

*На правах рукописи*

Колесникова  
Юлия Александровна

**ЗНАЧЕНИЕ СЛОЖНЫХ ПЕСЕННЫХ ЦИКЛОВ В КОММУНИКАЦИИ  
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПЕНОЧЕК**

03.02.04 – Зоология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва  
2020

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.

**Научный  
руководитель:**

***Опаев Алексей Сергеевич***  
кандидат биологических наук, старший  
научный сотрудник лаборатории  
сравнительной этологии и биокommunikации  
ФГБУН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН

**Официальные  
оппоненты:**

***Никольский Александр Александрович***  
доктор биологических наук, профессор,  
профессор кафедры системной экологии  
экологического факультета ФГБОУ ВО РУДН

***Горецкая Мария Яковлевна***  
кандидат биологических наук, научный  
сотрудник кафедры зоологии позвоночных  
биологического факультета  
ФГБОУ ВО МГУ им. М. В. Ломоносова

**Ведущая  
организация:**

ФГБУ Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр Российской  
академии наук»

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2020 года в \_\_ часов \_\_ минут на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д33. Тел/факс: +7(495)952-73-24, e-mail: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр-т, 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: [www.sev-in.ru](http://www.sev-in.ru) и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу: [vak.minobrnauki.gov.ru](http://vak.minobrnauki.gov.ru).

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2020 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Елена Александровна Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Песня – важный инструмент коммуникации певчих воробьиных птиц (подотряд Passeri отряда Passeriformes) (Peake et al., 2005; Catchpole, Slater, 2008). Пение используется, во-первых, для обозначения границ индивидуальных участков и привлечения самок (т.н. саморекламирование), а во-вторых, для непосредственного взаимодействия между птицами (Catchpole, Slater, 2008). Во втором случае кратковременные изменения в пении могут указывать на мотивацию особи и/или быть ситуационно-специфичными.

Пение воробьиных птиц – один из самых сложных сигналов в мире животных. Многие виды оперируют десятками акустических конструкций, которые чередуются при пении по определенным правилам. Поэтому неудивительно, что способы реализации ситуативной изменчивости в пении разнообразны. Наиболее изученная ситуация – территориальные конфликты самцов. В этом случае могут меняться такие параметры, как частота смены напева, активность пения, количество используемых типов песен, их амплитуда и др. (Kroodsma, Verner, 1978; Searcy, Yasukawa 1990; Riebel, Slater, 2000; Szymkowiak, Kuczyński, 2017).

В настоящее время есть данные о ситуативной изменчивости песенных циклов многих воробьиных птиц, однако до сих пор не было сравнительных исследований близких видов. Поэтому причины межвидовой вариабельности, в том числе в связи с филогенетическим родством видов, не выяснены. В данном исследовании впервые применен сравнительный подход к изучению ситуационно-специфичных изменений в пении близких видов.

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

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

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

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

**Положения, выносимые на защиту:**

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

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

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

**Апробация работы.** Результаты исследования были представлены на следующих международных и российских конференциях: 11<sup>th</sup> Conference of the European ornithologists union (Turku, Finland, 2017), XXVI International Bioacoustics Congress (Haridwar, India, 2017), VI Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2017), Первый Всероссийский орнитологический конгресс (Тверь, 2018), Всероссийская конференция с международным участием, посвященная 120-летию со дня рождения профессора Г. П. Дементьева "Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы" (Звенигород, 2018), 12<sup>th</sup> Conference of the European ornithologists union (Cluj-Napoca, Romania, 2019) и на коллоквиумах ИПЭЭ РАН.

**Личный вклад автора** составляет около 90%.

**Публикации результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, из них 6 статей в изданиях, рекомендуемых

ВАК (в том числе 5 статей в журналах, входящих в базу данных Web of Science).

**Структура и объем диссертации.** Текст диссертации изложен в рукописи объемом 145 страниц и включает: введение, 7 глав, заключение, выводы и список литературы. Работа иллюстрирована 23 рисунками и содержит 35 таблиц. В списке литературы 141 источник, в том числе 120 на иностранных языках

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

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

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе обобщены литературные данные о ситуативной изменчивости и способах модификации пения воробьиных птиц, систематике и биологии *Phylloscopidae*, пении отдельных представителей этого семейства.

#### 1.1. Ситуативная изменчивость пения воробьиных птиц

Самцы многих видов птиц имеют в своем репертуаре более одного типа песен. Песни разных типов при исполнении формируют последовательности, называемые песенным циклом. Пение птиц имеет синтаксис – набор правил и закономерностей, определяющих чередование разных типов песен в составе цикла. У многих видов во время территориальных взаимодействий меняются определенные параметры пения. Такой параметр, как частота смены напева, у одних видов увеличивается, а у других – уменьшается (Kramer et al., 1985; Riebel, Slater, 1998, 2000). Некоторые виды увеличивают активность пения (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009). Другие – «перекрывают» пение оппонента (Brindley, 1991; Hall et al., 2006) либо копируют песни противника, исполняя такую же песню, что только что пропел оппонент (Falls, 1985; Searcy et al., 1995; Anderson et al., 2007). Наконец, некоторые виды понижают амплитуду пения, исполняя «тихие» песни (Searcy, Nowicki, 2006; Searcy et al., 2006; Anderson et al., 2008). Однако, почти нет данных о том, как меняется синтаксис пения в зависимости от контекста (но: Weiss et al., 2014).

#### 1.2. Особенности объекта исследования

##### 1.2.1. Таксономия и филогения пеночек

Сейчас род *Phylloscopus* выделяют в отдельное семейство *Phylloscopidae*, насчитывающее около 80 видов. Центр разнообразия пеночек находится в Гималаях и Сино-Тибетских горах Центрального Китая (Price, 2010; Коблик и др., 2017).

### 1.2.2. Основные черты биологии и жизненных циклов пеночек

Большинство пеночек окрашены в серо-зеленый, оливковый, бурый и желтоватый цвета, половой диморфизм не выражен (Дементьев и др., 1951). Поведение и биология объектов нашего исследования не изучена. Подробная информация есть только для некоторых видов Северной Евразии (Рябицев, 1993; Lapshin, 2000; Лапшин, 2001). Это территориальные виды. Система спаривания – моногамия, нередко сочетающаяся с факультативной полигинией и политерриториальностью. Территории симпатрических видов часто распределяются по принципу межвидового исключения (Рябицев, 1993).

### 1.3. Структура и организация пения разных видов *Phylloscopidae*

Пение пеночек очень разнообразно, но у большинства видов распадается на дискретные типы песен. Индивидуальные репертуары широко варьируют от вида к виду: например, до 216 типов песен у самцов корольковой пеночки (*Ph. proregulus*) (Иваницкий, Марова, 2010), 60–70 типов у пеночек бурых (*Ph. fuscatus*) (Иваницкий и др., 2011; Forstmeier, Balsby, 2002) и всего несколько – у трещоток (*Ph. sibilatrix*) (Termin, 1986). У небольшого числа видов стереотипные типы песен выделить не удастся – такова, к примеру, пеночка-весничка (*Ph. trochilus*) (Gil, Slater, 2000). Порядок чередования песен разных типов варьируют от почти случайного к строго линейному (линейный синтаксис), в том числе – в пределах одного вида (Ораев, 2016). Такое разнообразие структуры и организации пения делает пеночек крайне интересной группой для изучения ситуативной изменчивости пения. Подобные исследования, однако, пока выполнены лишь на отдельных видах (Горецкая, 2013; Scordato, 2017).

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

### 2.1. Полевые исследования

Материал собран в заповеднике Хупиньшань (Hupingshan National Nature Reserve), провинция Хунань (Китай), в период с 28 апреля по 16 июня 2016 г. Мы работали в окрестностях стационара Dingping station (около 1800 м.н.у.м., 30°02.958' с.ш., 110° 31.378'). Здесь, на высотах около 1500–1800 м.н.у.м., симпатрически обитают 5 из 6 исследуемых видов пеночек: большеклювая, Клаудии, сероголовая, Мартенса и Бианки. Пеночки Слейтера живут ниже (500–1100 м.н.у.м.): работу с этим видом проводили во время однодневных экскурсий в нижний пояс гор (900–1100 м.н.у.м., 30°00.805' с.ш., 110°33.566' в.д.).

