

На правах рукописи

**Опаев
Алексей Сергеевич**

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

03.02.04 – Зоология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2021

Работа выполнена в лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

Официальные оппоненты: Лебедева Наталья Викторовна доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории орнитологии и паразитологии ФГБУН Мурманский морской биологический институт РАН

Бёме Ирина Рюриковна доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии позвоночных биологического факультета ФГБОУ ВО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Веденина Варвара Юрьевна доктор биологических наук, и.о. заведующего лабораторией обработки сенсорной информации ФГБУН Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН

Ведущая организация: ФГБОУ ВО Московский педагогический государственный университет (г. Москва)

Защита диссертации состоится « _____ » _____ 2021 г. в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 на базе ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр-т, 33. e-mail: admin@sevin.ru, тел.: +7(495)9527324.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр-т, 33, и на сайте ИПЭЭ РАН по адресу: www.sev-in.ru. Автореферат диссертации размещен на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу: vak.minobrnauki.gov.ru.

Автореферат разослан « _____ » _____ 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,

кандидат биологических наук

Елена Александровна Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Среди всех животных птицы выделяются богатством своей вокализацией. 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 эволюционно самого молодого подотряда певчих птиц (Passeri).

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 эта точка зрения ставится под сомнение (Garamszegi, Møller, 2004; Byers, Kroodsma, 2009; Cardoso, Hu, 2011). Некоторые авторы постулируют важную роль сложности пения и в территориальном поведении самцов (Byers, Kroodsma, 2009). При этом 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 пения на филогенетическое древо певчих 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 в ней.

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

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 единый 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 певчих 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 видového 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.

Структура и объем диссертации. Текст диссертации изложен в рукописи объемом 337 страниц и включает: введение, 9 глав, заключение, выводы, список литературы и приложение. Работа иллюстрирована 150 рисунками и содержит 6 таблиц. В списке литературы 443 источника, в том числе 370 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** обосновывается актуальность темы, формулируются цели и задачи.

ЧАСТЬ I. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ И ПОДХОДЫ К ЕЁ ИЗУЧЕНИЮ

Глава 1. ВВЕДЕНИЕ В ПРОБЛЕМУ

В главе обобщены литературные данные по происхождению певчих воробьиных птиц, структуре и организации их пения и его коммуникативном значении, а также рассмотрены основные гипотезы эволюции пения.

1.1. Происхождение, систематика и филогения певчих воробьиных птиц

Предполагается, что отряд Воробьинообразные произошел на суперконтиненте Гондвана, там же проходили первые этапы диверсификации, приведшие к появлению трех подотрядов: Новозеландские крапивники (*Acanthisitti*), Кричащие воробьиные (*Tyranni*) и Певчие воробьиные (*Passeri*). В пределах последнего подотряда выделяют 7 эволюционных линий: (1) Птицы-лиры (*Menuridae*) и кустарниковые птицы (*Atrichornithidae*), (2) Ложнопещухи (*Climacteridae*) и шалашники (*Ptilonorhynchidae*), (3) Медососоподобные птицы (надсемейство *Meliphagoidea*), (4) Перепелиные дрозды (*Orthonychidae*), (5) Австралийские тимелии (*Pomatostomidae*), (6) Враноподобные птицы (core *Corvoidea*) и (7) самая молодые и разнообразные *Passerida*. По современным данным, происхождение *Passeri* связано с Австралией (Ericson et al., 2003; Barker et al., 2004; Barker, 2011; Jønsson, Fjeldså, 2006; Hackett et al., 2008). Именно здесь за редкими исключениями локализованы ареалы птиц из первых пяти линий («базальные группы»). Враноподобные птицы, помимо Австралии, разнообразны также в Африке, Южной Азии и Индонезии. А основные этапы радиации самых молодых *Passerida* проходили в Северном полушарии.

1.2. Структура и организация пения певчих воробьиных птиц

«Поток» пения птиц делится на отдельные звуки. В репертуаре каждой особи имеется конечное количество типов звуков. Многие типы звуков всегда встречаются вместе и в определенной последовательности. Для обозначения таких комбинаций я ввел термин «единица репертуара». *Единица репертуара* (ЕР) – это единица рекомбинации при пении. ЕР могут быть очень разными у разных видов – от отдельных звуков до сложных песен из многих звуков. Размеры индивидуальных репертуаров типов ЕР также широко варьируют от вида к виду – от одной до нескольких сотен. Разные типы ЕР чередуются при пении по определенным правилам. Самые простые описываются характером вариативности. При периодической вариативности птица чередует

монотонные серии (АААББББВВ...), а при непрерывной вариативности – каждый раз меняет напев (АБВГД...). Более сложные правила описываются линейным и комбинаторным синтаксисами (Иваницкий, 2015). В первом случае очередность исполнения вокальных компонентов строго фиксирована. А при комбинаторном синтаксисе выделяются один или несколько кластеров взаимно-ассоциированных типов ER, но внутри кластера возможны изменения порядка их исполнения.

1.3. Гипотезы эволюции пения/песен певчих воробьиных птиц

Известно, что вокализация (песня в том числе) эволюционирует быстрее, чем многие другие группы признаков (Панов, 1978), кроме молекулярно-генетических. Идеи по поводу эволюции пения распадаются на три группы.

Частотно-временные параметры песен: адаптация к среде обитания. Звук, распространяясь в воздушной среде, постепенно затухает в зависимости, в том числе, от его частотно-временных характеристик. Согласно гипотезе «акустической адаптации» (Morton, 1975), параметры звуков должны соответствовать среде обитания вида. В ряде случаев это выполняется (Badyaev, Leaf, 1997; Sorjonen, 1986; Boncoraglio, Saino, 2007; Medina, Francis, 2012).

Сходство–несходство: свой и чужой. Конспецифики должны правильно идентифицировать певца и отличить его от других видов. Поэтому видовые особенности пения могут зависеть от присутствия или отсутствия видов со схожим пением (Seddon, 2005; Doutrelant, Lambrechts, 2001; Espmark, 1999).

Эволюции сложности и половой отбор. Две рассмотренные выше группы гипотез не объясняют чрезвычайную сложность пения у ряда видов. Появление в эволюции сложного пение обычно объясняют действием полового отбора – чем сложнее пение самца, тем более привлекателен он для самок. Но роль полового отбора в эволюции пения подтверждается не всегда (Read, Weary, 1992), поэтому гипотеза ставится под сомнение (Garamszegi, Møller, 2004; Byers, Kroodsma, 2009; Cardoso, Hu, 2011).

1.4. Модификации пения в территориальных взаимодействиях самцов

Песня воробьиных птиц – многофункциональный сигнал. Он используется не только при саморекламиривании (т.е. спонтанном пении в отсутствие конспецификов поблизости), но и во время непосредственных взаимодействий между птицами – территориальных конфликтов самцов (эта наиболее изученная ситуация рассмотрена ниже) и ухаживания самца за самкой. В этом случае кратковременные изменения пения могут указывать на мотивацию особи и/или быть ситуационно-специфичными.

Способы такой модификации пения у певчих птиц многообразны. Сюда относится увеличение/уменьшение разнообразия пения (количества типов EP), частоты пения и частоты смены напева. Описаны и более специфические поведенческие паттерны: перекрывание песен (song overlapping), копирование песен (song type matching), использование специальных «агрессивных» типов песен и появление тихих песен (Todt, Naguib, 2000; Catchpole, Slater, 2008; Searcy, Beecher, 2009; Reichard, Anderson, 2015; King, McGregor, 2016). А вот коммуникативная роль особенностей организации пения (т.е. правил чередования EP при пении) пока изучена недостаточно – этому посвящено лишь несколько работ (Weiss et al., 2014; Ораев et al., 2019).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Объем данных и источники материала, полевые исследования

Для изучения разнообразия структуры и организации пения и его эволюции было проанализировано 198 фонограмм от разных особей, относящихся к 80 видам из 20 семейств. Для каждого вида изучено 1–6 записей, медиана 3. Общая длительность фонограмм – около 17.5 часов. Они содержали 7785 песен и 40812 единиц репертуара (EP). Основная часть материала собрана автором в 2006–2018 гг. в России (Рязанская, Ростовская, Владимирская и Амурская области), Казахстане, Китае, Индии и Австралии:

это 123 записи 51 вида. Прочие записи взяты в основном из фонотеки Зоологического музея МГУ и с сайта xeno-canto.org.

В экспериментальной части исследования изучалась реакция модельных видов птиц на запись типичного видового пения. Объектами были 7 видов пеночек: большеклювая *P. magnirostris* ($n=10$ самцов), Рикетта *P. ricketti* ($n=9$), Клаудии *P. claudiae* ($n=14$), голосистая *P. schwarzi* ($n=19$), бурая *P. fuscatus* ($n=15$), светлоголовая *P. coronatus* ($n=16$) и бледноногая *P. tenellipes* ($n=8$). Материал собран в Китае (2016 г.) и Амурской области (2017–2018 гг.). Кроме того, проанализированы результаты экспериментов, проведенных А.С. Рубцовым с двумя видами овсянок (обыкновенной *Emberiza citrinella* и белшапочной *E. leucosephalos*) и их фенотипическими гибридами (всего $n=23$ особи) в республике Алтай (2017–2018 гг.).

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. Контрольные записи имели усредненные для пения соответствующего вида параметры, а песни для них подбирались из репертуаров 3–5 разных самцов. Каждый эксперимент состоял из трех этапов, каждый по 5–8 мин (у разных видов): запись пения *до* эксперимента, *во время* и *после* трансляции контрольной записи через динамик (колонку). *Во время* трансляции наблюдатель фиксировал количество перелетов самца длиной более 1 м 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.

