

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

На правах рукописи

Шишкина Екатерина Михайловна

**Влияние зараженности гемоспоридиями на
вокализацию и территориальное поведение трех видов
пеночек (*Phylloscopus*) умеренной зоны Азии**

Специальность: 1.5.12 – «зоология» (Биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Опаев Алексей Сергеевич

Москва – 2026

Оглавление

Введение.....	5
Глава 1. Обзор литературы.....	10
1.1. Краткая характеристика гемоспорилий птиц.....	10
1.1.1. Жизненный цикл гемоспоридий.....	14
1.1.2. Методы диагностики гемоспоридий.....	15
1.2. Пение птиц как показатель качества и состояния особи.....	16
1.2.1. Качество и состояние особи.....	17
1.2.2. Пение птиц как показатель качества особи.....	18
1.2.3. Пение птиц как показатель состояния особи.....	20
1.3. Пение птиц в территориальном контексте.....	23
1.4. Влияние заражения гемоспоридиями на птиц.....	28
1.4.1. Влияние гемоспоридий на физиологические показатели птиц.....	30
1.4.2. Влияние гемоспоридий на вокализацию и территориальное поведение птиц.....	32
Глава 2. Материалы и методы.....	35
2.1. Территория и период проведения исследований.....	35
2.2. Модельные виды.....	36
2.3. Объем выборки.....	37
2.4. Определение возраста особей.....	38
2.5. Зараженность гемоспоридиями.....	39
2.5.1. Анализ мазков крови.....	39
2.5.2. Анализ проб крови.....	40
2.6. Вокализация и территориальное поведение самцов.....	41
2.6.1. Подготовка тестовых записей.....	42
2.6.2. Дизайн экспериментов с трансляцией.....	44
2.6.3. Анализ экспериментов с трансляцией.....	45

2.6.4. Статистический анализ.....	48
2.6.5. Дополнительные эксперименты с трансляцией: оценка критерия ответа.....	54
2.6.6. Дополнительные эксперименты с трансляцией: оценка повторяемости поведения.....	56
Глава 3. Результаты.....	57
3.1. Зараженность гемоспоридиями.....	57
3.1.1. Толстоклювая пеночка.....	57
3.1.2. Светлоголовая пеночка.....	60
3.1.3. Камчатская таловка.....	63
3.2. Организация спонтанного пения.....	66
3.2.1. Толстоклювая пеночка.....	66
3.2.2. Светлоголовая пеночка.....	67
3.2.3. Камчатская таловка.....	68
3.3. Вокализация и территориальное поведение.....	69
3.3.1. Тестирование критерия контекста.....	69
3.3.1.1. Толстоклювая пеночка.....	69
3.3.1.2. Светлоголовая пеночка.....	71
3.3.1.3. Камчатская таловка.....	74
3.3.2. Тестирование критерия ответа.....	76
3.3.2.1. Толстоклювая пеночка.....	76
3.3.2.2. Светлоголовая пеночка.....	77
3.3.3. Тестирование критерия предсказания.....	78
3.3.3.1. Толстоклювая пеночка.....	79
3.3.3.2. Светлоголовая пеночка.....	80
3.3.3.3. Камчатская таловка.....	81
3.4. Влияние зараженности гемоспоридиями на спонтанное пение.....	82

3.4.1. Толстоклювая пеночка.....	82
3.4.2. Светлоголовая пеночка.....	84
3.4.3. Камчатская таловка.....	86
3.5. Влияние зараженности гемоспоридиями на вокализацию и территориальное поведение самцов в эксперименте.....	87
3.5.1. Толстоклювая пеночка.....	87
3.5.2. Светлоголовая пеночка.....	91
3.5.3. Камчатская таловка.....	99
Глава 4. Обсуждение.....	104
4.1. Зараженность гемоспоридиями.....	104
4.2. Вокализация и территориальное поведение пеночек.....	108
4.3. Влияние зараженности гемоспоридиями на спонтанное пение пеночек.....	112
4.4. Влияние зараженности гемоспоридиями на вокализацию и поведение пеночек в территориальном контексте.....	114
Заключение.....	119
Список литературы.....	122

Введение

Актуальность темы исследования. Гемоспоридии родов *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon* – распространенные паразиты крови птиц, которые могут оказывать влияние на различные показатели их физиологического состояния, репродуктивного успеха и выживаемости. Птицы заражаются гемоспоридиями от переносчиков – самок кровососущих двукрылых насекомых (Diptera). Через 1-3 недели после заражения (в зависимости от вида паразита) наступает острая фаза, характеризующаяся значительным влиянием на организм позвоночного хозяина, включая развитие анемии, повреждение внутренних органов и нарушение их функций, воспалительные реакции и другие патологические изменения: это показано, например, на экспериментальных и домашних птицах (Valkiūnas, 2004; Grabow, 2024). Далее, если птица выживает, заболевание переходит, возможно пожизненно, в хроническую стадию, которая чаще всего и регистрируется при отлове птиц в диких популяциях. Хроническая инфекция – это длительное присутствие паразита в организме хозяина, сохраняющееся после острой фазы заражения и характеризующееся относительно низкой интенсивностью инвазии в крови (Schoenle et al., 2017). Хроническая стадия обычно не сопровождается выраженным изменением физиологических и поведенческих характеристик особи, поэтому считается, что она оказывает минимальное влияние на организм птицы. Однако, последние исследования показывают, что зараженность гемоспоридиями даже с такой низкой интенсивностью может существенно влиять на выживаемость и репродуктивный успех (Martínez-de la Puente et al., 2010; Pigeault et al., 2018). Механизмы этого не ясны, в частности, почти не известно, как влияют хронические гемоспоридиозы на поведение особи. Изучение взаимосвязей между зараженностью паразитами и поведением особи имеет ключевое значение для понимания механизмов адаптации к инфекциям.

Удобным модельным объектом для изучения этого вопроса является вокальное и территориальное поведение воробьиных птиц. Территориальное поведение, направленное на защиту гнездового участка, играет ключевую роль в жизни многих видов этой группы, а вокализация (пение) принципиально важна в качестве маркера занятости участка и состояния исполнителя (самца). В данной работе мы исследовали влияние хронических гемоспориديозов на вокализацию и территориальное поведение пеночек (*Phylloscopus* spp.) в естественных условиях. На примере этой модельной группы мы оценили влияние паразитов крови на ключевые особенности поведения птиц, что определяет актуальность исследования.

Степень разработанности темы исследования. К настоящему времени изучены биология и особенности жизненных циклов гемоспоридий птиц, собраны обширные данные по разнообразию и распространению этих паразитов, хорошо разработаны методы молекулярной и морфологической диагностики. Целый ряд работ посвящен влиянию острой паразитарной инфекции на гормональный и иммунный статус, выживаемость, поведение и другие параметры (Cornelius et al., 2014; Hahn et al., 2018; Dadam et al., 2019; Ganser et al., 2020; Neumann et al., 2024; Grabow et al., 2025). Влияние гемоспоридий на акустическое и территориальное поведение птиц изучено значительно слабее (Spencer et al., 2005; Gilman et al., 2007; Lopez-Serna et al., 2021). Несколько подобных исследований посвящено вокализации птиц, но результаты остаются неоднозначными. Так, хотя в ряде случаев выявлены отрицательные эффекты, в других работах гемоспоридии не влияли на акустическое поведение и параметры пения. Что касается влияния хронических гемоспоридиозов на территориальное поведение птиц, то такие данные практически отсутствуют.

Изучение вокализации воробьиных птиц – одно из популярных направлений в современной орнитологии. На примере очень многих видов изучены структура и функции пения, его роль в коммуникации, а также значение отдельных

акустических параметров как индикаторов качества и состояния особи. Показано, в частности, что структура вокализации может меняться в зависимости от физиологического состояния самцов, а также в территориальном контексте, выступая маркером агрессивного поведения (MacDougall-Shackleton, 2015; Diniz et al., 2018; Опаев, Колесникова, 2019; Akçaya et al., 2020; Опаев, 2021; Gil, Zsebők et al., 2021). В нашей работе под качеством особи мы понимаем совокупность индивидуальных характеристик самца, потенциально определяющих его конкурентоспособность и репродуктивный успех, которые могут быть отражены в характеристиках пения (Gil et al., 2002).

Цель работы – оценить влияние хронических гемоспоридиозов на акустическое и территориальное поведение модельных видов пеночек умеренной зоны Азии в естественных условиях.

Задачи:

1. Оценить зараженность гемоспоридиями и их разнообразие у модельных видов пеночек на основе молекулярно-генетической диагностики и анализа мазков крови. Определить интенсивность инвазии (паразитемию) у зараженных особей по мазкам крови.
2. Изучить вокализацию и территориальное поведение модельных видов пеночек в поведенческих экспериментах с имитацией территориального вторжения.
3. Проанализировать взаимосвязи между зараженностью гемоспоридиями и вокализацией и территориальным поведением пеночек.

Научная новизна. Впервые проведен комплексный анализ влияния хронической гемопаразитарной инфекции на акустическое и территориальное поведение трех видов воробьиных птиц в естественных условиях. Показано, что это влияние проявляется преимущественно в условиях территориальных взаимодействий, тогда как поведение вне территориального контекста не

различается у зараженных и незараженных птиц. Выявлено, что зараженные особи в территориальном контексте ведут себя активнее, что проявляется в более интенсивном и разнообразном пении. При этом конкретный характер влияния гемоспоридий на вокализацию видоспецифичен.

Теоретическая и практическая значимость работы. Работа посвящена фундаментальной проблеме биологии, связанной с изучением роли индивидуальных этолого-физиологических различий между особями в функционировании популяций животных. В фокусе исследования – проявления неравноценности особей, существенные для формирования и поддержания структуры популяции. Полученные результаты расширяют современные представления о последствиях хронических гемоспоридиозов на свободноживущих птиц, в том числе – о роли этих инфекций в проявлениях неравноценности особей в популяции. Исследование имеет значение в рамках изучения экологических и эволюционных аспектов системы «паразит–хозяин», а также механизмов территориального поведения и роли акустической сигнализации в качестве показателя физиологического состояния птиц.

Приведенные в работе данные о распространенности гемоспоридий модельных видов птиц и их влиянии на поведение особей могут быть использованы как основа при разработке методологий мониторинговых исследований состояния популяций птиц. Подтверждена необходимость комплексного использования микроскопии и молекулярно-генетических методов для диагностики гемоспоридий. Также материалы диссертации могут быть использованы в учебных курсах по орнитологии и экологии в высших учебных заведениях.

Положения, выносимые на защиту:

1. В контексте территориального поведения именно вокальные характеристики, а не двигательные реакции, могут выступать как достоверные показатели качества самца.

2. Влияние хронических гемоспоридиозов на акустическое поведение самцов воробьиных птиц имеет контекст-зависимый характер и проявляется преимущественно в территориальном контексте, когда прямая конкуренция максимально выражена.

3. В территориальном контексте зараженные особи ведут себя активнее незараженных, что может отражать более высокое качество таких самцов, позволяющее им сохранять поведенческую активность несмотря на гемопаразитарную инфекцию.

Личный вклад соискателя. Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научным руководителем. Автором выполнен сбор материала, обработка записей экспериментов, молекулярный анализ и подготовка проб к секвенированию. Эта работа проводилась совместно с научным руководителем. Также автором был выполнен анализ литературных данных, статистическая и графическая обработка данных, интерпретация результатов и подготовка текста диссертации, рисунков и таблиц.

Степень достоверности и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 3 работы в изданиях, входящих в Перечень ВАК. Также результаты работы были представлены на 2 международных конференциях.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю А.С. Опаеву за всестороннюю помощь при проведении исследования, а также Е.В. Платоновой за помощь при подготовке теста диссертации. Автор благодарен Я.В. Домбровской, А.И. Антонову и С.Г. Мещерягиной за помощь в сборе материала, а также Е.В. Платоновой и Я.В. Домбровской – за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа и микроскопии. Автор благодарен И.А. Мурашеву за изготовление моделей пеночек, использованных в экспериментах.

Глава 1. Обзор литературы

1.1. Краткая характеристика гемоспоридий птиц

У воробьиных птиц обнаружено множество инфекций, вызываемых эндо- и эктопаразитами (El-Ghany, 2023). Среди первых широко распространены паразиты крови различных таксонов (Dunn et al., 2011). В периферической крови нередко обнаруживаются микрофилярии (Nematoda: Filariidae) – личиночные стадии нематод (Silveira et al., 2010), а также *Trypanosoma* (Trypanosomatida: Trypanosomatidae), *Babesia* (Piroplasmida: Babesiidae) и *Isospora* (Eucoccidiorida: Eimeriidae). Распространенными и хорошо изученными паразитами являются гемоспоридии. Гемоспоридии (Apicomplexa: Haemosporida) – космополитическая группа облигатных гетероксенных паразитов, заражающих земноводных, рептилий, птиц и млекопитающих, и передающихся через укусы кровососущих двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) (Braga et al., 2011). Эти микроорганизмы могут ощутимо влиять на состояние особей в популяции: повышать уровень смертности, задерживать развитие в раннем возрасте и вызывать снижение репродуктивной функции (Valkiūnas, 2004; Marzal et al., 2005). Непосредственным следствием заражения может быть угнетение иммунного ответа, связанное с разрушением иммунокомпетентных клеток, в том числе, лейкоцитов (Puente et al., 2010). Наконец, гемоспоридии могут оказывать влияние на поведение птиц (Dunn et al., 2011).

У птиц в основном встречаются представители трех родов гемоспоридий – *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*. К настоящему времени известно более 55 видов *Plasmodium*, 177 видов *Haemoproteus* и 45 видов *Leucocytozoon*, паразитирующих во внутренних органах и крови птиц (Bensch et al., 2000; Atkinson et al., 2009). Однако, видовое разнообразие группы недооценено, т.к. большинство современных работ сосредоточено главным образом на определении генетических линий гемоспоридий без связи их с конкретным морфовидом. Генетическая линия паразита – это уникальная последовательность нуклеотидов митохондриального

гена цитохром *b* (cyt *b*), используемого для молекулярной идентификации (Bensch et al., 2009). Морфологически изучены далеко не все генетически уникальные линии. С помощью ПЦР-методов (Bensch et al., 2000; Hellgren et al., 2004), основанных на амплификации этого фрагмента, было выявлено значительное генетическое разнообразие: 5367 линий, представленных в специализированной открытой базе данных по гемоспоридиям MalAvi (по состоянию на 23 марта 2026 года, MalAvi: Malaria Atlas Project database). Представители *Haemoproteus* и *Leucocytozoon* обычно более специфичны в отношении хозяев: определенные виды/генетические линии часто заражают близкородственные виды одного семейства или рода птиц. А представители рода *Plasmodium* более пластичны по отношению к хозяевам (Santiago-Alarcon et al., 2020). При этом, специфичность относительно хозяина варьирует между отдельными видами и генетическими линиями паразитов: многие линии *Haemoproteus* и *Leucocytozoon* также способны заражать несколько видов птиц.

Паразиты рода *Plasmodium* могут вызывать птичью малярию – трансмиссивное паразитарное заболевание, передающееся комарами. Птицы, инфицированные *Plasmodium*, могут испытывать потерю аппетита, за которой следует потеря веса, износ перьев и пр. (Matson et al., 2005; Jones, 2015). *Plasmodium* также может разрушать эритроциты птицы, что приводит к анемии и слабости, и может закончиться летальным исходом (Ryan et al., 2025). У *Plasmodium* бесполое размножение происходит не только в тканях, но и в эритроцитах птиц. Эритроцитарная мерогония сопровождается образованием мерозоитов и разрушением инфицированных эритроцитов. Кроме того, у многих видов этого рода мерозоиты могут инициировать вторичную тканевую мерогонию, в результате которой повреждаются внутренние органы. Поэтому патогенное воздействие *Plasmodium* связано как с изменениями в крови, так и с поражением тканей. Выраженность патологии существенно различается в зависимости от вида или

линии паразита и восприимчивости хозяина – особенно тяжелые инфекции могут развиваться у неадаптированных к данному паразиту видов птиц (Valkiūnas, Iezhova, 2017).

Паразиты рода *Haemoproteus* паразитируют на птицах и рептилиях (Santiago-Alarcon, Marzal, 2020). Эти паразиты передаются в основном мокрецами рода *Culicoides* (сем. Ceratopogonidae) (Bukauskaitė et al., 2018; Valkiūnas, Atkinson, 2020). В организме птицы бесполое размножение *Haemoproteus* происходит только в тканях внутренних органов, где формируются меронты либо (у ряда видов) крупные мегаломеронты. В эритроцитах развиваются только гаметоциты (Chagas et al., 2019). Тканевая мерогония может происходить в различных органах и иметь видо- и линиеспецифичную локализацию. Ранее инфекции *Haemoproteus* считались преимущественно малопатогенными, однако современные исследования показали, что некоторые линии способны вызывать тяжелое поражение внутренних органов и даже гибель птиц, особенно при развитии мегаломеронтов у неадаптированных хозяев (Ortiz-Catedral et al., 2019).

Leucocytozoon паразитируют только на птицах (Valkiūnas, 2005). Передаются в основном кровососущими мошками (сем. Simuliidae) (Desser, Yang, 1973; Allison et al., 1978). Виды *Leucocytozoon* являются возбудителями лейкоцитозооноза птиц. *Leucocytozoon* не осуществляет бесполое размножение в эритроцитах: мерогония происходит исключительно в тканях. После выхода мерозоитов, формируются гаметоцитарные стадии, локализующиеся в клетках крови. У многих видов *Leucocytozoon* гаметоциты развиваются в лейкоцитах и вызывают выраженную деформацию клеток. Особенностью *Leucocytozoon* является способность образовывать крупные тканевые мегаломеронты, которые могут развиваться в различных органах и, при высокой паразитарной нагрузке, сопровождаться воспалением, некрозами и другими патологическими изменениями. Поэтому, несмотря на отсутствие эритроцитарной мерогонии, инфекции *Leucocytozoon*

способны вызывать выраженную патологию и, в отдельных случаях, тяжелый лейкоцитозооноз и гибель птиц (Valkiūnas, Iezhova, 2023).

Таким образом, гемоспоридии трех названных родов могут по-разному воздействовать на физиологическое состояние птиц (см. раздел 1.4.1). Особенно это важно учитывать при исследовании поведения, поскольку изменения вокализации и территориального поведения зависят не только от наличия или отсутствия инфекции и ее интенсивности, но и от особенностей биологии паразита, т.к. разные гемоспоридии различаются по жизненному циклу, локализации развивающихся стадий и патогенности. Поэтому при изучении влияния гемоспоридий на качество и поведение самцов важно учитывать не только сам факт заражения, но и таксономическую принадлежность паразита.

На распространенность гемоспоридий в популяциях (экстенсивность инвазии) влияют различные факторы, такие как, например, условия окружающей среды, вид птицы, ее возраст или пол, репродуктивный статус и др. (Laurance et al., 2013; Rodrigues et al., 2021). Поэтому при изучении взаимосвязи заражения с поведением необходимо учитывать, что инфекционный статус является результатом взаимодействия многих факторов. Климатические факторы играют значимую роль в распространении паразитов: во влажном и теплом климате разнообразие и численность паразитов, как правило, выше, а трансмиссия длится дольше (в тропических регионах, например – круглогодично) (Braga et al., 2011; Mirzaei et al., 2020;). Гемоспоридиозы известны у птиц по всему миру, за исключением Антарктики. Кроме того, распространение гемоспоридий зависит от переносчиков – двукрылых насекомых, их обилия и активности (Knowles et al., 2011; Carlson et al., 2015; Medeiros et al., 2015). На активность переносчиков, в свою очередь, может влиять температура окружающей среды, влажность, количество осадков и пр. (Zamora-Vilchis et al., 2012). Кроме того, восприимчивость хозяев к гемоспоридиям может увеличивать скорость передачи и распространенность

паразитов среди птиц (Bensch et al., 2009). В популяциях воробьиных птиц, как правило, довольно высокий процент зараженных особей. Обычно заражено около 30–50% особей (Grabow, 2024), но в некоторых случаях зараженность достигает 100% (De Amaral et al., 2023; Schumm et al., 2024). Таким образом, экстенсивность инвазии зависит от множества факторов, связанных с биологией хозяина и переносчика, а также с климатическими и биотопическими параметрами. Все это необходимо учитывать при изучении взаимосвязи заражения с поведением.

1.1.1. Жизненный цикл гемоспоридий

Три основных рода гемоспоридий (*Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*) имеют много схожих черт в своих жизненных циклах. Основными переносчиками гемоспоридий птиц являются двукрылые насекомые из 17 родов (Žiegytė, Valkiūnas, 2014). При укусе самки двукрылого насекомого в организм птицы попадают спорозоиты гемоспоридий. Спорозоиты инициируют бесполое экзоэритроцитарное развитие (экзоэритроцитарную мерогонию или шизогонию) в различных тканях птицы. Вышедшие из тканей экзоэритроцитарные мерозоиты способны инфицировать клетки крови, в которых в конечном итоге, развиваются гаметоциты. Бесполое делящиеся стадии (эритроцитарные меронты или шизонты) у представителей родов *Haemoproteus* и *Leucocytozoon* в эритроцитах не развиваются. Гаметоциты характеризуются половым диморфизмом.

Развитие у переносчиков сходно у всех гемоспоридий и включает оогамиию (половой процесс), спорогонию (бесполое размножение) и миграцию спорозоитов в слюнные железы, где они завершают свое созревание и становятся способными инфицировать позвоночного хозяина. Заражение позвоночных хозяев происходит во время кровососания переносчиков (Bensch et al., 2016; Galen et al., 2018; Pacheco et al., 2018; Toscani et al., 2018; Venugopal et al., 2020).

1.1.2. Методы диагностики гемоспоридий

Гемоспоридии на различных стадиях развития могут быть выявлены при анализе мазков крови или срезов тканей под микроскопом. Однако, исследование мазков под микроскопом недостаточно чувствительно для выявления инфекций при низкой паразитемии и на ранних стадиях заражения, поэтому вероятность получения ложноотрицательных результатов при использовании данного метода достаточно высока (Valkiūnas, 2005; Santiago-Alarcon, Marzal, 2020). Методы молекулярной диагностики, включающие ПЦР-скрининг и секвенирование ДНК, являются высокочувствительными и надежными для выявления паразитов в крови и тканях на разных стадиях развития (Valkiūnas et al., 2014). Вместе с тем, в ряде исследований было показано, что микроскопия и молекулярные методы обладают сопоставимой чувствительностью при выявлении гемоспоридий птиц (Valkiūnas et al., 2008; Valkiūnas et al., 2009). Молекулярная диагностика основана преимущественно на детекции и анализе митохондриальной ДНК паразита. Определение последовательности гена цитохрома *b* (*cyt b*) считается надежным и специфичным методом, особенно в случаях ложноотрицательных результатов микроскопии (Martinsen et al., 2008; Valkiūnas et al., 2008; Braga et al., 2011).