### 2.2. Создание тестовых записей

Основной полевой метод – трансляция фокальным самцам записей конспецифичного пения. Таким образом мы «имитировали» вторжение постороннего самца на участок резидента. Для создания тестовых записей использовались фонограммы, полученные А.С. Опаевым в 2012 и 2014 гг. в той

же локации. В случае очковой пеночки Бианки мы дополнительно использовали аудиофайлы с сайта xeno-canto. Все эти фонограммы мы сначала обработали, как описано в разделе 2.4. А сами тестовые записи составляли таким образом, чтобы они имели средние значения всех изученных параметров. Конкретные песни для записей брались от разных самцов, при этом выбирались наиболее контрастные по частотно-временным параметрам типы песен. Мы использовали по одной тестовой записи для каждого вида, которую предъявляли всем самцам. Только для сероголовой очковой пеночки тестовых записей было две – соответствующие комбинаторному и линейному синтаксисам песенного цикла. Это было сделано для имитации естественной внутривидовой изменчивости организации пения названного вида (Ораев, 2016).

### 2.3. Дизайн экспериментов с трансляцией

Эксперименты проводились в первую половину дня. Для записи пения использовали магнитофон Marantz PMD-660 и микрофон Sennheiser ME66-K6. Сначала находили поющего самца, в непосредственной близости от которого не наблюдались другие особи, и отмечали его местоположение (навигатор Etrex Garmin). Затем на расстоянии 10–20 м от него на ветку вешали портативную колонку XqBeats PF305, управляемую через планшетный компьютер Asus K016. Далее записывали спонтанное пение самца (~50 песен), после чего включали трансляцию тестовой записи. Во время трансляции мы продолжали записывать пение самца и одновременно подсчитывали количество перелетов длиной более 1 м в радиусе 10 м от колонки: это служило показателем реакции самца. Сразу после завершения трансляции мы продолжали записывать пение самца (~50 песен). Дополнительно, для трех видов очковых пеночек, мы провели эксперименты с проигрыванием записи данного вида двум другим.

### 2.4. Методы обработки фонограмм

Фонограммы обрабатывали в программе Syrinx PC v. 2.6. Первым делом для каждого самца составляли каталог типов песен. Далее для каждой записи рассчитывали следующие параметры:

1. *Наблюдаемый размер репертуара* (количество типов песен).
2. *Индекс линейности*  $S_{LIN}$  = размер репертуара / кол-во разных типов переходов между песнями разных типов. В линейной последовательности, где каждому типу песни соответствует только один тип перехода к другому типу песни,  $S_{LIN}=1$ . Если типов переходов больше,  $S_{LIN}$  сокращается, стремясь к нулю.
3. *Индекс постоянства*  $S_{CONS}$  =  $\sum$  наиболее частых переходов (для каждого типа песни) /  $\sum$  всех переходов. Этот параметр описывает, как часто исполняется самый распространенный паттерн чередования.
4. *Индекс стереотипности*  $S = S_{LIN}+S_{CONS}/2$ .

5. *Относительная энтропия первого порядка*  $RE_1 = E_1/E_0$ ;  $E_0 = -\sum \frac{1}{K} \log_2(\frac{1}{K})$ , где  $K$  – размер репертуара (типов песен) и  $E_1 = -\sum P_i \log_2 P_i$ , где  $P_i$  – наблюдаемая вероятность каждого типа переходов между песнями разных типов.  $E_0$  (энтропия нулевого порядка) описывает гипотетическую последовательность, где все переходы равновероятны.  $E_1$  (энтропия первого порядка) описывает наблюдаемые переходы. Отношение этих двух параметров ( $RE_1$ ) можно использовать как показатель «свободы выбора» самцом каждой следующей песни. Например, в случае, если  $RE_1=0.70$ , можно считать, что самец имеет 70% «свободы» при выборе следующей песни (Briefer et al., 2010).
6. *Медианная длительность песни.*
7. *Медианная длительность паузы между песнями.*
8. *Активность пения (количество песен в минуту).*
9. *Разнообразие пения (song type versatility)* – медиана количества разных типов песен в каждых последовательных 10 песнях в записи. Сначала подсчитывается количество разных типов песен в каждом отрезке из 10 песен, а далее по полученным значениям рассчитывается искомая медиана.
10. *Частота смены напева* (отношение переходов между песнями разных типов к общему числу переходов).

## 2.5. Изучение биотопической сегрегации трех видов очковых пеночек

На маршруте в 7.2 км мы проводили учеты поющих самцов очковых пеночек. Местоположение каждого из них отмечали при помощи навигатора. Далее, на этом маршруте мы выбрали 40 точек с таким расчётом, чтобы (1) не далее 20 м от каждой из них пел хотя бы один самец (любого вида) и (2) большинство учтенных самцов всех трех видов можно было бы отнести к одной из точек. Для каждой точки проводили простейшее геоботаническое описание и определяли тип биотопа (лес или опушка).

## 2.6. Статистическая обработка

Статистическую обработку проводили в среде R 3.3.2 (R Core Team, 2016). Основной метод – сравнение записей каждого самца *до, во время* и *после* трансляции. В анализе участвовали все описанные выше параметры, а для большеклювой пеночки использовали дополнительный параметр – количество тресков (см. ниже). Анализ проводили тремя разными методами: критерий Вилкоксона, обобщенная линейная модель со смешанными эффектами (GLMM), обобщенная наименьшая квадратичная регрессия (GLS).

Критерий Вилкоксона – непараметрический одномерный тест, используемый для сравнения повторных измерений от одних и тех же особей.

GLS и GLMM являются многомерными моделями. Они применяются для данных, у которых за распределение по группам отвечают один или несколько предикторов (Bates, Pinheiro, 1998). GLMM подходит для данных с распределением, отличным от нормального, тогда как GLS – параметрический тест. Однако, в поведенческих исследованиях он считается лучше других



тестов, таких как GLMM или тест Вилкоксона (Pekár, Vrabec, 2016). А если распределения отличаются от нормального незначительно (как во многих наших случаях), его вполне можно использовать. В GLMM и GLS контекст (до, во время или после трансляции) являлся фиксированным эффектом, а номер самца был основным случайным фактором. В GLMM мы анализировали (1) все акустические параметры в совокупности и (2) каждый параметр отдельно. А GLS использовали только для анализа каждого параметра по отдельности. Кроме того, мы учитывали, что многие используемые параметры могут, в принципе, зависеть от длины записи. Поэтому мы рассчитали (для каждого параметра каждого вида) корреляции с количеством песен в записи. Для тех параметров, которые достоверно коррелировали (корреляция Спирмена) с количеством песен в записи, мы включали в GLS дополнительный случайный фактор – количеством песен в записи. Так как мы проводили множественные сравнения, при определении уровня значимости ( $p$ ) использовали поправку Бонферрони.

### ГЛАВА 3. БОЛЬШЕКЛЮВАЯ ПЕНОЧКА (*PH. MAGNIROSTRIS*)

#### 3.1. Спонтанное пение

Каждая песня большеклювой пеночки состоит из 5 тоновых звуков с незначительной частотной модуляцией (рисунок 1). Размеры индивидуальных репертуаров самцов варьируют от 4 до 8 типов песен (медиана 7,  $n=10$ ).