2.3–2.5. Описание структуры и организация пения воробьиных птиц: использованные параметры

На первом этапе для каждой фонограммы составлялся каталог типов ЕР. Далее, каждый тип ЕР был обозначен цифрой, а пение представлено в виде

последовательности цифр. По этой последовательности в программе Past3 строили матрицы наблюдаемых переходов и переходных вероятностей.

Измеренные/рассчитанные для каждой записи параметры таковы:

- 1) *Общая длительность фонограммы, с.*
- 2) *Количество песен на фонограмме.*
- 3) *Количество единиц репертуара (EP) на фонограмме.*
- 4) *Медианная длительность песни, с.*
- 5) *Медианная длительность паузы между песнями, с.*
- 6) *Частота пения: песен / минуту.*
- 7) *Медианное количество EP в песне.*
- 8) *Медианная длительность EP, с.*
- 9) *Медианное количество звуков в песне.*
- 10) *Медианное количество типов звуков в песне.*
- 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* $S_{LIN} = \text{наблюдаемый размер репертуара} / \text{кол-во типов переходов между EP разных типов}$. S_{LIN} описывает количество наблюдаемых переходов между EP разных типов. Так, в линейной последовательности за каждым данным типом EP следует лишь один другой тип: поэтому $S_{LIN}=1$. Если типов переходов больше, S_{LIN} сокращается, стремясь к нулю.
- 17) *Индекс постоянства* $S_{CONS} = \sum \text{наиболее частых переходов (для каждого типа EP)} / \sum \text{всех переходов}$. S_{CONS} изменяется в пределах $0 < S_{CONS} \leq 1$ и показывает, как часто выполняется самый распространенный паттерн чередования.

- 18) *Относительная энтропия первого порядка* $RE_1 = E_1/E_0$; $E_0 = -\sum \frac{1}{K} \log_2 \left(\frac{1}{K}\right)$, где K – размер репертуара (типов EP) и $E_1 = -\sum P_i \log_2 P_i$, где P_i – наблюдаемая вероятность каждого типа перехода между EP. E_0 (энтропия нулевого порядка) описывает гипотетическую последовательность, где все переходы равновероятны. E_1 (энтропия первого порядка) описывает наблюдаемые переходы. Таким образом, RE_1 можно использовать как показатель “свободы выбора” самцом каждой следующей EP.
- 19) *Индекс Симпсона* в форме $(1-D)$, рассчитываемый в программе Past3, указывает на вероятность того, что две произвольно взятых EP будут разными. Эта величина варьирует от 0 до 1: чем она выше, тем более выровнена (т.е. одинакова) частота встречаемости EP разных типов.
- 20) *Медианное разнообразие типов EP в 10-ти последовательных EP*. Для расчета всю последовательность цифр (EP) песенного цикла делили на отрезки по 10 EP в каждом и подсчитывали в них количество типов EP.
- 21) *Индекс модулярности Q* изменяется от 0 до 1 и показывает силу связи между EP внутри кластера, по сравнению со связями EP из разных автоматически выделенных кластеров.

2.6. Статистический анализ

Статистическая обработка и построение всех графиков выполнено в среде программирования R 3.3.2 и более поздних версиях.

Для изучения изменений пения пеночек и овсянок в экспериментах попарно были сравнены фонограммы *до* трансляции с записями *во время* и *после*, отдельно по каждому из названных выше параметров, кроме индекса модулярности. Были использованы обобщенные наименьшие квадратичные регрессии (GLS: Generalized least square regression) в пакете ‘nlme’ в среде R и обобщенные линейные модели со смешанными эффектами (GLMM: Generalized linear mixed models, пакет ‘lme4’ в среде R).

Для изучения эволюции пения я анализировал распределение значений всех изученных параметров по филогенетическому дереву. В настоящее время имеется весьма полная онлайн-база по филогении птиц, построенная на основе молекулярных маркеров и калиброванная по палеонтологическим данным – birdtree.org (Rubolini et al., 2015). Ресурс, в частности, позволяет создавать и скачивать филогении любого заданного набора видов (Jetz et al., 2012, Suppl.). Дальнейший анализ был выполнен с помощью пакета ‘phytools’ в среде R. Прежде всего, для каждого параметра был рассчитан показатель филогенетического сигнала – лямбда Пэйджэла (Pagel’s λ), которая описывает филогенетическую «стабильность» признака. Далее, для избранных параметров было реконструировано гипотетическое предковое состояние.

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.

3.1. Птицы-лиры (сем. Menuridae)

Семейство включает два вида одного рода – большая птица-лира *Menura novaehollandiae* и малая *M. alberti*. Птицы-лиры территориальны, система спаривания – промискуитет. В пределах своего участка каждый самец имеет несколько токовищ – очищенных от лесной подстилки участков диаметром около метра, где в основном и токует. Иногда петь могут и самки (Dalziell, Welbergen, 2016). Для больших птиц-лир характерна слитная манера пения – птица может вокализировать непрерывно от нескольких до 40 и более минут. В этом «потоке» звуков выделяют два типа вокализаций (EP) – территориальная песня (1 тип) и заимствованные звуки или слоги из

нескольких звуков, до 90 типов у одной особи (Powys, 1995; Zann, Dunstan, 2008). Я проанализировал запись одного самца большой птицы-лиры, в которой выявил 55 типов звуков/слогов (EP), в том числе – стереотипную территориальную песню (EP). Преобладала непрерывная вариативность. Разные типы группировались в кластеры взаимно-ассоциированных EP.

3.2. Кустарниковые птицы (сем. *Atrichornithidae*)

Кустарниковые птицы (два австралийских вида из рода *Atrichornis*) – ближайšie родственники птиц-лир. Но пение их имеет мало общего. Репертуар составляют 4–7 (крикливая кустарниковая птица *A. clamosus*) или 1–2 (рыжая кустарниковая птица *A. rufescens*) типа (-ов) дискретных песен (EP) длительностью 2–4 с. Разные типы чередуются случайно, вариативность у первого вида непрерывная, а у второго – периодическая.

3.3. Ложнопищухи (сем. *Climacteridae*)

Семейство включает всего 7 видов – два объединены в род *Cormobates* (по одному в Австралии и на Новой Гвинее), а остальные пять относятся к *Climacteris* (Австралия). Ложнопищух помещают близ основания дерева певчих воробьиных птиц, сразу после птиц-лир, кустарниковых птиц и шалашников (сем. *Ptilonorhynchidae*), сближая с последними (del Hoyo, Collar, 2016). По внешнему виду ложнопищухи напоминают «наших» пищух *Certhia*, но более громоздки и в два–три раза крупнее. Пищу чаще собирают на стволах и ветвях деревьев (Lindenmayer et al., 2007). Оседлы.

Белогорлая ложнопищуха *Cormobates leucophaea* живет парами (Noske, 1991). Самым обычным звуковым сигналом как самцов, так и самок этого вида является громкая и звонкая «территориальная» трель длительностью до 5 с: с её помощью птицы поддерживают контакт с партнёром и, вероятно, с соседями. В одном случае мне удалось зафиксировать более разнообразное пение: птица (самец) пропела 30 «трелевых» песен 6 разных типов (EP). По

литературным данным, индивидуальные репертуары этого вида включают до 5–8 типов песен (Keast, 1993).

3.4. Малюры (сем. Maluridae)

Семейство включает 28 видов (6 родов), населяющих Австралию и Новую Гвинею. Это небольшие птички с длинным хвостом, который у них обычно задран вверх. Держатся на земле и в приземном ярусе растительности. Данные по вокализации, как оригинальные, так и литературные, имеются только для *Malurus*. Многие виды этого рода живут коммунальными группами (Buchanan, Cockburn, 2013): на территории, помимо размножающейся пары, присутствуют помощники. Поют как самцы, так и самки и помощники: известно дуэтное и хоровое пение, но вокальные партии разных птиц в этих случаях мало-согласованы. Песня прекрасного расписного малюра *M. cyaneus* длится 2–3 с и на слух воспринимается как очень быстрая трель. Плотность упаковки звуков высока – до 12–14 в секунду. Песня состоит из нескольких слогов, каждый из которых повторяется несколько раз подряд и включает несколько (1–4) коротких звуков. В репертуаре трёх изученных самцов было 4–7 типов песен, или EP (рис. 1). Чередование песен случайно – данный тип песни (EP) не влиял на выбор следующего за ним. Характер вариативности варьировал.

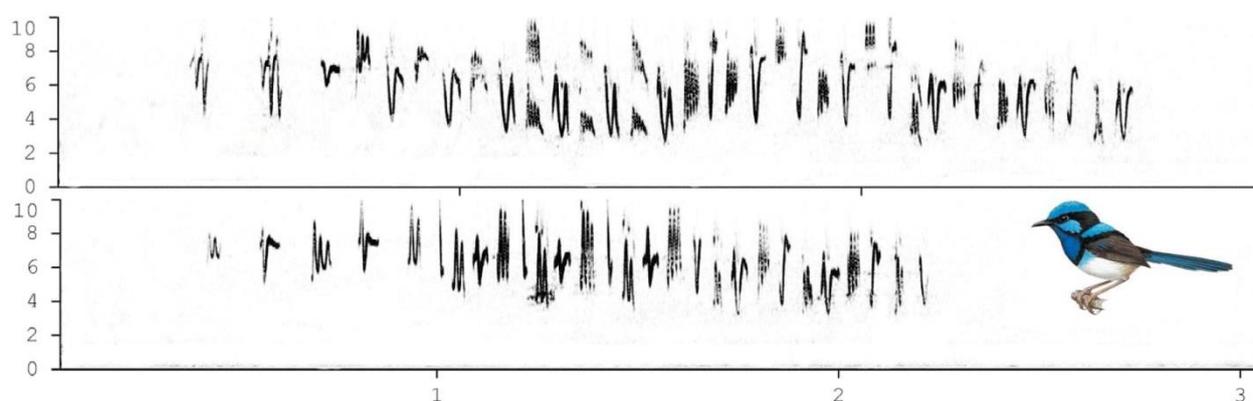


Рис. 1. Два типа песни (EP) из репертуара одного самца прекрасного расписного малюра. По оси X – время (с), по оси Y – частота (кГц). По фонограмме автора из Австралии.