У гемоспоридий птиц возможны так называемые абортивные инфекции, при которых паразит не может завершить свое развитие в организме хозяина – образования гаметоцитов не происходит, вследствие чего передача паразита переносчику становится невозможной. Причиной возникновения абортивных инфекций может быть попадание паразита в организм неспецифического хозяина, а также устойчивость хозяина к паразитам, невозможность формирования мерозоитов или неспособность мерозоитов проникать в эритроциты (Duc et al., 2023). Абортивные инфекции могут приводить к расхождению результатов микроскопии и молекулярной диагностики. Это особенно важно учитывать при интерпретации результатов ПЦР-скрининга, поскольку выявление ДНК паразита не

всегда свидетельствует о наличии полного цикла развития, завершающегося формированием гаметоцитов (Tchoumbou et al., 2025).

Таким образом, диагностика гемопаразитарных инфекций у птиц имеет свои ограничения как при анализе мазков под микроскопом, так и при использовании молекулярных методов детекции. Микроскопия мазков крови позволяет описывать морфологию паразитов и оценивать паразитемию, однако обладает недостаточной чувствительностью при низкой интенсивности инвазии (паразитемии) и на ранних стадиях заражения. Молекулярные методы отличаются высокой чувствительностью и специфичностью, они позволяют выявить скрытые инфекции и провести идентификацию паразита по маркерной последовательности ДНК. Однако, такие методы не позволяют отличить abortивную инфекцию от инфекции с полным циклом развития. В связи с этим наиболее надежным подходом является комплексное использование обоих методов: микроскопии мазков крови и ПЦР-диагностики. Их сочетание позволяет повысить точность выявления и идентификации гемоспоридий, снизить вероятность диагностических ошибок и получить наиболее полную информацию как о наличии инфекции, так и о стадиях ее протекания.

1.2. Пение птиц как показатель качества и состояния особи

Пение птиц – один из наиболее сложных сигналов в коммуникации животных. Оно представляет собой сложную систему поведения, которая играет ключевую роль в обеспечении выживания и репродуктивного успеха воробьиных птиц (Catchpole, Slater, 2008). Песня птиц, наряду с другими акустическими сигналами (например, позывками) выполняет множество различных функций. Основные из них – защита территории и привлечение партнера. Также пение играет роль в формировании социальных связей между особями, и, что в нашем

исследовании наиболее важно, является показателем их физиологического состояния (Nowicki, Searcy, 2004; Catchpole, Slater, 2008).

Пение певчих воробьиных птиц (подотряд Passeri) состоит из отдельных стереотипных типов звуков, которые группируются в песни. Одни виды при пении оперируют единственным типом песни, а другие обладают репертуарами из нескольких типов песен. Пение – это сложный сигнал. Сложность пения имеет три компоненты (Опаев, 2021):

- 1) размер репертуара, то есть число различных типов звуков и/или песен, которыми располагает особь;
- 2) набор правил, регулирующих последовательность воспроизведения элементарных акустических единиц (звуков или песенных типов);
- 3) структура отдельной песни, в первую очередь – степень разнообразия звуков в ее составе.

Таким образом, анализ пения позволяет изучить совокупность акустических характеристик, потенциально связанных с разными аспектами биологии особи. Это означает, что влияние одного и того же фактора, такого как, например, паразитарная инфекция, может проявляться в изменении одних параметров пения, но не затрагивать другие. В нашей работе мы рассматривали целый ряд отдельных характеристик пения.

1.2.1. Качество и состояние особи

Качество особи (individual quality) – это устойчивые индивидуальные характеристики, которые определяют репродуктивный успех и выживаемость особей в течение всей жизни и зависят от генетических факторов, условий онтогенеза и т.д. Состояние особи – это краткосрочные характеристики, которые отражают состояние в данный момент. Состояние может изменяться в зависимости от уровня гормонов, паразитарной нагрузки, обилия корма и пр. Таким образом,

качество – долговременная характеристика особи, а состояние – кратковременная. Оценка как качества, так и состояния особи может быть полезна при брачных и конкурентных взаимодействиях. Пение птиц может нести информацию и о том, и о другом, при этом конкретные проявления качества и состояния особи в пении могут быть различны.

1.2.2. Пение птиц как показатель качества особи

Современные представления об отражении качества особи в пении сводятся к нескольким гипотезам. В рамках гипотезы гандикапа (*handicap hypothesis*) предполагается, что отдельные характеристики пения (например, частота – количество песен в единицу времени, или суммарная продолжительность пения) «честно» отражают качество самца из-за энергетических затрат на пение и/или повышенного риска привлечения хищников или конкурентов активно поющей особью. Так, у интенсивно поющих самцов дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*) суточные затраты энергии достоверно выше, чем у самцов, поющих с низкой интенсивностью (Hasselquist, Bensch, 2008). А самцы воробьиных птиц, поющие на открытых местах, больше подвержены риску хищничества (Møller et al., 2006). Однако, далеко не все параметры пения могут быть объяснены через затраты, и даже указанные выше зависимости выполняются далеко не во всех случаях.

Следующая группа гипотез связана с особенностями развития пения. Гипотезы стресса развития (*developmental stress hypothesis*) и пищевого стресса (*nutritional stress hypothesis*) предполагают, что параметры пения могут отражать условия развития в раннем возрасте. Нарушения питания и развития в этот период приводят к нарушениям формирования песенных центров мозга, что отражается на пении взрослой птицы (Nowicki et al., 2002). Дело в том, что развитие мозга в целом требует значительных ресурсов и чувствительно к стрессу в период раннего онтогенеза. Нарушение развития песенных центров может вызвать нехватка

пищевых ресурсов, высокий уровень кортикостерона, зараженность паразитами, и другие причины. Это может привести к тому, что песня взрослой особи будет, например, менее сложной (MacDougall-Shackleton, Spencer, 2012). Так, размер репертуара во взрослом возрасте был выше у тех самцов дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*), которые, будучи птенцами, имели более длинные первостепенные маховые перья и большую массу тела (Nowicki et al., 2000). Таким образом, физиологические ресурсы особи могут влиять на такие сигналы, как пение (MacDougall-Shackleton, 2015). С этим связана гипотеза обучения (learning-based constraints). Она подтверждается экспериментально: у некоторых видов самки предпочитают самцов с более «правильно» выученными песнями (Nowicki et al., 2002). Наконец, согласно близкой гипотезе нейробиологических ограничений (neurobiological constraint hypothesis), размер репертуара (т.е. сложность пения) ограничен объемом и развитием специализированных мозговых структур (Moore et al., 2011).

Гипотеза ограничений исполнения (performance constraints hypothesis) основана на наличии физических пределов, ограничивающих исполнение песен с определенными частотно-временными параметрами. Предполагается, что только особи высокого качества способны воспроизводить сложные сигналы с параметрами, близкими к пределам (Podos et al., 2004), которые определяются, например, строением сирикса (голосового органа птиц) или объемом воздушных мешков (Logue et al., 2020). Полевые жаворонки (*Alauda arvensis*) не могут быстро чередовать при пении контрастные по частоте звуки. Поэтому чем более выражены различия в основной частоте последовательных звуков, тем больше пауза между ними. Вероятно, это связано с ограничением в работе сирикса. Тем не менее, в ходе агрессивных взаимодействий, самцы могут в той или иной степени сокращать длину пауз, что может свидетельствовать о качестве особи (Geberzahn, Aubin, 2014).

Таким образом, существует несколько гипотетических механизмов, объясняющих, как и почему качество особи может отражаться в ее пении. Эти механизмы связаны с энергетическими затратами, условиями раннего развития, обучением и физиологическими ограничениями исполнения. Они не являются взаимоисключающими, но предполагают различные изменения отдельных параметров пения под воздействием внешних факторов, например, инфекции. Следовательно, отсутствие взаимосвязи какого-либо одного параметра с паразитарной инфекцией не позволяет сделать вывод об отсутствии взаимосвязи инфекции с вокализацией в целом.

1.2.3. Пение птиц как показатель состояния особи

Согласно концепции «социальной платы» (social costs), некоторые варианты акустического поведения, часто вызывающие ответную агрессию у оппонента, реже используются «низкокачественными» самцами (Anderson et al., 2012; Zollinger, Brumm, 2015; Webster et al., 2018). В качестве примеров можно назвать такие акустические реакции, как перекрывание песен (song overlapping: фокальный самец начинает петь, пока песня конкурента еще не закончилась, т.е. песни двух самцов перекрываются во времени) и «тихие» песни (soft song: песни, исполняемые с пониженной амплитудой по сравнению с обычным пением, и, часто, на близком расстоянии от соперника) Предполагается, что сигналы, связанные с высоким социальным риском (как в приведенных выше примерах), могут служить «честными» индикаторами мотивации и состояния особей.

Ключевая особенность поведенческих сигналов (в отличие от морфологических) состоит в том, что они крайне динамичны: поведение способно изменяться за очень короткий временной промежуток. Пение требует значительных физиологических затрат, поэтому текущее состояние организма влияет на параметры пения. Физиологическое состояние птиц, в свою очередь, может

изменяться в течение коротких промежутков времени, от нескольких часов до нескольких дней, что может приводить к изменениям вокализации. Такие изменения, как правило, связаны с иммунным ответом, энергетическими ресурсами организма, воздействием стрессовых факторов и параметрами внешней среды (Riters, 2012).

Одним из ключевых факторов, влияющих на сигнальное поведение птиц, является уровень гормонов. Основные из них – тестостерон (основной половой гормон) и кортикостерон (глюкокортикоид, уровень которого возрастает в ответ на воздействие стрессовых факторов). Тестостерон играет важную роль в регуляции территориального и брачного поведения самцов птиц, которое включает акустическое поведение и агрессивные реакции на соперников (Frankl-Vilches, Gahr, 2018). У самцов горихвостки-чернушки (*Phoenicurus ochruros*) повышение концентрации тестостерона в сезон размножения сопровождалось увеличением частоты пения (Villavicencio et al., 2021). Увеличение концентрации кортикостерона, напротив, может сопровождаться снижением репродуктивной активности и уменьшением интенсивности пения. Вместе с тем, взаимосвязь между кортикостероном и пением может зависеть от вида птицы, сезона или социального контекста (Rosvall et al., 2012).

При повышении концентрации глюкокортикоидов наблюдается рост числа гетерофилов (Maxwell et al., 1998) и одновременное снижение количества лимфоцитов (Siegel et al., 1995; Dhabhar et al., 1997), что в итоге приводит к увеличению соотношения гетерофилов к лимфоцитам (H/L) (Gross et al., 1983). Подобные изменения в лейкоцитарном профиле могут возникать и во время иммунного ответа на паразитарную инфекцию (Neumann et al., 2024). По этой причине острый воспалительный процесс может вызывать кратковременное ухудшение физиологического состояния птиц. Воспаление сопровождается повышенными энергетическими затратами и изменением гормонального фона, что

также может приводить к снижению активности и угнетать демонстративное поведение. У некоторых видов овсянок экспериментальная активация иммунитета сопровождалась уменьшением двигательной активности и сокращением времени, которое особь тратит на вокализацию (Owen-Ashley, Wingfield, 2007).

Пение птиц связано с энергетическими затратами. У канареечного вьюрка (*Serinus canaria*) уровень метаболизма при пении был выше базального, т.е. энергетические траты зависели от того, как много птица поет (Ward et al., 2003). Интенсивно поющие самцы западного соловья (*Luscinia megarhynchos*) теряли больше массы, нежели поющие менее интенсивно (Thomas, 2002). Таким образом, изменение энергетического баланса отражается на интенсивности вокализации и других параметрах пения.

На текущее состояние птиц и, следовательно, параметры пения, могут влиять температура среды, погодные условия или доступность ресурсов. Все это связано с энергетическими затратами. Например, энергетические затраты организма могут увеличиваться при низких температурах. Для некоторых видов воробьиных птиц было показано, что погодные условия влияют на интенсивность утреннего пения и продолжительность акустической активности самцов (Gil, Llusia, 2020).

Ухудшение физиологического состояния, связанное с болезнью и/или стрессом, может приводить к снижению интенсивности и разнообразия пения. Однако, возможны и обратные взаимосвязи. Согласно гипотезе предельных вложений (terminal investment hypothesis), снижение вероятности размножения в будущем (например, по причине смерти особи) может приводить к увеличению вложения ресурсов в текущее размножение (Duffield et al., 2017). Влияние изменения физиологического состояния на вокализацию не всегда однонаправленно. Следовательно, для паразитарной инфекции, особенно хронической, сложно заранее предполагать, приведет ли заражение к снижению параметров пения.

В некоторых исследованиях было показано, что параметры пения, такие как, например, частотный диапазон, длина песни, разнообразие репертуара и пр., тесно связаны с физиологическим состоянием самцов (Duffy, Ball, 2002). Например, у обыкновенных скворцов (*Sturnus vulgaris*) частота (количество песен в единицу времени) и длина песен положительно коррелируют с клеточным и гуморальным иммунитетом, что, в свою очередь, может влиять на выбор самками самцов (Duffy, Ball, 2002). Аналогично, сложность песни у зебровых амадин (*Taenopygia guttata*), вероятно, отражает текущее состояние или мотивацию (Naguib, Riebel, 2009).

Таким образом, изучение поведения и физиологических показателей птиц позволяет комплексно оценить их состояние в данный момент времени.

1.3. Пение птиц в территориальном контексте

Пение птиц используется в качестве коммуникативного сигнала при территориальных конфликтах. В этом случае могут меняться как структурные, так и временные параметры пения, что может нести значимую информацию для оппонента. Дело в том, что характер этих изменений (направление и степень изменения параметра пения) может отражать уровень агрессивности особи, т.е. выполнять функцию агрессивного сигнала. Следовательно, информативным является не только само пение, но и изменение его параметров в ответ на агрессию соперника. В работах по изучению механизмов выражения территориальной агрессии у птиц были выявлены три основные стратегии акустической реакции:

- 1) увеличение разнообразия наблюдаемого репертуара – количества типов песен в единицу времени;
- 2) появление непесенных звуков – например, позывок;
- 3) увеличение частоты пения – количества песен в единицу времени (Todt, Naguib, 2000; Kroodsma et al., 2001; Searcy, Beecher, 2009; Опаев, Колесникова, 2019).

Все три упомянутые стратегии можно объединить в общую модель акустического поведения, суть которой заключается в увеличении интенсивности и разнообразия вокализации на протяжении нескольких минут. Используя более интенсивные и разнообразные вокализации, самцы способны сильнее влиять на поведение других особей, включая конкурентов (Flower et al., 2014; Опаев, 2021). Однако перечисленные стратегии не следует рассматривать как универсальные признаки агрессивности реакции. Изменение отдельных акустических параметров в ответ на пение конкурента отражает их зависимость от территориального контекста, но само по себе не делает их агрессивным сигналом. Для определения роли конкретного параметра необходимо учитывать реакцию самца-конкурента на эти изменения и их взаимосвязь с последующим поведением самцов.

Вокализация воробьиных птиц имеет множество функций, среди которых ключевыми являются привлечение партнера для размножения и поддержание территориальных границ (Catchpole, Slater, 2008). Самцы, защищающие свою территорию, используют пение как социальный сигнал в процессе взаимодействия с представителями своего вида. В подобных ситуациях отдельные характеристики пения могут изменяться в зависимости от уровня собственной мотивации фокального самца и реакции оппонента (Todt, Naguib, 2000). Некоторые отдельные характеристики пения могут свидетельствовать об уровне агрессивности самца в данный момент времени (Kramer et al., 1985; Ballentine et al., 2004; Grafe et al., 2004; Diniz et al., 2018; Zsebők et al., 2021).

Пение играет важную роль в территориальном поведении воробьиных птиц. Определенные параметры пения, такие как, например, частота пения (число песен в минуту), разнообразие репертуара (число типов песен), наличие «тихих песен» и т.д. часто могут сигнализировать о потенциальном конфликте. Однако, не любое пение и не каждый его параметр априори являются агрессивным сигналом. Агрессивный сигнал – это поведенческий признак, который не только отражает

уровень агрессии, а еще может указывать на вероятность ее усиления, т.е. выполнять прогностическую функцию (Searcy, Beecher, 2009). Считается, что параметры пения самцов воробьиных птиц могут интерпретироваться как сигналы агрессии, если соответствуют, как минимум, одному из трех критериев (Searcy, Beecher, 2009):

1) Критерий контекста показывает, изменяется ли сигнал в территориальном контексте. Данный критерий выполняется в случае, если в ситуациях территориального конфликта возникает определенный акустический сигнал или изменяется определенная характеристика пения. Например, увеличение частоты пения в территориальном контексте по сравнению с пением вне этого контекста указывает на то, что для параметра «частота пения» выполняется критерий контекста.

2) Критерий ответа показывает, реагируют ли самцы-получатели на данный сигнал. Критерий выполняется в случае, если определенный акустический сигнал или изменение характеристики пения вызывают ответную реакцию у соперника. Иными словами, самцы должны реагировать на измененное пение по-иному, чем на контрольное.

3) Критерий предсказания отражает, предсказывает ли данный сигнал увеличение агрессии. Этот критерий является наиболее строгим для классификации сигнала как агрессивного. Он выполняется в случае, если изменение определенной характеристики пения предсказывает последующую эскалацию агрессивного поведения со стороны особи-отправителя. Например, увеличение частоты пения будет прямо пропорционально вероятности приближения самца к сопернику или непосредственной атаке.

Три данных критерия позволяют разграничить изменение пения в присутствии конкурента и собственно агрессивный сигнал. В ключе нашего исследования это различие важно, поскольку изменение вокализации зараженных

самцов в территориальном контексте может отражать как непосредственное влияние инфекции на состояние, так и изменение способности особи к конкурентным взаимодействиям.

В работах, посвященных пению воробьиных птиц в территориальном контексте, показано, что разные акустические параметры могут выполнять функцию агрессивных сигналов (Diniz et al., 2018; Zsebők et al., 2021). Чаще всего, эти акустические параметры связаны с территориальным поведением, однако данный паттерн может варьировать в зависимости от вида птицы. Рассмотрим акустические реакции, связанные с взаимодействием с оппонентом (копирование песен и др.) и те, реализация которых, в целом, не зависит от вокализации оппонента (частота смены напева и др.).

Копирование песен (song type matching) – это поведенческий паттерн, при котором самец отвечает конкуренту тем же типом песни, который конкурент исполнил только что. Такое поведение наблюдается у видов, самцы которых имеют общие или сходные типы песен в репертуаре. Копирование песен, как правило, связано с ранними стадиями конфликта и не предшествует непосредственной атаке (Vehrencamp, 2001; Akçaya et al., 2013). Копирование частот (frequency matching), в известной степени, аналогично копированию песен. Это вид акустического поведения, при котором самец изменяет частоту (кГц) своей песни в ответ на песню соперника таким образом, чтобы максимально соответствовать частоте его только что пропеты песни. Перекрывание песен (song overlapping) – это сигнал, связь которого с агрессивным поведением достаточно противоречива (Mennill, Ratcliffe, 2004; Akçaya et al., 2020), что говорит о том, что даже распространенный паттерн поведения не стоит автоматически интерпретировать как универсальный агрессивный сигнал. Функция конкретного параметра поведения как агрессивного сигнала определяется особенностями пения конкретного вида птицы, а также конкретным территориальным контекстом, в котором самец-конкурент может вести

себя в разной степени агрессивно. Т.е. при интерпретации любых изменений вокализации необходимо учитывать контекст.

Рассмотренные далее параметры пения связаны с поведением оппонента в меньшей степени. Частота смены напева (song type switching rate) – это частота перехода от определенного типа песни к песне другого типа по отношению к общему числу переходов между песнями. В территориальном контексте частота смены напева может как увеличиваться, так и уменьшаться (Hedley et al., 2018; Deoniziak, Osiejuk, 2020; Sierro et al., 2023). Тихие песни, исполняемые с пониженной амплитудой, как правило демонстрируют устойчивую связь с агрессией и являются для оппонента наиболее надежным индикатором потенциальной угрозы (Templeton et al., 2012; Liu et al., 2022).

Такие наиболее общие параметры пения, как частота пения (число песен в минуту), длина песен и длина пауз между песнями отражают в основном краткосрочное физиологическое и/или мотивационное состояние особи. Экспериментальные исследования показывают, что данные параметры могут изменяться в зависимости от физиологического состояния самца (Wang et al., 2019; Ball et al., 2020; Rose et al., 2021; Lyra et al., 2022), а также в зависимости от социального контекста (например, при вторжении конкурента на участок) (Meitzen et al., 2009; Jablonszky et al., 2021; Loning et al., 2022; Zsebök et al., 2025). Таким образом, эти параметры могут отражать уровень агрессивности особи при территориальных взаимодействиях. Это позволяет рассматривать совокупность данных акустических параметров в качестве комплексного показателя текущего физиологического состояния и уровня агрессивности самца в данный момент. Так, длина песен может сигнализировать об агрессии самцов воробьиных птиц, при этом более длинные песни могут вызывать более агрессивную реакцию в территориальном контексте (Osiejuk, Jakubowska, 2017; Guimarães et al., 2023). Территориальные самцы зябликов (*Fringilla coelebs*) демонстрируют более

выраженную реакцию на пение с меньшей частотой смены напева (Deoniziak, Osiejuk, 2020). В работе по бледноногой пеночке (*Phylloscopus tenellipes*) (Ораев, 2024) показано, что самцы этого вида используют более разнообразное пение в территориальном контексте, а также более агрессивно реагируют на такое пение. Самцы пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) по-разному реагировали на вторжение самца-конкурента на участок в зависимости от частоты его пения, и это поведение предсказывало уровень агрессивной реакции со стороны поющего самца (Szymkowiak, Kuczyński, 2017).

