.
258. Koetz-Trowse A.H., Westcott D.A., Congdon B.C. 2012. Discrimination of song dialects in relation to song similarity and geographical distance in a rainforest passerine // *Emu* 112: 189–198.
259. Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z., Opaev A. 2019. Song does not function as a signal of direct aggression in two Leaf-warbler species: playbacks prompt behavioral response but no change in singing patterns // *Ornithol. Sci.* 18: 17–26.
260. Kramer H.G., Lemon R.E. 1983. Dynamics of territorial singing between neighboring song sparrows (*Melospiza melodia*) // *Behaviour* 85: 198–223.
261. Kroodsma D.E. 1975. Song pattering in the rock wren // *Condor* 77: 294–303.

262. Kroodsma D.E. 1977. Correlates of song organization among North American wrens // *Amer. Natur.* 111: 995–1008.
263. Kroodsma D. 2017. Birdsong performance studies: a contrary view // *Anim. Behav.* 125: e1–e16.
264. Kroodsma D.E., Verner J. 1978. Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens // *Auk* 95: 703–716.
265. Kroodsma D.E., Canady R.A. 1985. Differences in repertoire size, singing behavior, and associated neuroanatomy among marsh wren populations have a genetic basis // *Auk* 102: 439–446.
266. Kroodsma D.E., Wilda K., Salas V., Muradian R. 2001. Song variation among *Cistothorus* wrens, with a focus on the Merida wren // *Condor* 103: 855–861.
267. Kroon F.J., Westcott D.A. 2006. Song variation and habitat structure in the Golden Bowerbird // *Emu* 106: 263–272.
268. Kumar A. 2004. Acoustic communication in the Red-vented Bulbul *Pycnonotus cafer* // *An. Acad. Bras. Ciens.* 76: 350–358.
269. Kunc H.P., Amrhein V., Naguib M. 2006. Vocal interactions in nightingales, *Luscinia megarhynchos*: more aggressive males have higher pairing success // *Anim. Behav.* 72: 25–30.
270. Lambert F.R. 1989. Daily ranging behaviour of three tropical frugivores // *Forktail* 4: 107–116.
271. Langmore N.E. 1997. Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks, *Prunella modularis* // *Anim. Behav.* 53: 757–766.
272. Leitão A., ten Cate C., Riebel K. 2006. Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers // *Anim. Behav.* 71: 1289–1296.
273. Lemon R.E., Cotter R., MacNally R.C., Monette S. 1985. Song repertoires and song sharing by American Redstarts // *Condor* 87: 457–470.
274. Lemon R.E., Dobson C.W., Clifton P.G. 1993. Songs of American redstarts (*Setophaga ruticilla*): sequencing rules and their relationships to repertoire size // *Ethology* 93: 198–210.

275. Lindenmayer D.B., Cunningham R.B., Weekes A. 2007. A study of the foraging ecology of the White-throated Treecreeper (*Cormobates leucophaeus*) // *Emu* 107: 135–142.
276. Linhart P., Slabbekoorn H., Fuchs R. 2012. The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs // *Behav. Ecol.* 23: 1338–1347.
277. Lloyd P., Hulley P.E., Craig A.J.F.K. 1996. Comparison of the vocalizations and social behaviour of southern African *Pycnonotus* bulbuls // *Ostrich* 67: 118–125.
278. Loffredo C.A., Borgia G. 1986. Male courtship vocalizations as cues for mate choice in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*) // *Auk* 103: 189–195.
279. Lu X., Gong G., Zeng X. 2008. Reproductive ecology of Brown-cheeked Laughing Thrushes (*Garrulax henrici*) in Tibet // *J. Field Ornithol.* 79: 152–158.
280. Luo X., Qu Y.H., Han L.X., Li S.H., Lei F.M. 2009. A phylogenetic analysis of laughingthrushes (Timaliidae: *Garrulax*) and allies based on mitochondrial and nuclear DNA sequences // *Zool. Scripta* 38: 9–22.
281. Lyo N., Li J., Sun Y.-H. 2016. Can simple song express useful signals for mate choice? // *Avian Res.* 7:10.
282. Magrath M.J.L., Brouwer L., van Petersen A., Berg M.L., Komdeur J. 2003. Breeding behaviour and ecology of the sexually size-dimorphic brown songlark, *Cincloramphus cruralis* // *Aust. J. Zool.* 51: 429–441.
283. Mahler B., Gil D. 2009. The evolution of song in the Phylloscopus leaf warblers (Aves: Sylviidae): a tale of sexual selection, habitat adaptation, and morphological constraints // *Adv. Study Behav.* 40: 35–66.
284. Major R.E., Gowing G., Kendal C.E. 1996. Nest predation in Australian urban environment and the role of the Pied Currawong, *Strepera graculina* // *Aust. J. Ecol.* 21: 399–409.
285. Markowitz J.E., Ivie E., Kligler L., Gardner T.J. 2013. Long-range order in canary song // *PLOS Comp. Biol.* 9: e1003052.
286. Martens J., Eck S. 1995. Towards an ornithology of the Himalayas. Systematics, ecology and vocalizations of Nepal birds // *Bonn. Zool. Monogr.* 38: 1–445.

287. Martens J., Eck S., Päckert M., Sun Y.-H. 1999. The golden-spectacled warbler *Seicercus burkii* – a species swarm (Aves: Passeriformes: Sylviidae) Part 1 // Zool. Abh. (Dresden) 50: 282–327.
288. Martens J., Eck S., Päckert M., Sun Y.-H. 2003. Methods of systematic and taxonomic research on passerine birds: the timely example of the *Seicercus burkii* complex (Sylviidae) Part 2 // Bonner Zool. Beitr. 51: 109–118.
289. Martens J., Tietze D.T., Eck S. 2004. Radiation and species limits in the Asian Pallas's warbler complex (*Phylloscopus proregulus* s.l.) // J. Ornithol., 145: 206–222.
290. Martens J. 2010. A preliminary review of the leaf warbler genera *Phylloscopus* and *Seicercus* // Wells D.R. (ed.). Systematic notes on Asian birds 2010. P. 41–116.
291. Martens J., Tietze D.T., Päckert M. 2011. Phylogeny, biodiversity, and species limits of passerine birds in the Sino-Himalayan region – a critical review // Ornithol. Monogr. 70: 64–94.
292. Martin D.J. 1990. Songs of the fox sparrow. III. Ordering of song // Wilson Bull. 102: 655–671.
293. Mayr E., Diamond J. 2001. The birds of Northern Melanesia. Oxford: Oxford Univ. Press. 492p.
294. Mayr G. 2013. The age of the crown group of passerine birds and its evolutionary significance – molecular calibration versus the fossil record // Syst. Biodivers. 11: 7–13.
295. Mayr G. 2014. The origins of crown group birds: molecules and fossils // Paleontology 57: 231–242.
296. McDonald P.G.M. 2001. The function of vocalizations and aggressive behaviour used by male Rufous Whistlers, *Pachycephala rufiventris* // Emu 101: 65–72.
297. McLean I.G. 1980. The influence of song behaviour and breeding success on spacing between nests of the fantail *Rhipidura fuliginosa* // Ibis 122: 98–102.
298. MacNally R.C., Lemon R.E. 1985. Repeat and serial singing modes in American Redstarts (*Setophaga ruticilla*): a test of functional hypotheses // Zeitschrift Tierpsychol. 69: 191–202.