3.5. Щетинкоклювки (сем. *Dasyornithidae*)

Щетинкоклювки представлены 3-мя австралийскими видами *Dasyornis*. По литературным данным, пара рыжеголовых щетинкоклювок (*D. broadbenti*) часто поет антифональным дуэтом: начинает самец, а самка заканчивает. Индивидуальные репертуары самцов насчитывают 29–32 типа дискретных песен, а у самок только 12–14 типов (Rogers, 2004; Rogers, Paton, 2005).

3.6. Медососы (сем. *Meliphagidae*)

Медососы очень разнообразны как по количеству видов, так и по своим морфологическим особенностям и экологии (Driskel, Christidis, 2004). У многих из них, в том числе крупных, нектар занимает важное место в рационе. Встречаются в основном в Австралии и на Новой Гвинее.

Единица репертуара (EP) медовок *Phylidonyris* – слог в среднем из 3 разных звуков. В одной песне длительностью 0.5–1 с может быть от 1 до 4 EP. Индивидуальные репертуары золотокрылой медовки *Ph. pyrrhopterus* включают 4–8 типов EP, а белощекой медовки *Ph. niger* – только 1–2 типа.

Пение филемонов *Philemon* устроено ещё проще. Так, каждый самец крикливого филемона *Ph. corniculatus* обладает лишь одним типом песни (EP) из 3–4 разных звуков. Аналогично устроено пение настоящих медососов *Lichenostomus* s.l. В репертуаре каждого самца имеется лишь один тип песни длительностью около 1 с – таковы медососы оливковогорлый *Ptylotula fusca* и желтолицый *Caligavia chrysops*. Характерной особенностью филемонов и настоящих медососов являются «сдвоенные» или «строенные» песни: в этом случае 2–3 последовательные одинаковые песни исполняются «встык», без выраженной паузы между ними.

Пение серёжчатых медососов *Anthochaera* на слух кажется «грубым», так как состоит из звуков с шумовым спектром заполнения. У серёжчатых медососов краснолопастного *A. carunculata* и малого *A. chrysoptera* выделяются отдельные песни, каждая из нескольких (до 4) слогов 1 или 2 типов. Репертуар составляют максимум 2 типа слога (EP).

3.7. Пардалоты (сем. Pardalotidae)

В семейство входят 4 австралийских вида *Pardalotus*. Это насекомоядные птицы, конвергентно сходные с цветоедами (Dicaeidae). Жизнь пардалотов связана с кронами эвкалиптов, где они кормятся и гнездятся. У каждого самца леопардового пардалота *P. punctatus* имеется единственный тип песни (EP) – короткая (0.5 с) секвенция из 4 звуков.

3.8. Перепелиные дрозды (сем. Orthonychidae)

Сюда относится три вида *Orthonyx* из Австралии и Новой Гвинеи. Черноголовые чаучиллы *O. spaldingii* живут коммунальными группами из 2–6 (чаще – 4) взрослых птиц обоих полов. Поют все: известно хоровое и дуэтное пение, но без согласованности партий разных птиц. Каждая особь имеет лишь один тип слога (EP). Песня довольно длинная (до 5 с) и состоит из нескольких слогов. Длительность песни может варьировать в широких пределах за счет изменения числа повторений слогов в её составе.

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). В отличие от представителей базальных групп, большинство австралазийских по происхождению Corvoidea разнообразны и за пределами своей исконной родины – в Индонезии и Южной Азии.

4.1. Иволги (сем. Oriolidae)

К иволгам сейчас относят три подсемейства с одним родом в каждом: новогвинейские питоху Pitohuinae (4 вида), фиговые иволги Specotherinae (3 вида) из Австралии и Малых Зондских островов, и собственно иволги Oriolinae (31 вид). Последние распространены по всему Старому Свету, но больше всего видов в Южной Азии и Индонезии. В пении каждого самца обыкновенной

иволги *Oriolus oriolus* я выделил типы песен (EP) – 5–8 у одной особи. Песня имеет «флейтовое» звучание, длится около 1 с и содержит 3–5 тоновых звуков. У одного самца из трёх изученных 7 типов песен репертуара группировались в два кластера (рис. 2). Это комбинаторный синтаксис: разные кластеры закономерно чередуются, но порядок исполнения песен внутри кластера варьирует.

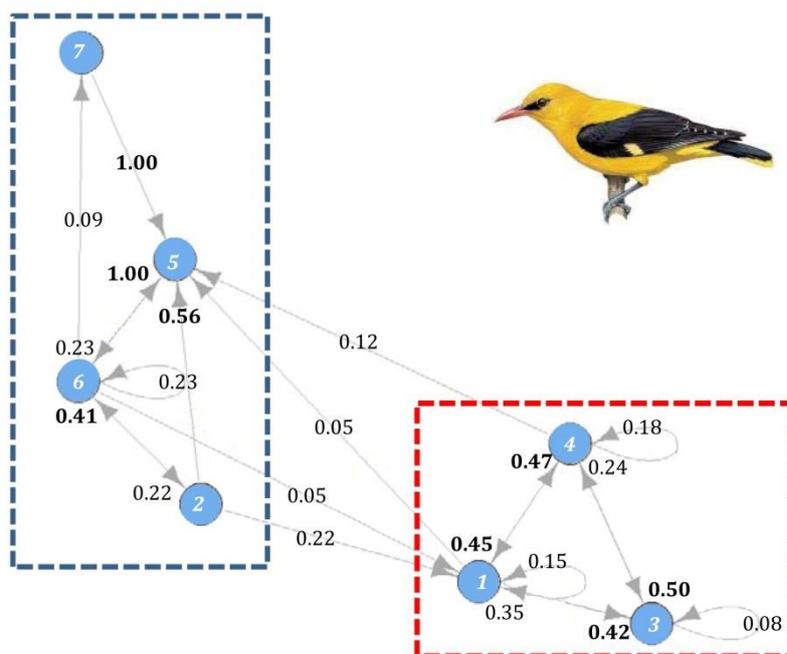


Рис. 2. Комбинаторный синтаксис: организация пения самца обыкновенной иволги (составлено по фонограмме с сайта xeno-canto.org). Показаны наблюдаемые переходы (стрелки) и их частоты между песнями (EP) разных типов (цифры в кружках). Наиболее частые переходные вероятности выделены жирным шрифтом. Два кластера песен отмечены рамками.

4.2. Свистуны (сем. Pachycephalidae)

Групп получила название за пение: у многих оно громкое и «сочное» за счёт использования удлинённых тоновых звуков. Больше всего видов живёт в горных лесах Новой Гвинеи, вторичный центр разнообразия – Австралия (Jønsson et al., 2010). Среди свистунов *Pachycephala* много островных форм.

Пение сероголового сорокопутового дрозда *Colluricincla harmonica* дискретное и делится на отдельные типы песен из 3–6 тоновых звуков. Индивидуальные репертуары насчитывают 1–5 типов песен (EP), по литературным данным – до 7–9 типов (Keast, 1993). У этого моногамного

территориального и часто оседлого вида поют и самцы, и самки. Характерна совместная (дуэтная) вокализация членов пары, когда партнеры исполняют песни по очереди. Похожая структура пения, в том числе дуэты, описана и для свистунов (White, 1987; Brown, Brown, 1994; McDonald, 2001).

4.3. Птицы-бичи (сем. *Psophodidae*)

Группа включает 2 рода – обитающий в горах Новой Гвинеи монотипический *Androphobus* и австралийский *Psophodes* (4 вида). Восточная птица-бич *Psophodes olivaceus* – наземная территориальная птица, предпочитающая заросли густых кустарников или густой лесной подлесок. Песня самца примечательна. Она состоит из двух компонентов – протяжного (1.5–2 сек) свиста, за которым следует короткий громкий звук, напоминающий резкий удар бича. За него птица и получила своё название. В репертуаре самца до 4 типов песен, по литературным данным – в среднем 8.2 типа (Rogers, 2005). Характерны четко-согласованные дуэты партнеров: самка добавляет к песне самца два широкополосных тоновых звука.

4.4. Флейтисты и ласточковые сорокопуть (сем. *Artamidae*)

По современным представлениям, группа включают три небольших подсемейства. Все они обитают преимущественно или исключительно в Австралии: артамусы (*Artaminae*), пелтопсы (*Peltopsinae*) и флейтисты (*Cracticinae*). Я рассматриваю только флейтистов. Они названы так за «флейтовую» песню многих видов. Самцы пестрого *Strepera graculina* и серого *S. versicolor* курравонгов имеют в репертуаре только один простой тип песни из 2–7 звуков (длительность песни около 1 с). А у самцов черной птицы-мясника *Melloria quoyi* – до 4 дискретных типов песен. Они чередуются случайно, по принципу непрерывной вариативности. Аналогично устроено пение сероспинной птиц-мясника *Cracticus torquatus* (до 5 типов песен у одного самца). У последнего вида я фиксировал также дуэты: начинает самец, а самка в унисон ему подпевает.