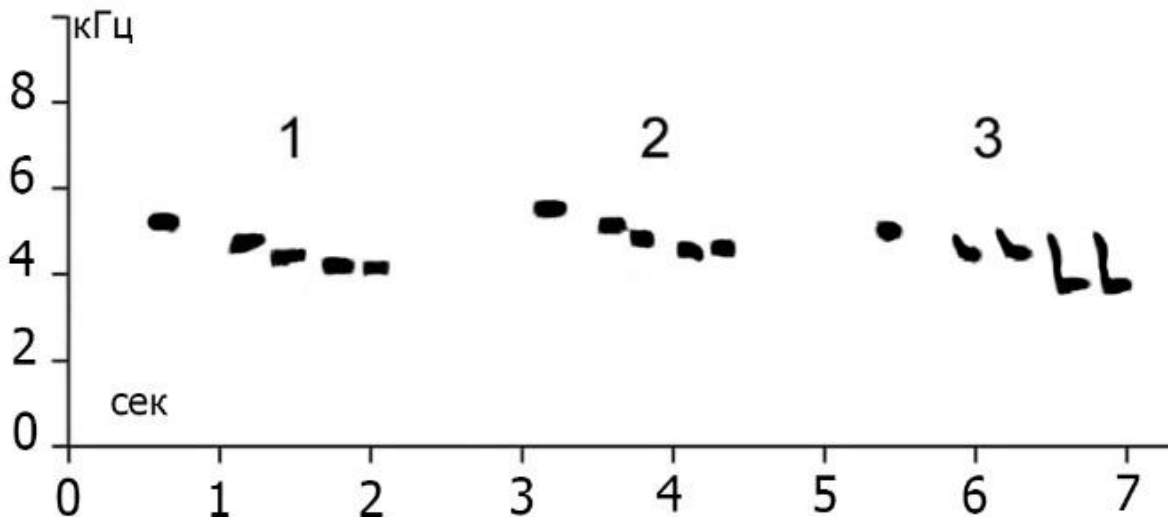


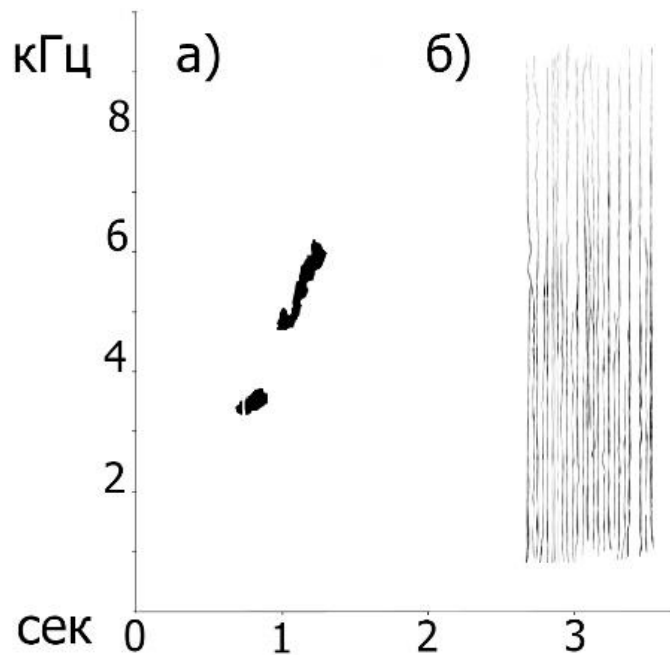
Рисунок 1. Три песни большеклювой пеночки.

#### 3.2. Изменения пения в эксперименте

В эксперименте участвовали 10 самцов. 9 из них активно перелетали вокруг колонки: медиана – 4.7 перелета в минуту. Статистически значимых различий между спонтанным пением (*до*) и пением *во время* трансляции мы не выявили ни по одному песенному параметру. *После* трансляции выявили увеличение (по сравнению со спонтанным пением) активности пения (GLS,  $p=0.002$ ) и частоты смены напева (GLS,  $p=0.001$ ) (таблица 1).

**Таблица 1.** Параметры пения большеклювой пеночки до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения (медианы и разброс значений). Жирным шрифтом выделены параметры, достоверно меняющиеся в эксперименте.

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



**Рисунок 2.** Акустические сигналы большеклювой пеночки: а) свисты, б) трески. Из: Kolesnikova et al., 2019.

### 3.3. Свисты и трески

У большеклювой пеночки, помимо пения, мы зафиксировали 2 типа звуков – свисты и трески (рисунок 2). Свисты – тоновые звуки, свойственные самцам (7 из 10 исследуемых птиц) и самкам (наблюдения вне экспериментов). Количество свистов в разных фазах эксперимента не различалось. Трески в разных ситуациях издавали 9 самцов. Это инструментальные звуки, получающиеся при биении крыльев друг о друга во время специфического полета. Количество тресков *во время* трансляции было значительно выше, чем *до* и *после* таковой (GLMM,  $p < 0.001$ ).

## ГЛАВА 4. ПЕНОЧКА СЛЕЙТЕРА (*PH. RICKETTI*)

### 4.1. Спонтанное пение

Размеры индивидуальных репертуаров – от 2 до 9 типов песен (медиана 7,  $n=9$ ). Каждая песня состоит из 7–9 тоновых звуков, относящихся к 4–5 различным типам (рисунок 3). Параметры пения приведены в таблице 2.

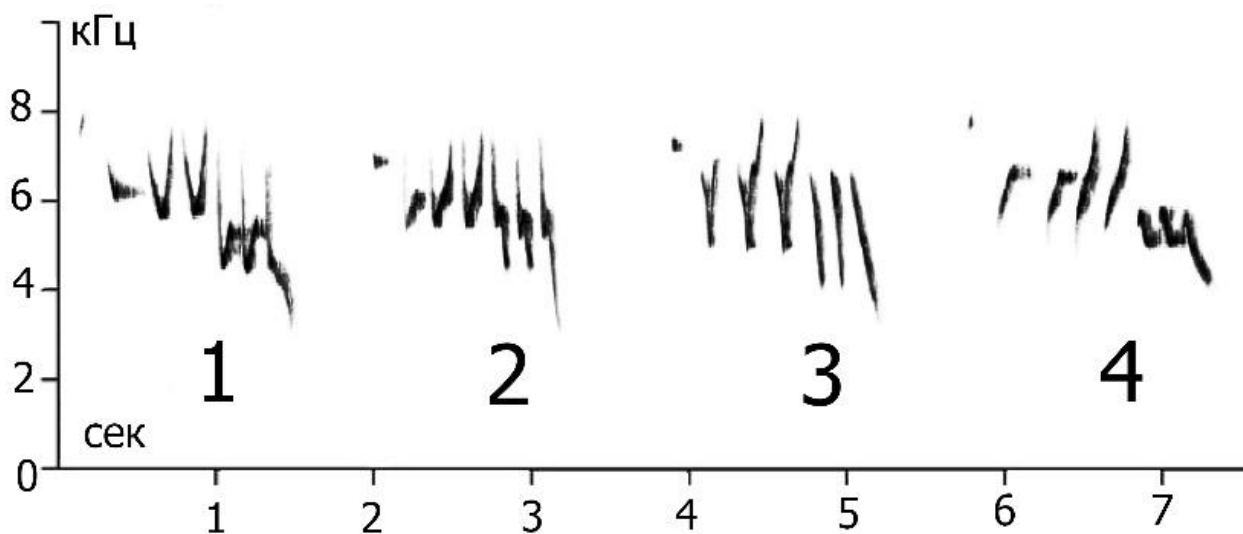


Рисунок 3. Четыре песни пеночки Слейтера.

### 4.2. Изменения пения в эксперименте

Все 9 протестированных самцов подлетали к колонке. Количество перелетов варьировало в разных экспериментах от 1 до 27 (медиана 10,  $n=9$ ), с частотой 0.2–5.4 перелета в минуту (медиана 2.0 перелета в минуту). *Во время* трансляции увеличилось разнообразие пения (GLS,  $p < 0.001$ ), снизились  $S_{CONS}$  (GLS,  $p < 0.001$ ) и  $S$  (GLS,  $p < 0.001$ ) (недостаточно с поправкой Бонферрони). Сразу *после* эксперимента наблюдалось увеличение активности пения (в сравнении с пением *до*) (GLS,  $p < 0.001$ ) и частоты смены напева (GLS,  $p = 0.004$ ) и снижение  $S_{LIN}$  (GLS,  $p < 0.001$ ) (в сравнении с пением *во время*).

**Таблица 2.** Параметры пения пеночки Слейтера до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения (медианы и разброс значений). Жирным шрифтом выделены параметры, достоверно меняющиеся в эксперименте.