Пение воробьиных птиц представляет собой многокомпонентный сигнал, отдельные параметры которого отражают разные аспекты состояния самца. При этом важно различать сигналы, связанные с долговременным качеством особи, и сигналы, отражающие ее текущее состояние. При этом, многие параметры пения в территориальном контексте – частота пения, длина песен и пауз, разнообразие репертуара, использование «тихих песен» и т.д. – являются динамичными и быстро изменяются в зависимости от, например, гормонального фона, уровня стресса, паразитарной нагрузки или территориального контекста. Именно поэтому данные параметры могут рассматриваться как показатели текущего состояния и уровня мотивации самца в данный момент. При территориальных взаимодействиях изменение таких характеристик пения может отражать степень агрессивности самца. При этом территориальное поведение играет ключевую роль в жизни самцов многих видов птиц, поскольку оно направлено на защиту территории, удержание которой играет ключевую роль в размножении. Следовательно, территориальный контекст дает возможность оценить физиологическое состояние в ключевой для особи ситуации, требующей, к тому же, активации ресурсов организма.

1.4. Влияние заражения гемоспоридиями на птиц

Гемопаразитарная инфекция обычно включает острую и хроническую стадии. Признаки заражения (например, анемия, слабость, снижение аппетита и массы тела, нарушения дыхания и пр.) могут быть заметны во время острой фазы, которая может приводить к гибели особей. Однако, при хронической стадии, признаки заболевания могут быть внешне незаметны (Grenfell et al., 2008; Chrétien et al., 2023). Большая часть данных о влиянии острой стадии инфекции на птиц получена в искусственных условиях, где птицы, содержащиеся в вольерах, освобождены от многих энергозатратных паттернов поведения, таких как, например, кормодобывание (Grabow et al., 2025). Во время острой фазы заражения паразитемия (интенсивность инвазии) обычно высока, что потенциально приводит к нарушению транспорта кислорода к органам и тем самым снижает функциональные возможности хозяина (Valkiūnas, 2004; Grabow, 2024). Уже в острой фазе могут возникать различные поведенческие реакции на заражение, такие как, например, снижение двигательной активности особей (Mukhin et al., 2016; Grabow et al., 2024).

Экспериментальные исследования хронических стадий заражения показывают, что влияние гемоспоридий на состояние организма незначительно (Atkinson et al., 2001; Palinauskas et al., 2008; Hahn et al., 2018). В то же время, некоторые исследования на свободноживущих видах показали, что хроническая инфекция может заметно влиять на репродуктивный успех птиц (Dadam et al., 2019; Grabow, 2024). Инфекция может приводить к уменьшению размера кладки (Marzal et al., 2005), снижению выживаемости птенцов (Merino et al., 2000; Sanz et al., 2001; Knowles et al., 2010) и размера выводка (Szép, Møller, 1999). Кроме того, заражение влияет на параметры репродуктивного поведения, например, заботу родителей о потомстве (Ganser et al., 2020; Parejo-Pulido et al., 2020). Изменения в поведении в ответ на инфекцию, вероятно, возникают, в первую очередь, предшествуя внешним проявлениям инфекции. Двигательная активность может уменьшаться при

заражении и служить индикатором других изменений в организме, например, в иммунной системе (Grabow, 2024). При этом поведенческие изменения могут быть адаптивны, либо же просто являться следствием общего снижения функциональных возможностей особи вследствие ухудшения состояния здоровья (Binning et al., 2017; Grabow, 2024).

Таким образом, результаты исследований по влиянию зараженности гемоспоридиями на птиц противоречивы. Это связано, прежде всего, с тем, что хроническая инфекция часто сопровождается слабыми или незаметными физиологическими изменениями. С другой стороны, эффекты хронических гемоспоридиозов могут частично или полностью компенсироваться изменениями в поведении зараженных птиц.

1.4.1. Влияние гемоспоридий на физиологические показатели птиц

Паразитарная нагрузка прежде всего влияет на физиологические параметры состояния особей, что впоследствии может отражаться на их поведении. Исследование больших синиц (*Parus major*) на юго-востоке Эстонии показало, что у инфицированных особей наблюдалась повышенная концентрация лимфоцитов в крови и общего иммуноглобулина в плазме (Ots, Nõrak, 1998). Отметим, что адаптивный иммунитет у птиц может быть определен количественно путем оценки уровня циркулирующих неспецифических иммуноглобулинов (IgY) (Morales et al., 2004). У самок лазоревек при экспериментальном уменьшении паразитарной нагрузки отмечалось снижение уровня иммуноглобулинов в крови (Tomás et al., 2007). Иммуноглобулины являются основными сывороточными компонентами, обеспечивающими гуморальные иммунные реакции, и могут служить показателем состояния здоровья организма (Roitt et al., 2001).

Соотношение гетерофилов к лимфоцитам (H/L) рассматривается как показатель уровня стресса, вызванного, в частности, инфекцией. При этом вариации

в соотношении различных типов лейкоцитов могут нести информации о характере стресса (Matson et al., 2005). Под воздействием стрессовых факторов у птиц часто наблюдается повышение количества гетерофилов и перераспределение лимфоцитов в крови, что приводит к увеличению соотношения Н/Л (Dehnhard et al., 2011). Это может происходить в том числе в ответ на инфекцию (Davis et al., 2008; Lüdtke et al., 2013). Таким образом, изменения в лейкоцитарном профиле могут служить показателем иммунного ответа на паразитарную инфекцию (Neumann et al., 2024). Предполагается, что соотношение Н/Л возрастает в ответ на инфекцию (Davis et al., 2008; Lüdtke et al., 2013). Однако в ряде исследований показаны противоположные результаты – снижение соотношения Н/Л при заражении гемоспоридиями (Norte et al., 2009; Dunn et al., 2013), либо отсутствие существенных изменений этого показателя (Cornelius et al., 2014; Santiago-Alarcon et al., 2018).

В двух популяциях зябликов (*Fringilla coelebs*) и черноголовой славки (*Sylvia atricapilla*) на юго-западе Германии заражение паразитами усиливало иммунный ответ особей, что проявлялось в высоком соотношении Н/Л (Lüdtke et al., 2013). У обыкновенных овсянок (*Emberiza citrinella*), инфицированных *Haemoproteus*, напротив, отмечалось снижение Н/Л (Dunn et al., 2013). У птенцов больших синиц, зараженных *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*, соотношение Н/Л было ниже, чем у незараженных особей (Norte et al., 2009). Исследованные особи домового воробья (*Passer domesticus*) с более выраженным клеточным иммунным ответом на момент отлова, имели больше шансов на выздоровление после экспериментального заражения *Haemoproteus* (Gonzalez et al., 1999).

Результаты исследований последствий заражения гемоспоридиями на иммунологические показатели также не позволяют выделить единую закономерность. Картину осложняет еще и то, что реакция организма на заражение, скорее всего, зависит от стадии и интенсивности инфекции.

1.4.2. Влияние гемоспоридий на вокализацию и территориальное поведение птиц

Влияние паразитарных инфекций на выживаемость, репродуктивный успех и другие показатели приспособленности птиц отражает преимущественно долгосрочные последствия заражения. Однако конкретные проксимальные механизмы, посредством которых гемоспоридии воздействуют на состояние и успешность особей, до настоящего времени изучены недостаточно. Перспективным подходом к изучению этих механизмов может служить исследование пения и территориального поведения птиц, поскольку именно поведенческие реакции способны быстро изменяться при ухудшении физиологического состояния и отражать текущее воздействие заражения на организм.

Роль заражения в территориальном поведении особей исследована слабо (Buchanan et al., 1999; Redpath et al., 2000; Spencer et al., 2005; Gilman et al., 2007; Bischoff et al., 2009; Müller et al., 2013). Одним из главных механизмов, объясняющих выбор самками самцов с высоким качеством исполнения песни, считается гипотеза Гамильтона и Зука (Hamilton, Zuk, 1982). Согласно этой гипотезе, признаки, подверженные половому отбору, связаны с наследуемой устойчивостью к паразитам. Следовательно, самки, предпочитающие самцов с более сложным пением, обеспечивают потомство генами, повышающими его устойчивость к инфекциям. Было показано, что заражение малярией может быть связано с уменьшением количества исполняемых песен, особенно если инфицирование происходит на ранних стадиях развития (Spencer et al., 2005; Gilman et al., 2007). Кроме того, у самцов камышовки-барсучка (*Acrocephalus schoenobaenus*), зараженных одним из гемоспоридий родов *Plasmodium* или *Haemoproteus*, было отмечено уменьшение разнообразия репертуара (Buchanan et al., 1999). Однако, у дроздовидной камышевки (*Acrocephalus arundinaceus*)

заражение паразитами из родов *Haemoproteus* или *Plasmodium* не влияло на размер репертуара и частоту пения самцов (Bensch et al., 2007; Asghar et al., 2015). Инфицированные паразитами рода *Plasmodium* самцы рыжешейного кактусового крапивника (*Campylorhynchus rufinucha*) демонстрировали более высокую частоту пения, но их размер репертуара не отличался от такового у незараженных особей (Meza-Montes et al., 2022). На самцах вертлявой камышевки (*Acrocephalus paludicola*) было показано, что особи, чаще исполнявшие агрессивные песни, имели большее число птенцов, но при этом характеризовались повышенной зараженностью гемоспоридиями. В то же время, самцы с более разнообразным репертуаром были менее склонны к инфекциям (Kubacka et al., 2025). Таким образом, результаты исследований влияния гемоспоридий на пение птиц достаточно противоречивы.

Согласно гипотезе стрессового развития, условия, в которых протекает ранний онтогенез, могут влиять на сложность вокализации взрослых особей, поскольку нарушения в этот период затрагивают формирование мозговых ядер, отвечающих за пение. Показано, что взрослые самцы канареек (*Serinus canaria*), перенесшие заражение *Plasmodium relictum* в раннем возрасте, впоследствии исполняют более простые песни по сравнению с теми птицами, раннее развитие которых прошло без этой инфекции (Palinauskas, 2008). Таким образом, у певчих птиц гемопаразитарные инфекции могут оказывать влияние на разнообразные характеристики пения. Более того, благодаря наличию пластичных компонентов в пении, вокализация может служить индикатором инфекции в относительно короткие сроки, отражая текущее состояние здоровья особи (Buchanan et al., 1999; Laiolo et al., 2007; Müller et al., 2013). Одним из способов демонстрации индивидуальных качеств посредством пения является исполнение физически более сложных вокальных элементов, требующих использования усложненных

двигательных паттернов для их воспроизведения (Podos, 2001; Ballentine et al., 2004).

Таким образом, предыдущие исследования не выявили универсального влияния зараженности на поведение птиц. Отчасти это может быть связано с различиями в методологии: разные исследователи рассматривали разные характеристики пения и разный контекст. Кроме того, важным может быть и то, когда птица была заражена. Влияние инфекции в раннем возрасте может влиять на развитие вокализации, а хроническая инфекция скорее будет отражаться на динамических параметрах пения, связанных с текущим физиологическим состоянием и мотивацией. Отметим, что исследование поведения позволяет оценить не только конечные последствия влияния инфекции на организм, но и механизм ее воздействия. Пение в данном случае может служить хорошим маркером, поскольку оно связано как с энергетическими затратами, так и с физиологическим состоянием, которое зависит также от социальных взаимодействий. Территориальное поведение, в свою очередь, позволяет оценить способность особи реагировать на эти взаимодействия.

Паразитарные инфекции также могут выступать не только причиной изменений поведения, но и их следствием. Некоторые особи могут быть более подвержены заражению по сравнению с другими, если особенности их социального поведения увеличивают вероятность контакта с паразитами (Boyer et al., 2010) или если физиологический ответ на стрессовые факторы, например, риск хищничества, приводит к снижению эффективности иммунной системы (Navarro et al., 2004). Следовательно, поведение хозяина является одним из факторов, определяющих его восприимчивость к инфекции (Hawley et al., 2011; Barron et al., 2015).

Зараженность гемоспоридиями может оказывать выраженное влияние на различные характеристики территориального поведения птиц, включая параметры вокализации. Результаты исследований, посвященных взаимосвязи заражения

гемоспоридиями и параметров пения, остаются неоднозначными. При этом вокализация может выступать индикатором как качества самца, так и его состояния в данный момент времени.

Глава 2. Материалы и методы

2.1. Территория и период проведения исследований

Сбор материала проводился в период с 2017 по 2023 год на нескольких рабочих площадках, выбранных для разных модельных видов птиц. В последующих разделах процесс сбора материала будет описан отдельно для каждого вида.

Толстоклювая пеночка (Phylloscopus schwarzi). Сбор материала проводился на территории Антоновского лесничества Хинганского государственного заповедника (Амурская область, Россия), в окрестностях озера Клешенское (49.400761° с.ш., 129.726616° в.д.). Биотоп исследуемого района представлен осоково-вейниковыми болотами, чередующимися с разнотравными лугами и березовыми колками. Площадь модельной площадки составила около 30 км². Полевые исследования проводились в период максимальной акустической активности самцов толстоклювой пеночки в течение гнездового сезона (май–июнь) 2017–2023 гг.

Светлоголовая пеночка (Phylloscopus coronatus). Этот вид изучали в Хинганском лесничестве Хинганского государственного заповедника (Амурская область, Россия) (49.114167° с.ш., 130.721389° в.д.) в мае 2018-2019 и 2021-2023 гг. Пеночки населяют здесь широколиственные леса по долинам малых рек. Площадь исследованной территории составила около 20 км². Полевые исследования также проводились в период максимальной акустической активности самцов в течение гнездового сезона.

Камчатская таловка (Phylloscopus examinandus). Исследования проводились на территории Усть-Большерецкого района Камчатского края (Россия; 53.020967° с.ш., 156.717904° в.д.), расположенного примерно в 120 км к западу от г. Петропавловска-Камчатского. Модельная площадка включала территорию заброшенного аэродрома и бывших сельскохозяйственных угодий, чередующихся с лесными колками и подтопленными луговыми участками с кустарниковой растительностью. Общая площадь обследованной территории составляла около 20 км². Сбор данных осуществлялся в июне-июле 2022 г., в течение гнездового сезона в период максимальной акустической активности самцов.

Местоположение самцов фиксировалось с использованием GPS-навигатора Garmin Etrex 10x (погрешность – 5-10 м), после чего полученные данные визуализировались в программе SASPlanet.

2.2. Модельные виды

В исследовании проведен анализ поведения и зараженности гемоспоридиями трех дальневосточных пеночек – толстоклювой и светлоголовой пеночки и камчатской таловки. Ниже приведена краткая характеристика каждого изученного вида.

Толстоклювая пеночка. Птица с типичным для пеночек внешним видом, массивным телосложением и относительно крупным клювом. Окрас верха оливковый, низа – беловатый, есть белая бровь, ноги желтые. Самцы поют преимущественно утром и днем, в светлое время суток. Ареал простирается от Сахалина и Кореи на юг Восточной и Средней Сибири до Томской и Новосибирской областей. Типичные местообитания – светлые, полуоткрытые мелколесья, зарастающие гари и вырубki, разреженные лиственные лесополосы. Гнездо шарообразное с боковым входом, располагается в траве или на ветвях

кустарников на высоте 0.1–0.5 м. Питается насекомыми и паукообразными (Рябицев, 2014).

Светлоголовая пеночка. Довольно крупная оливково-зеленая пеночка с желтовато-зелеными каемками маховых перьев и темной головой. Населяет преимущественно лиственные и смешанные леса. Шаровидное гнездо с боковым входом располагают на земле среди густых кустов или открыто. Питаются мелкими насекомыми. Ареал: Восточная Азия в пределах стран, окружающих Японское море. По бассейну Амура заходит в пределы Сибири (Рябицев, 2014).

Камчатская таловка. Морфологически и по поведению сходна с толстоклювой пеночкой, но отличается более изящным телосложением. Гнездится в разреженных лесах и на опушках лесов на Камчатском полуострове, островах Хоккайдо, Сахалин и Курильских. Гнездо шарообразное с боковым входом, располагается на земле. Основу рациона составляют насекомые и паукообразные (Рябицев, 2014).

2.3. Объем выборки

Материалом для исследования послужили записи акустических экспериментов (см. раздел 2.6.2) с самцами модельных видов птиц. Далее самцы были отловлены, помечены цветными кольцами, после чего у них были взяты пробы крови для анализа ДНК и мазки крови, что стало основным материалом для исследования.

В ходе полевых работ были отловлены не все экспериментальные самцы: в работу вошли только пойманные особи. Кроме того, при отборе образцов, по разным причинам, не у всех самцов был взят полный набор проб (Табл. 1).

Для толстоклювой пеночки обработаны экспериментальные записи 61 самца, проанализированы пробы крови от 50 птиц и мазки крови – от 24.

С самцами светлоголовой пеночки было проведено 49 акустических экспериментов (49 самцов), проанализировали пробы крови от 39 птиц и мазки крови – от 30.

Выполнены акустические эксперименты с 26 самцами камчатской таловки, от каждого из них взяты пробы крови и приготовлены мазки крови.

Таблица 1. Объем выборки, использованной в данном исследовании по всем модельным видам птиц.

Вид птицы	Записи экспериментов	Образцы крови	Мазки крови
Толстоклювая пеночка	61	50	24
Светлоголовая пеночка	49	39	30
Камчатская таловка	26	26	15

Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научным руководителем. Автором выполнен сбор материала, обработка записей экспериментов, молекулярный анализ и подготовка проб к секвенированию. Эта работа проводилась совместно с научным руководителем. Анализ мазков крови под микроскопом проводился Е.В. Платоновой (ЗИН РАН) и Я.В. Домбровской (НЦЗГ НАН РА).

2.4. Определение возраста особей

В нашей выборке особи была разделены на две возрастные группы: (1) птицы второго календарного года – 2CY и (2) птицы третьего календарного года и старше – 3CY+. Возраст птиц определяли по наличию синхронных (2CY) или асинхронных (3CY+) полос роста (growth bars) на рулевых перьях (Pyle et al., 1997). Хвост раскрывали веером и рассматривали рулевые перья в отраженном свете. У птиц 2CY все рулевые перья сформированы одновременно в постгнездовой период,

поэтому полосы роста на соседних рулевых располагаются параллельно и образуют непрерывные поперечные линии через весь хвост. У птиц ЗСУ+ рулевые перья заменяются последовательно в ходе полной линьки, вследствие чего полосы роста на соседних рулевых смещены относительно друг друга и не образуют непрерывных поперечных линий.

2.5. Зараженность гемоспоридиями

Для исследования зараженности гемоспоридиями у отловленных птиц проводили забор крови путем пункции из локтевой вены с использованием стерильного инсулинового шприца и стеклянного гематокритного капилляра объемом 75 мкл. Из свежей крови готовили мазки на предметных стеклах. Мазки высушивали на воздухе и фиксировали метанолом. После фиксации препараты окрашивали по Романовскому–Гимзе в течение 45 мин. Окрашенные мазки промывали водой и высушивали при комнатной температуре в течение суток. Оставшуюся часть образца крови помещали в SET-буфер (0.15M NaCl, 0.05M Tris и 0.001M ЭДТА) для последующего молекулярно-генетического анализа (Chagas et al., 2019).

2.5.1. Анализ мазков крови

Для обнаружения гемоспоридий, их идентификации по морфологии и подсчета паразитемии использовались мазки крови отловленных самцов.

Анализ мазков крови под микроскопом проводился на базе биостанции «Рыбачий» Зоологического института РАН. Мазки исследовали под микроскопом модели Mshot MF43-N при увеличении $\times 1000$ с масляной иммерсией. Гемоспоридий идентифицировали до родового уровня на основании морфологических характеристик, а паразитемию количественно оценивали путем подсчета числа инфицированных эритроцитов на 20 000 эритроцитов. Паразитемия

– это количественная характеристика интенсивности гемопаразитарной инфекции, отражающая количество паразитов в крови хозяина в определенный момент времени, которая выражается как доля инфицированных клеток от общего числа исследованных клеток (Valkiūnas, 2004).

2.5.2. Анализ проб крови

Из отобранных проб крови выделяли ДНК с использованием набора Diatom DNA prep. 100 (ООО «Лаборатория Изоген», Москва). Разведенная геномная ДНК использовалась в качестве матрицы для полимеразной цепной реакции (ПЦР) с целью обнаружения гемоспоридий. Для повышения достоверности оценки распространенности паразитов применялись два различных протокола ПЦР, направленных на выявление представителей родов *Haemoproteus*, *Plasmodium* и *Leucocytozoon*. Все образцы тестировались в дублях.

Молекулярный анализ по вервому протоколу включал вложенную ПЦР (nested PCR) для амплификации 480 п.о. фрагмента митохондриального гена цитохрома *b* (cyt *b*) по протоколу Hellgren et al. (2004). На первом этапе (внешняя ПЦР) использовались праймеры HaemNFI и HaemNR3 для получения 617-нуклеотидного участка cyt *b*, специфичного для *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*. На втором этапе (внутренняя ПЦР) амплифицировался 480 п.о. фрагмент cyt *b*, что позволяло дифференцировать *Plasmodium*/*Haemoproteus* и *Leucocytozoon* отдельно. Использовались две альтернативные пары праймеров: HaemF–HaemR2 (для *Plasmodium* и *Haemoproteus*) (Templeton et al., 2012) и HaemFL–HaemR2L (для *Leucocytozoon*) (Grenfell et al., 2008). В качестве матрицы для вложенной ПЦР применяли 2 мкл продукта первичной амплификации.

По второму протоколу анализ проводили методом Дровецкого ((Drovetski et al., 2014). ПЦР для амплификации 530-595 п.о. фрагментов cyt *b* проводилась с

использованием прямого праймера UNIVF и обратных праймеров UNIVR1, UNIVR12 и UNIVR3.

Во всех ПЦР использовались отрицательные (ddH₂O) и положительные (образцы от инфицированных птиц) контроли, включенные в общий пул анализируемых образцов для мониторинга возможной контаминации и оценки эффективности амплификации.

Продукты ПЦР анализировали электрофорезом в 1% агарозном геле с SYBR Green I, используя 3 мкл ПЦР-продукта. Положительные результаты, подтвержденные наличием специфических полос, направлялись на секвенирование по методу Сэнгера в компанию ЗАО «Евроген» (Москва, Россия). Для большинства образцов проводилось двунаправленное секвенирование с использованием прямых и обратных праймеров.

Анализ хроматограмм, аннотацию последовательностей и их выравнивание выполняли в программе BioEdit v. 7.2.5 (Hall et al., 1999). При сборке консенсусных последовательностей использовались комплементарные цепи для компенсации участков с недостающими нуклеотидами в прямой или обратной последовательности. Для ампликонов с более чем 20 неразрешимыми несовпадениями проводились повторные ПЦР и секвенирование. Если качество последовательностей не улучшалось после повторного анализа, их классифицировали как «неизвестные линии». Некоторые последовательности содержали множественные конфликты, что затрудняло точное определение всех возможных коинфекций.