4.5. Веерохвостки (сем. Rhipiduridae)

Центральный род семейства – веерохвостки *Rhipidura* – объединяет около 62 видов характерного облика. Заметен довольно длинный закругленный или ступенчатый хвост, который птицы часто приподнимают и расправляют. При движении веерохвостки обычно потрясывают хвостом, а крылья держат приспущенными – так, что концы их находятся ниже хвоста. Распространены от Азии до Австралии, но больше всего их на Новой Гвинее.

По оригинальным материалам я изучил вокализацию двух видов (веерохвостки черно-белая *R. leucophrys* и серая *R. albiscapa*), а по записям из интернет-коллекций – еще четырёх: жемчужногрудой *R. perlata*, белогрудой *R. leucothorax*, пестрогрудой *R. threnothorax* и серогрудой *R. rufidorsa*. В индивидуальных репертуарах самцов всех видов имеется 1 или несколько (максимально до 6) типов коротких (1–1.5 с) дискретных песен из 3–10 тоновых звуков. Исключение – серая веерохвостка, каждая песня которой может включать до 30 звуков, в том числе с шумовых спектром заполнения. Вариативность непрерывная.

4.6. Дронго (сем. Dicruridae)

Дронго (26 видов рода *Dicrurus*) – чёрные птицы среднего размера. Это охотники за воздушными насекомыми, выслеживающие их с присады. Максимальное число видов живет в Южной и Юго-восточной Азии.

Единица репертуара (ЕР) черного дронго *D. macrocercus* – слог из 1–3 звуков. В репертуаре – до 15 типов ЕР. При пении они группируются в четкие кластеры, порядок исполнения ЕР внутри которых варьирует (комбинаторный синтаксис). В пении выделяются дискретные песни (длительностью 1–3 с), каждая из которых включают ЕР только одного кластера. Поэтому можно выделить классы песен (2–4 у одного самца), изменчивые внутри себя и чередующиеся по принципу периодической вариативности.

Структура репертуара близкородственного вида – серого дронго *D. leucorhaeus* – похожа. Здесь также выделяются слоги (ЕР), 13 и 21 тип у двух

изученных самцов. Но характерна непрерывная манера пения: дискретные песни не выделяются. А чередование EP разных типов скорее случайное.

Рекламная вокализация бронзового дронго *D. aeneus* обнаруживает много сходств с двумя вышеописанными видами, но индивидуальные репертуары слогов (EP) меньше – 4 и 9 типов у двух самцов. Манера пения – промежуточная между слитной и дискретной, а EP разных типов чередуются скорее случайно, но по принципу непрерывной вариативности.

У райского дронго *D. paradiseus*, в отличие от других видов, выделяются типы песен (EP), 2–4 у каждого самца. Манера пения дискретная, но иногда в одной песне объединяются 2 разных типа EP. Вариативность периодическая.

4.7. Сорокопуть (сем. *Laniidae*)

Сорокопуть имеют африканское происхождение, вторичный центр разнообразия – Азия. Это активные охотники; многие накалывают добычу на ветку или заклинивают в развилке – для удобства разделки или про запас.

В центральном роде *Lanius* выделяется компактная группа голарктических серых сорокопутов (Панов, 2008). Для сорокопутов серого *L. excubitor* и клинохвостого *L. sphenocercus* характерны короткие (0.15–0.40 с) песни (EP) из 1–5 звуков. В репертуаре самца – не менее 2 типов песен (EP), чередующихся при пении по принципу периодической вариативности.

Пение длиннохвостого сорокопута *L. schach* намного сложнее и включает два чередующихся типа вокализаций: серии позывок и эпизоды пения, те и другие до 200–300 с. Репертуар одного самца включал 13 типов позывок (EP) и 143 типа песенных слогов (EP). Песенные слоги объединялись в композиции: всего 11 типов. Слоги одной композиции взаимно-ассоциированы (комбинаторный синтаксис): приступая к очередной композиции, самец исполняет только относящиеся к ней слоги. Разные композиции чередуются скорее случайно, но некоторые типы определяют следующий далее тип. Так, одну «супер-композицию» из 3 последовательных композиций самец повторил 4 раза в разных эпизодах пения (Опаев, 2019).

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

Большинство певчих птиц относятся к Passerida. Центры разнообразия разных групп Passerida находятся в Южной Азии, Африке и Северной Америке. Большинство Passerida относят к 1 из 4 подсемейств: Muscivoraidea, Passeroidea, Certhioidea и Sylvioidea. Именно среди Sylvioidea особенно часты роды со многими близкими видами, что говорит об интенсивной диверсификации, и, вероятно, эволюционной молодости надсемейства.

5.1. Камышевки (сем. Acrocephalidae)

Распространены в Восточном полушарии, особенно широк ареал камышевок *Acrocephalus* (37 видов) и, в частности, представителей комплекса «дроздовидная камышевка». Сюда относятся камышевки дроздовидная *A. arundinaceus* (Европа), восточная *A. orientalis* (Северная Азия), туркестанская *A. stentoreus* (Южная Азия) и австралийская *A. australis* (Индонезия и Австралия). К ним примыкают несколько видов с островов Тихого океана. «Дроздовидные камышевки» – обитатели тростниковых и рогозовых зарослей. Самцы много и громко поют. Манера – дискретная, но типы песен отсутствуют. Единица репертуара (ЕР) – слог из 1–5 звуков, в каждой песне несколько ЕР. Индивидуальные репертуары самцов австралийской камышевки включают 98–102 типов ЕР, восточной 67–88, туркестанской 5–18, а дроздовидной – 40–48. Упорядоченность в следовании ЕР разных типов различна. У австралийской камышевки можно выделить отдельные классы песен, хотя и не строго-стереотипные. Дроздовидная и туркестанская скорее импровизируют, объединяя те или иные слоги в песню. Восточная камышевка занимает промежуточное положение (Опаев, 2010).

5.2. Сверчки (сем. Locustellidae)

В основном в Индонезии, Австралазии и на Филиппинах локализованы ареалы нескольких мелких базальных родов семейства. Но широкая

диверсификация имела место в Евразии (*Locustella*) и Африке (*Bradypterus*). В работе я рассмотрел вокализацию четырёх палеарктических видов сверчков *Locustella*. Это скрытные птицы кустарниковых и тростниковых зарослей.

Пение таежного *L. fasciolata* и певчего *L. certhiola* сверчков распадается на дискретные типы песен около 2 с каждый. В репертуаре самцов до 3–4 типов, чередующихся при пении по принципу периодической вариативности. Структура песен различна: у таежного сверчка это последовательность из 12–17 тоновых звуков, а каждая песня певчего состоит из 3–4 разных трелей.

Пение сверчков пятнистого *L. lanceolata* и соловьиного *L. luscinioides* совсем иное: это «бесконечная» последовательность («стрекотание») коротких слогов (EP) из двух коротких звуковых импульсов каждый.

5.3. Бюльбюли (сем. *Cuculidae*)

Бюльбюли (158 видов) – птицы тропиков и субтропиков. Обитают в Азии и Индонезии (здесь живет примерно половина видов) и в Африке. Доминирующая социальная система – территориальная моногамия.

К «горным бюльбюлям» относятся представители 8–9 родов, ранее объединявшихся в один. Многие, хотя и не все, – обитатели горных лесов. Пение трех изученных видов «горных бюльбюлей» имеет определённые сходства. Все склонны к непрерывной манере пения и непрерывной вариативности, но EP могут быть как сложными и длительными, так и простыми. Так, все EP самцов чёрного бюльбюля *Hypsipetes leucocephalus* распадаются на три группы – песни длинные и короткие, и позывки. Длинные песни – конструкций из 3–6 типов звуков, которые многократно повторяются до 1–2 мин. Короткие песни всегда дискретные и также состоят из 3–6 звуков. Позывки состоят из одного звука. Суммарное количество EP всех групп в индивидуальных репертуарах – до 5–6. Чёрные бюльбюли обычно чередуют серии разных вокализаций: к примеру, сначала птица несколько минут издает короткие песни, потом переходит к длинным, а затем к серии позывок. У одного самца рыжеухого бюльбюля *Hemixos flavala* все EP распались на две

группы: позывки из 1–2 звуков (3 типа) и более длительные и разнообразные «песенные» EP из 5–7 звуков (4 типа). А у горного бюльбюля *Ixos mclellandii* типичная песня вообще отсутствует: спонтанная вокализация представляет собой серию отдельных звуков, которые можно считать позывками (EP), 10–11 типов у одного самца. Тем не менее, функционально это аналог обычной песни.

Для вьюркового бюльбюля *Spizixos semitorques* характерна дискретная манера пения. У каждого самца 1–2 типа песен (EP) длительностью 1–1.5 с. Преобладает режим периодической вариативности.

Настоящие бюльбюли *Pycnonotus* распространены в Азии и Африке. В период гнездования соседние пары многих видов селятся поблизости (полуколониально), а участки соседней могут широко перекрываться. Пение всех видов – дискретное. EP – это фразы из 1–8 (чаще >3) коротких тоновых звуков. Бюльбюли краснощёкий *P. jocosus* и китайский *P. sinensis* нередко объединяют 2 или несколько фраз (EP) или их фрагментов в одну песню (рис. 3). А у бурогрудого *P. xanthorrhous* и гималайского *P. leucogenus* бюльбюлей в каждой песне – только одна EP. Индивидуальные репертуары самцов краснощёкого бюльбюля – до 20 типов EP, у других 3-х видов – не более 7. Некоторые виды охотно разнообразят пение одиночными звуками – позывками. Преобладает периодическая вариативность.