Параметр	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	5 (1–9)	6 (2–8)	5 (1–8)
Медиана длительности песен, сек	1.51 (1.36–1.73)	1.46 (1.37–1.75)	1.51 (1.40–1.78)
<b>Медиана длительности паузы между песнями, сек</b>	3.66 (2.22–11.64)	4.04 (3.61–10.94)	<b>2.22</b> <b>(1.61–4.86)</b>
<b>Активность пения (песен / мин)</b>	11.65 (7.85–15.49)	9.67 (6.55–10.91)	<b>15.16</b> <b>(8.14–18.26)</b>
<b>Частота смены напева</b>	0.50 (0–0.85)	0.56 (0.05–0.72)	<b>0.87</b> <b>(0.17–1)</b>
<b>Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)</b>	3 (1–4)	<b>4</b> <b>(1–4.5)</b>	<b>3</b> <b>(1–4)</b>
<b>Индекс линейности <math>S_{LIN}</math></b>	0.44 (0.33–1)	<b>0.32</b> <b>(0.29–0.50)</b>	<b>0.38</b> <b>(0.27–1)</b>
<b>Индекс постоянства <math>S_{CONS}</math></b>	0.58 (0.50–1)	<b>0.54</b> <b>(0.41–0.95)</b>	<b>0.49</b> <b>(0.37–1)</b>
<b>Индекс стереотипности <math>S</math></b>	0.52 (0.43–1)	<b>0.43</b> <b>(0.36–0.72)</b>	<b>0.41</b> <b>(0.35–1)</b>
Относительная энтропия $RE_1$	0.34 (0–0.81)	0.48 (0.25–0.65)	0.50 (0–0.83)

## ГЛАВА 5. ПЕНОЧКА КЛАУДИИ (*PH. CLAUDIAE*)

### 5.1. Спонтанное пение

У каждого самца – от 3 до 33 типов песен (медиана 15,  $n=14$ ). Каждая песня состоит из 3–5 слогов, включающих, в свою очередь, 1–3 звука (рисунок 4). Параметры пения приведены в таблице 3.

### 5.2. Изменения пения в эксперименте

Все самцы ( $n=14$ ) продемонстрировали поведенческую реакцию. Количество перелетов варьировало от 8 до 60 (медиана 44,  $n=14$ ), с частотой 0.4–8.1 в минуту (медиана 4.5 в мин,  $n=14$ ). Мы выявили достоверные различия, сравнив одновременно по всем параметрам пение *до* и *во время* трансляции: GLMM,  $p=0.001$ . *Во время* трансляции увеличивается активность пения (GLMM,  $p<0.001$ ) и наблюдаемый размер репертуара (GLMM,  $p<0.001$ ) (рисунок 5), сокращаются паузы между песнями (GLMM,  $p<0.001$ ) и уменьшается  $RE_1$  (GLS,  $p<0.001$ ). *После* трансляции сохраняется увеличенный размер репертуара – по сравнению со спонтанным пением (GLMM,  $p<0.001$ ).

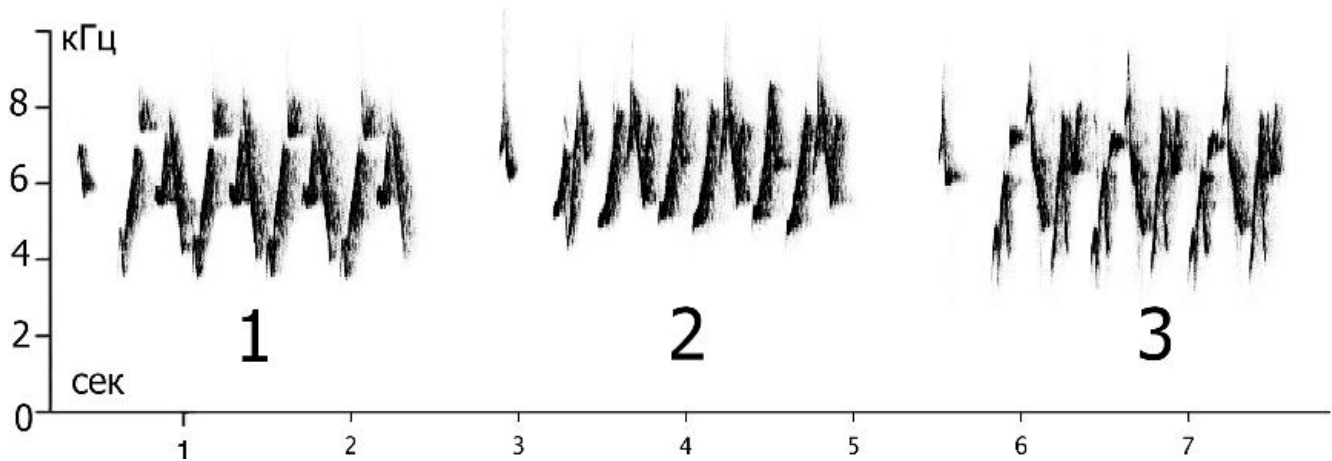


Рисунок 4. Три песни пеночки Клаудии.

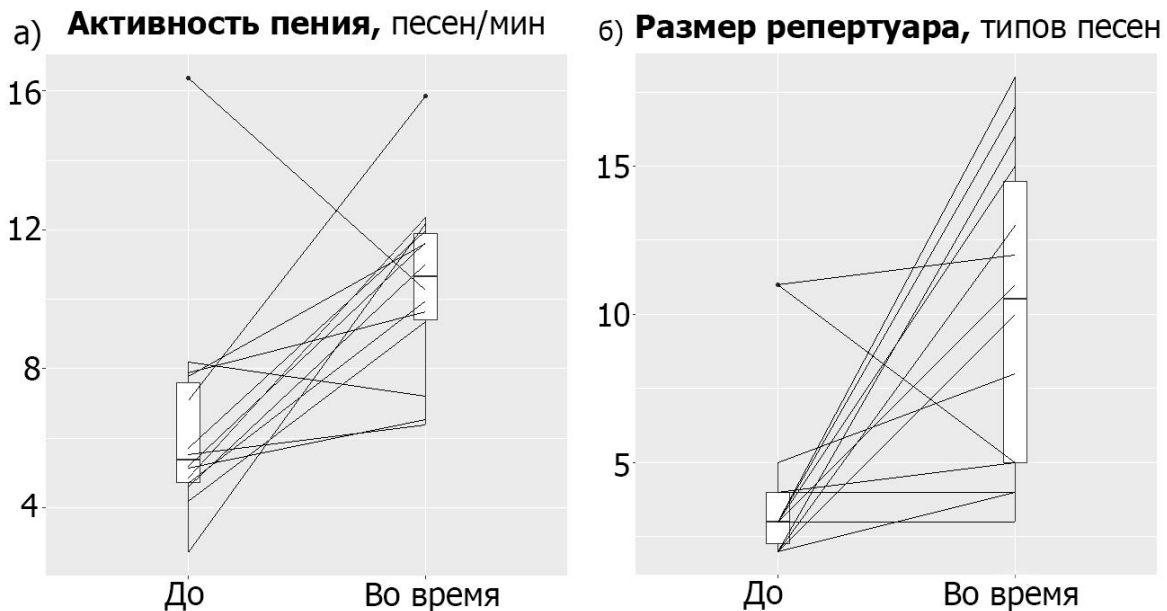


Рисунок 5. Различия в активности пения (а) и наблюдаемом размере репертуара (б) между спонтанным пением и пением во время трансляции. Линии соединяют значения для одного самца, белые столбики показывают квартили, горизонтальные линии внутри столбиков – медианы.

### 5.3. Общие песни

Мы проверили, не объясняется ли яркое увеличение размера репертуара *во время* трансляции (рисунок 5, б) появлением каких-то особых типов песен. Для этого мы составили популяционный каталог типов песен всех изученных самцов: он включал 107 типов песен. Из них 42 типа были «общие» – т.е. встречались у двух и более самцов, а остальные – «индивидуальные» (отмечены только у одной особи). Оказалось, что распределение «общих» типов песен не отличалось от случайного в пении *до* и *во время* трансляции (критерий Хи-квадрат,  $p > 0.05$ ,  $n = 42$ ). Это значит, что у пеночек Клаудии нет специальных типов песен, используемых только в территориальных взаимодействиях.

#### 5.4. Тихие песни с пониженной амплитудой

Во время трансляции 8 из 14 самцов исполняли тихие песни, амплитуда которых была заметно ниже обычных рекламных песен. Самцы, исполнявшие такие «тихие» песни, чаще перелетали (тест Манн-Уитни,  $p=0.028$ ) во время трансляции – т.е. реагировали активнее. Активность пения во время трансляции у них была выше, чем у прочих особей (тест Манн-Уитни). Поэтому тихие песни, вероятно, указывают на повышенную агрессивную мотивацию.

**Таблица 3.** Параметры пения пеночки Клаудии до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения (медианы и разброс значений). Жирным шрифтом выделены параметры, достоверно меняющиеся в эксперименте.