Таксономическая принадлежность (линия/род гемоспоридий) устанавливалась путем сравнения полученных последовательностей с базой данных MalAvi (Bensch et al., 2009) с использованием алгоритма BLAST (Basic Local Alignment Search Tool).

2.6. Вокализация и территориальное поведение самцов

Для изучения территориального и акустического поведения самцов использовали эксперименты с трансляцией видоспецифичного пения (playback-эксперименты). В экспериментах имитировали территориальное вторжение самца-конкурента на участок самца-резидента. Такой подход позволяет оценить изменения акустического поведения самцов в ответ на территориальную агрессию и количественно описать реакцию особей.

Значение акустических характеристик пения как агрессивных сигналов оценивали в соответствии с критериями оценки агрессивности реакции, описанными в разделе 1.3: критерию контекста, критерию ответа и критерию предсказания. Критерий контекста позволял определить, изменяются ли акустические характеристики пения при переходе от спонтанного к территориальному пению, критерий ответа – различается ли реакция самцов на акустические сигналы с разными характеристиками, критерий предсказания – связаны ли акустические характеристики пения с выраженностью территориальной агрессии самцов.

Основные эксперименты с трансляцией использовали для оценки критерия контекста и критерия предсказания, а также для последующего анализа взаимосвязи акустических и территориальных характеристик поведения с зараженностью гемоспоридиями. Дополнительные эксперименты с модифицированными тестовыми записями проводили для оценки критерия ответа, а отдельные повторные предъявления записей использовали для оценки повторяемости поведенческих реакций. Не все дополнительные эксперименты использовали для основного анализа взаимосвязи поведения с зараженностью гемоспоридиями – случаи использования отдельных данных дополнительных экспериментов в основном анализе указаны далее.

2.6.1. Подготовка тестовых записей

Для каждого из трех модельных видов птиц были подготовлены тестовые записи (плейбэки), соответствующие видовому пению каждого вида пеночек. Тестовые записи состояли из фонограмм пения, полученных на тех же модельных площадках за несколько лет до проведения экспериментов. Такой подход позволял исключить влияние географической изменчивости пения (Freeman, Montgomery, 2017).

Для каждого вида пеночек были подготовлены тестовые записи пения продолжительностью 5 минут с заранее заданными параметрами (см. ниже). Конкретные песни для этих записей брались от разных самцов, фонограммы пения которых были получены нами в предыдущие годы исследований. Каждому самцу предъявлялась запись пения, составленная из разных типов песен, взятых из репертуара разных самцов (конкретный набор типов песен для каждой записи выбирался случайно). Такой подход позволял избежать псевдорепликации (McGregor, 1992; Kroodsma et al., 2001), то есть нивелировал возможное влияние конкретного набора песен на результаты эксперимента.

Тестовые записи имели следующие параметры: (1) длина песни = 1-1.4 с, (2) длина паузы = 6-6.6 с, (3) размер репертуара = 10-20 типов песен (для S-пения светлоголовой пеночки – 1 тип песни, см. раздел 3.2.2), частота смены напева = 1, т.е. за каждым конкретным типом песни следовал другой, отличающийся от предыдущего тип (для S-пения светлоголовой пеночки частота смены напева составляла 0, т.к. запись состояла из одного повторяющегося типа песни). Песни, использованные для тестовых записей, выбирали примерно поровну от каждого самца данного вида. Для каждой записи использовали пение 3-5 самцов каждого вида. Каждая запись пения пеночек была продолжительностью 5 минут и представляла собой «усредненное» спонтанное пение пеночек. Указанные значения отражают

средние показатели для каждого вида (наши данные). Для экспериментов было подготовлено по 5-8 версий записей пения каждого вида.

Песни толстоклювой и светлоголовой пеночек для тестовых записей были записаны в 2017 году. Спонтанное пение случайных самцов исследуемых популяций этих видов было записано на соответствующих модельных площадках. Песни для тестовых записей камчатской таловки были взяты с сайта xeno-canto, из того же региона, где проводились исследования.

2.6.2. Дизайн экспериментов с трансляцией

Эксперименты проводили преимущественно в первой половине дня, с 6:00 до 12:00. Для записи пения использовали диктофоны Marantz PMD-660, Tascam DR-10X и Zoom H5, а также направленный микрофон Sennheiser ME66 с предусилителем K6.

Эксперименты представляли собой имитацию территориального вторжения самца-конкурента на участок самца-резидента. В начале каждого эксперимента выбирали спонтанно вокализирующего самца, при этом поблизости не должно было находиться других поющих особей того же вида. Bluetooth-динамик размещали на расстоянии 10-30 м от фокального (экспериментального) самца. Рядом с динамиком располагали модель птицы соответствующего вида в натуральную величину, изготовленную из полимерной глины и окрашенную акриловыми красками (изготовлена сотрудником Зоологического музея МГУ И.А. Мурашевым). Модель использовали для регистрации агрессивных реакций самца, включая атаки на модель.

Каждый основной эксперимент состоял из трех последовательных этапов:

- 1) пение до трансляции – 5 минут записи спонтанного пения самца до акустической стимуляции;

2) пение во время трансляции – 5 минут воспроизведения тестовой записи с одновременной регистрацией акустического и территориального поведения фокального самца;

3) пение после трансляции – 5 минут записи вокализаций самца после окончания воспроизведения тестовой записи.

Таким образом, для каждого эксперимента получали непрерывные записи поведения фокального самца до, во время и после воспроизведения тестовой записи.

Во время второго этапа, то есть во время воспроизведения тестовой записи, помимо акустических характеристик регистрировали территориальное поведение самца. Наблюдатель находился на расстоянии 15-20 м от динамика. В качестве показателя агрессивной реакции учитывали количество перелетов длиной более 1 м в радиусе 10 м от динамика и модели птицы. Также фиксировали атаки на модель, включая пикирование и клевание. На этапах до и после трансляции эти параметры не регистрировали.

2.6.3. Анализ экспериментов с трансляцией

Для толстоклювой пеночки было проанализировано 183 записи пения – по одной записи до, во время и после воспроизведения тестовой записи – от 61 самца. Всего в этих записях содержалось 8005 песен. Для светлоголовой пеночки было проанализировано 147 записей от 49 самцов, содержащих 10392 песни. Для камчатской таловки было проанализировано 78 записей каждого эксперимента, содержащих в общей сложности 5324 песни.

Для визуализации и анализа фонограмм использовали программы Syrinx и Raven Lite версии 2.0.1. Спектрограммы строили с использованием быстрого преобразования Фурье (FFT) длиной 256 и окна Хэннинга. На первом этапе для каждой особи составляли индивидуальный каталог типов вокализаций. Далее

анализировали записи, полученные на разных этапах экспериментов. Для каждой фонограммы создавали каталог типов песен, при этом количество типов соответствовало наблюдаемому размеру репертуара на данном временном отрезке. Частоту смены напева рассчитывали как отношение количества переходов между разными типами песен к общему количеству переходов на основе матриц переходов. Каждому типу песни присваивали цифровое обозначение, представляя вокализацию как последовательность цифр.

Набор исследуемых параметров различался между видами в соответствии с особенностями их территориального поведения.

Для самцов толстоклювой пеночки оценивали 5 акустических параметров: (1) количество песен, (2) длину песен (медиана, с), (3) длину пауз между песнями (медиана, с), (4) частоту пения (число песен в минуту) и (5) размер репертуара (количество типов песен на записи) самцов до, во время и после воспроизведения им плейбэка. Частоту смены напева у данного вида мы не анализировали, т.к. самцы данного вида имеют очень обширный репертуар, и частота смены напева у всех особей практически равна 1. Количество позывок мы не анализировали, т.к. самцы толстоклювой пеночки редко издают позывки. Поведенческие параметры: (1) количество перелетов, (2) минимальное расстояние до динамика (минимальное расстояние, на которое самец приближался к динамику и модели, имитирующей птицу), (3) задержка ответа (время от начала плейбэка до первой песни самца) и (4) вероятность атаки самцом модели птицы (есть/нет) рассматривали только во время воспроизведения самцам плейбэка, т.к. только на этой стадии эксперимента можно было количественно оценить данные характеристики.

Для самцов светлоголовой пеночки оценивали 8 акустических параметров: (1) количество песен, (2) длину песен, (3) длину пауз, (4) частоту пения, (5) размер репертуара, (6) долю s-песен (от общего количества песен/позывок), (7) долю v-песен и (8) долю позывок самцов. У светлоголовой пеночки репертуар включал два

различающихся типа песен – S- и V-пение (см. раздел 3.2.2.), которые рассматривали как отдельные характеристики акустического поведения. Поэтому для данного вида отдельно оценивали долю S- и V-песен. Использование относительных показателей позволяло характеризовать не абсолютное количество позывок и песен каждого типа, а их представленность в общем объеме вокализации самца. Поведенческие параметры: (1) количество перелетов, (2) минимальное расстояние до динамика и (3) задержку ответа рассматривали только во время воспроизведения самцам плейбэка. Вероятность атаки у данного вида не использовали в анализе, т.к. самцы данного вида не атаковали модель.

Для самцов камчатской таловки оценивали 7 параметров пения: (1) количество песен, (2) длину песен, (3) длину пауз, (4) частоту пения, (5) частоту смены напева, (6) размер репертуара и (7) количество позывок. Поведенческие параметры: (1) количество перелетов, (2) минимальное расстояние до динамика, (3) задержка ответа и (4) вероятность атаки самцом модели птицы рассматривали только во время воспроизведения самцам плейбэка.

Все анализируемые акустические параметры реакции для трех видов пеночек при тестировании всех трех критериев (см. раздел 1.3) были разделены на 3 группы для удобства интерпретации и представления результатов:

- 1) Интенсивность пения:
 - количество песен на записи;
 - длина паузы между песнями;
 - частота пения (песен/мин).
- 2) Разнообразие пения:
 - размер репертуара;
 - доля S- и V-песен (только для светлоголовой пеночки);
 - частота смены напева.
- 3) Структура пения:

- длина песни.

Количество позывок анализировалось отдельно.

Поведенческие параметры реакции самцов разделили на 2 группы:

1) Агрессивность:

- количество перелетов;
- минимальное расстояние до динамика;
- вероятность атаки модели птицы.

2) Скорость реакции:

- задержка ответа.

Такое разделение параметров введено исключительно в рамках нашего исследования в качестве рабочей терминологии, облегчающей представление и интерпретацию результатов. Разделение акустических и поведенческих параметров не означает их функционального противопоставления друг другу, поскольку пение является важной частью территориального поведения самцов воробьиных птиц. В данной работе термины «территориальное поведение», «территориальная агрессия» и «поведенческие параметры» используются не в совсем общепринятом смысле – а именно, для обозначения двигательных реакций самца в эксперименте. Акустические параметры характеризуют изменения вокализации (акустического поведения). Аналогично, выделение такой группы параметров, как «агрессивность» («агрессивное поведение») отражает выбранные нами показатели территориальной реакции, и не предполагает, что другие параметры поведения, включая пение, не связаны с агрессией или территориальностью. В частности, мы также используем термины «агрессивный сигнал» и «агрессивное пение», которые отражают именно акустическую составляющую поведения. В нашей работе мы исследовали параметры поведения самцов преимущественно в территориальном контексте. Территориальный контекст – это контекст ответа самца на трансляцию на его

участке видоспецифичного пения одновременно с предъявление модели своего вида, что моделирует вторжение самца-конкурента на участок самца-резидента.

2.6.4. Статистический анализ

Для оценки сигнальной функции акустических характеристик пения использовали три критерия: критерий контекста, критерий ответа и критерий предсказания. Основные эксперименты с трансляцией, описанные в разделе 2.1.2, использовали для оценки критерия контекста и критерия предсказания. Дополнительные эксперименты, описанные в разделе 2.6.5, проводились для оценки критерия ответа.

Статистическую обработку данных проводили в среде R (R Core Team, Vienna, Austria) с использованием пакетов «glmmTMB», «DHARMA» и «performance».

Для всех количественных переменных характер распределения оценивали визуально с помощью гистограмм распределения и математически с использованием теста Шапиро-Уилка. Для всех исследуемых переменных распределения существенно отличались от нормального ($p < 0.05$). В связи с этим для дальнейшего анализа использовались непараметрические статистические методы.

Поскольку все рассматриваемые зависимые переменные были распределены ненормально, а данные включали повторные измерения одних и тех же самцов (до, во время и после воспроизведения им тестовой записи), для анализа использовались обобщенные линейные смешанные модели (Generalized Linear Mixed Models, GLMM), позволяющие работать с такими данными.

Оценка критерия контекста

В качестве фиксированного эффекта во всех моделях использовали экспериментальный контекст, который включал три уровня: (1) до – этап

эксперимента до воспроизведения самцам плейбэка (спонтанное пение – контроль), (2) во время – этап эксперимента во время воспроизведения плейбэка и (3) после – этап эксперимента после окончания воспроизведения плейбэка. В качестве случайного эффекта использовали индивидуальный номер самца, что позволяло учитывать в моделях повторные измерения одних и тех же особей.

Так как фиксированная переменная «контекст» являлась категориальным предиктором, перед построением моделей для данной переменной задавали базовый уровень – контекст «до» (спонтанное пение – контроль), т.е. коэффициенты моделей для контекстов «во время» и «после» интерпретировались относительно этапа до воспроизведения самцам плейбэка.

Для различных переменных ответа использовали разные распределения ошибок в зависимости от типа данных. Для счетных переменных (целые положительные числа) использовали отрицательное биномиальное распределение (`nbinom2`) с логарифмической функцией связи. Для непрерывных переменных (дробные положительные числа) использовали гамма-распределение с логарифмической функцией связи (`Gamma(link = "log")`). Для анализа дробных переменных от 0 до 1 включительно использовали бета-регрессию с логит-функцией связи (`beta(link = "logit")`), а значения 0 и 1 преобразовывали, используя стандартное преобразование Смитсона-Верка.

Модели строили с использованием функции «`glmmTMB`». Общая структура моделей имела следующий вид:

переменная ответа ~ фиксированный эффект + (1 | случайный эффект),

где:

переменная ответа – анализируемый параметр поведения;

фиксированный эффект – контекст;

случайный эффект – индивидуальный номер самца.

Для оценки корректности моделей проводили диагностику остатков с использованием пакета «DHARMA». Для каждой модели рассчитывали симулированные остатки и визуально оценивали их распределение по графикам распределения остатков. Также для проверки равномерности распределения остатков применяли критерий Колмогорова-Смирнова. Отсутствие значимых различий между распределением остатков и нормальным распределением интерпретировали как адекватное соответствие модели нашим данным. Дополнительно проверяли наличие сверхдисперсии с помощью теста «testDispersion». Модель считали адекватно описывающей данные при отсутствии значимой сверхдисперсии ($p > 0.05$) и значениях дисперсии, близких к единице (0.8 – 1.2).

Поскольку для некоторых переменных были характерны выбросы (экстремально высокие/низкие значения), модели строили с выбросами, затем исключали данные значения из выборки и строили модели без них. Далее сравнивали модели друг с другом по информационному критерию Акаике (AIC). Предпочтение отдавали модели с меньшим значением AIC. Разницу между моделями считали существенной при $\Delta AIC > 2$. В большинстве моделей разница по AIC не была значимой, а значения коэффициентов моделей (β -коэффициент и z-статистика) практически не отличались.

Для фиксированных эффектов моделей приводили оценки β -коэффициентов и их стандартные ошибки (SE). Достоверность влияния фиксированных эффектов оценивали по значениям z-статистики и соответствующим уровням статистической значимости (p -value). Статистически значимыми считали различия при $p < 0.05$. Значения p -value < 0.1 интерпретировали как тенденцию влияния.

Оценка критерия предсказания

Критерий предсказания использовали для оценки взаимосвязи между акустическими характеристиками пения и выраженностью агрессивной реакции

самцов. Для этого использовали те же тестовые записи и тот же экспериментальный протокол, что и при оценке критерия контекста. При анализе учитывали только второй этап эксперимента (пение во время трансляции), то есть период непосредственного взаимодействия самца с акустическим стимулом. Это позволяло одновременно оценить акустические характеристики пения и территориальную реакцию самца.

Для оценки того, насколько акустические характеристики поведения предсказывают агрессивную реакцию самцов, были построены обобщенные линейные модели с использованием анализа главных компонент (РСА). В РСА были включены только акустические параметры пения самцов – перечень этих параметров несколько отличался для каждого вида (см. раздел 2.6.3). Агрессивная реакция самцов оценивалась посредством четырех показателей поведения: (1) вероятность атаки на модель птицы, (2) количество перелетов, (3) задержка ответа и (4) минимальная дистанция до динамика (м) – для светлоголовой пеночки первый показатель не оценивали, т.к. самцы этого вида не атаковали модель.

Чтобы избежать мультиколлинеарности между предикторами, применяли метод главных компонент (Principal Component Analysis, РСА). Анализ проводили только для акустических параметров поведения самцов. Все расчеты выполняли в среде R с использованием функции «prcomp». Анализ главных компонент проводили только для данных, полученных в контексте «во время», т.к. расчет РСА на объединенной выборке из разных контекстов эксперимента (до, во время и после воспроизведения самцам плейбэка) мог бы отражать преимущественно различия параметров поведения между контекстами, а не взаимосвязь поведенческих параметров внутри одного контекста.

В рамках РСА исходные переменные масштабировали, поскольку разные параметры поведения измерялись в разных единицах и имели различный диапазон значений.

Для PCA вокализации в анализ включали акустические переменные рассчитанные для каждого вида пеночек при анализе основных экспериментов (см. раздел 2.6.3.). Значения переменной «длина пауз» были инвертированы для того, чтобы все акустические переменные имели одинаковую направленность.

Для каждой компоненты рассчитывали собственные значения, долю объясненной дисперсии и факторные нагрузки, отражающие вклад данной переменной в формирование компоненты. Для интерпретации компонент использовали матрицу нагрузок. Высокими считали нагрузки ≥ 0.4 . Знак нагрузки отражал направление связи переменной с компонентой, а величина – силу ее вклада.

Полученные значения главных компонент использовали как интегральные показатели поведения при дальнейшем построении моделей, что позволило сократить количество моделей. Схема дальнейшего анализа была аналогична схеме, описанной в разделе 2.6.4., но в качестве фиксированного эффекта (предиктора) использовались главные компоненты (PC1 и PC2), а в качестве зависимых переменных (переменных ответа) – показатели агрессивности и скорости реакции самца (см. раздел 2.6.3).

Анализ взаимосвязи поведения с зараженностью гемоспоридиями

Для анализа взаимосвязи между возрастом особей и заражением гемоспоридиями был использован критерий хи-квадрат Пирсона (χ^2). Возраст рассматривался как категориальная переменная (две возрастные группы: 2CY и 3CY+), а зараженность – как бинарная переменная (заражен / не заражен).

Статистический анализ влияния зараженности на поведение также проводили в среде R с использованием обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM). Выбор распределения зависимой переменной и функции связи осуществляли в соответствии с типом и распределением зависимых переменных, в соответствии с методом, описанным в разделе 2.6.4.

В качестве предикторов (фиксированных эффектов) в модели включали показатели зараженности. Анализ проводили отдельно для:

- 1) общей зараженности (заражен / не заражен);
- 2) зараженности гемоспоридиями разных родов (*Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*);
- 3) паразитемии (интенсивности инвазии).

Достоверность влияния фиксированных эффектов оценивали по z-статистике и соответствующему ей значению p . Для каждого β -коэффициента рассчитывали стандартную ошибку (SE). Эффекты считали статистически значимыми при $p < 0.05$. Значения в диапазоне $0.05 < p < 0.10$ интерпретировали как тенденцию.

Корректность моделей и соответствие распределения данным проверяли с помощью анализа остатков и теста на сверхдисперсию.

2.6.5. Дополнительные эксперименты с трансляцией: оценка критерия ответа

Для оценки критерия ответа проводили дополнительные эксперименты с трансляцией, в которых сравнивали реакцию самцов на разные тестовые записи (плейбэки). В отличие от основных экспериментов, направленных на оценку изменений поведения в территориальном контексте и последующий анализ их взаимосвязи с зараженностью гемоспоридиями, данные эксперименты были направлены на проверку того, различается ли реакция самцов на пение с разными характеристиками.

Дополнительные эксперименты проводили с самцами толстоклювой и светлоголовой пеночек. С камчатской таловкой такие эксперименты не проводили, поскольку исследования этого вида выполняли в течение одного сезона.

Во второй год работы с толстоклювой и в третий – со светлоголовой пеночкой самцам предъявляли (в разные дни) записи типичного видового пения (спонтанное пение – контроль) и «агрессивного» пения – т.е. пения, характеризующегося теми

значениями параметров, которые были свойственны пению во время трансляции (по результатам экспериментов предыдущих лет исследований). Это было сделано для того, чтобы проверить, играет ли изменение данных параметров роль в коммуникации. Конкретные способы такой модификации пения были разными для этих двух видов (см. далее). Порядок предъявления самцам типичного и «агрессивного» пения был случайным, с целью минимизировать его влияние.

Для выражения территориальной агрессии самцами толстоклювой пеночки может служить: (1) увеличение частоты пения (за счет сокращения длины пауз между песнями) и (2) увеличение размера репертуара (за счет увеличения количества типов песен в единицу времени – 5 минут) (наши данные). Поэтому в 2018 году с самцами этого вида были проведены разные эксперименты, в которых самцам предъявлялись три типа записей: (1) типичное (спонтанное) пение – по, (2) пение с сокращенными в 2 раза (по сравнению с типичным пением) паузами между песнями – rate и (3) пение с увеличенным в 2 раза размером репертуара – repertoire. С каждым самцом проводилось по три эксперимента с интервалом в 2-3 дня. В ходе одного эксперимента каждому конкретному самцу был предъявлен один из трех представленных типов записей пения. Всего были проведены эксперименты с 20 самцами: с 10 самцами по 2 эксперимента, с 10 – по 3.

У самцов светлоголовой пеночки в 2017 году нами впервые были описаны два режима пения (см. раздел 3.1.2) – S-пение (стереотипное пение) и V-пение (вариабельное пение). Поэтому для тестирования критерия ответа в 2019 году самцам предъявлялось (1) S-пение с одним типом песни и (2) V-пение с 10 типами песен. С каждым самцом проводилось по два эксперимента с интервалом в 2-3 дня. В ходе одного эксперимента каждому конкретному самцу был предъявлен один из двух представленных типов записей пения. Были проведены эксперименты с 16 самцами.