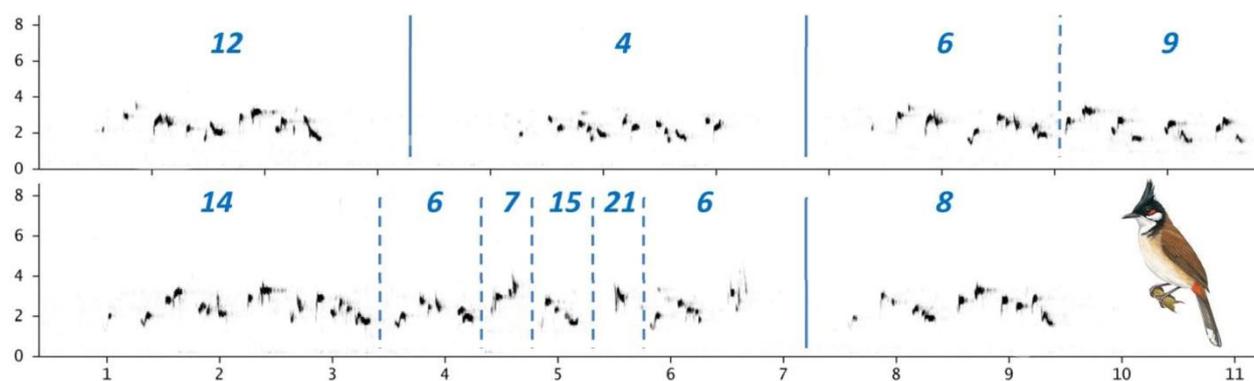


Рис. 3. Два фрагмента пения самца краснощёкого бюльбюля. Сплошные линии разделяют разные песни, пунктирные – разные единицы репертуара (EP: типы пронумерованы) в составе песни. По оси X – время (с), по оси Y – частота (кГц). По фонограмме автора из Индии.

5.4. Пеночки (сем. *Phylloscopidae*)

По современным представлениям, все виды пеночек относятся к единому роду *Phylloscopus* (Alström et al., 2013), который распадается на 8 подродов (Коблик и др., 2017). Центр разнообразия и происхождения группы – Гималаи и Сино-Тибетские горы. В данной работе я рассмотрю пение представителей 5 подродов из 8 – за исключением трещоток *Rhadina*, расписных пеночек *Pycnosphrys* и африканских *Pindalus*.

К подроду *Abrornis* относятся самые мелкие из всех пеночек. Многие виды на гнездовании связаны с хвойными или смешанными лесами. Песня китайской пеночки *P. yunnanensis* – «бесконечная» (непрерывная манера пения). Её единичный компонент (EP) – слог длительностью 0.3–0.4 с из 5–7 коротких тоновых звуков. Одинаковые слоги в строго-выдержанном ритме повторяются много раз кряду: песня может продолжаться от нескольких секунд до 1–2 минут. Структура пения зарнички *P. inornatus* и тусклой зарнички *P. humei* также простая. Индивидуальные репертуары: 2 (зарничка) или 3 (тусклая зарничка) дискретных типа EP, из 1–3 звуков каждый. Среди EP тусклой зарнички есть характерный звук «вжжж», по которому её пение можно легко узнать. Вариативность чаще периодическая.

Номинативный подрод *Phylloscopus* объединяет относительно крупных пеночек без полосок на крыльях. У бурой пеночки *P. fuscatus* есть два режима пения (Forstmeier, Balsby, 2002). При вариабельном V-пении самец оперирует десятками (до 60–70) разных дискретных типов песен, которые группируются в кластеры (комбинаторный синтаксис). А при стереотипном S-пении чередуются песни (EP) всего 1–3 типов. Песни (EP) голосистой пеночки *P. schwarzi* по структуре и на слух схожи с бурой пеночкой. Это трели длительностью около 1 с, построенные повторением слога из 1–3 звуков. Организация пения большинства самцов соответствует линейному синтаксису (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019): после каждого данного типа песни (18–43 у одной особи) следует другой строго-определенный тип (рис. 4).

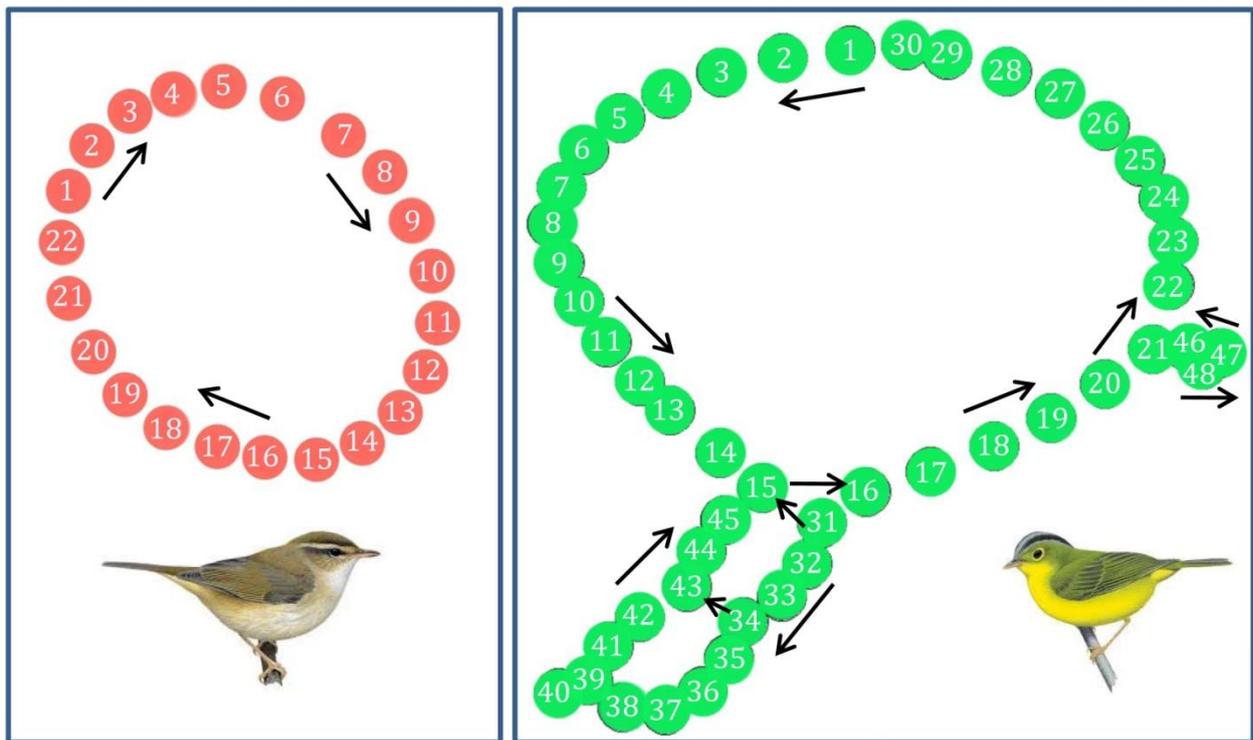


Рис. 4. Линейный синтаксис: схема наблюдаемых переходов (показаны стрелками) между песнями (EP) разных типов (обозначены номерами) у самца голосистой пеночки (слева) и самца очковой пеночки Мартенса. Составлено по фонограммам автора из Амурской области (слева) и Китая.

К очковым пеночкам *Seicercus* относится комплекс *P. burkii* s.l. и ещё 2 близких вида. Комплекс *P. burkii* s.l. – яркий пример криптических видов, почти не различимых внешне, но отличающихся пением и структурой ДНК. Из 6 видов комплекса, 2 живут в Гималаях, а 4 – в горах Китая, где до 3 видов могут обитать симпатрично, в том числе – в одних биотопах (Martens et al. 2003, 2011; Опаев, Колесникова, 2018). У 4-х изученных видов очковых пеночек выделяются дискретные типы песен (EP): у сероголовой *P. tephrocephalus* – 18–36 типов, Мартенса *P. omeiensis* 24–48, Бианки *P. valentini* 12–43, а у одного самца пеночки Уистлера *P. whistleri* – 28 типов. Каждая песня длится около 1 с и имеет трелевую структуру. Организация пения очковых пеночек Бианки и Уистлера соответствует комбинаторному синтаксису. А вот у 2 других видов выявлена заметная внутривидовая изменчивость по этим особенностям (Ораев, 2016): для одних самцов характерен синтаксис комбинаторный, а для других – линейный (рис. 4).

Бледноногая *P. coronatus* и иджимская *P. ijimae* пеночки – сестринские виды, пока не отнесенные к какому-либо подроду. Манера пения – дискретная, каждая песня длится около 1–1.5 с. Самцы бледноногой пеночки, как и бурой, имеют 2 режима пения. S-пение – повторение одного типа песни (EP), а индивидуальные репертуары V-песен заметно больше – 6–18 типов, чередующихся при пении в основном случайно. На одной фонограмме иджимской пеночки отмечены идентичные трелевые песни.

Ширококлювые, или зеленые пеночки *Acanthopneuste* – довольно крупные, с зеленоватой окраской верха. Песня (EP) бледноногой пеночки *P. tenellipes* – гомотипическая серия (трель) коротких слогов из 1–2 звуков каждый. Манера – дискретная, каждая песня продолжается 1.5–2 с. У этого вида я также выявил два режима пения. В первом случае (S-пение) самец повторяет единственный тип песни, а во втором (V-пение) чередует песни 4–8 разных типов. Песня большеклювой пеночки *Ph. magnirostris* довольно проста. Это конструкция из 5 тоновых звуков общей длительностью 1.5–2 с. Каждый самец имеет в репертуаре 3–8 типов песен (EP).