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

## ГЛАВА 6. ОЧКОВЫЕ ПЕНОЧКИ

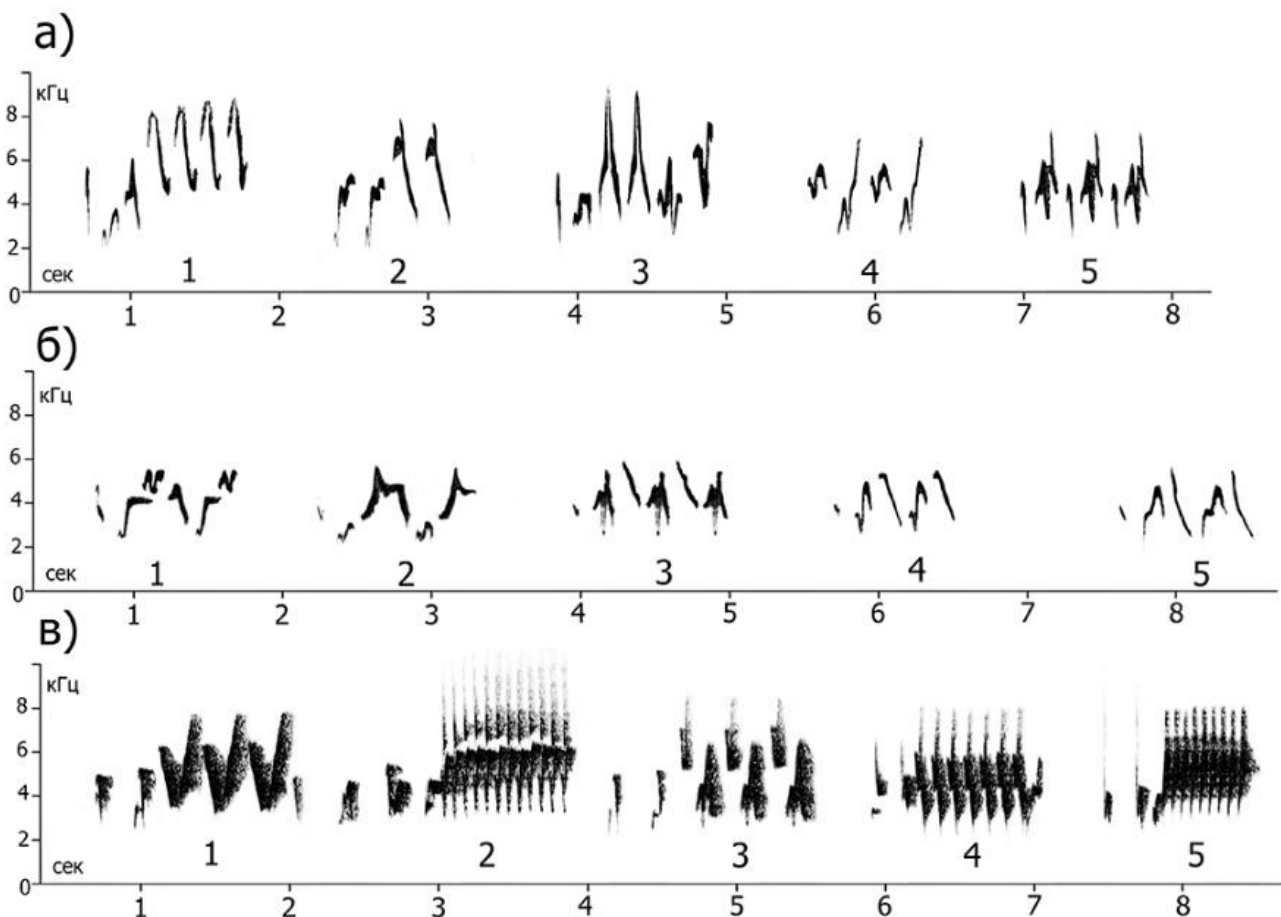
### 6.1. Сравнительная характеристика спонтанного пения

Комплекс очковых пеночек (*Phylloscopus (Seicercus) burkii* complex) включает 6 криптических видов, крайне сходных внешне, но различающихся пением и структурой ДНК (Martens et al., 2006). В наше исследование входят 3 вида этой группы, На первый взгляд их пение схоже. Каждая песня состоит из одного или нескольких слогов из 1–3 звука каждый. Но у каждого вида есть свои особенности (рисунок 6). Пение пеночки Бианки отличает низкая максимальная основная частота, не превышающая 6 кГц. А сама песня довольно простая (по сравнению с двумя другими видами) и состоит из 2–3 одинаковых слогов из 2–3 звуков каждый. Особенность пения сероголовой пеночки – обилие трелевых песен (примеры: песни 2, 4 и 5 на рисунке 6, в) и

наличие вступления из 1–2 коротких звуков. Эти особенности позволяют отличить пение этого вида от очень схожего пения пеночки Мартенса.

Размеры индивидуальных репертуаров составили: у пеночки Мартенса 39–62 типов песен (медиана 45,  $n=8$ ), у пеночки Бианки 13–44 типов (медиана 25,  $n=11$ ), у сероголовой пеночки 29–64 типов (медиана 44,  $n=10$ ). Пеночки Бианки имеют самый маленький репертуар (критерий Манна-Уитни,  $p<0.01$ ), а прочие два вида между собой по этому параметру не различаются (критерий Манна-Уитни,  $p>0.05$ ).

В чередовании песен разных типов у всех видов преобладает режим непрерывной вариативности. В нашей выборке для большинства самцов пеночек Мартенса и сероголовой был характерен линейный синтаксис (разные типы песен следовали друг за другом в строгом порядке), а для многих самцов пеночек Бианки – комбинаторный (разные типы чередовались более свободно). Поэтому значения  $S_{LIN}$ ,  $S_{CONS}$ ,  $S$ , и  $RE_1$  у последнего вида достоверно отличались от двух других (критерий Манна-Уитни,  $p<0.05$ ), которые между собой не различались (критерий Манна-Уитни,  $p>0.05$ ).



**Рисунок 6.** Пение очковых пеночек: а) Мартенса; б) Бианки; в) сероголовой. Для каждого вида показано по 5 песен.

## 6.2. Изменения пения трех видов очковых пеночек в эксперименте

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

Все самцы реагировали на трансляцию. Количество перелетов варьировало от 4 до 23 (медиана 12,  $n=8$ ), с частотой 0.5–3.4 в минуту (медиана 1.7 в минуту,  $n=8$ ). *Во время* трансляции увеличивались активность пения (GLS,  $p=0.015$ ), частота смены напева (GLS,  $p=0.026$ ) и разнообразие пения (GLS,  $p=0.035$ ). *После* трансляции активность пения оставалась повышенной (GLS,  $p=0.042$ ), как и частота смены напева (GLS,  $p=0.038$ ) (таблица 4). Однако, все выявленные закономерности были недостоверны с поправкой Бонферрони.

**Таблица 4.** Параметры пения очковой пеночки Мартенса до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения (медианы и разброс значений). Жирным шрифтом выделены параметры, достоверно меняющиеся в эксперименте.

Параметр	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	36 (5–40)	34 (19–45)	35 (21–44)
Медиана длительности песен, сек	0.98 (0.84–1.03)	0.94 (0.89–1.04)	0.95 (0.88–0.99)
<b>Медиана длительности паузы между песнями, сек</b>	5.8 (4.43–11.95)	<b>4.8</b> <b>(4.04–11.71)</b>	<b>5.0</b> <b>(3.93–7.80)</b>
<b>Активность пения (песен / мин)</b>	7.71 (4.95–10.85)	<b>9.3</b> <b>(6.88–11.22)</b>	<b>9.1</b> <b>(5.78–12.04)</b>
<b>Частота смены напева</b>	0.96 (0.76–1)	<b>1</b> <b>(0.97–1)</b>	<b>1</b> <b>(0.89–1)</b>
<b>Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)</b>	9 (3–10)	<b>10</b> <b>(9–10)</b>	<b>10</b> <b>(7.5–10)</b>
Индекс линейности $S_{LIN}$	0.80 (0.33–1)	0.87 (0.76–1)	0.92 (0.76–0.97)
Индекс постоянства $S_{CONS}$	0.81 (0.63–1)	0.88 (0.76–1)	0.93 (0.78–0.96)
Индекс стереотипности $S$	0.80 (0.48–1)	0.87 (0.76–1)	0.92 (0.77–0.96)
Относительная энтропия $RE_1$	0.05 (0.02–0.55)	0.03 (0–0.07)	0.02 (0.01–0.07)

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

У 10 из 11 самцов этого вида мы наблюдали выраженную поведенческую реакцию. Количество перелетов варьировало от 2 до 25 (медиана 7,  $n=10$ ), с частотой 0.4–4.2 в минуту (медиана 0.8 в минуту,  $n=10$ ). *Во время* трансляции увеличился  $S_{LIN}$  (GLS,  $p=0.002$ ) и уменьшился  $RE_1$  (GLS,  $p=0.004$ ), т.е. пение стало более упорядоченным (по-другому – более линейным). Кроме того, увеличилось разнообразие пения (GLS,  $p=0.005$ ) и уменьшился размер репертуара (GLS,  $p=0.006$ ). Однако, зафиксированные изменения в размере репертуара и разнообразии пения были недостоверны с поправкой Бонферрони. *После* трансляции наблюдались обратные изменения: т.е.  $S_{LIN}$  и  $RE_1$  стремились к исходным значениям, характерным для пения *до* трансляции (таблица 5).