299. Medina I., Francis C.D. 2012. Environmental variability and acoustic signals: a multi-level approach in songbirds // *Biol. Lett.* 8: 928–931.
300. Mikula P., Pertuskova T., Albrecht T. 2018. Song complexity – no correlation between standard deviation of frequency and traditionally used song complexity metrics in passerines: a comment to Pearse et al. (2018) // *Evolution* 72: 2832–2835.
301. Milder S.I., Schreider R.W. 1989. The vocalization of the Christmas Island Warbler *Acrocephalus aequinoctialis*, an island endemic // *Ibis* 131: 99–111.
302. Møller A.P., Birkhead T.R. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds // *Amer. Natur.* 142: 118–140.
303. Molles L.E., Vehrencamp S.L. 1999. Repertoire size, repertoire overlap, and singing modes in the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*) // *Auk* 116: 677–689.
304. Monto S., Palva S., Voipio J., Palva J.M. 2008. Very slow EEG fluctuations predict the dynamics of stimulus detection and oscillation amplitudes in humans // *J. Neuroscience* 28: 8268–8272.
305. Moriyama T., Migita M. 2004. Decision making and anticipation in hill bugs (*Armadillium vulgare*) // *Computing Anticipatory Systems: CASYS'03 – Sixth Int. Conf. Amer. Inst. Physics. Conf. Proc.* 1051: 459–464.
306. Morton E.S. 1975. Ecological sources of selection on avian sounds // *Amer. Natur.* 109: 17–35.
307. Moyle R.G., Andersen M.J., Oliveros C.H., Steinheimer F.D., Reddy S. 2012. Phylogeny and biogeography of the core babblers (Aves: Timaliidae) // *Syst. Biol.* 61: 631–651.
308. Münkemüller T., Lavergne S., Bzeznik B., Dray S., Jombart T., Schiffrers K., Thuiller W. 2012. How to measure and test phylogenetic signal // *Methods Ecol. Evol.* 3: 743–756.
309. Nagata H. 1986. Female choice in Middendorff's Grasshopper-Warbler (*Locustella ochotensis*) // *Auk* 103: 694–700.

310. Nagata H. 1988. An example of facultative polygyny in Middendorff's Grasshopper Warbler (*Locustella ochotensis*) // *Ecol. Res.* 3: 57–60.
311. Najar N., Benedict L. 2019. The relationship between latitude, migration and the evolution of bird song complexity // *Ibis* 161: 1–12.
312. Nelson B.S., Beckers G.J.L., Suthers R.A. 2005. Vocal tract filtering and sound radiation in a songbird // *J. Exp. Biol.* 208: 297–308.
313. Nelson D.A. 1988. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*) // *Behaviour.* 106: 158–181.
314. Ng N.S.R., Prawiradilaga D.M., Ng E.Y.X., Suparno, Ashari H., Trainor C., Verbelen P., Rheindt F.E. 2018. A striking new species of leaf warbler from the Lesser Sundas as uncovered through morphology and genomics // *Sci. Rep.* 8: 15646.
315. Norman J.A., Ericson P.G.P., Jonsson K.A., Fjeldsa J, Christidis L. 2009. A multi-gene phylogeny reveals novel relationships for aberrant genera of Australo-Papuan core Corvoidea and polyphyly of the Pachycephalidae and Psophodidae (Aves: Passeriformes) // *Mol. Phyl. and Evol.* 52: 488–497.
316. Noske R.A. 1980. Cooperative breeding by treecreepers // *Emu* 80: 35–36.
317. Noske R.A. 1991. A demographic comparison of cooperatively breeding and non-cooperative treecreepers (Climacteridae) // *Emu* 91: 73–86.
318. Nyari A.S., Benz B.W., Jonsson K.A, Fjeldsa J., Moyle R. 2009. Phylogenetic relationships of fantails (Aves: Rhipiduridae) // *Zool. Scripta* 38: 553–561.
319. Nyari A.S., Joseph L. 2011. Systematic dismantlement of *Lichenostomus* improves the basis for understanding relationships within the honeyeater (Meliphagidae) and the historical development of Australo-Papuan bird communities // *Emu* 111: 202–211.
320. 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. P. 229–242.

321. Olsson U., Alström P., Ericson P.G.P., Sundberg P. 2005. Non-monophyletic taxa and cryptic species – evidence from a molecular phylogeny of leaf-warblers (*Phylloscopus*, Aves) // *Molec. Phyl. Evol.*, 36: 261–276.
322. Opaev A. 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // *J. Ornithol.* 157: 949–960.
323. Opaev A., Red'kin Y., Kalinin E., Golovina M. 2018. Species limits in Northern Eurasian taxa of the common stonechats, *Saxicola torquatus* complex (Aves: Passeriformes, Muscicapidae) // *Vertebrate Zool.* 68: 199–211.
324. Opaev A., Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z. 2019. Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive context: role of song rate, song-type diversity and song-type transitional pattern // *J. Ornithol.* 160: 17–26.
325. Päckert M., Martens J., Sun Y.-H., Veith, M. 2004. The radiation of the *Seicercus burkii* complex and its congeners (Aves: Sylviidae): molecular genetics and bioacoustics // *Org. Div. Evol.* 4: 341–364.
326. Päckert M., Blume C., Sun Y.-H., Wei L., Martens J. 2009. Acoustic differentiation reflects mitochondrial lineages in Blyth's leaf warbler and white-tailed leaf warbler complexes (Aves: *Phylloscopus reguloides*, *Phylloscopus davisoni*) // *Biol. J. Linn. Soc.* 96: 584–600.
327. Päckert M., Sun Y.-H., Fischer B.S., Tietze D.T., Martens J. 2014. A phylogeographic break and bioacoustic intraspecific differentiation in the Buff-barred Warbler (*Phylloscopus pulcher*) // *Avian Research* 5: 1–12.
328. Padial J.M., Miralles A., De la Riva I., Vences M. 2010. The integrative future of taxonomy // *Frontiers in Zoology*, 7: 16.
329. 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 // *Anim. Behav.* 87: 153–163.
330. Pasquet E., Pons J.M., Fuchs J., Cruaud C., Bretagnolle V. 2007. Evolutionary history and biogeography of the drongos (Dicruridae), a tropical Old World clade of corvid passerines // *Mol. Phyl. Evol.* 45: 158–167.