Восточноазиатские пеночки *Cryptigata* встречаются в основном в Гималаях и горах Западного и Центрального Китая. Пеночки Рикетта *P. ricketti* и чернобровая *P. cantator* – сестринские виды, пение их в общих чертах схоже. Оно дискретное, песня (1–1.5 с) – последовательность из 4–6 тоновых звуков или слогов. Индивидуальные репертуары включают 2–9 типов песен (EP). Два других сестринских вида подрода – пеночки корольковидная *P. reguloides* и Клаудии *P. claudiae* – также поют схоже. Каждый самец имеет в репертуаре несколько дискретных типов песен (EP). Репертуары EP спонтанного пения корольковидной пеночки и пеночки Клаудии из провинции Хунань (центральный Китай) включают не более 5–6 типов. А вот у пенокчек Клаудии из провинции Хебей (северный Китай) репертуар больше – 15–20 типов, группирующихся при пении в несколько кластеров (комбинаторный синтаксис). Таксономическое значение выявленных различий не ясно – пеночка Клаудии считается монотипической.

5.5. Настоящие тимелии (сем. Timaliidae)

Кривоклювые тимелии (*Pomatorhinus*, *Erythrogenys*) – птицы размером со скворца, с удлинённым и загнутым книзу клювом. Я изучил вокализацию 4-х видов кривоклювых тимелий: гималайской *P. schisticeps*, красношейной *P. ruficollis*, большой *E. hypoleucos* и пятнистогрудой *E. gravivox*. Пение всех их – дискретное, сами песни короткие (0.2–0.6 с) и состоят чаще всего из 2–4 тоновых звуков. В индивидуальных репертуарах – до 5 типов песен (EP). Характера периодическая вариативность – число повторений песен одного типа может быть велико. Поэтому на многих изученных фонограммах присутствовал лишь 1 тип EP. У пятнистогрудых кривоклювых тимелий я описал четко-согласованный дуэт двух птиц, вероятно – самца и самки.

Стахирисы *Stachyris* и цианодермы *Cyanoderma* – небольшие тимелии, внешне напоминающие славков *Sylvia*. Песня сероголового стахириса *S. nigriceps* – двухсекундная трель из 7–12 звуков. Песни цианодерм рыжешапочной *C. ruficeps* и золотоголовой *C. chrysaemum* – также трелевые, из 5–10 тоновых звуков общей длительностью 1–1.5 с. Индивидуальные репертуары самцов всех видов включают только 1 тип песни (EP).

Пение 2 видов синициевых бабблеров – желтогрудого *Mixornis gularis* и серолицего *M. kellei* – устроено для тимелий необычно. Весь репертуар – одна короткая (0.08–0.09 с) посылка (EP), широко-частотная у первого вида и узко-частотная – у второго. Само пение – многократное повторение EP, которые группируются в ритмически оформленные серии. Паузы между EP в сериях постоянны. А число EP в серии широко варьирует, от 2 до 103.

5.6. Кустарницы (сем. Leiothrichidae)

К семейству относятся наиболее крупные тимелии, напоминающие дроздов. Небольшие размеры имеют немногие – например, альциппы *Alcippe*, иногда выделяемые в отдельное семейство (Cai et al., 2019).

В индивидуальном репертуаре серощекой альциппы *A. morrisonia* – один тип дискретной песни (EP) длительностью 1–2 с. Песня включает две части –

первая состоит из свистовых звуков, а вторая, более тихая, укомплектована посылками с гармонической структурой спектра (Shieh, 2004; мои данные).

Одна из самых крупных групп в семействе – кустарницы (*Garrulax* и *Trochalopteron*). Центр их разнообразия – леса Гималаев и Сино-Тибетских гор. Пение кустарниц разнообразно. Так, для двух видов очковых кустарниц (*G. canorus*, *G. taevanus*) описано сложное пение. Длительности их песен широко варьируют (1–15 с), песни состоят из слогов (EP), порядок исполнения которых может меняться (Tu, Severinghaus, 2004; мои данные). В репертуарах самцов – до 40–60 типов EP. С другой стороны, у ряда видов типичную песню выделить не удастся – как у белохохлой кустарницы *G. leucolophus* (Chinkangsadarn, Situsuwan, unpubl. thesis; мои данные). Но большинство видов имеют в репертуаре 1 или несколько дискретных типов песен (EP), как кустарницы лесная *G. ocellatus* и желтокрылая *G. elliotii*. Их песня длится 0.5–2 с и состоит из 3–4 удлинённых тоновых звуков. Индивидуальные репертуары включают до 4 типов песен, исполняемых по принципу периодической вариативности. Характерны дуэты, когда самка завершает песню самца 2–3 особыми звуками (Опаев и др., 2017).

Еще один род крупных тимелий – сибии *Heterophasia*. Несмотря на размер, в питании многих из них важен нектар, некоторые виды даже имеют специальные адаптации к его потреблению (Chang et al., 2013). В репертуарах самцов черно-белой сибии *H. desgodinsi* – один тип песни (EP). Это трель длительностью около 2 с из 23–26 тоновых звуков.

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

6.1. Значения изученных параметров пения и корреляции между ними

Ниже я привожу описательные статистики для основных изученных параметров, характеризующих пение типичной («средней») певчей воробьиной птицы. Это медианы (в скобках – 25%-ный и 75%-ный квартили)

средних значений параметров каждого вида. Типичная певчая птица имеет дискретную манеру пения: песни длительностью 1.3 (0.7–1.8) с разделены паузами в 5.3 (3.2–7.7) с. У большинства (но не всех!) изученных видов песня – это то же самое, что единица репертуара (EP): медианное количество типов EP в песне – 1. Т.е. можно выделить дискретные типы (или тип) песен, которые и являются единицами рекомбинации при пении. В моей выборке из 80 видов, только у 11 (14%) песни в норме состояли из более, чем одного типа EP. Дискретная песня типичной воробьиной птицы состоит из 6.7 (3.5–10.4) звуков 3.5 (2.0–4.9) разных типов. Но песни отдельных видов с «бесконечным» пением могут включать до нескольких сотен или даже тысяч однотипных звуков или слогов (EP): таковы некоторые сверчки и китайская пеночка. Количество типов EP у одной особи в моей выборке варьировало от 1 до 155. Но для типичной воробьиной птицы характерен небольшой репертуар: 2.6 (1.0–6.8) типов EP и 8.5 (3.4–29.5) типов звуков.

Интересно, что размер репертуара был связан с рядом характеристик организации пения. Прежде всего, этот параметр положительно коррелировал с частотой смены напева: корреляция Спирмена $R=0.93$, $p<0.001$, $n=77$. Из рис. 5 видно, что обладатели небольших репертуаров (пение типа 2, см. раздел 6.2) могут петь в режиме как периодической (низкие значения частоты смены напева), так и непрерывной вариативности. А для певцов с обширными наборами разных песен (пение типа 1, см. раздел 6.2) характерна непрерывная вариативность. Далее, размер репертуар влиял на степень упорядоченности в чередовании EP. Выявлены достоверные корреляции с относительной энтропией и индексом модулярности: $R= -0.41$ ($p<0.001$, $n=50$) и $R=0.46$ ($p<0.001$, $n=48$). Обладатели небольших репертуаров при пении могут чередовать песни как вполне случайно, так и упорядоченно, демонстрируя комбинаторный либо линейный синтаксис. А для птиц с обширными репертуарами упорядоченность характерна почти неизменно (рис. 5). Таким образом, с увеличением размера репертуара число способов организации пения в целом сокращается.

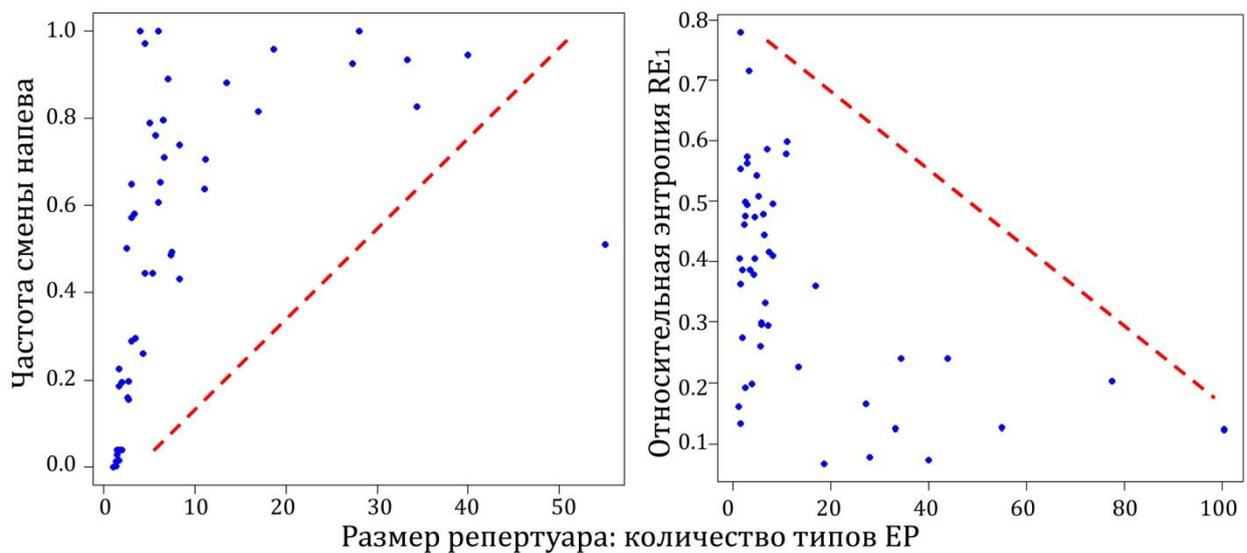


Рис. 5. Взаимосвязи размера репертуара с частотой смены напева и относительной энтропией. Каждая точка соответствует среднему значению параметра для одного вида. Красная линия отграничивает область всех или большинства наблюдаемых значений. При построении рисунков убрана уклоняющаяся точка: самец длиннохвостого сорокопута (размер репертуара EP = 155). Кроме того, на левом рисунке не учтены 3 вида камышевок, для которых частота смены напева не была измерена.