**Таблица 5.** Параметры пения очковой пеночки Бианки до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения (медианы и разброс значений). Жирным шрифтом выделены параметры, достоверно меняющиеся в эксперименте.

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

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

В экспериментах участвовали 10 самцов, каждому из которых с интервалом в 1–4 дня предъявляли два типа тестовых записей. Для 6 самцов первой была предъявлена запись с комбинаторным синтаксисом, а для 4 – с линейным. Параметры пения и количество перелетов не зависели от порядка предъявления (GLS и GLMM:  $p > 0.05$  для всех параметров). Сравнивая реакцию на записи разных типов, мы выявили различие лишь в разнообразии пения (GLS,  $p = 0.015$ , недостоверно с поправкой Бонферрони). Однако, мы ставим этот результат под сомнение. Дело в том, что разнообразием пение коррелировало (корреляция Спирмена) с активностью пения и  $RE_1$ . При этом значения двух последних параметров *во время* трансляции не зависели от типа предъявляемой записи. В дальнейшем анализе мы объединили результаты всех 20 экспериментов (с 10-ю самцами) в одну выборку.

Выяснилось, что *во время* трансляции увеличилось разнообразие пения (GLS,  $p = 0.012$ ). *После* трансляции, по сравнению с пением *до* трансляции, наблюдалась повышенная активность пения (GLS,  $p = 0.028$ ). Наконец, пение *после* трансляции (по сравнению с пением *во время*) было в целом более линейное и упорядоченное: об этом говорят высокие значения  $S_{LIN}$  (GLMM,  $p < 0.001$ ) и низкие –  $RE_1$  (GLS,  $p = 0.028$ ). Однако, с поправкой Бонферрони, достоверным остается только увеличение  $S_{LIN}$  *после* трансляции (таблица 6).

**Таблица 6.** Параметры пения сероголовой очковой пеночки до, во время и после экспериментальной трансляции конспецифичного пения (медианы и разброс значений). Жирным шрифтом выделены параметры, достоверно меняющиеся в эксперименте.

Параметр	<i>До</i>	<i>Во время</i>	<i>После</i>
Наблюдаемый размер репертуара	34 (11–41)	29 (8–40)	29 (5–38)
Медиана длительности песен, сек	1.31 (0.99–1.61)	1.30 (0.97–1.52)	1.30 (0.98–1.69)
Медиана длительности паузы между песнями, сек	4.87 (3.24–7.45)	<b>4.37</b> <b>(2.31–6.38)</b>	<b>3.97</b> <b>(2.36–10.38)</b>
Активность пения (песен / мин)	8.86 (5.82–12.67)	<b>8.46</b> <b>(4.02–13.84)</b>	<b>10.26</b> <b>(5.85–14.97)</b>
Частота смены напева	0.98 (0.52–1)	0.98 (0.55–1)	0.97 (0.55–1)
Разнообразие пения (типов песен в 10 песнях)	9 (4–10)	<b>10</b> <b>(4–10)</b>	<b>8</b> <b>(4.5–10)</b>
Индекс линейности $S_{LIN}$	0.79 (0.52–1)	<b>0.82</b> <b>(0.02–1)</b>	<b>0.90</b> <b>(0.59–1)</b>
Индекс постоянства $S_{CONS}$	0.79 (0.63–1)	<b>0.84</b> <b>(0.60–1)</b>	<b>0.92</b> <b>(0.67–1)</b>
Индекс стереотипности $S$	0.74 (0.58–1)	<b>0.82</b> <b>(0.45–1)</b>	<b>0.89</b> <b>(0.63–1)</b>
Относительная энтропия $RE_1$	0.06 (0–0.20)	<b>0.04</b> <b>(0–0.19)</b>	<b>0.02</b> <b>(0–0.13)</b>

### 6.3. Пространственное распределение очковых пеночек

На маршруте мы учли 72 самца трех видов: 23 самца (31.9%) сероголовой пеночки (3.19 самца/км), 35 (48.6%) пеночки Мартенса (4.89 самца/км) и 14 (19.5%) пеночки Бианки (1.94 самца/км). Из 72 самцов, 60 были отнесены к одной из 40 точек. Количество разных видов в одной точке варьировало от 1 до 3 (медиана 1,  $n=40$ ). Присутствие в данной точке самца сероголовой пеночки не влияло на наличие или отсутствие в этих точках самцов пеночек Мартенса (GLM:  $z=-1.09$ ,  $p=0.28$ ) и Бианки (GLM:  $z=-0.96$ ,  $p=0.34$ ). Распределение пеночек Мартенса и Бианки также не зависело друг от друга (GLM:  $z=-1.55$ ,  $p=0.12$ ). Далее, распределение самцов всех трех видов не было связано с геоботаническими параметрами (GLM:  $p>0.05$ ).

При проигрывании записи конспецифичного пения все самцы активно реагировали на него, подлетая к динамику и перелетая вокруг него (см. выше). А при проигрывании гетероспецифичного пения ни один из исследуемых самцов каждого из трех видов не среагировал на «чужое» пение. Птицы не подлетали к динамику, а их поведение заметным образом не менялось.

## ГЛАВА 7. ОБСУЖДЕНИЕ

### 7.1. Сравнительная характеристика спонтанного пения изученных видов

У шести изученных видов структура песенных циклов довольно сильно отличается. Для пеночек большеклювой и Слейтера характерен комбинаторный синтаксис, у этих видов самые маленькие репертуары. Пение пеночки Клаудии сходно с пением этих двух видов, однако размеры репертуаров отдельных самцов сильно разнятся. Пеночка Клаудии по размеру репертуара занимает промежуточное положение между очковыми пеночками, с одной стороны, и пеночками Слейтера и большеклювой с другой. Размеры репертуаров очковых пеночек в несколько раз превосходят таковые у пеночек большеклювой и Слейтера. У очковых пеночек Мартенса и сероголовой преобладает линейный синтаксис, а у очковой пеночки Бианки – комбинаторный. Тем не менее, пеночка Бианки по степени упорядоченности песенного цикла всё же превосходит пеночек большеклювую, Слейтера и Клаудии.

Таким образом, можно условно выделить два полюса единого континуума: (1) виды с маленькими репертуарами и неупорядоченным пением и (2) виды с большими репертуарами и упорядоченным пением. На полюсе (1) этой градации располагаются пеночки большеклювая и Слейтера, а полюсе (2) – сероголовая и Мартенса. Пеночки Клаудии и Бианки занимают промежуточное положение.

### 7.2. Пространственное распределение очковых пеночек

Мы не обнаружили межвидовой территориальности у трех крипических видов очковых пеночек. Самцы всех трех видов встречались в одних и тех же точках, что говорит о том, что их участки могли перекрываться. Более того, самцы не реагировали на запись пения другого вида (подробнее см.: Опаев, Колесникова, 2018). Агрессивных взаимодействий между разными видами вне эксперимента мы также не наблюдали. Наконец, мы не выявили различий в микробиотопах, предпочитаемых этими видами. Эта ситуация довольно необычна, т.к. в данном случае очень близкие виды не только обитают симпатрично, но и не делят (вероятно) среду обитания.