Для толстоклювой пеночки оценивали изменения 5 акустических параметров в зависимости от типа плейбэка: (1) количество песен, (2) длину песен (медиана, с), (3) длину пауз (медиана, с), (4) частоту пения (число песен в минуту) и (5) размер репертуара (количество типов песен на записи) и 1 поведенческого параметра – количество перелетов.

Для светлоголовой пеночки оценивали изменения 2 поведенческих параметров в зависимости от типа плейбэка: (1) количество перелетов и (2) задержка ответа.

Оценку критерия ответа проводили путем анализа реакции самцов в разных экспериментах на разные типы плейбэков. Также учитывали порядок предъявления плейбэков самцам. Схема анализа была аналогична схеме, описанной в разделе 2.6.4.

В данном анализе в качестве фиксированного эффекта для толстоклювой пеночки использовался тип плейбэка: (1) спонтанное пение (no), (2) пение с увеличенной частотой (rate), (3) пение с увеличенным размером репертуара (repertoire) и порядок предъявления плейбэков самцам. А для светлоголовой пеночки – тип плейбэка: (1) S-пение и (2) V-пения и порядок предъявления тестовых записей.

В обоих случаях взаимодействия между типом плейбэка и порядком предъявления не оценивались, т.к. не улучшали качество моделей.

Данные этих дополнительных экспериментов не рассматривали как самостоятельную основу анализа связи поведения с зараженностью гемоспоридиями. Из этих экспериментов в основной анализ вошли только эксперименты, где самцу первым (при проведении первого эксперимента с данным самцом в сезоне) проигрывалась запись типичного видового пения: спонтанное пение (no) для толстоклювой пеночки (12 экспериментов) и S-пения для светлоголовой (8 экспериментов).

2.6.6. Дополнительные эксперименты с трансляцией: оценка повторяемости поведения

Для оценки повторяемости поведенческих паттернов самцов рассчитывали коэффициент внутриклассовой корреляции (Intraclass Correlation Coefficient, ICC) с использованием пакета «performance». ICC отражал долю общей вариации параметра поведения, объясняемую индивидуальными различиями между самцами. Высокие значения ICC интерпретировали как высокую повторяемость и индивидуальную стабильность признака, а низкие значения говорили о большей зависимости поведения от контекста в эксперименте. Значения ICC менее 0.20 рассматривали как низкие, значения 0.20-0.40 – как умеренные, 0.40-0.60 – как высокие, а значения выше 0.60 – как очень высокие показатели повторяемости. В данных экспериментах для толстоклювой пеночки использовались плейбэки разных типов (см. раздел 2.6.5), а для камчатской таловки плейбэки были одинаковые, но эксперименты с одними и теми же самцами проводились в разные дни в течение гнездового сезона. Тип плейбэка в моделях по толстоклювой пеночке был фиксированным эффектом, что позволило отделить влияние типа плейбэка от индивидуальных различий между самцами. В моделях по камчатской таловке номер эксперимента (1 и 2) мы использовали в качестве случайного эффекта. Со светлоголовой пеночкой данный анализ не проводился.

Глава 3. Результаты

3.1. Зараженность гемоспоридиями

3.1.1. Толстоклювая пеночка

По результатам ПЦР-скрининга ДНК гемоспоридий была обнаружена у 40.8% исследованных самцов (20 из 49). Были выявлены паразиты родов *Haemoproteus* и *Plasmodium*, паразиты рода *Leucocytozoon* обнаружены не были.

Haemoproteus был выявлен у 11 птиц (21.6%), *Plasmodium* – у 9 птиц (17.6%). Коинфекций, то есть одновременного выявления ДНК паразитов двух или более родов у одной особи, не обнаружено.

У толстоклювой пеночки методом ПЦР-скрининга были обнаружены 5 линий *Plasmodium* spp. и 3 линии *Haemoproteus* spp. (Табл. 2). Каждая из линий SW2 и PARUS66 *Plasmodium* spp. была наименее распространенной и обнаружена только у 1 особи. Каждая из линий *Plasmodium* spp. GRW04 (*Plasmodium relictum*) и SYBOR02 была обнаружена у 2 особей. Линия ORW1 *Plasmodium* sp. была отмечена у 3 особей и оказалась наиболее распространенной линией паразитов рода *Plasmodium*. Паразитами HLW1 *Haemoproteus* sp. было заражено 3 особи ($n = 49$). Линия PHINO01 *Haemoproteus* sp. Также была выявлена у 3 особей, а линия SYMEL01 *Haemoproteus* sp. была обнаружена у 5 особей ($n = 49$) и оказалась наиболее распространенной.

Таблица 2. Генетические линии гемоспоридий, выявленные у толстоклювой пеночки методом ПЦР-скрининга.

Род паразита	Генетическая линия	Число зараженных особей, n
<i>Plasmodium</i>	SW2	1
	PARUS66	1
	GRW04 (<i>Pl. relictum</i>)	2
	SYBOR02	2
	ORW1	3
<i>Haemoproteus</i>	HLW1	3
	PHINO01	3
	SYMEL01	5

По результатам микроскопии мазков крови паразиты рода *Haemoproteus* были обнаружены у 4 самцов ($n = 24$). Паразиты рода *Plasmodium* и *Leucocytozoön* в исследованных мазках крови выявлены не были. Данные о наличии смешанных инфекций по результатам анализа мазков под микроскопом также не были

получены. Сопоставление результатов ПЦР-скрининга и анализа мазков под микроскопом показало неполное совпадение – у части птиц, положительных по результатам ПЦР, не было визуально обнаруженных паразитов в мазках крови.

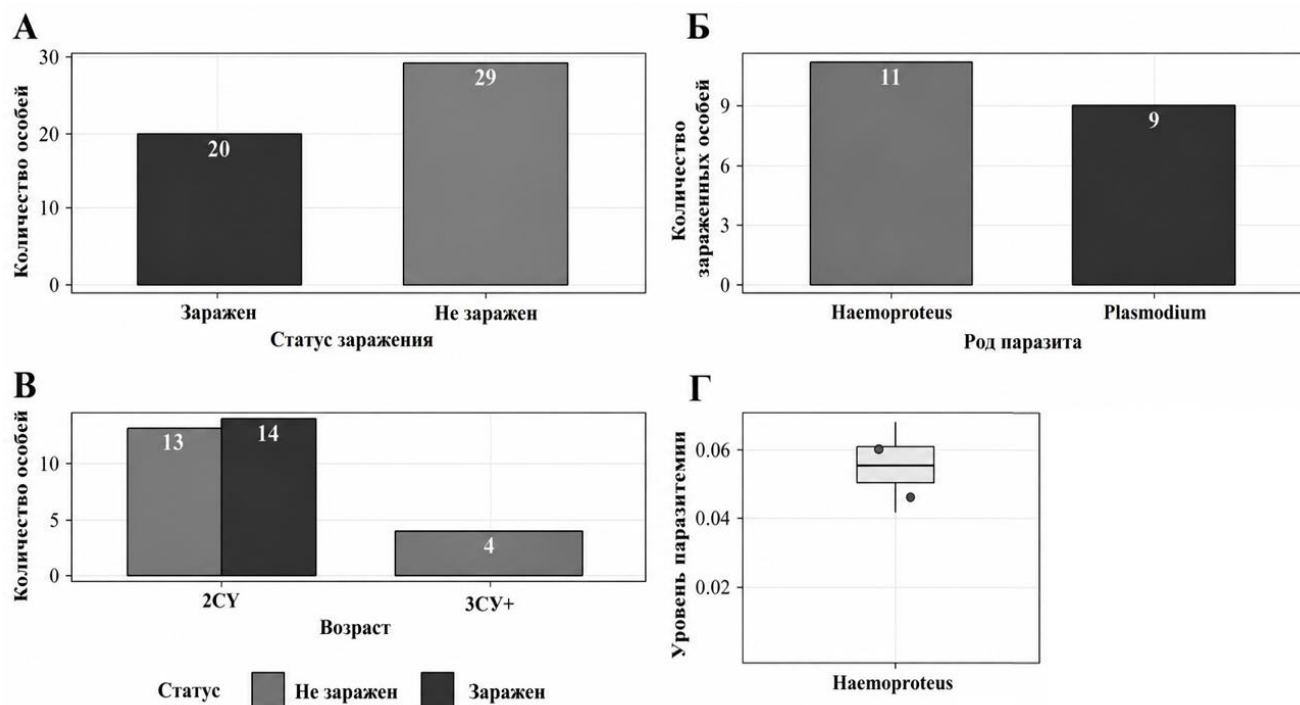


Рисунок 1. Зараженность толстоклювой пеночки гемоспоридиями: (А) соотношение зараженных и незараженных особей, (Б) распределение зараженности по родам паразитов (*Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*), (В) зараженность в разных возрастных группах (2СУ и 3СУ+), (Г) паразитемия у зараженных особей.

Паразитемия была рассчитана для *Haemoproteus* у 4 самцов и в среднем составила 0.06% (0.06-0.07%, Табл. 3).

Таблица 3. Паразитемия гемоспоридий у самцов толстоклювой пеночки.

Род паразита	<i>n</i>	Минимум, %	Максимум, %	Среднее, %
<i>Plasmodium</i>	—	—	—	—
<i>Haemoproteus</i>	4	0.05	0.07	0.06

Род паразита	n	Минимум, %	Максимум, %	Среднее, %
<i>Leucocytozoon</i>	—	—	—	—

Среди двух возрастных групп заражение было выявлено методом ПЦР только у более молодых самцов 2СУ: заражены 14 из 27 особей (51.9%). В группе 3СУ+ зараженных особей не выявлено.

3.1.2. Светлоголовая пеночка

По результатам ПЦР-скрининга гемоспоридии были обнаружены у 23 из 39 самцов (59.0%). Были выявлены паразиты родов *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*. *Plasmodium* был найден у 16 птиц (41.0%), *Haemoproteus* – у 7 птиц (15.4%), *Leucocytozoon* – у 9 птиц (25.6%). Среди зараженных птиц присутствовали как моноинфекции, так и коинфекции. Моноинфекции выявлены у 15 самцов (38.5% от общего числа исследованных птиц), в том числе *Plasmodium* – у 10, *Haemoproteus* – у 2 и *Leucocytozoon* – у 3 птиц. Коинфекции обнаружены у 8 самцов (20.5% от общего числа исследованных птиц). Из них у 5 птиц выявлена комбинация *Plasmodium* + *Leucocytozoon*, у 2 – *Haemoproteus* + *Leucocytozoon*, а у 1 самца – одновременное заражение паразитами всех трех родов.

Было выявлено 5 линий *Plasmodium* spp., 4 линии *Haemoproteus* spp. и 2 линии *Leucocytozoon* spp. у самцов светлоголовой пеночки (Табл. 4). Линии PHYBOR05 и MONTRI01 *Plasmodium* spp. были обнаружены у одной особи каждая, линия SW2 *Plasmodium* sp. – у 3 особей, линия ORW1 *Plasmodium* sp. – у 4, а линия ALARV04 *Plasmodium* sp. была выявлена у 6 особей. Также у 1 особи была обнаружена смешанная инфекция *Plasmodium*+*Haemoproteus* (генетическая линия не была определена). Линии LCLW1, PHISIB и GW5 *Haemoproteus* spp. были выявлены у одной особи каждая, а паразитом линии EMSPO03 *Haemoproteus* sp. были заражены 3 самца. Линия AECA02 *Leucocytozoon* sp. была наиболее распространенной – она

была выявлена у 8 особей ($n = 39$), а линия BT1 *Leucocytozoon* sp. была обнаружена у 1 особи.

Таблица 4. Генетические линии гемоспоридий, выявленные у светлоголовой пеночки методом ПЦР-скрининга.

Род паразита	Генетическая линия	Число зараженных особей, n
<i>Plasmodium</i>	PHYBOR05	1
	MONTRI01	1
	SW2	3
	ORW1	4
	ALARV04	6
<i>Haemoproteus</i>	LCLW1	1
	PHISIB	1
	GW5	1
	EMSP003	3
<i>Leucocytozoon</i>	AECA02	8
	BT1	1

По результатам анализа мазков крови под микроскопом были обнаружены паразиты трех родов: *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*. Паразиты рода *Plasmodium* были выявлены у 10 самцов: у 8 из 16 птиц с положительным результатом ПЦР на *Plasmodium* и еще у 2 самцов, у которых ДНК *Plasmodium* методом ПЦР обнаружена не была. Паразиты рода *Haemoproteus* обнаружены в 2 мазках крови самцов, не имеющих положительного результата ПЦР на данный род паразита. Паразиты рода *Leucocytozoon* выявлены в мазках у 6 из 9 самцов, положительных по результатам ПЦР. Таким образом, полного совпадения результатов микроскопии и молекулярной диагностики не выявлено.

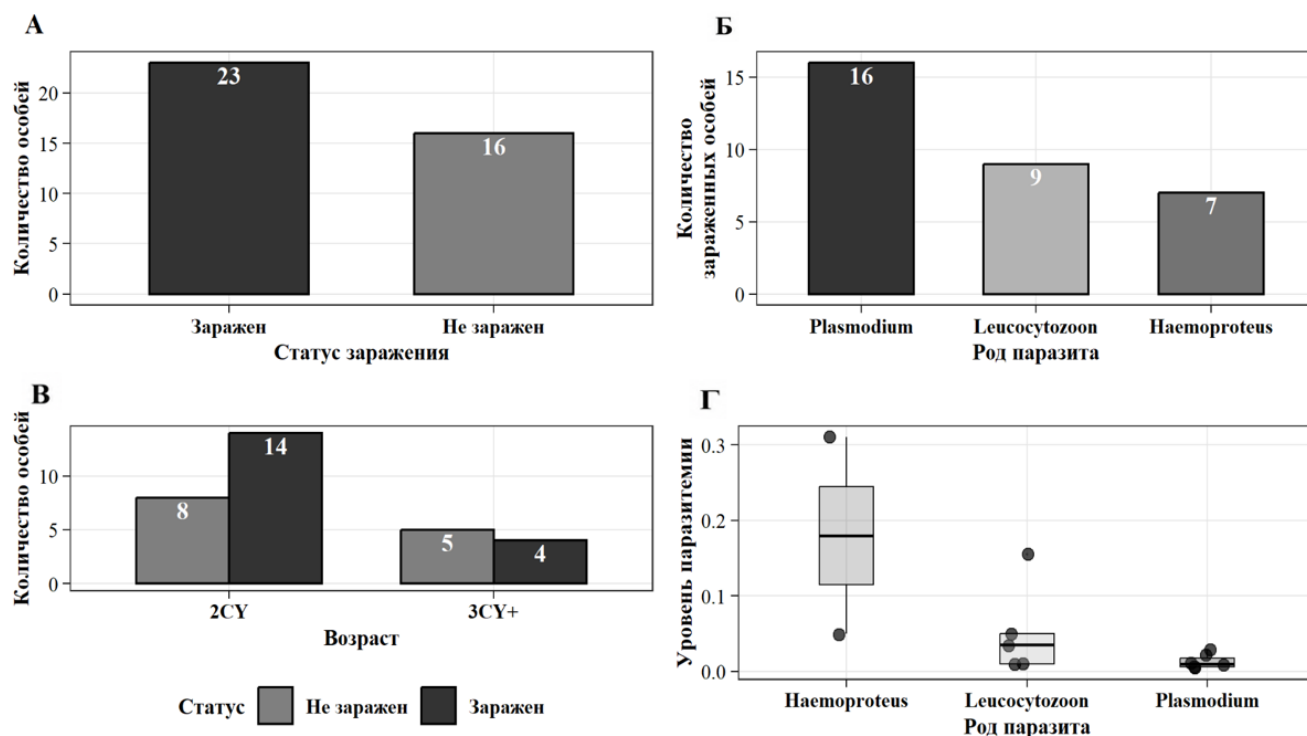


Рисунок 2. Зараженность самцов светлоголовой пеночки гемоспоридиями: (А) соотношение зараженных и незараженных особей, (Б) распределение зараженности по родам паразитов (*Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Leucocytozoon*), (В) зараженность в разных возрастных группах (2CY и 3CY+), (Г) паразитемия у зараженных особей.

Паразитемия была рассчитана отдельно для каждого из трех родов паразитов (Табл. 5). Для *Plasmodium* значения варьировали от 0.01 до 2.22%, среднее значение составило 0.26% ($n = 9$). Паразитемия *Haemoproteus* варьировала от 0.05 до 0.31%, среднее значение составило 0.135% ($n = 3$). Для *Leucocytozoon* значения находились в диапазоне 0.01-0.16% при среднем значении 0.05% ($n = 5$).

Таблица 5. Паразитемия гемоспоридий у самцов светлоголовой пеночки.

Род паразита	<i>n</i>	Минимум, %	Максимум, %	Среднее, %
<i>Plasmodium</i>	9	0.01	2.22	0.26
<i>Haemoproteus</i>	3	0.05	0.31	0.14

Род паразита	<i>n</i>	Минимум, %	Максимум, %	Среднее, %
<i>Leucocytozoon</i>	5	0.01	0.16	0.05

Экстенсивность инвазии (распространенность) также оценивали в разные годы проведения исследования (2018-2023). Минимальные распространенность гемоспоридий была отмечена в 2019 г. (20%), максимальная – в 2023 г. (70%). Статистически значимых различий в распространенности паразитов по годам не выявлено ($\chi^2 = 3.45$, $p = 0.49$).

Возраст был известен не для всех исследованных птиц. Среди самцов 2СУ ($n = 20$) заражение обнаружено у 13 особей (65%). Среди птиц 3СУ+ ($n = 7$) заражены 4 особи (57.1%). Среди птиц с неопределенным возрастом ($n = 12$) заражены 6 особей (50%). Также не было обнаружено достоверных различий между зараженностью разных возрастных групп ($\chi^2 = 0.69$, $p = 0.71$).

3.1.3. Камчатская таловка

По результатам ПЦР-скрининга ДНК гемоспоридий была обнаружена у 15 из 26 исследованных самцов, что соответствует 57.7% зараженности. Были выявлены паразиты двух родов: *Leucocytozoon* и *Plasmodium*. *Leucocytozoon* обнаружен у 14 самцов (53.8%), *Plasmodium* – у 5 (19.2%). У большинства инфицированных птиц выявлено заражение одним паразитами, принадлежащими к одному роду, однако у 4 самцов (15.4% от общего числа исследованных птиц, 26.7% от числа ПЦР-положительных особей) обнаружены коинфекции.

Методом ПЦР были идентифицированы 4 линии *Plasmodium* spp. и 2 линии *Leucocytozoon* spp. (Табл. 6). Для одного самца линию *Leucocytozoon* установить не удалось. Наиболее распространенной была линия BT1 *Leucocytozoon* sp., выявленная у 12 из 26 самцов (46.2%). Кроме нее, у одного самца была обнаружена линия PHYBOR03. Среди *Plasmodium* выявлены линии ARAMAG01, NILSUN01, RHIRUF01 – у 1 самца каждая и CXPIP12 – у 2 самцов.

Таблица 6. Генетические линии гемоспоридий, выявленные у самцов камчатской таловки методом ПЦР-скрининга.

Род паразита	Генетическая линия	Число зараженных особей, <i>n</i>
<i>Plasmodium</i>	ARAMAG01	1
	NILSUN01	1
	RHIRUF01	1
	CXPIP12	2
<i>Leucocytozoon</i>	BT1	12
	PHYBOR03	1
	линия не установлена	1

Сопоставление результатов ПЦР и микроскопии показало неполное совпадение. Паразиты *Leucocytozoon* были обнаружены в мазках у 12 из 14 самцов, положительных по результатам ПЦР. Паразиты *Plasmodium* были выявлены посредством микроскопии у 4 из 5 ПЦР-положительных самцов. Таким образом, у части птиц инфекция была выявлена методом ПЦР при отсутствии паразитов в мазке крови.

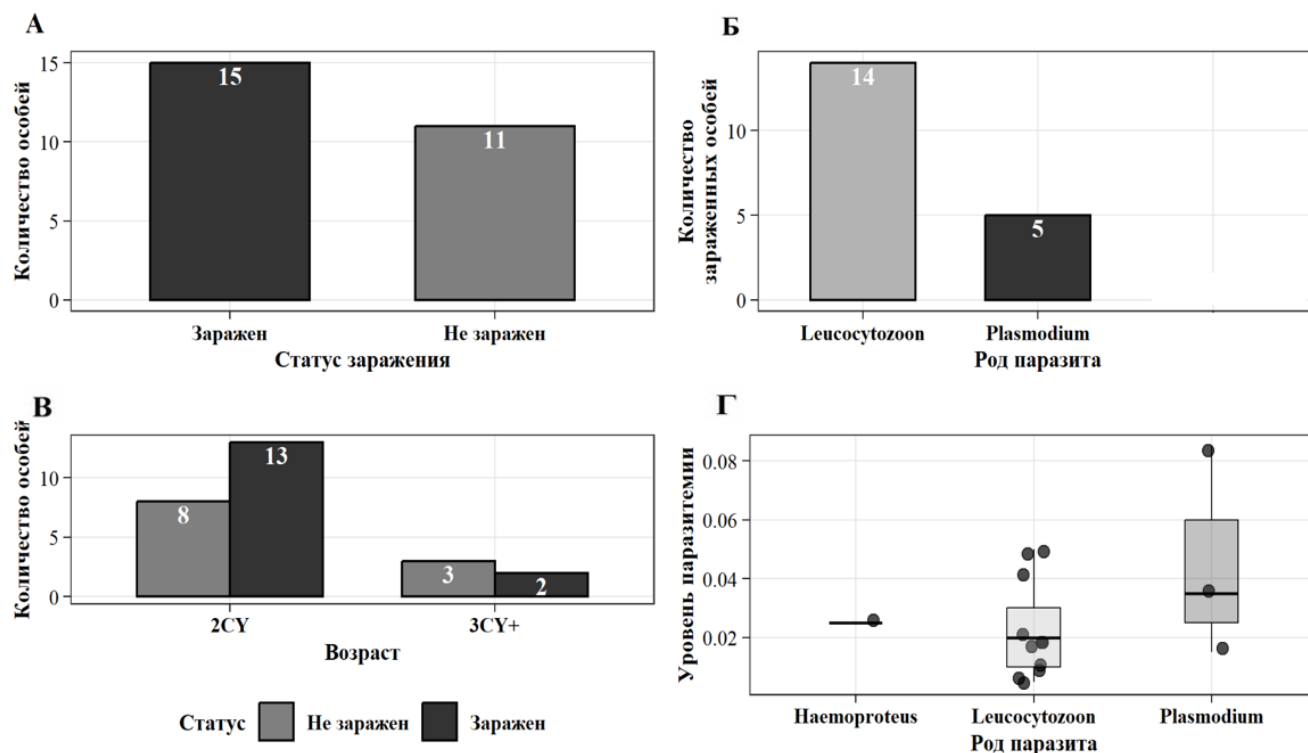


Рисунок 3. Зараженность самцов камчатской таловки гемоспоридиями: (А) соотношение зараженных и незараженных особей, (Б) распределение зараженности по родам паразитов (*Plasmodium* и *Leucocytozoon*), (В) зараженность в разных возрастных группах (2CY и 3CY+), (Г) паразитемия у зараженных особей.