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

В предыдущем разделе я показал, что размер репертуара скоррелирован с параметрами организации пения. Прочие переменные изменяются независимо друг от друга – кроме ожидаемо связанных (например: длительность песни ↔ количество звуков в ней). Чтобы выделить основные типы пения воробьиных птиц, я провел кластерный анализ, используя в нем средние значения 5 параметров каждого из 80 видов: репертуар EP, репертуар звуков, частота смены напева, относительная энтропия и индекс модулярности. Анализ позволил выделить 3 типа пения.

Тип 1 (сложное пение, 17 видов) объединяет виды с обширными репертуарами, чаще – более 10 типов EP у каждой особи. Вариативность – непрерывная, а чередование EP разных типов подчиняется линейному или (чаще) комбинаторному синтаксису. К **типу 2 (пение «средней» сложности,**

29 видов) относятся виды со «средними» объемами репертуаров (чаще всего: 3–10 типов EP). Вариативность может быть как непрерывная, так и периодическая. Характерен комбинаторный (реже – линейный) синтаксис либо отсутствие правил чередования EP разных типов. *Тип 3 (простое пение, 34 вида)* объединяет виды с 1–2 (реже – до 4-х) типами EP. Вариативность чаще периодическая.

6.3. Филогенетический сигнал в параметрах пения

Достоверный филогенетический сигнал (лямбда Пэйджэла) выявлен лишь для некоторых признаков: (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 разнообразие типов EP в 10-ти последовательных. Эти переменные можно считать эволюционно стабильными. Прочие – более лабильны. К ним относятся, в том числе, и параметры сложности пения (размер репертуара, энтропия и др.).

6.4. Эволюция пения и реконструкция предковых состояний признаков

Реконструкция предкового состояния изученных признаков показала, что анцестральное состояние каждого из них соответствует пению типичной воробьиной птицы (см. выше). Т.е. предполагаемое предковое пение было довольно простым (как тип 2 или тип 3, см. выше). Однако, для всех параметров пения выявлена значительная ошибка среднего (широкий 95%-ный интервал) при таких реконструкциях. Т.е. эти данные не бесспорны. Кроме того, реконструкцию предкового состояния нельзя сделать для параметров организации пения (энтропия и др.), т.к. такие переменные можно посчитать лишь для видов, в репертуаре которых более одного типа EP. Поэтому я реконструировал предковое состояние не для конкретного признака, а для типа пения. Оказалось, что с наибольшей вероятностью (60%) общий предок всех Passeri имел простое пение типа 3. Тип 2 мог быть предковым с вероятностью 24%, а тип 1 (сложное пение) – лишь 16%.

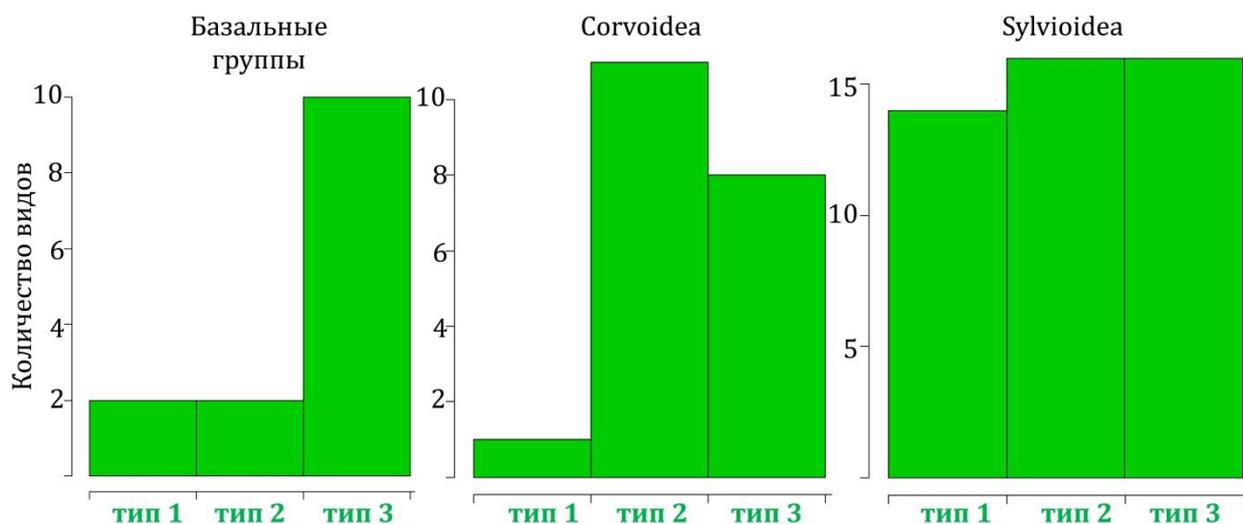


Рис. 6. Количество видов трёх групп певчих птиц (базальных, Corvoidea и Sylvioidea), практикующих тот или другой тип пения.

Выяснилось (рис. 6), что большинству представителей базальных групп свойственно простое пение типа 3. У Corvoidea широко распространенным становится также тип 2. А для Sylvioidea характерны все три типа примерно в равных пропорциях. Таким образом, в эволюции воробьиных птиц, от более древних групп к самым молодым, 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 корректно реконструировать предковое состояние конкретных признаков не удалось.

6.5. Структура и организации пения в зависимости от географической широты

Я проанализировал связь средних значений изученных параметров пения каждого вида с широтой точки, откуда получены его фонограммы. Оказалось, что корреляций фактически нет: т.е. связей с широтой не прослеживается, в отличие от некоторых (но не всех!) работ аналогичной направленности. Другое заключение этого раздела в том, что широта записи значимо не влияла (в качестве «скрытого» фактора) на результаты анализов, представленных в разделах 6.3 и 6.4.

ЧАСТЬ III. КОММУНИКАТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЛОЖНЫХ ПЕСЕННЫХ ЦИКЛОВ

В этой части работы я выясню, как меняется пение разных видов при имитации территориального вторжения – т.е. в экспериментах с трансляцией. Эти изменения могут указывать либо на агрессивную мотивацию самца, либо на нарастание его общей мотивации, ситуативно неспецифичной (гипотеза неспецифической активации поведения: Панов, 1978). Спонтанное пение всех видов (т.е. до эксперимента) описано в главе 5.

Глава 7. ПЕНОЧКИ *PHYLLOSCOPUS*

Самцы **бурой пеночки** при пении иногда издают щелчки – очень короткие шумовые звуки, вставляемые между песнями. Количество щелчков в несколько раз увеличилось *во время* трансляции. А изменений в пении не выявлено. Однако, 8 из 15 самцов *во время* трансляции исполняли отдельные песни тише, чем обычно (Опаев и др., 2019). Тихие песни могут маркировать агрессию (Ballentine et al., 2008; Hof, Hazlett 2010; Templeton et al., 2012).

Пение **голосистой пеночки** до трансляции достоверно не отличалось от пения *во время*. Ситуация изменилась *после*: (1) сократились паузы между песнями, (2) увеличился размер репертуара и (3) организации пения стала менее упорядоченной. Часто самцы, певшие до эксперимента по принципу линейного синтаксиса, *после* трансляции начинали чередовать песни разных типов более свободно (Опаев, Колесникова, 2019).

Самцы **светлоголовой пеночки** имеют два режима пения: V- и S-. До трансляции самцы пели в S-режиме, что характерно для начала периода гнездования. *Во время* все они тотчас переходили в V-режим. А *после* – возвращались к S-режиму, но сначала перемежали S-песни позывками 1–2 типов. Помимо различий в структуре пения, светлоголовые пеночки во время

трансляции также пели интенсивнее: сокращались паузы между песнями. Кроме того, *во время* трансляции отмечены тихие песни (Опаев и др., 2019).

Бледноногая пеночка также имеет 2 режима (V- и S-пение). *До* трансляции опытные самцы пели в S-режиме, а *во время* некоторые из них, наиболее активно перелетавшие вокруг динамика, увеличили разнообразие пения, перейдя в V-режим. Кроме того, самые активные самцы бледноногой пеночки *во время* опыта демонстрировали еще один вариант поведения: они хлопали крыльями при перелетах. В результате получался треск, слышимый, по меньшей мере, за 10 м (Опаев и др., 2019).

Большеклювые пеночки не меняли пение в опыте. Но многие самцы специфически перелетали *во время* трансляции, издавая крыльями характерные трески (Kolesnikova et al., 2019).

У **пеночки Рикетта**, в отличие от всех прочих изученных видов, не зафиксировано никаких изменений в вокализации (Kolesnikova et al., 2019).

У самцов **пеночки Клаудии** репертуары спонтанного пения (*до* трансляции) включали в среднем 5.1 ± 3.6 типов песен. *Во время* трансляции пение стало разнообразнее: репертуары увеличились до 11.1 ± 6.4 типов. Кроме этого, пение *во время* трансляции стало более упорядоченным (более линейным), но этот результат не чёток. *Во время* трансляции самцы пели интенсивнее: сократились паузы между песнями (Опаев et al., 2019). Наконец, у некоторых самцов отмечены тихие песни (Опаев и др., 2019).