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

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

Большеклювая пеночка демонстрирует наименее выраженную реакцию на трансляцию пения конспецифика: в рассмотренных песенных параметрах не выявлено достоверных различий между спонтанным пением (*до*) и пением *во время* проигрывания пения конспецифика. Однако, этот вид *во время* трансляции активно использовал специфические сигналы – трески. Количество тресков достоверно возросло *во время* проигрывания экспериментальной записи, что соответствует ожидаемому критерию агрессивности сигнала (в понимании: Searcy, Beecher, 2009). Согласно выдвинутой Мортонем в 1977 году концепции, агрессивные звуки у птиц и млекопитающих должны быть резкие и широкополосные. Трески по своим характеристикам соответствуют этому правилу. По всей видимости, трески большеклювой пеночки – это инструментальные звуки, издаваемые с помощью быстрого биения крыльев во время перелетов. Инструментальные звуки не очень характерны для воробьиных птиц, но, тем не менее, известны и для других видов. Например, для длиннохвостого красноногого манакина (*Chiroxiphia linearis*) и синеголового астрильда (*Uraeginthus cyanocephalus*) (Trainer, McDonald, 1993; Ota et al., 2017).

У пеночки Слейтера *во время* трансляции возросло разнообразие пения. Сразу после включения записи самцы обычно на некоторое время замолкали и молча перелетали вокруг колонки. Пение возобновлялось спустя некоторое время. Такая задержка реакции приводила к артефактному (на наш взгляд), но достоверному снижению активности пения. Мы предположили, что у пеночек Слейтера основным способом демонстрации территориального поведения является приближение к противнику, а не пение.

Наиболее выраженную реакцию на проигрывание пения конспецифика продемонстрировали пеночки Клаудии. Это единственный вид, у которого мы выявили различия между спонтанным пением (*до*) и пением *во время* трансляции с помощью анализа GLMM по совокупности всех параметров. В ответ на пение конспецифика пеночки Клаудии начинали петь с большей активностью, увеличивали наблюдаемый размер репертуара и снижали относительную энтропию. Увеличенная активность пения (и, соответственно, сокращенные паузы между песнями) маркирует территориальное поведение у многих видов птиц (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009), в том числе и у пеночек (Szymkowiak, Kuczyński, 2017). Что касается размера репертуара, то этот параметр также играет важную роль в коммуникации многих видов птиц, что впервые было продемонстрировано Кребсом (Krebs, 1976; Krebs, 1977). Менее понятно возможное значения снижения энтропии – т.е. «упорядочивания» пения. Можно предположить, что такое «упорядочивание» может быть способом увеличения разнообразия типов песен в единицу времени (Ораев, 2016): чем более линейна (упорядочена) последовательность, тем более разнообразным будет набор исполненных типов песен за счет исключения случайных повторов. В свою очередь, разнообразие типов песен может играть

роль во взаимодействиях между самцами. Кроме того, пеночки Клаудии снижали амплитуду пения в ответ на пение конспецифика, исполняя тихие песни. Известно, что у ряда видов птиц тихие песни являются агрессивным сигналом (Ballentine et al., 2008; Hof, Hazlett, 2010; Templeton et al., 2012). Вероятно, пеночки Клаудии также используют тихие песни в качестве предвестника атаки.

Все три вида очковых пеночек обладают сходной, но, тем не менее, разной организацией пения. Пеночка Бианки выделяется на фоне двух других видов маленьким репертуаром и низкими показателями упорядоченности песенных циклов. При этом организация пения этого вида претерпевает наибольшие изменения в ответ на проигрывание записи пения конспецифика, становясь более упорядоченным. А у пеночек Мартенса и сероголовой не выявлено достоверных различий в организации спонтанного пением и пения в ответ на трансляцию. Однако, в пении этих двух видов наблюдается некоторое увеличение разнообразия пения (пусть и недостоверное с применением поправки Бонферрони). Мы предположили, что уровень изменений в упорядоченности песенных циклов зависит от изначальных значений линейности и энтропии. У пеночки Бианки спонтанное пение наименее упорядочено, а в ответ на проигрывание пения самцы начинали петь более упорядочено и линейно. За счет существенной разницы в упорядоченности между спонтанным пением и пением *во время* трансляции эти различия легко выявились. Однако, у двух других видов очковых пеночек пение изначально достигало фактически максимально возможных показателей упорядоченности и разнообразия, поэтому еще больше упорядочивать и разнообразить его у них не было возможности.

Территориальное поведение и реакция на трансляцию конспецифичного пения могут зависеть от структуры популяции (Goretskaya, 2004; Scordato, 2017). В какой-то степени этот тезис подтверждается на примере очковых пеночек – только по ним мы располагаем соответствующими данными. Плотность популяции пеночек Бианки в районе исследования была наименьшей – в 1.6 раз меньше плотности популяции сероголовых пеночек и в 2.5 раз меньше плотности популяции пеночек Мартенса. Соответственно, пеночки Бианки продемонстрировали наиболее яркие изменения в пении в ответ на трансляцию.

#### **7.4. Изменение в пении после эксперимента**

Мы сравнили пение сразу *после* завершения трансляции со спонтанным пением (*до*) и пением *во время*. Пение пеночки Клаудии *после* завершения трансляции по своим характеристикам занимает промежуточное положение между спонтанным пением и пением *во время* трансляции. Очевидно, в данном случае мы наблюдаем постепенное затухание реакции и приведение параметров к состоянию, характерному для спонтанного пения. У очковой пеночки Мартенса пение *после* трансляции отличается от спонтанного по активности пения и частоте смены напева, но эти параметры не различаются между пением

*во время* и *после* трансляции. Можно предположить, что *после* трансляции просто сохраняются те же самые изменения, что наблюдались и *во время* нее. Сходная картина выявлена также у очковой пеночки Бианки.

Иначе обстоит дело у пеночек большеклювой, Слейтера и сероголовой. Здесь изменения (по сравнению со спонтанным пением) в песенных циклах *после* трансляции выражены сильнее, чем *во время*. У всех этих видов *после* трансляции возростала активность пения. У пеночек большеклювой и Слейтера также увеличилась частота смены напева, а у сероголовой – упорядоченность пения. У большеклювой пеночки эти изменения были особенно заметны, т.к. *во время* трансляции заметных (достоверных) изменений в песенных параметрах этого вида мы вообще не зарегистрировали.

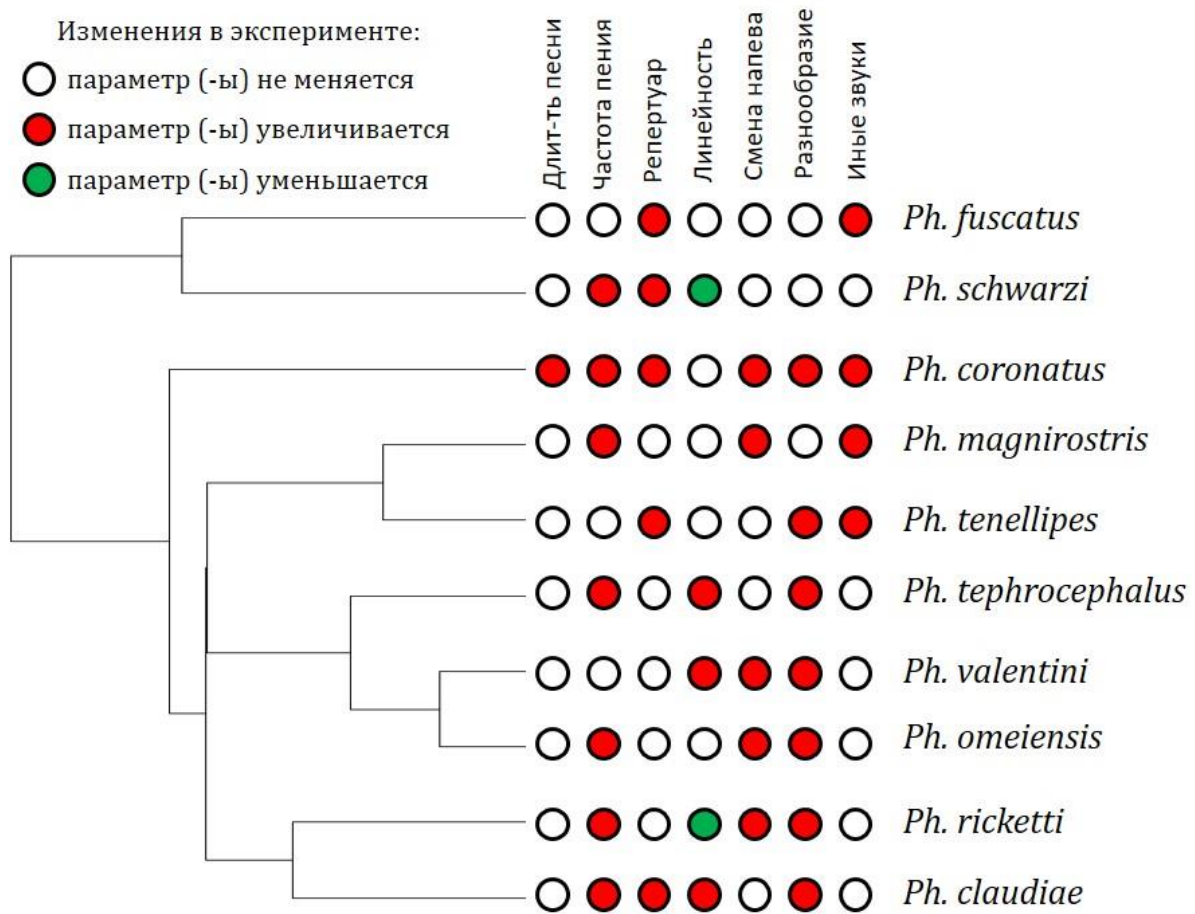
Чтобы объяснить, почему у нескольких видов модификация пения сильнее выражена *после* трансляции, чем *во время* нее, мы выдвинули следующее предположение. Песню можно рассматривать как одну из форм ритуализированного поведения, используемого вместо прямой агрессии в тех случаях, когда птицы хотят избежать драки (Тинберген, 1978; Лоренц, 2009). Если в ситуации вторжения самец стремится в первую очередь атаковать «соперника», пение как бы «отходит на второй план». *После* трансляции «противник» исчезает, т.е. самец «одерживает победу». Но возбуждение, вызванное конфликтом, все еще сохраняется и проявляется в пении. Кроме того, *после* вторжения самец может стремиться дополнительно «закрепить» за собой участок с помощью пения.