331. Paton D.C. 1981. The significance of pollen in the diet of the New Holland Honeyeater *Phylidonyris novaehollandiae* // Aust. J. Zool. 29: 217–224.
332. Pavlova A., Amos J.N., Goretskaia M.I., Beme I.R., Buchanan K.L., Takeuchi N., Radford J.Q., Sunnucks P. 2012. Genes and song: genetic and social connections in fragmented habitat in a woodland bird with limited dispersal // Ecology 93: 1717–1727.
333. Payne R.B. 1979. Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of Village Indigobirds, *Vidua chalybeate* // Anim. Behav. 27: 997–1013.
334. Pearse W.D., Morales-Castilla, James L.S., Farrell M., Boivin F., Davies T.J. 2018. Global macroevolution and macroecology of passerine song // Evolution 72: 944–960.
335. Peh K.S-H., Ong L. 2002. A preliminary radio-tracking study of the ranging behaviour of olive-winged bulbul (*Pycnonotus plumosus*) and cream-vented bulbul (*P. simplex*) in a lowland secondary rainforest in Singapore // Raffles Bull. Zool. 50: 251–256.
336. 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.
337. 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>.
338. Podos J. 1997. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae) // Evolution 51: 537–551.
339. Podos J. 2001. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches // Nature 409: 185–188.
340. Podos J., Huber S.K., Taft B. 2004. Bird song: the interface of evolution and mechanism // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 35: 55–87.
341. Portelli D.J. 2004. The singing behaviour of the Noisy Scrub-bird, *Atrichornis clamosus*: congeneric comparisons and the feasibility of using individual variation in song as a census tool // Emu 104: 273–281.

342. Powlesland M.H. 1982. A breeding study of the South Island Fantail (*Rhipidura fuliginosa fuliginosa*) // *Notornis* 29: 181–195.
343. Powys V. 1995. Regional variation in the territorial songs of Superb Lyrebirds in the Central Tablelands of New South Wales // *Emu* 95: 280–289.
344. Price J.J., Lanyon S.M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas // *Evolution* 56: 1514–1529.
345. Price J.J., Lanyon S.M. 2004. Patterns of song evolution and sexual selection in the oropendolas and caciques // *Behav. Ecol.* 15: 485–497.
346. Price T. 2008. Speciation in birds. Colorado. 470p.
347. Průchová A., Jaška P., Linhart P. 2017. Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* // *J. Ornithol.* 158: 911–924.
348. R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org>.
349. Rabor D.S., 1936. Life histories of some birds in the vicinity of Novaliches, Rizal Province, Luzon. 1. The Large-nosed Shrike, *L. schach nasutus* // *Phillipine J. Sci.* 59: 337–355.
350. Raković M., Neto J.M., Lopes R.J., Koblik E.A., Fadeev I.V., Lohman Y.V., Aghayan S., Boano G., Pavia M., Perlman Y., Kiat Y., Ben Dov A., Collinson J.M., Voelker G., Drovetski S.V. 2019. Geographic patterns of mtDNA and Z-linked sequence variation in the Common Chiffchaff and the ‘chiffchaff’ complex // *PLoS ONE* 14(1): e0210268.
351. Radford J.Q. 2004. Breeding biology, adult survival and territoriality of the White-browed Treecreeper (*Climacteris affinis*) in north-west Victoria, Australia // *Emu* 104: 305–316.
352. Read A.F., Weary D.M. 1992. The evolution of bird song: comparative analyses // *Phil. Trans.: Biol. Sci.* 338(1284):165–187.
353. Reddy S., Moyle R.G. 2011. Systematics of the scimitar babblers (*Pomatorhinus*: Timaliidae): phylogeny, biogeography, and species-limits of four species complex // *Biol. J. Linn. Soc.* 102: 846–869.

354. Reddy S., Sharief S., Yohe L.R., Witkowski J., Hosner P.A., Nyari A.S., Moyle R.G. 2015. Untangling taxonomic confusion and diversification patterns of the Streak-breasted Scimitar Babblers (Timaliidae: *Pomatorhinus ruficollis* complex) in southern Asia // *Mol. Phyl. Evol.* 82: 183–192.
355. Red'kin Ya. A., Konovalova M.V. 2004. On the taxonomy of Yellow-browed Warbler, *Phylloscopus inornatus* sensu lato, based on the analysis of collection specimens (Aves: Sylviidae) // *Zoosystematica Rossica*, 13(1): 137–150.
356. Reichard D.G., Anderson R.C. 2015. Why signal softly? The structure, function and evolutionary significance of low-amplitude signals // *Anim. Behav.* 105: 253–265.
357. 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 // *Amer. Natur.* 178: 478–487.
358. 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.
359. Revell L.J. 2018. Package 'phytools'. <https://cran.r-project.org/web/packages/phytools>.
360. Rich P.V., McEvey A.R., Baird R.F. 1985. Osteological comparison of the Scrub-birds, *Atrichornis*, and Lyrebirds, *Menura* (Passeriformes: Atrichornithidae and Menuridae) // *Rec. Aust. Mus.* 37: 165–191.
361. Riebel K., Slater P.J.B. 1999. Song type switching in the chaffinch *Fringilla coelebs*: timing of counting // *Anim. Behav.* 57: 655–661.
362. van Riper III C., van Riper S.G., Berger A.J. 1979. The Red-whiskered Bulbul in Hawaii // *Wilson Bull.* 91: 323–328.
363. Ritchison G. 1988. Song repertoires and the singing behavior of male northern cardinals // *Wilson Bull.* 100: 583–603.

364. 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.
365. Robinson F.N., Frith H.J. 1981. The Superb Lyrebird *Menura novaehollandiae* at Tidbinbilla, Act // *Emu* 81: 145–157.
366. Robinson F.N., Curtis H.S. 1996. The vocal display of the Lyrebirds (Menuridae) // *Emu* 96: 258–275.
367. Robson C. 2011. A field guide to the birds of south-east Asia. London. 544 p.
368. Rogers A.C. 2005. Male and female song structure and singing behaviour in the duetting eastern whipbird, *Psophodes olivaceus* // *Austral. J. Zool.* 53: 157–166.
369. Rogers A.C., Mulder R.A. 2004. Breeding ecology and social behaviour of an anfiphonal duetter, the eastern whipbird (*Psophodes olivaceus*) // *Austral. J. Zool.* 52: 417–435.
370. Rogers D. 2004. Repertoire size, song sharing and type matching in the Rufous Bristlebird (*Dasyornis broadbenti*) // *Emu* 104: 7–13.
371. Rogers D.J., Paton D.C. 2005. Acoustic identification of individual Rufous Bristlebirds, a threatened species with complex song repertoires // *Emu* 105: 203–210.
372. Roper T.J. 1999. Olfaction in birds // *Adv. Study Behav.* 28: 247–332.
373. Rose A.M. 1996. Territorial and breeding behavior of the Rufous Treecreeper *Climacteris rufa* in the Stirling Ranges, Western Australia // *Corella* 20: 55–61.
374. Rubolini D., Liker A., Garamszegi L.Z., Møller A.P., Saino N. 2015. Using the BirdTree.org website to obtain robust phylogenies for avian comparative studies: a primer // *Curr. Zool.* 61: 959–965.
375. Ryan M.J., Brenowitz E.A. 1985. The role of body size, phylogeny, and ambient noise in the evolution of bird song // *Amer. Natur.* 126: 87–100.
376. Ryan M.J. 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences // *Science* 281: 1999–2003.