Паразитемия *Plasmodium* варьировала от 0.02 до 0.09%, среднее значение составило 0.05% (Табл. 7). Для *Leucocytozoon* значения находились в диапазоне 0.01-0.05% при среднем значении 0.02% ($n = 12$). В целом интенсивность инвазии была крайне низкой, особенно для *Leucocytozoon*.

Таблица 7. Паразитемия гемоспоридий у самцов камчатской таловки.

Род паразита	<i>n</i>	Минимум, %	Максимум, %	Среднее, %
<i>Plasmodium</i>	3	0.02	0.09	0.05
<i>Haemoproteus</i>	—	—	—	—
<i>Leucocytozoon</i>	12	0.01	0.05	0.02

Экстенсивность инвазии среди молодых самцов 2СУ составила 61.9%, среди более старших самцов 3СУ+ – 40%. Достоверных различий по этому показателю не выявлено ($\chi^2 = 1.42$, $p = 0.37$).

Таким образом, доля зараженных самцов различалась между исследованными видами пеночек. У толстоклювой пеночки она составила 40.8% (20 из 49), у светлоголовой пеночки – 59.0% (23 из 39), у камчатской таловки – 57.7% (15 из 26). У толстоклювой пеночки были выявлены паразиты родов *Haemoproteus* и *Plasmodium*, при этом *Leucocytozoon* не обнаружен. У светлоголовой пеночки выявлены паразиты всех трех исследованных родов, причем наиболее часто встречался *Plasmodium*. У камчатской таловки преобладал *Leucocytozoon*, также был выявлен *Plasmodium*. Структура гемоспоридиозов различалась между видами: у толстоклювой пеночки отсутствовал *Leucocytozoon* и коинфекции, а у некоторых особей светлоголовой пеночки и камчатской таловки было выявлено заражение паразитами нескольких родов. К всех трех видов пеночек были отмечены случаи отсутствия визуально обнаруженных паразитов в мазках крови при положительном результате ПЦР. Паразитемия у всех трех видов была низкой и в среднем не превышала 0.26%.

3.2. Организация спонтанного пения

3.2.1. Толстоклювая пеночка

Спонтанное пение (пение вне территориального контекста) самцов толстоклювой пеночки представляет собой совокупность коротких песен разных типов, разделенных четкими паузами (Рис. 4). Число песен на записях спонтанного пения самцов толстоклювой пеночки (длительность записи – 5 мин) варьировало от 11 до 106 (медиана = 35, $n = 61$). Средняя продолжительность песен составляла 1.09 с и изменялась от 0.84 до 1.32 с. Минимальная длина паузы составила 3.30 с, а

максимальная – 35.84 (медиана = 7.97). Частота пения (количество песен в минуту) варьировала от 1.38 до 13.32 песен/мин (медиана = 6.02).

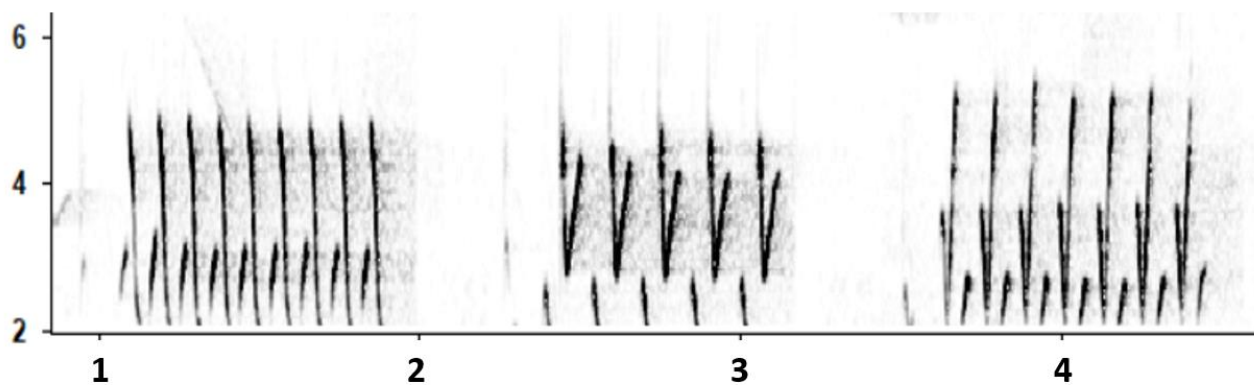


Рисунок 4. Спектрограмма песен самца толстоклювой пеночки при спонтанном пении.

Наблюдаемый размер репертуара одного самца составил от 10 до 46 типов песен (медиана = 22, $n = 61$). Организация пения большинства изученных самцов соответствовала линейному синтаксису – песни чаще всего чередуются в линейной последовательности: после каждого данного типа песни следует другой, строго определенный тип (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020).

3.2.2. Светлоголовая пеночка

У самцов этого вида два режима пения: S- и V-пение (Рис. 5). Практически все самцы светлоголовой пеночки (47 из 49) при спонтанном пении демонстрировали исключительно S-пение. S-пение – это монотонное повторение одного типа песни. Число песен при спонтанном пении в среднем составило 38 и варьировало от 11 до 55 ($n = 49$). Минимальная длина песен составила 0.75 с,

максимальная – 1.02 (медиана = 0.87, $n = 49$). Средняя продолжительность пауз – 6.62 с (4.69-23.09 с, $n = 49$). Частота пения варьировала от 2.21 до 38.68 песен/мин (медиана = 7.37, $n = 49$).

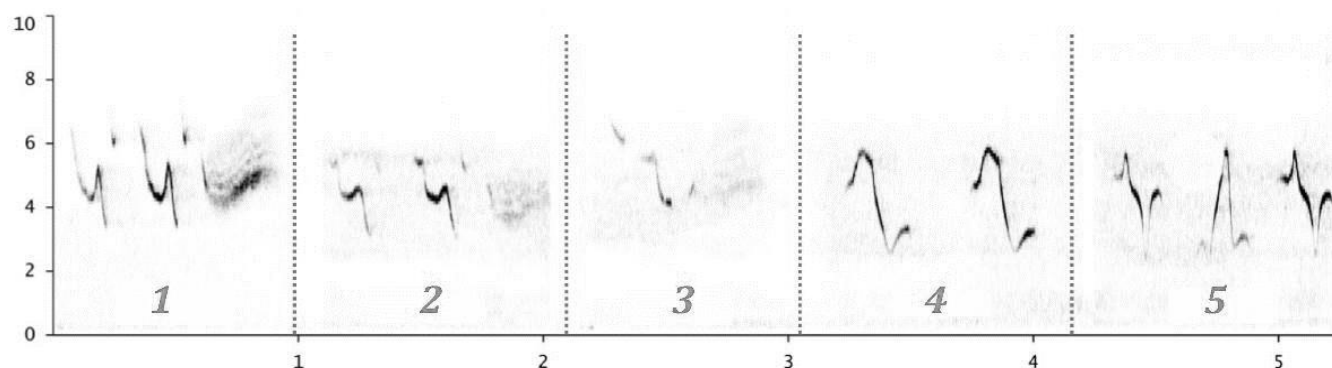


Рисунок 5. S-песня (1) и V-песни (2-5) самцов светлоголовой пеночки.

Наблюдаемый размер репертуара при спонтанном пении самцов светлоголовой пеночки составил, соответственно, 1 тип песни, за исключением двух самцов, у которых было 2 типа песен.

3.2.3. Камчатская таловка

Спонтанное пение самцов камчатской таловки имеет дискретную организацию, сходную с организацией спонтанной вокализации других видов пеночек (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020). Пение представляет собой последовательность разных типов песен, разделенных четко выраженными паузами (Рис. 6). При спонтанном пении (5 минут записи) самцы камчатской таловки пели от 17 до 75 песен (медиана = 27.5, $n = 26$). Длина отдельных песен варьировала от 1.69 до 3.15 с (медиана = 2.08, $n = 26$), а продолжительность пауз между песнями в среднем составляла 7.58 с (диапазон: 2.24–11.79 с, $n = 26$). Частота пения (количество песен в минуту) варьировала от 3.34 до 14.385 песен/мин (медиана = 5.38).

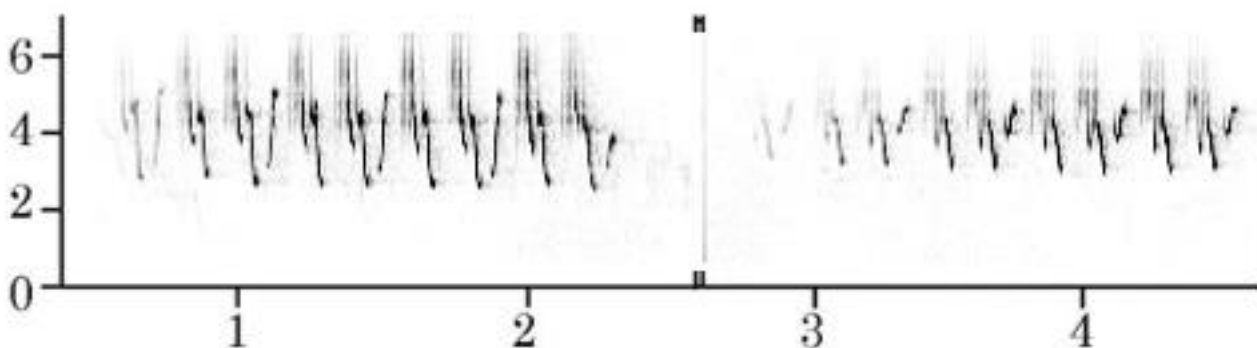


Рисунок 6. Спектрограмма песен самцов камчатской таловки при спонтанном пении.

Репертуар самцов камчатской таловки варьировал от 1 до 27 типов песен (медиана = 1.5, $n = 26$). Эти данные отражают только результаты первых экспериментов, проведенных с самцами этого вида в начале гнездового сезона. В ходе последующих экспериментов и дополнительных записей пения наблюдалось существенное расширение индивидуального репертуара исследованных самцов, достигающего 46 типов песен. Однако эти данные не были включены в данную работу.

3.3. Вокализация и территориальное поведение

3.3.1. Тестирование критерия контекста

3.3.1.1. Толстоклювая пеночка

Было проанализировано, как меняется поведение самцов толстоклювой пеночки в территориальном контексте. В 59 из 61 эксперимента самцы демонстрировали выраженную поведенческую реакцию в ответ на плейбэк – приближались к динамику и летали вокруг него. Количество перелетов в течение 5 минут воспроизведения плейбэка варьировало от 0 до 36 (медиана = 19, $n = 61$). Во

время спонтанного пения (до воспроизведения плейбэка) самцы толстоклювой пеночки не перелетали.

Все 5 показателей акустического поведения самцов толстоклювой пеночки изменялись в зависимости от контекста (до, во время и после воспроизведения плейбэка). Количество песен было достоверно выше после трансляции самцам плейбэка ($\beta = 0.27 \pm 0.07$, $p = 3.27\text{e-}05$) по сравнению с пением до трансляции, т.е. при спонтанном пении. При этом различия по количеству песен между контекстами до и во время были статистически незначимыми ($p = 0.205$).

Таблица 8. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние контекста (до, во время и после трансляции плейбэка) на акустические параметры поведения самцов толстоклювой пеночки.

Параметр	Контекст	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	ДО	3.69	0.05	71.74	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	-0.08	0.06	-1.27	0.205
	ПОСЛЕ	0.27	0.07	4.15	3.27e-05
Длина песен	ДО	0.08	0.01	9.29	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	-0.01	0.01	-1.19	0.235
	ПОСЛЕ	0.03	0.01	3.39	0.001
Длина пауз	ДО	2.15	0.04	45.28	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	-0.37	0.05	-6.88	5.81e-12
	ПОСЛЕ	-0.55	0.05	-10.36	< 2e-16
Частота пения	ДО	1.80	0.04	44.58	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	0.26	0.05	4.99	6.08e-07
	ПОСЛЕ	0.48	0.05	9.00	< 2e-16
Размер репертуара	ДО	3.08	0.04	76.21	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	0.07	0.04	1.58	0.113
	ПОСЛЕ	0.11	0.04	2.34	0.019

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Длина песен ($\beta = 0.03 \pm 0.01$, $p = 0.001$) также была максимальной после проигрывания плейбэка. А различия в длине песен между контекстами до и во

время также были недостоверными ($p = 0.235$). Наиболее длинные паузы наблюдались при спонтанном пении. Они были достоверно длиннее, чем во время ($\beta = -0.37 \pm 0.05$, $p = 5.81e-12$) и после трансляции ($\beta = -0.55 \pm 0.05$, $p = < 2e-16$). Частота пения возрастала как во время ($\beta = 0.26 \pm 0.05$, $p = 6.08e-07$), так и после трансляции самцам плейбэка ($\beta = 0.48 \pm 0.05$, $p = < 2e-16$) по сравнению со спонтанным пением. Размер репертуара также различался в разных контекстах: после трансляции плейбэка количество типов песен было выше ($\beta = 0.11 \pm 0.04$, $p = 0.019$), чем до нее. Для контекста «во время» статистически значимых отличий от контекста «до» по этому показателю обнаружено не было ($p = 0.113$).

Таким образом, выявлен общий паттерн увеличения акустической активности после имитации вторжения самца-конкурента на участок: большее количество более длинных песен с сокращенными паузами между ними.

Для оценки повторяемости поведенческих паттернов самцов была рассчитана внутриклассовая корреляция (ICC) в разных экспериментах с одними и теми же самцами в разные дни. В данных экспериментах использовались плейбэки разных типов (no, rate, repertoire, см. раздел 2.6.5). Акустические характеристики самцов толстоклювой пеночки различались по повторяемости между экспериментами. Наибольшая индивидуальная стабильность была выявлена для частоты смены напева (ICC = 0.68) и длины песен (ICC = 0.51), что говорит об индивидуальной специфичности этих параметров. А количество песен (ICC = 0.06), частота пения (ICC = 0.02) и длина пауз (ICC = 0.02) демонстрировали низкую повторяемость, т.е. их изменчивость в большей степени определяется контекстом.

3.3.1.2. Светлоголовая пеночка

Было проанализировано, как меняется вокализация и территориальное поведение светлоголовой пеночки в территориальном контексте.

Самцы во время трансляции перелетали возле динамика и приближались к нему (в 46 экспериментах, $n = 49$). Среднее количество перелетов самцов светлоголовой пеночки в территориальном контексте составило 28.1 и варьировало от 0 до 54 ($n = 49$).

В территориальном контексте (во время воспроизведения плейбэка) самцы светлоголовой пеночки, по сравнению со спонтанным пением, в большинстве случаев, переключались с S-пения (1 тип песни) на V-пение (6-18 типов песен): в среднем доли S- и V-песен составляли 19% и 65% от общего числа песен на записи соответственно ($p < 2e-16$, Табл. 9, Рис. 7). А после – постепенно возвращались к S-пению (61% S-песен и 4% V-песен на записях, $p < 0.0317$, Табл. 9, Рис. 7). Кроме того, в ответ на плейбэк самцы начинали издавать позывки. При спонтанном пении только один самец воспроизводил позывки (6% от общего числа песен/позывок), во время воспроизведения плейбэка позывки издавали 36 самцов из 49 (в среднем – 9% от общего числа песен/позывок на записи пения каждого самца, $p = 0.001$, Табл. 9, Рис. 7), а после воспроизведения самцам плейбэка лишь 6 самцов не воспроизводили позывки вовсе, а доля позывок в репертуаре каждого самца составила в среднем 32% ($p = 1.88e-14$, Табл. 9, Рис. 7).

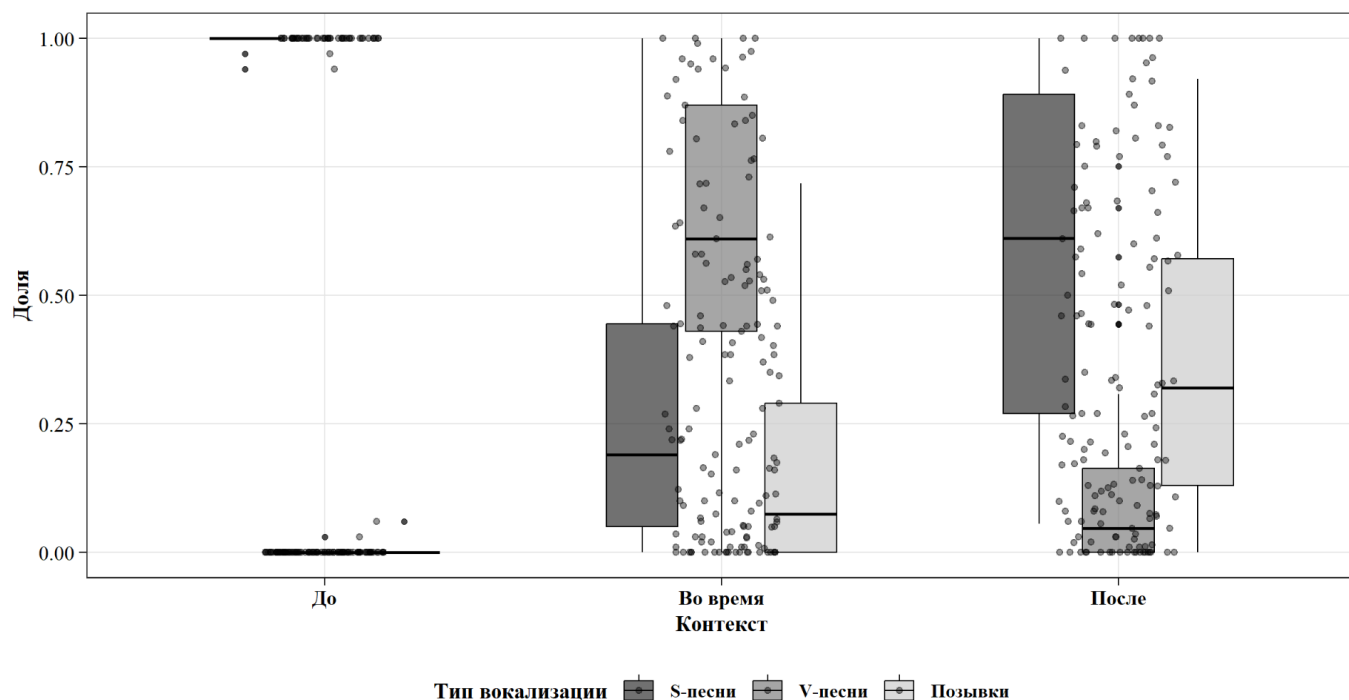


Рисунок 7. Доля S-песен, V-песен и позывок в пении самцов светлоголовой пеночки в разных контекстах (до, во время и после трансляции им плейбэка).

Также влияние контекста было выявлено и на другие параметры пения. Количество песен во время трансляции было достоверно больше, чем при спонтанном пении ($\beta = 0.72 \pm 0.06$, $p < 2e-16$), а после проигрывания увеличивалось еще больше ($\beta = 0.98 \pm 0.06$, $p < 2e-16$). Частота пения (количество песен в минуту) также постепенно увеличивалось к концу эксперимента (во время: $\beta = 0.33 \pm 0.10$, $p = 0.001$, после: $\beta = 0.65 \pm 0.09$, $p = 2.93e-11$), а длительность пауз между песнями, соответственно, уменьшалась во время и после трансляции (Табл. 9). Длина песен достоверно изменялась только после воспроизведения плейбэка – песни становились значительно короче (Табл. 9).

Таблица 9. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние контекста (до, во время и после трансляции плейбэка) на акустические параметры поведения самцов светлоголовой пеночки.

Параметр	Контекст	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	ДО	3.59	0.05	64.10	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	0.72	0.06	10.48	< 2e-16
	ПОСЛЕ	0.98	0.06	14.19	< 2e-16
Размер репертуара	ДО	0.01	0.17	0.09	0.926
	ВО ВРЕМЯ	2.42	0.17	13.72	< 2e-16
	ПОСЛЕ	1.86	0.18	10.15	< 2e-16
Частота пения	ДО	2.31	0.07	31.20	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	0.33	0.10	3.29	0.001
	ПОСЛЕ	0.65	0.09	6.65	2.93e-11
Длина песни	ДО	-0.13	0.06	-2.24	0.024
	ВО ВРЕМЯ	-0.10	0.08	-1.14	0.252
	ПОСЛЕ	-0.22	0.08	-2.51	0.011
Длина пауз	ДО	2.03	0.07	28.36	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	-1.10	0.08	-12.78	< 2e-16
	ПОСЛЕ	-1.08	0.08	-12.38	< 2e-16
Доля s-песен	ДО	2.51	0.32	7.80	5.95e-15
	ВО ВРЕМЯ	-3.29	0.39	-8.42	< 2e-16
	ПОСЛЕ	-2.01	0.33	-5.98	2.19e-09
Доля v-песен	ДО	-2.31	0.17	-12.89	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	2.62	0.24	10.83	< 2e-16
	ПОСЛЕ	0.68	0.21	3.17	0.001
Доля позывок	ДО	-2.40	0.17	-13.43	< 2e-16
	ВО ВРЕМЯ	0.82	0.21	3.87	0.001
	ПОСЛЕ	1.69	0.22	7.69	1.45e-14

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Таким образом, акустическое поведение самцов светлоголовой пеночки в территориальном контексте характеризуется увеличением количества песен и частоты пения, значительным сокращением пауз и переключением с S-песен на V-песни во время трансляции, а после нее – увеличением количества позывок и постепенным возвращением к характеристикам спонтанного пения.

3.3.1.3. Камчатская таловка

Параметры пения самцов камчатской таловки также анализировали во время и после трансляции им плейбэка в сравнении со спонтанным пением. Самцы активно реагировали на плейбэк – перелетали возле динамика и приближались к нему (перелеты наблюдались в 24 из 26 экспериментов). Среднее количество перелетов самцов камчатской таловки во время трансляции им плейбэка было 37.5 и варьировало от 0 до 65 ($n = 26$).