Глава 8. ОВСЯНКИ *EMBERIZA*

Обыкновенная и белошапочная овсянки имеют обширную область симпатрии, от Уральских гор до озера Байкал. На всем ее протяжении формируются смешанные гибридные популяции, состав которых варьирует. Фенотипическое разнообразие изученной популяции в республике Алтай может быть сведено к четырем главным фенотипам – «чистые» обыкновенные и белошапочные овсянки, а также фенотипические гибриды двух типов –

белые и желтые. В проведенных экспериментах участвовали самцы всех фенотипов. Пение обоих видов и их гибридов – дискретное. В индивидуальных репертуарах 1–3 (чаще всего – 2) типа песни длительностью 2–3 с. Частота пения падала *во время* экспериментальной трансляции, и начинала восстанавливаться к прежним значениям сразу *после*. *Во время* трансляции все самцы, в дополнение к песням, начинали издавать позывки 1–2 типов. А всего в изученной популяции было выявлено 4 типа позывок. Конкретный самец почти никогда не издавал их все, а предпочтительное использование разных типов позывок зависело от фенотипа самца.

ЧАСТЬ IV. ОБСУЖДЕНИЕ

Глава 9. ОБСУЖДЕНИЕ

9.1. Структура и организация пения певчих воробьиных птиц

Базовое свойство пения певчих птиц – наличие в нем стереотипных акустических блоков (единиц рекомбинации), которые я назвал «единицы репертуара» (ЕР). В качестве ЕР могут выступать отдельные звуки, их короткие сочетания (слоги, фразы) либо целые песни (типы песен). У многих видов певчих птиц разные типы ЕР чередуются при пении не случайно. Основные правила (синтаксис пения) – это (1) периодическая и непрерывная вариативность и (2) линейный и комбинаторный синтаксис. Эти две группы правил связаны между собой, завися также от размера репертуара (раздел 6.1). Я предполагаю, что некоторые проявления неслучайности в пении приводят к максимизации разнообразия акустической продукции в единицу времени (т.е. исполнению большего числа типов ЕР), чем это наблюдалось бы при случайном чередовании разных ЕР. Действительно, медианное количество типов ЕР в 10 последовательных (характеристика максимизации разнообразия) отрицательно связано с относительной энтропией: корреляция Спирмена, $R = -0.52$, $p < 0.001$, $n = 105$ фонограмм.

Из названных выше правил только периодическая вариативность не способствует максимизации разнообразия. Периодическая вариативность – это пример сериального поведения, в котором данный поведенческий паттерн повторяется несколько раз подряд (серией). Сериальное поведение описано у самых разных животных, от самых низших до человека (Непомнящих, 2012). Периодическая вариативность более свойственна птицам с простым пением. Таким образом, усложнение структуры пения (увеличение размера репертуара) сопровождается «отказом» от общих принципов поведения (сериальности) в пользу правил, специфичных именно для пения (синтаксисы комбинаторный и линейный).

9.2. Эволюция пения певчих воробьиных птиц

Я выяснил, что в эволюции воробьиных птиц широкое распространение постепенно получали все более сложные типы пения, при сохранении простых. Акустический – один из двух главных каналов связи у птиц, наряду со зрительным. Поэтому, при изучении эволюции коммуникации, интересно сравнить системы песенных и окрасочных признаков. Недавно А.А. Мосалов и Е.А. Коблик (2017) сопоставили паттерны окраски в двух крупных подразделениях певчих птиц: Corvides и Passerides. Оказалось, что сложный (яркий) рисунок оперения (в том числе – украшающие перья) чаще встречается у более древних Corvides. Таким образом, тренд эволюции окраски противоположен таковому для пения. Нельзя исключать, что в эволюции коммуникативного поведения певчих птиц имела место своего рода смена ведущей коммуникативной модальности – со зрительной на слуховую.

9.3. Коммуникативное значение сложных песенных циклов

У пеночек и овсянок выявлено три не исключających друг друга вокальных тактики реагирования на трансляцию видовой песни (рис. 7): (1) увеличение разнообразия типов EP, (2) появление иных звуков – позывок или инструментальных звуков и (3) увеличение частоты пения.

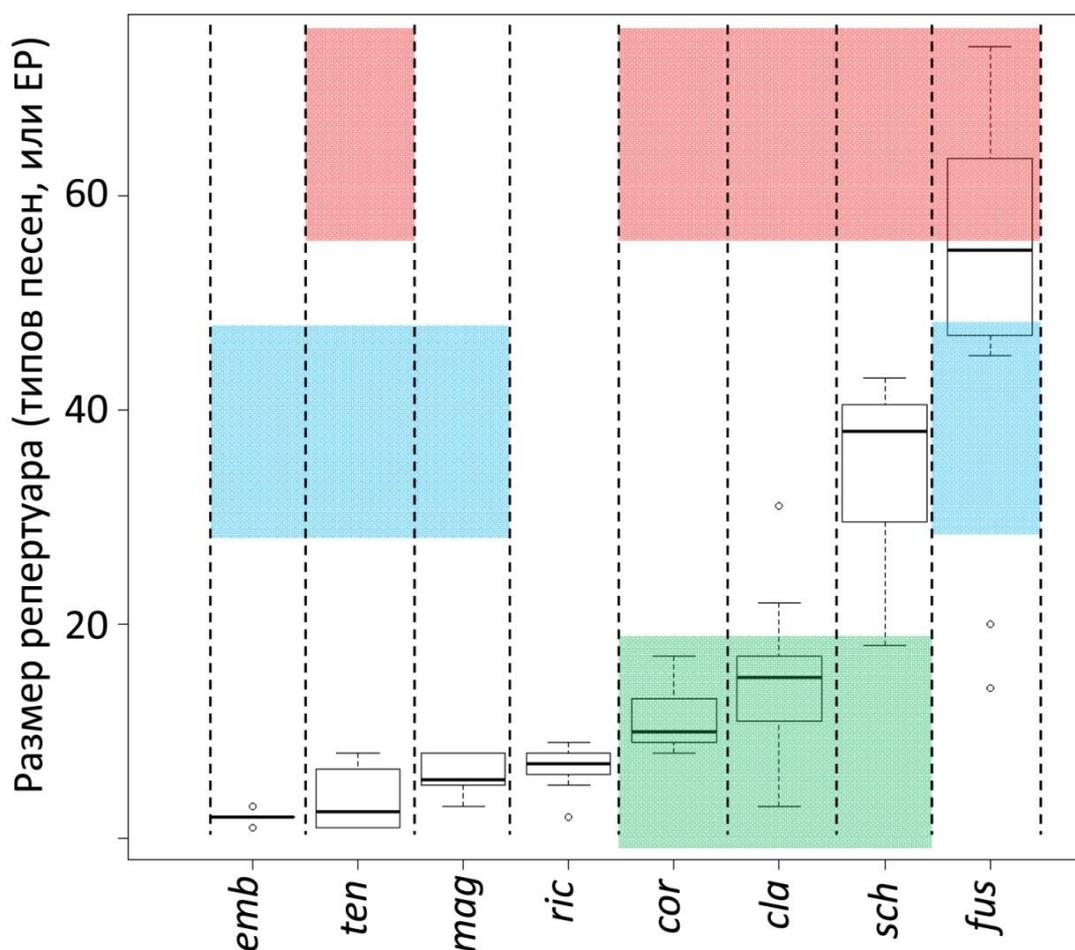


Рис. 7. Тактики изменения пения в эксперименте: увеличение разнообразия пения (красное поле), появление иных звуков (синее) и повышение частоты пения (зеленое). Показаны размеры репертуаров (медианы и квартили) обыкновенной и белошапочной овсянок и их гибридов (*emb*) и пеночек: бледноногой (*ten*), большеклювой (*mag*), Рикетта (*ric*), светлоголовой (*cor*), Клаудии (*cla*), голосистой (*sch*) и бурой (*fus*).

Эти три тактики были известны и ранее (Todt, Naguib, 2000; Wyers, Kroodsma, 2009; Searcy, Beecher, 2009). Все они сводятся к единой стратегии: это максимизация разнообразия акустической продукции в единицу времени. Функциональное значение такой максимизации может состоять в увеличении времени привыкания к стимулу (Ryan, 1998; Collins, 1999; Flower et al., 2014). Т.е., вокализируя разнообразнее, самцы эффективнее воздействуют на других особей. Мой анализ показал, что с увеличением размера репертуара повышается число реализуемых тактики максимизации разнообразия (рис. 7). А это расширяет разнообразие коммуникативных возможностей, обеспечивая одно из функциональных преимуществ сложного пения.

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. В моем подходе не использованы какие-то принципиально новые методы, а стандартизированы ранее использовавшиеся параметры, учитывающие большинство известных к настоящему времени закономерностей в структуре и организации птичьего пения. Хочется надеяться, что разработанная методология в будущем поможет получить новые 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 исключаящих 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.

б. 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 акустических экспериментов активно участвовали А.С. Рубцов, А.И. Антонов, Ю.А. Колесникова и Е.М. Шишкина. Помощь в 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) 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 я благодарю С.С. Гоголеву. Я признателен коллегам, 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 РАБОТЫ 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 Джу. 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 Джу. 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. 2019. Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive contexts: role of song rate, song type diversity and song type transitional pattern // Journal of Ornithology. V. 160. № 2. P. 297–304.
 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. **Ораев 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 международной конф., посвящ. памяти Н.А. Зарудного. Ташкент, 24–27 октября 2012 года. С. 255–259.
7. **Опаев А.С.** 2012. Поведение и вокализация серого сорокопута *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.: Тов-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. Дементьева. М.: Тов-во научных изданий КМК. С. 265–271.
10. **Опаев А., Pyashenko V., Gungaa A., Pyashenko 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.