377. Saitoh T., Cibois A., Kobayashi S., Pasquet E., Thibault J.-C. 2012. The complex systematic of the *Acrocephalus* of the Mariana Island, western Pacific // *Emu* 112: 343–349.
378. Saitoh T., Shigeta Y., Ueda K. 2008. Morphological differences among populations of the Arctic Warbler with some intraspecific taxonomic notes // *Ornithol. Sci.* 7: 135–142.
379. Saldivar M.J.B., Massoni V. 2018. Song structure and syllable and song repertoires of the Saffron Finch (*Sicalis flaveola pelzelni*) breeding in Argentinean pampas // *Bioacoustics* 27: 327–340.
380. Samotskaya V.V., Opaev A.S., Ivanitskii V.V., Marova I.M., Kvartalnov P.V. 2016. Syntax of complex bird song in the large-billed reed warbler (*Acrocephalus orinus*) // *Bioacoustics* 25(2): 127–143.
381. Sangster G. 2018. Integrative taxonomy of birds: the nature and delimitation of species // In: Tietze D. *Bird species. Fascinating life sciences.* Springer, Chap. P. 9–37.
382. Sasahara K., Cody M.L., Cohen D., Taylor C.E. 2012. Structural design principles of complex bird songs: a network-based approach // *PloS ONE*. e44446.
383. 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 // *J. Neurosci.* 11(9): 2896–2913.
384. Schwabl H., Dowling J., Baldassarre D.T., Gahr M., Lindsay W.R., Webster M.S. 2015. Variation in song system anatomy and androgen levels does not correspond to song characteristics in a tropical songbird // *Anim. Behav.* 104: 39–50.
385. Scordato E.S.C. 2017. Geographic variation in male territory defense strategy in an avian ring species // *Anim. Behav.* 126: 153–162.
386. Searcy W.A. 1988. Dual intersexual and intrasexual functions of song in the red-winged blackbirds // *Proc. XIX Int. Congr. Ornithol.* P. 1373–1381.
387. Searcy W.A., Marler P. 1984. Interspecific differences in the response of female birds to song repertoires // *Z. Tierpsychol.* 66: 128–142.

388. Searcy W.A., Yasukawa K. 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual context by male red-winged blackbirds // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27: 123–128.
389. Searcy W.A., Nowicki S., Hogan C. 2000. Song type variants and aggressive context // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48: 358–363.
390. Searcy W.A., Anderson R.C., Nowicki S. 2006. Bird song as a signal of aggressive intent // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 60: 234–241.
391. Searcy W.A., Beecher M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds // *Anim. Behav.* 78: 1281–1292.
392. Seddon N. 2005. Ecological adaptation and species recognition drives vocal evolution in neotropical suboscine birds // *Evolution* 59: 200–215.
393. Shakya S.B., Sheldon F.H. 2017. The phylogeny of the world's bulbuls (Pycnonotidae) inferred using a supermatrix approach // *Ibis* 159: 498–509.
394. Shannon C.E. 1949. A mathematical theory of communication // *Bell Syst. Tech. J.* 27: 379–423.
395. Shief B.-S. 2004. Song structure and microgeographic variation in a population of the Grey-cheeked Fulvetta (*Alcippe morrisonia*) at Shoushan Nature Park, Taiwan // *Zool. Stud.* 43: 132–141.
396. Shief B.-S., Liang S.-H. 2007. Geographic variations and temporal changes in songs of the Rufous-capped Babbler (*Stachyris ruficeps praecognita*) // *Ornis Fenn.* 84: 163–172.
397. Short L.L., Horne J.F.M., Schodde R. 1983. Vocal behavior, morphology, and hybridization of Australian Spotted and Yellow-rumped Pardalotes // *Amer. Mus. Nov.* 2756: 1–15.
398. Sibley C.G., Ahlquist J.E., Monroe B.L. 1988. A classification of birds of the Worlds based on DNA–DNA hybridization studies // *Auk* 105: 409–423.
399. Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. *Phylogeny and classification of birds*. New Haven: Yale University Press.

400. 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 // J. Theor. Biol. 207: 57–64.
401. Simpson K., Day N. 2007. Field guide to the birds of Australia. London. 381 p.
402. Singh P., Price T.D. 2015. Causes of the latitudinal gradient in birdsong complexity assessed from geographical variation within two Himalayan warbler species // Ibis 157: 511–527.
403. Slater P.J.B. 1983. Sequences of song in chaffinch // Anim. Behav. 31: 272–281.
404. Smith G.T. 1991. Ecology of the Western Whipbird *Psophodes nigrogularis* in Western Australia // Emu 91: 145–157.
405. Soma M., Garamszegi L.Z. 2011. Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationships between song complexity and reproductive success // Behav. Ecol. 22: 363–371.
406. Sorjonen J. 1986a. Song structure and singing strategies in the genus *Luscinia* in different habitats and geographical areas // Behaviour 98 (1/4): 274–285.
407. Sorjonen J. 1986b. Factors affecting the structure of song and the singing behaviour of some northern European passerine birds // Behaviour 98(1/4): 286–304.
408. Spector D.A. 1991. The singing behaviour of yellow warblers // Behaviour 117(1-2): 23–53.
409. Spedicato G.A., Kang T.S., Yalamanchi S.B., Thoralf M., Yadav D., Castillo N.C., Jain V. 2017. Easy handling discrete time Markov chains. <https://cran.r-project.org/web/packages/markovchain>.
410. Staicer C.A. 1989. Characteristics, use, and significance of two singing behaviors in Grace's warbler (*Dendroica graciae*) // Auk 106: 49–63.
411. Stevens H.C., Watson D.M. 2005. Breeding biology of the Grey Shrike-thrush (*Colluricincla harmonica*) // Emu 105: 223–231.
412. Suthers R.A., Vallet E., Tanvez A., Kreutzer M. 2004. Bilateral song production in domestic canaries // Dev. Neurobiol. 60: 381–393.

413. Suthers R.A., Zollinger S.A. 2004. Producing song. The vocal apparatus // *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 1016: 109–129.
414. Suzuki R., Buck J.R., Tyack P.L. 2006. Information entropy of humpback whale song // *J. Acoust. Soc. Am.* 119: 1849–1866.
415. Szymkowiak J., Kuczyński L. 2017. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial context in the wood warbler // *J. Avian. Biol.* 48: 275–283.
416. Taylor C.E., Brumley J.T., Hedley R.W., Cody M.L. 2017. Sensitivity of California Thrashers (*Toxostoma redivivum*) to song syntax // *Bioacoustics* 26: 259–270.
417. Templeton C.N., Akçay Ç., Campbell S.E., Beecher M.D. 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrow // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 66: 1503–1509.
418. Temrin H. 1986. Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) // *Anim. Behav.* 34: 146–152.
419. Thompson N.S., LeDoux K., Moody K. 1994. A system for describing bird song units // *Bioacoustics* 5: 267–279.
420. Tietze D.T., Martens J., Fischer B.S., Sun Y.-H., Klussmann-Kolb A., Päckert M. 2015. Evolution of leaf warbler songs (Aves: Phylloscopidae) // *Ecol. Evol.* 5: 781–798.
421. Tobias J.A., Seddon N., Spottiswoode C.N., Pilgrim J. D., Fishpool L.D., Collar N.J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation // *Ibis* 152: 724–746.
422. Todt D., Hultsch H. 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory // *Biol. Cybern.* 79: 487–500.
423. Todt D., Naguib M. 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication // *Adv. Study Behav.* 29: 247–296.
424. Toon A., Joseph L., Burbidge A.H. 2013. Genetic analysis of the Australian whipbirds and wedgebills illuminates the evolution of their plumage and vocal diversity // *Emu* 113: 359–366.