Контекст достоверно влиял на большинство акустических параметров поведения самцов камчатской таловки. Во время трансляции количество песен значимо снижалось ($\beta = -0.2 \pm 0.09$, $p < 0.001$), а после трансляции достоверных различий со спонтанным пением не обнаружено ($p = 0.359$). Изменения частоты пения во время и после трансляции не были статистически значимыми ($p > 0.05$). Размер репертуара достоверно увеличивался как во время трансляции ($\beta = 0.46 \pm 0.15$, $p = 0.004$), так и после нее ($\beta = 0.41 \pm 0.15$, $p = 0.008$). Частота смены напева возрастала во время проигрывания самцам плейбэка ($\beta = 0.80 \pm 0.31$, $p = 0.010$) и после него ($\beta = 0.61 \pm 0.30$, $p = 0.042$). Количество позывок увеличивалось во время ($\beta = 1.12 \pm 0.35$, $p = 0.001$) и после трансляции ($\beta = 1.00 \pm 0.33$, $p = 0.002$). В целом, контекст оказывал существенное влияние на все параметры вокализации самцов светлоголовой пеночки.

Таблица 10. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние контекста (до, во время и после трансляции плейбэка) на акустические параметры поведения самцов камчатской таловки.

Параметр	Контекст	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Длина песен	ДО	0.82	0.06	12.82	<0.001
	ВО ВРЕМЯ	-0.21	0.05	-3.77	<0.001
	ПОСЛЕ	-0.12	0.05	-2.11	0.035
Длина пауз	ДО	1.89	0.13	13.80	<0.001
	ВО ВРЕМЯ	0.19	0.12	1.53	0.127
	ПОСЛЕ	-0.21	0.12	-1.74	0.082
Количество песен	ДО	3.53	0.09	36.82	<0.001

Размер репертуара	ВО ВРЕМЯ	-0.22	0.09	-2.33	0.020
	ПОСЛЕ	0.08	0.09	0.92	0.359
	ДО	1.60	0.23	6.88	<0.001
Частота пения	ВО ВРЕМЯ	0.46	0.15	2.91	0.004
	ПОСЛЕ	0.41	0.15	2.64	0.008
	ДО	1.90	0.10	18.26	<0.001
Частота смены напева	ВО ВРЕМЯ	-0.20	0.11	-1.77	0.077
	ПОСЛЕ	0.04	0.11	0.37	0.713
	ДО	-0.29	0.31	-0.96	0.339
Количество позывок	ВО ВРЕМЯ	0.80	0.31	2.09	0.010
	ПОСЛЕ	0.61	0.30	2.03	0.042
	ДО	2.30	0.46	4.95	<0.001
	ВО ВРЕМЯ	1.12	0.35	3.23	<0.001
	ПОСЛЕ	1.00	0.33	3.05	0.002
	ДО	2.30	0.46	4.95	<0.001

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

По результатам анализа повторяемости параметров вокализации (ICC) одних и тех же самцов камчатской таловки в разных экспериментах, проведенных в разные дни, переменные существенно различались между собой. Наибольшая повторяемость выявлена у длины песен (ICC = 0.42), длина пауз была менее повторяема (ICC = 0.34). Частота смены напева (ICC = 0.17) и частота пения (ICC = 0.12) характеризовались низкой повторяемостью, а количество песен (ICC = 0.03) и количество позывок (ICC = 0.01) показали практически нулевую повторяемость.

3.3.2. Тестирование критерия ответа

3.3.2.1. Толстоклювая пеночка

Был проведен анализ реакции самцов толстоклювой пеночки на разные типы плейбэков (см. раздел 2.6.5). Значимого влияния типа плейбэка (no, rate и repertoire) и порядка предъявления разных типов плейбэков на акустические параметры поведения выявлено не было (во всех случаях $p > 0.05$, Табл. 11). Число перелетов во время проигрывания плейбэка значимо увеличивалось при проигрывании самцам плейбэка «rate» по сравнению с плейбэком «no» ($\beta = 0.92 \pm 0.46$, $p = 0.043$),

для плейбэка «repertoire» различия выявлены не были ($p = 0.42$), а порядок предъявления также не оказывал значимого влияния ($p = 0.15$).

Таблица 11. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние разных типов плейбэков (no, rate и repertoire) на параметры акустического и территориального поведения самцов толстоклювой пеночки.

Параметр	Тип плейбэка	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Частота пения	NO	8.87	1.01	8.717	<0.001
	RATE	0.97	1.03	0.941	0.347
	REPERTOIRE	1.95	1.50	1.302	0.193
	Порядок предъявления	-1.11	0.83	-1.336	0.182
Длина пауз	NO	4.97	0.71	6.973	<0.001
	RATE	-0.85	0.72	-1.175	0.240
	REPERTOIRE	-1.11	1.06	-1.045	0.296
	Порядок предъявления	0.76	0.59	1.285	0.199
Число песен	NO	37.48	5.56	6.736	<0.001
	RATE	6.15	5.57	1.105	0.269
	REPERTOIRE	13.87	8.70	1.595	0.111
	Порядок предъявления	-6.26	4.88	-1.284	0.199
Размер репертуара	NO	16.72	3.69	4.530	<0.001
	RATE	11.68	7.79	1.498	0.134
	REPERTOIRE	-1.61	5.42	-0.299	0.765
	Порядок предъявления	2.84	3.29	0.863	0.388
Число перелетов	NO	2.41	0.44	5.392	<0.001
	RATE	0.92	0.45	2.022	0.043
	REPERTOIRE	0.57	0.71	0.805	0.421
	Порядок предъявления	-0.57	0.39	-1.449	0.147

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

3.3.2.2. Светлоголовая пеночка

Было проанализировано, как реагируют самцы светлоголовой пеночки на плейбэки разного типа (см. раздел 2.6.5). Тип плейбэка (S- и V-пение) достоверно влиял на количество перелетов ($\beta = -0.57 \pm 0.09$, $p = 7.85e-10$, Рис. 8) – при воспроизведении самцам более агрессивного V-пения число перелетов было ниже по сравнению с контролем. Порядок предъявления не оказывал статистически значимого влияния на количество перелетов. Задержка акустического ответа не зависела ни от типа плейбэка, ни от порядка предъявления записи ($p > 0.05$).

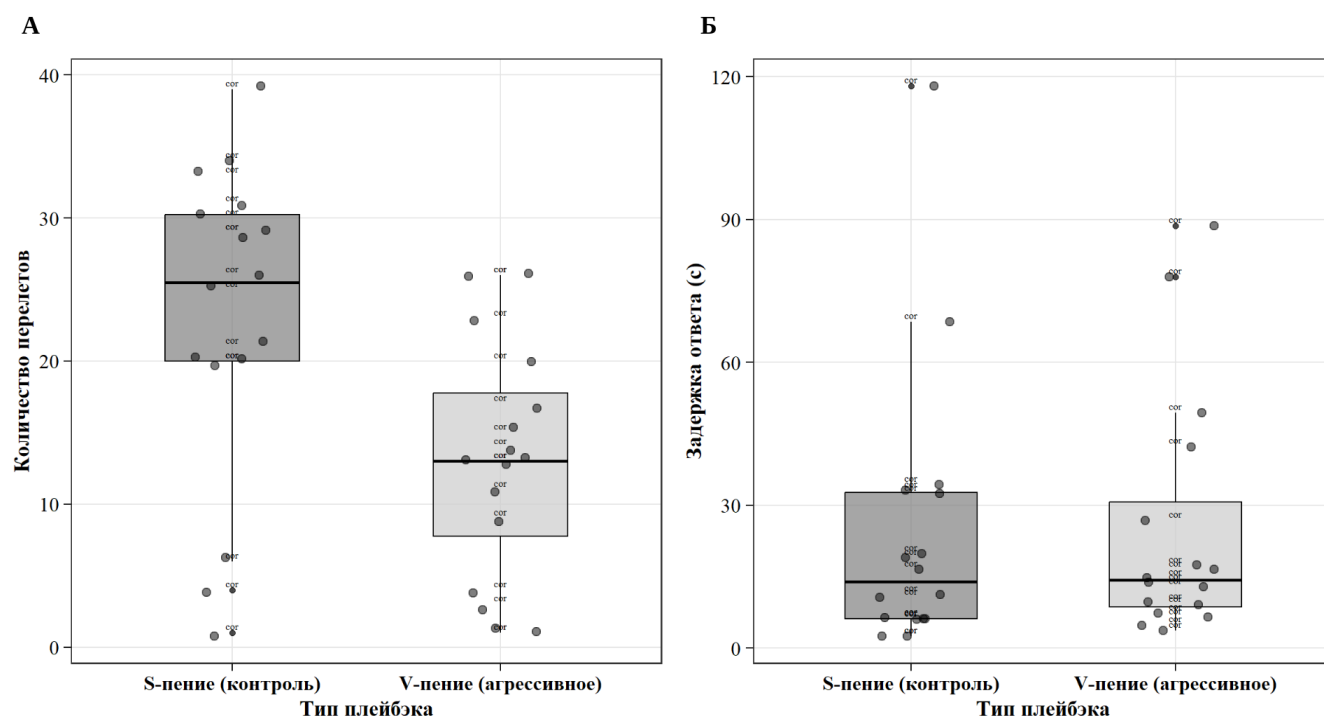


Рисунок 8. (А) количество перелетов и (Б) задержка акустического ответа самцов светлоголовой пеночки во время трансляции в зависимости от типа плейбэка: S-пение (контроль) и V-пение («агрессивное» пение).

Таким образом, самцы светлоголовой пеночки менее активно реагируют на агрессивное пение.

3.3.3. Тестирование критерия предсказания

3.3.3.1. Толстоклювая пеночка

Для оценки того, насколько акустические характеристики поведения предсказывают агрессивную реакцию самцов, были построены обобщенные линейные модели с использованием анализа главных компонент (РСА) пения. Первая главная компонента (PC1) отражала интенсивность и разнообразие пения – наибольший вклад в нее вносили переменные количества песен, количества типов песен и длины пауз (с отрицательным знаком), вторая главная компонента (PC2) отражала преимущественно структуру песен – их длину. Агрессивность реакции оценивалась посредством четырех показателей поведения: (1) вероятность атаки на модель птицы, (2) количество перелетов, (3) задержка ответа и (4) минимальная дистанция до динамика (м).

Таблица 12. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние вокализации на вероятность агрессивного поведения самцов толстоклювой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Вокализация	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Вероятность атаки	PC1	0.44	0.45	0.97	0.332
	PC2	-0.18	0.59	-0.30	0.759
Количество перелетов	PC1	0.03	0.05	0.61	0.541
	PC2	-0.00	0.07	-0.12	0.907
Задержка ответа	PC1	-0.31	0.08	-3.58	0.001
	PC2	-0.05	0.12	-0.43	0.663
Минимальное расстояние до динамика	PC1	1.08	1.15	0.93	0.355
	PC2	1.00	1.69	0.58	0.560

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Акустические характеристики поведения не предсказывали вероятность атаки, количество перелетов и минимальную дистанцию приближения самцов к модели птицы ($p > 0.05$). Высокая интенсивность и разнообразие пения (PC1)

соответствовала более быстрой реакции самцов на плейбэк ($\beta = 0.35 \pm 0.09$, $p = 0.001$). Структура песен (PC2) не оказывала влияния на скорость реакции ($p > 0.05$).

3.3.3.2. Светлоголовая пеночка

Был проведен анализ того, как акустические характеристики пения предсказывают агрессивное поведение самцов светлоголовой пеночки. Оценили влияние акустических параметров на 3 поведенческих параметра: (1) количество перелетов, (2) задержка ответа и (3) минимальная дистанция до динамика (м).

Был проведен анализ главных компонент, в который были включены 7 параметров вокализации самцов (см. раздел 2.6.3). По результатам этого анализа первую главную компоненту (PC1) интерпретировали как переменную, отражающую общую акустическую активность, т.к. в основном она включала в себя количество песен, длину пауз и частоту пения. Вторую главную компоненту интерпретировали как переменную вариабельности пения, поскольку она включала в себя долю V-песен, долю позывок и длину песен.

Таблица 13. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние вокализации на вероятность агрессивного поведения самцов светлоголовой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Вокализация	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество перелетов	PC1	0.16	0.04	3.47	0.001
	PC2	0.01	0.05	0.28	0.778
Задержка акустического ответа	PC1	-0.11	0.06	-1.611	0.107
	PC2	-0.01	0.06	-0.24	0.806
Минимально расстояние до динамика	PC1	-0.54	0.17	-3.16	0.001
	PC2	0.01	0.18	0.02	0.979

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

PC1 оказывала достоверное положительное влияние на количество перелетов ($\beta = 0.16 \pm 0.04$, $p = 0.001$), а влияние PC2 не было значимым ($\beta = 0.01 \pm 0.05$, $p = 0.779$). При оценке влияния двух главных компонент на задержку акустического ответа самцов светлоголовой пеночки на плейбэк ни PC1 ($\beta = -0.11 \pm 0.06$, $p = 0.107$), ни PC2 ($\beta = -0.01 \pm 0.06$, $p = 0.806$) не достигали статистической значимости. PC1 влияла на минимальное расстояние до динамика ($\beta = -0.54 \pm 0.17$, $p = 0.001$), а влияние PC2 было незначим ($\beta = 0.01 \pm 0.18$, $p = 0.979$).

Таким образом, при увеличении акустической активности самцов светлоголовой пеночки, увеличивается количество перелетов и снижается расстояние, на которое самец приближается к динамику/модели птицы, а вариабельность пения не оказывает влияния на вероятность агрессивного поведения особей.

3.3.3.3. Камчатская таловка

Было проанализировано влияние акустических характеристик на вероятность агрессивного поведения самцов камчатской таловки. Был проведен анализ главных компонент акустических параметров поведения (см. раздел 2.6.3) и выделены две главные компоненты: PC1, которая отражала интенсивность и разнообразие пения (она объяснялась переменными числа песен, разнообразия репертуара, частоты пения и частоты смены напева) и PC2, отражавшая структуру пения (длину песен) и количество позывок. Агрессивность реакции оценивалась посредством четырех показателей поведения: (1) вероятность атаки на модель птицы, (2) количество перелетов, (3) задержка ответа и (4) минимальная дистанция до динамика (м).

Таблица 14. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние вокализации на вероятность агрессивного поведения самцов камчатской таловки во время трансляции им пения.

Параметр	Вокализация	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Вероятность атаки	PC1	-0.18	0.29	-0.63	0.528
	PC2	-0.55	0.47	-1.16	0.245
Количество перелетов	PC1	0.12	0.07	1.67	0.094
	PC2	-0.16	0.11	-1.50	0.131
Задержка ответа	PC1	-0.31	0.13	-2.26	0.033
	PC2	-0.09	0.22	-0.44	0.663
Минимальное расстояние до динамика	PC1	0.32	0.36	0.90	0.377
	PC2	-0.93	0.57	-1.62	0.118

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Параметры пения не предсказывали приближение самца к динамику и атаку на модель птицы ($p > 0.05$). Для количества перелетов обнаружена тенденция положительного влияния PC1 ($\beta = 0.12 \pm 0.07$, $p = 0.095$) – чем выше интенсивность и разнообразие пения, тем больше перелетов может совершать самец. Влияние PC2 было на данный параметр было незначимым ($p = 0.132$). Было выявлено отрицательное влияние PC1 на задержку ответа ($\beta = -0.31 \pm 0.14$, $p = 0.033$), т.е. с увеличением интенсивности и разнообразия пения скорость реакции самца на плейбэк уменьшается. Влияния PC2 на этот фактор агрессивности не обнаружено ($p = 0.663$).

3.4. Влияние зараженности гемоспоридиями на спонтанное пение пеночек

3.4.1. Толстоклювая пеночка

Было проанализировано, как зависит пение самцов толстоклювой пеночки вне территориального контекста (спонтанное пение) от зараженности. Анализ влияния (1) общей зараженности и (2) зараженности разными родами паразитов (*Plasmodium* и *Haemoproteus*) проводился отдельно для каждого акустического параметра: (1) количество песен, (2) длина песен, (3) длина пауз, (4) частота пения

и (5) размер репертуара. Поскольку инфицированные особи были представлены только молодыми самцами (2CY), параметр возраста не был включен в анализ.

Таблица 15. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности на параметры вокализации самцов толстоклювой пеночки при спонтанном пении.

Параметр	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	0.08	0.15	0.51	0.605
Размер репертуара	0.04	0.10	0.43	0.666
Длина песен	0.00	0.03	0.23	0.814
Частота пения (песен/мин)	0.09	0.11	0.79	0.426
Длина пауз	0.01	0.13	0.09	0.924

Не было выявлено достоверного влияния общей зараженности гемоспоридиями, а также зараженности паразитами разных родов (*Plasmodium* и *Haemoproteus*) на параметры спонтанной вокализации самцов. Ни один из исследованных показателей не был статистически значимо связан с паразитарной инфекцией (все $p > 0.05$, Табл. 15, 16).

Таблица 16. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние зараженности паразитами разных родов на параметры вокализации самцов толстоклювой пеночки при спонтанном пении.

Параметр	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	<i>Plasmodium</i>	-0.11	0.19	-0.60	0.549
	<i>Haemoproteus</i>	0.23	0.18	1.25	0.208
Размер репертуара	<i>Plasmodium</i>	-0.03	0.13	-0.25	0.802
	<i>Haemoproteus</i>	0.11	0.12	0.89	0.370
Длина песен	<i>Plasmodium</i>	0.03	0.03	0.77	0.440
	<i>Haemoproteus</i>	-0.01	0.03	-0.35	0.721
Частота пения	<i>Plasmodium</i>	0.07	0.14	0.49	0.620
	<i>Haemoproteus</i>	0.11	0.13	0.79	0.428
Длина пауз	<i>Plasmodium</i>	-0.11	0.16	-0.71	0.475

	<i>Haemoproteus</i>	0.11	0.16	0.73	0.461
--	---------------------	------	------	------	-------

3.4.2. Светлоголовая пеночка

Оценили влияние (1) общей зараженности, (2) зараженности паразитами разных родов (*Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*) и (3) паразитемии на параметры спонтанного пения самцов светлоголовой пеночки. Анализировалось влияние заражения на 4 параметра пения: (1) количество песен, (2) длина песен, (3) длина пауз и (4) частота пения. Параметры пения, касающиеся разнообразия репертуара в данном случае не анализировали, т.к. вне территориального контекста в репертуаре всех самцов был только один тип пения (см. раздел 3.2.2). Зараженность не была связана с возрастом самцов (см. раздел 3.1.2), поэтому переменную возраста не включали в данный анализ.

Таблица 17. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности (заражен/не заражен), зараженности паразитами разных родов и паразитемии на параметры вокализации самцов светлоголовой пеночки при спонтанном пении.

Переменная	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	Зараженность +	-0.02	0.11	-0.18	0.814
	<i>Plasmodium</i>	0.11	0.11	1.00	0.325
	<i>Haemoproteus</i>	-0.10	0.13	-0.77	0.425
	<i>Leucocytozoon</i>	0.07	0.11	0.64	0.523
	Паразитемия	0.07	0.12	0.58	0.569
Длина песен	Зараженность +	-0.02	0.03	-0.67	0.426
	<i>Plasmodium</i>	-0.03	0.02	-1.50	0.207
	<i>Haemoproteus</i>	-0.04	0.03	-1.33	0.212
	<i>Leucocytozoon</i>	0.06	0.02	3.00	0.017
	Паразитемия	-0.02	0.03	-0.67	0.468
Длина пауз	Зараженность +	0.11	0.12	0.92	0.360
	<i>Plasmodium</i>	-0.22	0.11	-2.00	0.058
	<i>Haemoproteus</i>	0.15	0.13	1.15	0.262
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.01	0.11	-0.09	0.896

	Паразитемия	-0.09	0.13	-0.69	0.506
Частота пения (песен/мин)	Зараженность +	0.15	0.28	0.54	0.574
	<i>Plasmodium</i>	0.04	0.29	0.14	0.883
	<i>Haemoproteus</i>	0.29	0.34	0.85	0.396
	<i>Leucocytozoon</i>	0.17	0.28	0.61	0.548
	Паразитемия	0.10	0.33	0.30	0.751

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Количество песен самцов светлоголовой пеночки при спонтанном пении не было связано с заражением ($p > 0.05$, Табл. 17). Длина песен зависела от заражения: наличие инфекции, вызванной паразитами рода *Leucocytozoon*, было связано с увеличением данного параметра ($\beta = 0.06 \pm 0.02$, $p = 0.017$). Также была обнаружена тенденция к снижению длины пауз в пении самцов, зараженных паразитами рода *Plasmodium* ($\beta = -0.22 \pm 0.11$, $p = 0.058$). Частота пения не зависела от заражения ($p > 0.05$, Табл. 17).

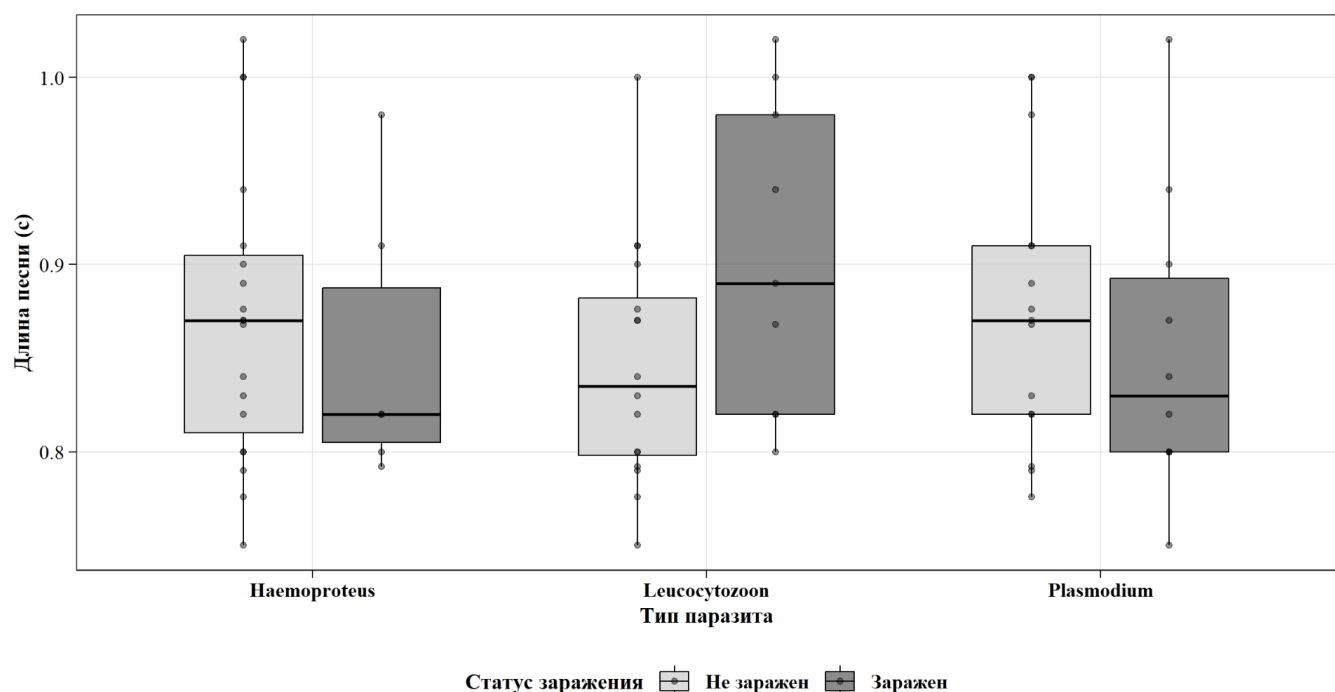


Рисунок 9. Длина песен самцов светлоголовой пеночки при спонтанном пении в зависимости от зараженности паразитами родов *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*.