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

Большеклювые пеночки не модифицируют пение в контексте территориального поведения, но издают инструментальные звуки – трески. Прочие пять видов так или иначе изменяют пение в ответ на трансляцию. В качестве маркеров территориального поведения у них выступает чаще всего (1) повышение интенсивности пения (увеличение числа песен в минуту и сокращение пауз между последовательными песнями) и (2) увеличение разнообразия пения. Кроме того, пеночки Клаудии, Бианки и сероголовая (3) упорядочивают песенные циклы, что выражается в увеличении линейности и снижении энтропии. Мы предположили, что, упорядочивая пения, самцы этих видов максимизируют разнообразие песен в единицу времени (см. выше).

Во всех трех случаях количество разных песен в единицу времени повышается (т.е. при увеличении как разнообразия, так активности пения). Мы предполагаем, что это и есть общий принцип: увеличение разнообразия как базовый способ модификации пения в контексте территориального поведения у изученных видов пеночек (Опаев и др., 2019).

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



**Рисунок 7.** Филогенетическое древо 10 видов пеночек, построенное по данным сайта [birdtree.org](http://birdtree.org). Для каждого вида приведены способы модификации пения в эксперименте – по оригинальным данным и материалам из работы Опаев и др., 2019. В данном случае мы ввели новую условную категорию «иные звуки», включив сюда как все «не-песенные» сигналы: инструментальные звуки (трески) пеночек большешкловой и бледноногой (*Ph. tenellipes*) и позывки бурой (*Ph. fuscatus*) и светлоголовой (*Ph. coronatus*).

Объединив результаты данного исследования с опубликованными данными (Опаев и др., 2019) по четырем дальневосточным видам пеночек (т.е. всего 10 видов), мы обнаружили, что способы модификации пения в территориальных взаимодействиях не связаны с филогенетическим родством видов. Так, представители одной клады могут использовать разные способы модификации пения, а пеночки из разных клад, напротив, могут менять пение сходным образом (рисунок 7). Для детализации этого заключения, мы посчитали филогенетический сигнал для каждого исследуемого параметра пения и «иных звуков» (тресков или позывок) – по данным, приведенным на рисунке 7. В этом анализе каждый параметр каждого вида имел одно из трех возможных состояний: увеличивается, уменьшается, или не меняется в нашей экспериментальной ситуации. Достоверный филогенетический сигнал получен

только для «иных звуков», а другие способы модификации пения в эксперименте не показали достоверного сигнала.

По этим же данным мы реконструировали предполагаемое предковое состояние – как реагировал на трансляцию видовой песни гипотетический общий предок изученных видов? Реконструкция гипотетического предкового состояния реакции на пение конспецифика показала, что общий предок всех изученных видов пеночек скорее всего увеличивал разнообразие пение в ответ на предъявление ему типичной видовой песни: вероятность этого 61% (таблица 7). А увеличение разнообразия пения – это, по нашему мнению, общий принцип выражения территориального поведения у пеночек, о чем было сказано выше (Опаев и др., 2019). Что касается других изученных параметров, то здесь ясного результата мы не получили: все или большинство возможных состояний могли быть предковыми с равной вероятностью (таблица 7).

**Таблица 7.** Реконструкция гипотетического предкового состояния характера изменения разных параметров (или их групп) пения в эксперименте у 10 видов пеночек. В анализе данный параметр считался увеличивающимся или уменьшающимся, если соответствующие изменения были зафиксированы в пении *во время* и/или *после* трансляции, по сравнению со спонтанным пением.

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

### Заключение

В Заключении подводятся итоги исследования и выделяются основные полученные результаты.



### Выводы

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

**Благодарности.** Выражаю огромную благодарность А. С. Опаеву за наставничество и возможность проведения этой работы. Я очень признательна китайским коллегам Мейши Лю, Джу Кану и Шуронгу Тиану за помощь в организации полевых исследований. Также я очень благодарна О. С. Лучкиной за поддержку на всех этапах работы. Исследование поддержано РФФИ (грант 17-04-00903-а).

### ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

#### Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК

1. **Колесникова Ю. А.,** Опаев А. С. 2016. Различия в организации песенных репертуаров двух видов пеночек (большеклювой *Phylloscopus magnirostris* и пеночки Рикетта *Ph. ricketti*: Phylloscopidae, Aves) // Зоологический журнал. Т. 95. № 10. С. 1207–1210.  
Перевод на английский язык: **Kolesnikova Yu. A.,** Opaev A. S. 2016. Differences in Song Repertoire Organization in Two Leaf Warbler Species (*Phylloscopidae*), the Large-Billed Leaf Warbler (*Phylloscopus magnirostris*) and the Sulfur-Breasted Leaf Warbler (*Phylloscopus ricketti*) // Biology Bulletin. V. 43. №. 9. P. 121–130.
2. Опаев А., **Колесникова Ю.,** Liu M., Kang Z. 2019. Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive contexts: role of song rate, song type diversity and song type transitional pattern // Journal of Ornithology. V. 160. Issue 2. P. 297–304.
3. **Kolesnikova Y.,** Liu M., Kang Z, Opaev A. 2019. Song Does Not Function as a Signal of Direct Aggression in Two Leaf-Warbler Species // Ornithological Science. V. 18. P. 17–26.
4. Опаев А. С., **Колесникова Ю. А.,** Антонов А. И. 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». Т. 53. №1. С. 133–147.

5. Опаев А.С., Колесникова Ю.А. 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 319–331.
6. Опаев А., Kolesnikova Y. 2019. Lack of habitat segregation and no interspecific territoriality in three syntopic cryptic species of the golden-spectacled warblers *Phylloscopus (Seicercus) burkii* complex // Journal of Avian Biology. DOI:10.1111/jav.02307.

#### Статьи в сборниках и прочих изданиях

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

#### Тезисы конференций

1. Kolesnikova Y., Опаев А., Liu M., Kang Z. 2017. Claudia Leaf warblers (*Phylloscopus claudiae*) increase observed repertoire size and decrease entropy in response to simulated territorial intrusion //11<sup>th</sup> Conference of the European Ornithologists' Union, 18–22 August 2017, Turku, Finland. Programme and abstracts. P. 120.
2. Kolesnikova Y., Опаев А. 2017. Pattern of song sharing for the Martens's warbler (*Seicercus omeiensis*) // XXVI International Bioacoustics Congress, Haridwar, India, October 8–13, 2017. P. 179.
3. 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.
4. 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.
5. Kolesnikova Y., Опаев А. 2019. Ordering of song and responses to playback of conspecific song: a study of three sympatric species of *Seicercus (Phylloscopus) burkii* complex //12<sup>th</sup> European Ornithologists' Union Congress, 26–30 August 2019, Cluj Napoca, Romania. Programme and abstracts. P. 190–191.