425. Tu H.-W., Severinghaus L.L. 2004. Geographic variation of the highly complex Hwamei (*Garrulax canorus*) songs // Zool. Stud. 43: 629–640.
426. Ueda K. 2002. Territory defendability and mating system in Oriental Reed Warbler // 23rd International Ornithol. Congress. Abstract vol. Beijing China. P. 190.
427. Vaurie C. 1949. A revision of the birds' family Dicruridae // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 93: 199–342.
428. Vaytina T.M., Shitikov D.A. 2017. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra* // Bioacoustics 26: 140–154.
429. Vehrencamp S.L., Hall M.L., Bohman E.R., Depeine C.D., Dalziel A.H. Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: the sender's perspective // Behav. Ecol. 18: 849–859.
430. Wall L.E., Wheeler W.R. 1966. Lyrebirds in Tasmania // Emu 65: 129–132.
431. Wang J., Jia C.-X., Tang S.-H., Fang Y., Sun Y.-H. 2010. Nests and breeding of the Giant Laughingthrush (*Garrulax maximus*) at Lianhuashan, southern Gansu, China // Wilson. J. Ornithol. 122: 388–391.
432. Wang J., Jia C.-X., Tang S.-H., Fang Y., Sun Y.-H. 2011. Breeding biology of the Snowy-cheeked Laughingthrush (*Garrulax sukatschewi*) // Wilson. J. Ornithol. 123: 146–150.
433. Weir J.T., Wheatcroft D. 2011. A latitudinal gradient in rates of evolution of avian syllable diversity and song length // Proc. R. Soc. B 278: 1713–1720.
434. 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 // Proc. R. Soc. B. 281: 20140460.
435. White F.W.G. 1985. Microgeographic variation in the song of the olive whistler in Kosciusko National Park // Emu 85: 181–187.
436. White F.W.G. 1987. Macrogeographic variation in the song of the olive whistler in Australia // Emu 87: 14–25.
437. Wittenberger J.F. 1983. A contextual analysis of two song variants in the bobolink // Condor 85: 172–184.

438. Woinarski J.C.Z., Bulman C. 1985. Ecology and breeding biology of the forty-spotted pardalote and other pardalotes on North Bruny Island // *Emu* 85: 106–120.
439. Woolley S.M.N., Rubel E.W. 1997. Bengalese finches *Lonchura striata domestica* depend upon auditory feedback for the maintenance of adult song // *J. Neurosci.* 17: 6380–6390.
440. Yosef R., Pinshow B. 2005. Impaling in true shrikes (Laniidae): a behavioral and ontogenic perspective // *Behav. Proc.* 69: 363–367.
441. Zann R., Dunstan E. 2008. Mimetic song in superb lyrebirds: species mimicked and mimetic accuracy in different populations and age classes // *Anim. Behav.* 76: 1043–1054.
442. Zelano B., Tarvin K.A., Pruett-Jones S. 2001. Singing in the face of danger: the anomalous type II vocalization of the Splendid Fairy-wren // *Ethology* 107: 201–216.
443. Zuberbühler K., Cheney D.L., Seyfarth R.M. 1999. Conceptual semantics in a nonhuman primate // *J. Comp. Psychol.* 113: 33–42.

Приложение. Список и характеристики фонограмм, проанализированных в рамках изучения структуры и эволюции пения воробьиных птиц. Локалитеты записей во многих случаях приводятся на английском языке, во избежание некорректного перевода.

ГРУППА	СЕМЕЙСТВО	ВИД	Локалитет, дата	Источник	Автор	Длительность фонограммы, сек	Кол-во песен на фонограмме	Кол-во ЭР на фонограмме
Базальная	MENURIDAE	<i>Menura novaehollandiae</i>	Australia, NSW, New England National Park, 11.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	583	-	214
Базальная	ATRICHORNITHIDAE	<i>Atrichornis clamosus</i>	Australia, Western Australia, Two People Bay National Reserve	Portelli, 2004	Dean J. Portelli	-	21	21
Базальная	ATRICHORNITHIDAE	<i>Atrichornis clamosus</i>	Australia, Western Australia, Two People Bay National Reserve	Portelli, 2004	Dean J. Portelli	-	17	17
Базальная	ATRICHORNITHIDAE	<i>Atrichornis rufescens</i>	Australia, Queensland, Lamington NP, 28.12.2011	xeno-canto.org	Patrik Åberg	180	14	14
Базальная	ATRICHORNITHIDAE	<i>Atrichornis rufescens</i>	Australia, Queensland, Lamington NP, 28.12.2011	xeno-canto.org	Patrik Åberg	116	15	15
Базальная	CLIMACTERIDAE	<i>Cormobates leucophaea</i>	Australia, New South Wales, Gara Gorge, 17.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	264	30	30
Базальная	CLIMACTERIDAE	<i>Cormobates (leucophaea) minor</i>	Australia, Queensland, East Barron, 3.11.2011	xeno-canto.org	Fernand Deroussen	65	8	8
Базальная	MALURIDAE	<i>Malurus cyaneus</i>	Australia, NSW, Newholme (near Armidale), 24.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	181	16	16
Базальная	MALURIDAE	<i>Malurus cyaneus</i>	Tasmania, Walls of Jerusalem NP, 5.01.2012	xeno-canto.org	Patrik Åberg	65	10	10
Базальная	MALURIDAE	<i>Malurus cyaneus</i>	Australia, NSW, Dumeresq Dam (near Armidale), 15.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	246	18	18

Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Phylidonyris pyrrhopterus</i>	Tasmania, Lake St Clair, 13.01.2013	хено- canto.org	Judith Lattaway	31	12	15
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Phylidonyris pyrrhopterus</i>	Tasmania, South Bruny Is., 5.11.2009	хено- canto.org	Mark Harper	50	9	19
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Phylidonyris niger</i>	Australia, NSW, Yengo National Park, september 2010	хено- canto.org	Eliot Miller	34	9	9
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Philemon corniculatus</i>	Australia, NSW, Gara Gorge, 17.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	294	14	14
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Philemon corniculatus</i>	Australia, NSW, Imbota Nature reserve, 17.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	372	49	49
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Philemon corniculatus</i>	Australia, NSW, Styx River State Forest, 18.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	296	28	28
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Philemon corniculatus</i>	Australia, NSW, Dangars Gorge, 26.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	467	42	42
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Anthochaera chrysoptera</i>	Australia, NSW, Bongil Bongil National Park, 20.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	122	18	32
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Anthochaera chrysoptera</i>	Australia, Burpengary Qld, 22.05.2012	хено- canto.org	Judith Lattaway	163	41	41
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Anthochaera chrysoptera</i>	Tasmania, Hobart botanical garden, 3.01.2012	хено- canto.org	Patrik Åberg	81	18	31
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Anthochaera carunculata</i>	Australia, Black Hill Conservation park, 21.07.2012	хено- canto.org	Friends of Black Hill	154	18	18
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Ptilotula fusca</i>	Australia, NSW, Imbota Nature reserve, 4.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	514	15	15
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Ptilotula fusca</i>	Australia, NSW, Imbota Nature reserve, 5.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	261	79	79
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Caligavis chrysops</i>	Australia, Queensland, Brisben Forest park, 26.07.2009	AVoCet	Pamela Rasmussen	117	6	6
Базальная	MELIPHAGIDAE	<i>Caligavis chrysops</i>	Australia, Queensland, Brisben Forest park, 26.07.2009	AVoCet	Pamela Rasmussen	90	3	3
Базальная	PARDALOTIDAE	<i>Pardalotus punctatus</i>	Australia, NSW, Gara Gorge, 17.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	136	48	48
Базальная	ORTHONYCHIDAE	<i>Orthonyx spaldingii</i>	Australia, Queensland, Curtain NP, 4.11.2011	хено- canto.org	Fernand Deroussen	42	7	7

Базальная	ORTHONYCHIDAE	<i>Orthonyx spaldingii</i>	Australia, Mt Lewis NP, Atherton Tableland, Qld, 19.01.2017	хено- canto.org	Marc Anderson	82	6	6
Corvoidea	ORIOLOIDAE	<i>Oriolus oriolus</i>	Владимирская обл., дер. Черноморье, 18.05.2011	ориг.	А.С. Опаев	196	22	22
Corvoidea	ORIOLOIDAE	<i>Oriolus oriolus</i>	Bulgaria, Galata, Dyulevo, Pazardzhik Province, 19.04.2016	хено- canto.org	Nikolay Sariev	180	25	25
Corvoidea	ORIOLOIDAE	<i>Oriolus oriolus</i>	Hungary, Szolnok, Szolniki, Jasz-Nagykun-Szolnok, 6.05.2013	хено- canto.org	Volker Arnold	317	98	98
Corvoidea	PACHYCEPHALIDAE	<i>Colluricincla harmonica</i>	Australia, NSW, New England National Park, 9.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	209	18	18
Corvoidea	PACHYCEPHALIDAE	<i>Colluricincla harmonica</i>	Australia, NSW, New England National Park, 12.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	201	6	6
Corvoidea	PACHYCEPHALIDAE	<i>Colluricincla harmonica</i>	Australia, NSW, Imbota NR, 5.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	233	9	9
Corvoidea	PACHYCEPHALIDAE	<i>Colluricincla harmonica</i>	Australia, Victoria, Chiltern, 17.10.2013	хено- canto.org	Marc Anderson	136	15	15
Corvoidea	PACHYCEPHALIDAE	<i>Colluricincla harmonica</i>	Australia, NSW, Nyngan, 12.10.2015	хено- canto.org	Marc Anderson	216	28	28
Corvoidea	PSOPHODIDAE	<i>Psophodes olivaceus</i>	Australia, NSW, New Enland National Park, 12.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	254	5	5
Corvoidea	PSOPHODIDAE	<i>Psophodes olivaceus</i>	Australia, NSW, New Enland National Park, 18.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	59	9	9
Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Strepera graculina</i>	Australia, NSW, New England National Park, 9.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	248	9	9
Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Strepera graculina</i>	Australia, NSW, New England National Park, 9.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	122	7	7
Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Strepera graculina</i>	Australia, NSW, Gara Gorge, 17.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	357	26	26
Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Strepera versicolor</i>	Australia, NSW, Gulpa Forest, 20.12.2011	хено- canto.org	Patrik Åberg	27	4	4
Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Melloria quoyi</i>	Australia, Queensland, Daintree National Park, 4.11.2013	хено- canto.org	Marc Anderson	82	19	19
Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Melloria quoyi</i>	Australia, Queensland, Daintree National Park, 11.08.2015	хено- canto.org	Krzysztof Deonizak	90	7	7

Corvoidea	ARTAMIDAE	<i>Cracticus torquatus</i>	Australia, NSW, Dumeresq Dam (near Armidale), 15.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	729	35	35
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura leucophrys</i>	Australia, NSW, Imbota Nature reserve, 4.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	429	68	68
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura leucophrys</i>	Australia, NSW, Gara Gorge, 17.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	437	28	28
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura leucophrys</i>	Australia, NSW, Dumeresq Dam (near Armidale), 24.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	157	16	16
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura albiscapa</i>	Australia, NSW, Imbota Nature reserve, 5.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	293	25	25
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura albiscapa</i>	Australia, NSW, Dumeresq Dam (near Armidale), 24.09.2014	ориг.	А.С. Опаев	223	10	10
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura leucothorax</i>	Indonesia, New Guinea, Amamapare Freeport, 24.01.1997	хено- canto.org	Bas van Balen	88	10	10
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura leucothorax</i>	New Guinea, Nimbokrang, 13.07.2009	хено- canto.org	Patrik Åberg	69	8	8
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura threnothorax</i>	Indonesia, New Guinea, Nimbokrang, 15.07.2009	хено- canto.org	Patrik Åberg	114	15	15
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura threnothorax</i>	Papua New Guinea, Western Province, Baja River, 12.02.2008	хено- canto.org	Iain Woxvold	63	10	10
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura perlata</i>	Malaysia, Borneo, Sabah, 400 м.н.у.м., July 2010	хено- canto.org	David Edwards	85	15	15
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura rufidorsa</i>	Indonesia, West Papua, 25.03.2002	хено- canto.org	Bas van Balen	97	14	14
Corvoidea	RHIPIDURIDAE	<i>Rhipidura rufidorsa</i>	Papua New Guinea, Western Province, Ketu River, 26.07.2015	хено- canto.org	Frank Lambert	48	3	3
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus macrocercus</i>	India, Kerala, Kumarokom, 22.02.2011	ориг.	А.С. Опаев	615	73	339
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus macrocercus</i>	India, Goa, North Goa, Bardaz (near Calangute), 15.11.2014	хено- canto.org	A. Lastukhin, S. Karpeev	208	58	58
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus macrocercus</i>	Taiwan, Taipei City, 15.05.2013	хено- canto.org	Chie-Jen, Jerome Ko	86	15	39
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus leucophaeus</i>	Вьетнам, национальный парк Йок Дон, 20.04.2011	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	168	-	204

Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus leucophaeus</i>	Myanmar, Naypyidae Union Territory, Yamethin, Tatkon, 27.10.2015	хено- canto.org	A. Lastukhin	132	-	283
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus aeneus</i>	Вьетнам, национальный парк Кат Тиен, 19.05.2003	фонотека ЗММГУ	А.В. Зиновьев	124	-	52
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus aeneus</i>	Вьетнам, национальный парк Кат Тиен, 6.05.2011	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	41	-	30
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus paradiseus</i>	Вьетнам, национальный парк Кат Тиен, 13.07.2003	фонотека ЗММГУ	А.В. Зиновьев	29	10	12
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus paradiseus</i>	Вьетнам, национальный парк Кат Тиен, 08.05.2012	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	327	48	63
Corvoidea	DICRURIDAE	<i>Dicrurus paradiseus</i>	Вьетнам, национальный парк Кат Тиен, 12.06.2012	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	135	8	24
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius schach</i>	Казахстан, Жамбылская обл., оз. Бийликоль, 24 мая-16 июня 2007	ориг.	А.С. Опаев	2651	-	2357
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius excubitor</i>	Рязанская обл., Окский заповедник, 11.04.2006	ориг.	А.С. Опаев	81	28	28
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius excubitor</i>	Рязанская обл., Окский заповедник, 04.2007	ориг.	А.С. Опаев	74	44	44
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius excubitor</i>	Рязанская обл., Окский заповедник, 04.2007	ориг.	А.С. Опаев	279	74	74
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius sphenocercus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 24.04.2009	ориг.	А.С. Опаев	335	56	56
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius sphenocercus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 26.04.2009	ориг.	А.С. Опаев	40	21	21
Corvoidea	LANIIDAE	<i>Lanius sphenocercus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 5.05.2009	ориг.	А.С. Опаев	42	6	6
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Ростовская обл., пос. Кагальник, 8.06.2008	ориг.	А.С. Опаев	750	80	558
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Ростовская обл., пос. Кагальник, 10.06.2008	ориг.	А.С. Опаев	1173	93	960
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	Ростовская обл., пос. Кагальник, 11.06.2008	ориг.	А.С. Опаев	1100	100	591

Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus orientalis</i>	Приморский край, Партизанский р-н, р. Литовка, 1.07.2004	ориг.	В.В. Иваницкий	680	75	514
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus orientalis</i>	Приморский край, Партизанский р-н, р. Литовка, 13.06.2004	ориг.	В.В. Иваницкий	575	62	326
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	Казахстан, Джамбыльская обл., оз. Бийликоль, 18.05.2007	ориг.	А.С. Опаев	440	56	145
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	Казахстан, Джамбыльская обл., оз. Бийликоль, 30.05.2007	ориг.	А.С. Опаев	804	113	426
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus stentoreus</i>	Казахстан, Джамбыльская обл., оз. Бийликоль, 31.05.2007	ориг.	А.С. Опаев	1710	225	817
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus australis</i>	Австралия	British Library Sound Archive	неизвестно	970	90	324
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus australis</i>	Австралия	British Library Sound Archive	неизвестно	1020	108	282
Sylvioidea	ACROCEPHALIDAE	<i>Acrocephalus australis</i>	Австралия	British Library Sound Archive	неизвестно	959	90	357
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella fasciolata</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 18.06.2017	ориг.	А.С. Опаев	139	34	34
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella fasciolata</i>	Амурская обл., Муравьевский парк, 6.06.2016	xeno- canto.org	Tom Wulf	114	20	24
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella fasciolata</i>	China, Dailing, Yichun Shi, Heilongjiang Sheng, 15.06.1987	xeno- canto.org	Per Alström	99	13	14
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella certhiola</i>	Амурская обл., Архара, 21.06.2017	ориг.	А.С. Опаев	118	13	13
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella certhiola</i>	Приморский край, Черниговский р-н., Сибирцево, 22.05.2015	xeno- canto.org	A. Lastukhin	354	40	40
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella certhiola</i>	Приморский край, Черниговский р-н., Сибирцево,	xeno- canto.org	A. Lastukhin	368	27	27

			24.05.2015					
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella lanceolata</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 25.05.2017	ориг.	А.С. Опаев	90	3	445
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella lanceolata</i>	Амурская обл., Муравьевский парк, 9.06.2017	хепо- canto.org	Alex Thomas	502	1	7766
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella luscinioides</i>	Ростовская обл., пос. Кагальник, 14.06.2008	ориг.	А.С. Опаев	172	7	6340
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella luscinioides</i>	Ростовская обл., пос. Кагальник, 10.06.2008	ориг.	А.С. Опаев	36	3	669
Sylvioidea	LOCUSTELLIDAE	<i>Locustella luscinioides</i>	Ростовская обл., пос. Кагальник, 14.06.2008	ориг.	А.С. Опаев	230	10	7300
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Ixos mclellandii</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 23.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	167	119	181
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Ixos mclellandii</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 22.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	139	61	85
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Ixos mclellandii</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 23.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	66	17	88
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Hypsipetes leucocephalus</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 22.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	574	73	79
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Hypsipetes leucocephalus</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 23.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	174	41	44
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Hypsipetes leucocephalus</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 23.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	575	102	102
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Hemixos flavala</i>	Вьетнам, ЧумМомРай, 2.04.2015	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	121	66	66
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Spizixos semitorques</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 06.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	466	57	57
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Spizixos semitorques</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 05.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	326	34	34
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Spizixos semitorques</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 03.05.2016	ориг.	А.С. Опаев	137	25	25
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus jocosus</i>	Индия, шт. Керала, Муннар, 27.02.2011	ориг.	А.С. Опаев	278	55	105

Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus jocosus</i>	Индия, шт. Керала, Муннар, 27.02.2011	ориг.	А.С. Опаев	59	12	23
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus xanthorrhous</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 10.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	75	6	6
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus sinensis</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 7.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	633	73	99
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus sinensis</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 7.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	163	73	93
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus sinensis</i>	China, Hunan prov., Hupingshan reserve, 20.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	322	77	77
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus leucogenys</i>	Индия, шт. Уттаракханд, Массури, 14.10.2017	ориг.	А.С. Опаев	91	17	17
Sylvioidea	PYCNONOTIDAE	<i>Pycnonotus leucogenys</i>	Индия, шт. Уттаракханд, Массури, 18.10.2017	ориг.	А.С. Опаев	103	6	6
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus yunnanensis</i>	China, Hebei, 2.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	432	20	792
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus yunnanensis</i>	China, Hebei, 2.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	528	12	781
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus inornatus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 10.05.2013 (на пролете)	ориг.	А.С. Опаев	63	9	9
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus inornatus</i>	South Korea, 05.05.2010 (на пролете)	хено- canto.org	Lee Kisup	87	11	11
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus humei</i>	Казахстан, Алматинская обл., Терской Алатау (2000 м), 8.05.2008	ориг.	А.С. Опаев	311	115	115
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus humei</i>	Kazakhstan, Jabagly, 10.05.2009	хено- canto.org	Ruud van Beusekov	115	39	39
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus fuscatus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 06.06.2017	ориг.	А.С. Опаев	306	71	95
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus fuscatus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 12.06.2017	ориг.	А.С. Опаев	299	44	46
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus fuscatus</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 15.06.2017	ориг.	А.С. Опаев	309	55	68

Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus schwarzi</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 26.05.2017	ориг.	А.С. Опаев	278	30	30
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus schwarzi</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 18.05.2017	ориг.	А.С. Опаев	246	25	25
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus schwarzi</i>	Амурская обл., Хинганский заповедник, 18.05.2017	ориг.	А.С. Опаев	236	32	32
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 1.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	1707	173	173
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 4.06.2014	ориг.	А.С. Опаев	720	111	111
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus tephrocephalus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 8.06.2014	ориг.	А.С. Опаев	907	130	130
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus omeiensis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 30.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	1090	135	135
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus omeiensis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 2.06.2014	ориг.	А.С. Опаев	1155	144	144
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus omeiensis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 10.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	628	105	105
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus valentini</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 01.05.2016	ориг.	А.С. Опаев	1480	131	131
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus valentini</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 02.05.2016	ориг.	А.С. Опаев	728	106	106
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus valentini</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 13.05.2016	ориг.	А.С. Опаев	593	100	100
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus whistleri</i>	India, Arunachal Pradesh, Mishmi Hills (2400m), 9.04.2013	хено- canto.org	Frank Lambert	316	46	46
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus coronatus</i>	Хинганский заповедник, р. Карапча, 14.05.2018	ориг.	А.С. Опаев	360	42	42

Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus coronatus</i>	Хинганский заповедник, р. Карапча, 14.05.2018	ориг.	А.С. Опаев	312	30	30
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus coronatus</i>	Хинганский заповедник, р. Карапча, 20.05.2017	ориг.	А.С. Опаев	669	150	276
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus coronatus</i>	Хингано-Архаринский заказник, кордон Урин, 29.05.2018	ориг.	А.С. Опаев	453	86	124
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus ijimae</i>	Japan, Miyake-jima, 18.06.2012	хено- canto.org	Frank Lambert	88	11	11
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus tenellipes</i>	Хингано-Архаринский заказник, 30.05.2018	ориг.	А.С. Опаев	305	30	30
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus tenellipes</i>	Хингано-Архаринский заказник, 30.05.2018	ориг.	А.С. Опаев	314	28	28
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus tenellipes</i>	Хингано-Архаринский заказник, 1.06.2018	ориг.	А.С. Опаев	404	17	17
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus magnirostris</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 8.06.2014	ориг.	А.С. Опаев	420	45	45
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus magnirostris</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 11.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	480	76	76
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus magnirostris</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 9.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	319	37	37
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus magnirostris</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 8.06.2014	ориг.	А.С. Опаев	678	107	107
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus cantator</i>	Bhutan, Rim Chu, 10.04.2002	хено- canto.org	D. Farrow	41	13	13
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus ricketti</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 23.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	880	119	119
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus ricketti</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 23.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	759	145	145
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus ricketti</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve,	ориг.	А.С. Опаев	472	82	82

			23.04.2014					
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus claudiae</i>	China, Hebei, 2.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	635	112	112
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus claudiae</i>	China, Hebei, 2.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	252	45	45
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus claudiae</i>	China, Hebei, 2.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	693	96	96
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus claudiae</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 20.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	1132	136	136
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus claudiae</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 29.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	577	76	76
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus claudiae</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 20.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	1016	84	84
Sylvioidea	PHYLLOSCOPIDAE	<i>Phylloscopus reguloides</i>	India, Arunachal Pradesh, 9.04.2013	хено- canto.org	Frank Lambert	76	9	9
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus schisticeps</i>	Вьетнам, 2012.04.13.002.01	фонотека ЗММГУ	И.В. Палько	100	10	10
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus schisticeps</i>	Вьетнам, 2014.04.14.002.02	фонотека ЗММГУ	И.В. Палько	106	30	30
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus schisticeps</i>	Вьетнам, БиДуп, 09.04.2014	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	162	20	20
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus ruficollis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 05.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	511	91	91
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus ruficollis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 27.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	135	30	30
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus ruficollis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 20.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	135	23	23
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Pomatorhinus ruficollis</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 27.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	214	27	27

Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Erythrogenys hypoleucos</i>	Вьетнам, КонПлонг, 15.04.2015	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	191	32	32
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Erythrogenys hypoleucos</i>	Вьетнам, МаДа, 25.02.2013	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	88	27	27
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Erythrogenys gravivox</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 5.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	123	18	18
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Erythrogenys gravivox</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 11.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	85	13	13
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Erythrogenys gravivox</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 11.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	131	26	26
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Stachyris nigriceps</i>	Вьетнам, ЧуЯнгСин, 22.05.2014	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	227	16	16
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Stachyris nigriceps</i>	Вьетнам, КонПлонг, 16.04.2015	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	239	14	14
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Stachyris nigriceps</i>	Вьетнам, ЧуЯнгСин, 17.05.2014	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	208	17	17
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Mixornis gularis</i>	Вьетнам, КатТьен, 18.08.2013	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	172	39	261
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Mixornis gularis</i>	Вьетнам, КатТьен, 13.05.2011	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева, И.В. Палько	131	10	345
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Mixornis gularis</i>	Вьетнам, КатТьен, 10.06.2013	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева, И.В. Палько	29	6	38
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Mixornis kelleyi</i>	Вьетнам, КатТьен, 30.04.2011	фонотека ЗММГУ	М.В. Калякин	30	3	22
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Mixornis kelleyi</i>	Вьетнам, КатТьен, 18.05.2011	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	57	15	89
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Mixornis kelleyi</i>	Вьетнам, КатТьен, 15.06.2012	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	135	8	124
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Cyanoderma chrysaеum</i>	Вьетнам, КонПлонг, 10.04.2015	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	257	29	29
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Cyanoderma chrysaеum</i>	Вьетнам, КонПлонг, 11.04.2015	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	202	28	28

Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Cyanoderma chrysaemum</i>	Вьетнам, КонПлонг, 14.04.2015	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева	177	23	23
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Cyanoderma ruficeps</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 04.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	82	5	5
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Cyanoderma ruficeps</i>	Вьетнам, БиДуп, 07.04.2014	фонотека ЗММГУ	И.В. Палько	236	13	13
Sylvioidea	TIMALIIDAE	<i>Cyanoderma ruficeps</i>	Вьетнам, ЧуЯнгСин, 16.05.2014	фонотека ЗММГУ	С.С. Гоголева, И.В. Палько	136	12	12
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Alcippe morrisonia</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 27.05.2013	ориг.	А.С. Опаев	219	6	6
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Alcippe morrisonia</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 28.05.2013	ориг.	А.С. Опаев	99	3	3
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Garrulax ocellatus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 9.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	112	18	18
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Garrulax ocellatus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 16.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	112	12	12
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Garrulax ocellatus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 24.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	191	21	21
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Garrulax ocellatus</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 1.06.2014	ориг.	А.С. Опаев	108	12	12
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Trochalopteron elliotii</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 29.04.2014	ориг.	А.С. Опаев	218	54	54
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Trochalopteron elliotii</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 13.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	199	43	43
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Trochalopteron elliotii</i>	China, Hunan, Hupingshan National Nature reserve, 19.05.2014	ориг.	А.С. Опаев	124	25	25
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Heterophasia desgodinsi</i>	China, Hupingshan National Nature reserve, 8.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	132	15	15

Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Heterophasia desgodinsi</i>	China, Hupingshan National Nature reserve, 9.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	114	9	9
Sylvioidea	LEIOTHRICHIDAE	<i>Heterophasia desgodinsi</i>	China, Hupingshan National Nature reserve, 11.06.2012	ориг.	А.С. Опаев	97	9	9