3.4.3. Камчатская таловка

Оценили влияние зараженности гемоспоридиями на параметры спонтанного пения камчатской таловки: (1) количество песен, (2) длина песен, (3) длина пауз, (4) частота пения, (5) размер репертуара, (6) частота смены напева и (7) количество позывок. В качестве предикторов использовалась (1) общая зараженность (заражен/не заражен), (2) зараженность паразитами разных родов (*Plasmodium* и *Leucocytozoon*) и паразитемия. Зараженность не была связана с возрастом самцов (см. раздел 3.1.3), поэтому переменную возраста не включали в данный анализ для улучшения качества моделей.

Не было выявлено достоверных взаимосвязей общей зараженности с акустическими параметрами ($p > 0.05$). В моделях с отдельными типами паразитов (*Plasmodium* и *Leucocytozoon*) для самцов, зараженных паразитами рода *Plasmodium* был выявлен статистически значимый отрицательный эффект ($\beta = -2.98 \pm 1.24$, $p = 0.016$), по сравнению с незараженными самцами – зараженные самцы издают достоверно меньше позывок, нежели незараженные (Рис. 10).

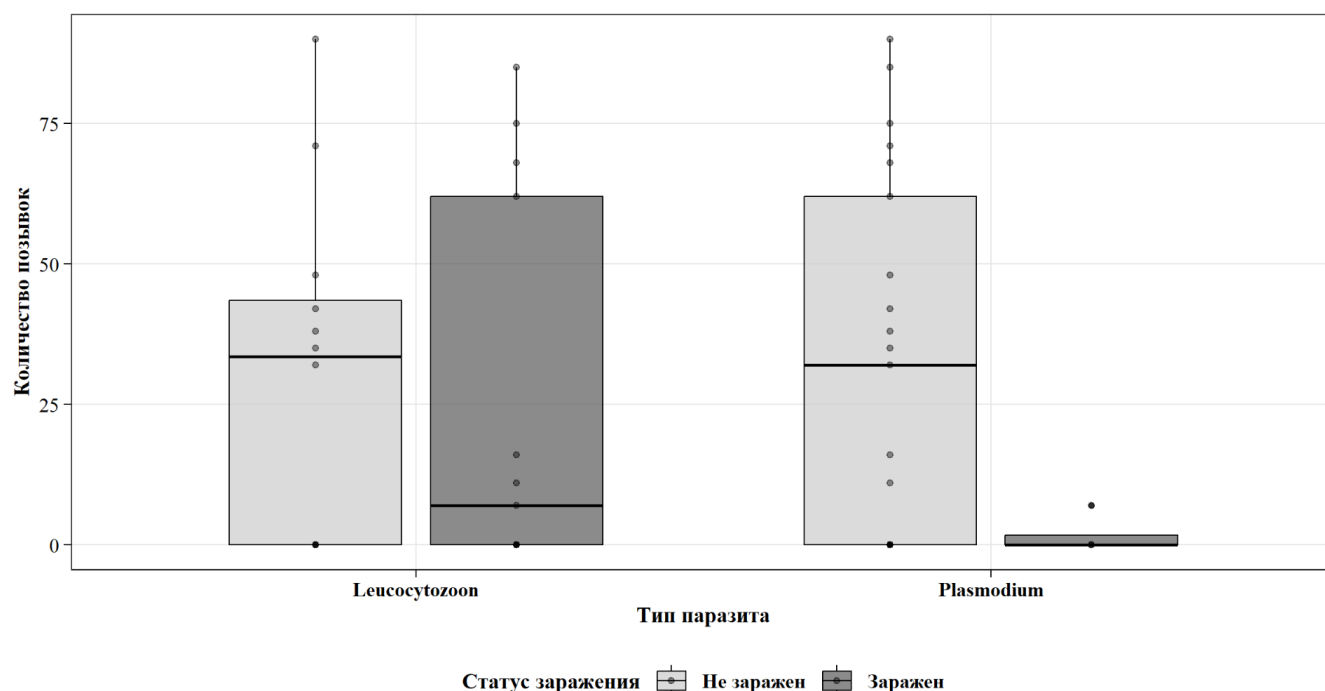


Рисунок 10. Количество позывок самцов камчатской таловки при спонтанном пении в зависимости от зараженности паразитами родов *Plasmodium* и *Leucocytozoon*.

Паразитемия (интенсивность инвазии) также статистически значимо не влияла на исследованные акустические параметры поведения ($p > 0.05$).

3.5. Влияние зараженности гемоспоридиями на вокализацию и территориальное поведение самцов в эксперименте

3.5.1. Толстоклювая пеночка

Помимо анализа влияния общей зараженности (заражен/не заражен) и зараженности паразитами отдельных родов (*Plasmodium* и *Haemoproteus*) на акустические параметры, в территориальном контексте были дополнительно проанализированы поведенческие параметры реакции самцов толстоклювой пеночки, рассчитанные только во время воспроизведения им пения: (1) количество

перелетов, (2) минимальное расстояние до динамика, (3) задержка ответа и (4) вероятность атаки самцом модели птицы.

Количество песен самцов толстоклювой пеночки во время воспроизведения плейбэка было выше у зараженных особей ($\beta = 0.21 \pm 0.09$, $p = 0.021$). Этот эффект был обусловлен зараженностью паразитами рода *Plasmodium* ($\beta = 0.25 \pm 0.11$, $p = 0.024$), а влияние зараженности паразитами рода *Haemoproteus* было статистически незначимым ($p = 0.120$, Табл. 18). Ни общая зараженность ($p = 0.724$), ни зараженность паразитами разных родов ($p > 0.495$) не влияли на длину песен (Табл. 12). С увеличением общей зараженности длина пауз сокращалась ($\beta = -0.36 \pm 0.14$, $p = 0.009$). Аналогичный эффект был выявлен для особей, зараженных паразитами рода *Plasmodium* ($\beta = -0.44 \pm 0.17$, $p = 0.012$), а для *Haemoproteus* была выявлена тенденция отрицательного влияния ($p = 0.075$, Табл. 19). Частота пения была выше у зараженных самцов ($\beta = 1.65 \pm 0.62$, $p = 0.007$). Этот эффект достигался за счет заражения паразитами рода *Plasmodium* ($\beta = 2.39 \pm 0.75$, $p = 0.001$), а влияние *Haemoproteus* было статистически незначимым ($p = 0.169$, Табл. 19) – самцы, зараженные паразитами рода *Plasmodium* пели активнее, нежели незараженные. Размер репертуара был больше у зараженных самцов ($\beta = 0.20 \pm 0.09$, $p = 0.032$) за счет заражения паразитами рода *Haemoproteus* ($\beta = 0.29 \pm 0.11$, $p = 0.006$), а не *Plasmodium* ($p = 0.437$, Табл. 19).

Таблица 18. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности на параметры вокализации и территориального поведения самцов толстоклювой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	0.21	0.09	2.31	0.021
Длина песни	0.01	0.02	0.35	0.724
Длина паузы	-0.36	0.14	-2.60	0.009

Частота пения (песен/мин)	1.65	0.61	2.68	0.007
Размер репертуара	0.20	0.09	2.15	0.032
Количество перелетов	-0.10	0.13	-0.73	0.462
Минимальное расстояние до динамика	0.31	0.30	1.02	0.306
Атака (есть/нет)	-0.58	0.76	-0.75	0.451
Задержка ответа	-0.22	0.24	-0.90	0.366

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Поведенческие параметры реакции самцов толстоклювой пеночки на воспроизведение им плейбэка (количество перелетов, минимальное расстояние до динамика, вероятность атаки и задержка ответа) не зависели от зараженности ($p > 0.05$, Табл. 19).

Таблица 19. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние зараженности разными родами паразитов на параметры вокализации и территориального поведения самцов толстоклювой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	<i>Plasmodium</i>	0.25	0.11	2.26	0.024
	<i>Haemoproteus</i>	0.17	0.11	1.55	0.120
Длина песни	<i>Plasmodium</i>	-0.00	0.02	-0.13	0.894
	<i>Haemoproteus</i>	0.02	0.02	0.68	0.495
Длина паузы	<i>Plasmodium</i>	-0.44	0.17	-2.52	0.012
	<i>Haemoproteus</i>	-0.30	0.16	-1.78	0.075
Частота пения (песен/мин)	<i>Plasmodium</i>	2.39	0.74	3.20	0.001
	<i>Haemoproteus</i>	0.99	0.72	1.38	0.169
Размер репертуара	<i>Plasmodium</i>	0.09	0.11	0.78	0.437
	<i>Haemoproteus</i>	0.29	0.10	2.74	0.006
Количество перелетов	<i>Plasmodium</i>	-0.16	0.16	-0.96	0.339
	<i>Haemoproteus</i>	-0.04	0.15	-0.28	0.779
Минимальное	<i>Plasmodium</i>	0.40	0.42	0.96	0.340
	<i>Haemoproteus</i>	0.26	0.34	0.75	0.451

расстояние до динамика					
Атака (есть/нет)	<i>Plasmodium</i>	-0.69	1.06	-0.65	0.513
	<i>Haemoproteus</i>	-0.51	0.86	-0.59	0.553
Задержка ответа	<i>Plasmodium</i>	-0.05	0.29	-0.17	0.863
	<i>Haemoproteus</i>	-0.40	0.28	-1.38	0.168

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

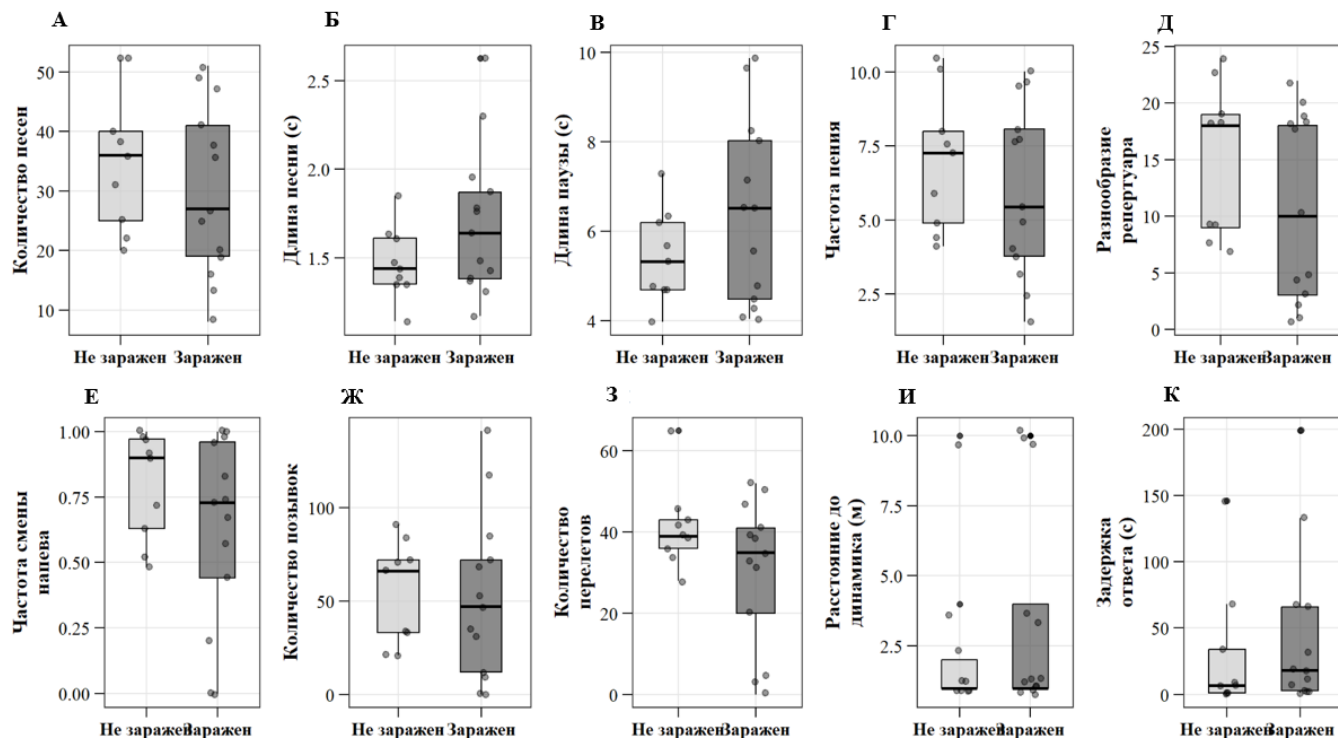


Рисунок 11. Влияние общей зараженности на параметры вокализации и поведения самцов толстоклювой пеночки во время трансляции им пения: (А) количество песен, (Б) длина песни, (В) длина паузы, (Г) частота пения, (Д) разнообразие репертуара, (Е) частота смены напева, (Ж) количество позывок, (З) количество перелетов, (И) минимальное расстояние до динамика, (К) задержка ответа.

Далее было оценено влияние зараженности на 5 параметров вокализации самцов толстоклювой пеночки после воспроизведения им пения. Общая

зараженность (заражен/не заражен) и зараженность паразитами разных родов (*Plasmodium* и *Haemoproteus*) статистически значимо не влияла на акустические параметры поведения самцов (Табл. 20).

Таблица 20. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности (заражен/не заражен) и зараженности разными типами паразитов на параметры вокализации самцов толстоклювой пеночки после трансляции им пения.

Параметр	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	Зараженность +	0.02	0.07	0.29	0.766
	<i>Plasmodium</i>	-0.01	0.09	-0.11	0.919
	<i>Haemoproteus</i>	0.05	0.08	0.63	0.577
Длина песен	Зараженность +	-0.01	0.02	-0.50	0.597
	<i>Plasmodium</i>	-0.01	0.02	-0.50	0.838
	<i>Haemoproteus</i>	-0.01	0.02	-0.50	0.521
Длина пауз	Зараженность +	-0.03	0.09	-0.33	0.709
	<i>Plasmodium</i>	0.02	0.12	0.17	0.810
	<i>Haemoproteus</i>	-0.09	0.11	-0.82	0.395
Частота пения	Зараженность +	0.04	0.07	0.57	0.585
	<i>Plasmodium</i>	0.02	0.09	0.22	0.790
	<i>Haemoproteus</i>	0.05	0.09	0.56	0.543
Размер репертуара	Зараженность +	-0.01	0.08	-0.13	0.856
	<i>Plasmodium</i>	-0.10	0.11	-0.91	0.345
	<i>Haemoproteus</i>	0.05	0.10	0.50	0.580

Зараженность гемоспоридиями влияет на параметры вокализации самцов толстоклювой пеночки во время трансляции. Общая зараженность оказывает выраженное влияние на вокализацию: зараженные особи поют интенсивнее и разнообразнее. Наблюдаемые эффекты обусловлены заражением паразитами рода *Plasmodium*, влияние *Haemoproteus* выражено слабее.

3.5.2. Светлоголовая пеночка

В территориальном контексте кроме 4 переменных спонтанного пения (см. раздел 3.4.2), также анализировали акустические и поведенческие параметры, которые самцы демонстрировали только во время проигрывания им пения. Оценили влияние зараженности на еще 7 переменных: (1) размер репертуара, (2) долю S-песен, (3) долю V-песен, (4) долю позывок, (5) количество перелетов, (6) задержка ответа и (7) минимальное расстояние до динамика.

Статистически значимого влияния общей зараженности на большинство исследованных параметров реакции обнаружено не было ($p > 0.05$, Табл. 15). Однако, зараженные особи меньше приближались к динамику, чем незараженные ($\beta = 0.81 \pm 0.49$, $p = 0.099$), но данный эффект был на уровне тенденции.

Таблица 21. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности на параметры вокализации и территориального поведения самцов светлоголовой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Estimate	SE	z-value	p-value
Число песен	-0.02	0.11	-0.18	0.859
Число перелетов	0.25	0.19	1.32	0.188
Размер репертуара	-0.03	0.12	-0.25	0.770
Длина песен	-0.10	0.12	-0.83	0.401
Длина пауз	-0.01	0.15	-0.07	0.939
Частота пения	-0.03	0.16	-0.19	0.849
Задержка ответа	0.16	0.25	0.64	0.528
Минимальное расстояние до динамика	0.81	0.49	1.65	0.099
Доля s-песен	-0.23	0.44	-0.52	0.605
Доля v-песен	-0.41	0.46	-0.89	0.368
Доля позывок	0.47	0.41	1.15	0.249

Анализ влияния зараженности паразитами разных родов (*Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*) на параметры реакции самцов на плейбэк показал,

что длина песен была ниже у особей, инфицированных паразитами рода *Haemoproteus* ($\beta = -0.29 \pm 0.14$, $p = 0.046$, Рис. 12). Кроме того, наблюдались следующие тенденции: увеличение минимальной дистанции до динамика у самцов, зараженных паразитами рода *Plasmodium* ($p = 0.057$) и увеличение числа позывок также при заражении *Plasmodium* ($p = 0.098$).

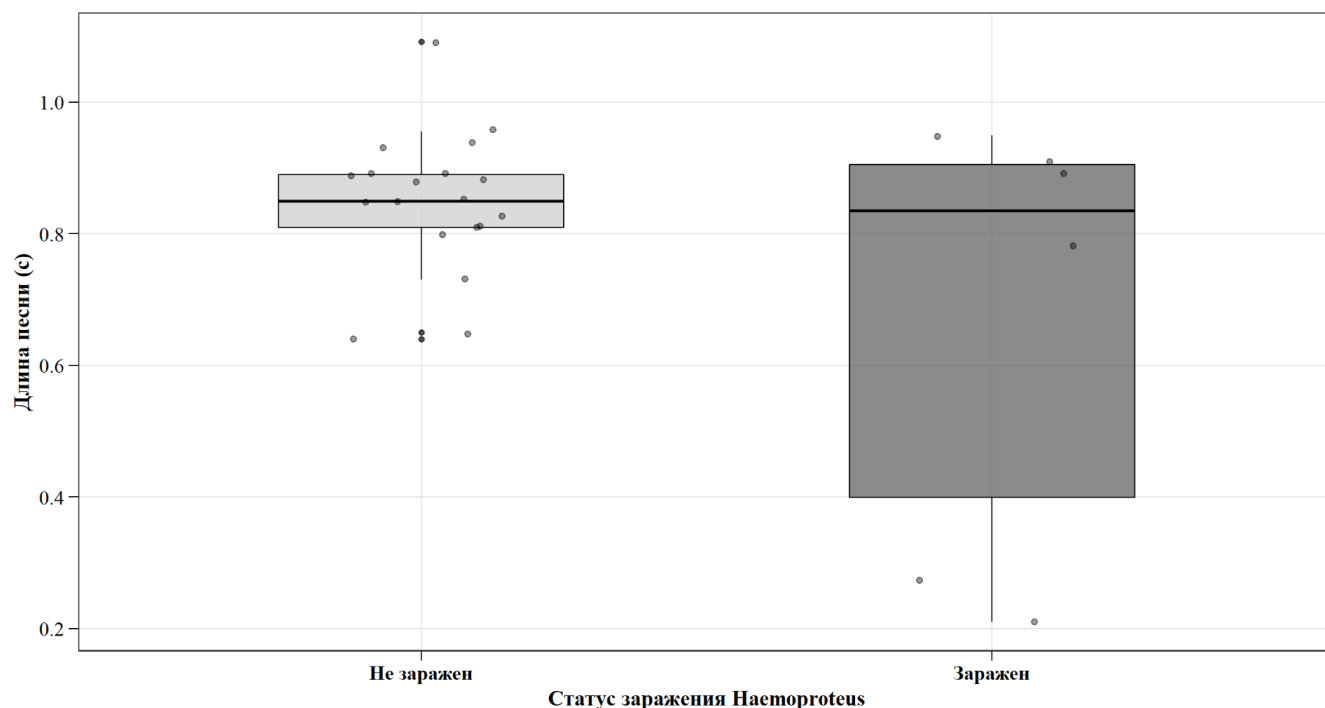


Рисунок 12. Длина песен зараженных и незараженных паразитами рода *Haemoproteus* самцов светлоголовой пеночки во время трансляции им пения.

На остальные параметры акустической и поведенческой реакции самцов светлоголовой пеночки достоверного влияния зараженности паразитами разных родов (*Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*) обнаружено не было ($p > 0.05$, Табл. 22).

Таблица 22. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние зараженности паразитами разных родов на

параметры вокализации и территориального поведения самцов светлоголовой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Число песен	<i>Plasmodium</i>	0.05	0.11	0.45	0.630
	<i>Haemoproteus</i>	0.01	0.13	0.08	0.933
	<i>Leucocytozoon</i>	0.04	0.11	0.36	0.721
Число перелетов	<i>Plasmodium</i>	0.23	0.19	1.21	0.238
	<i>Haemoproteus</i>	0.13	0.22	0.59	0.565
	<i>Leucocytozoon</i>	0.10	0.19	0.53	0.589
Размер репертуара	<i>Plasmodium</i>	-0.01	0.12	-0.08	0.892
	<i>Haemoproteus</i>	0.02	0.14	0.14	0.890
	<i>Leucocytozoon</i>	0.15	0.12	1.25	0.199
Длина песен	<i>Plasmodium</i>	0.01	0.12	0.08	0.963
	<i>Haemoproteus</i>	-0.29	0.14	-2.07	0.046
	<i>Leucocytozoon</i>	0.14	0.12	1.17	0.257
Длина пауз	<i>Plasmodium</i>	-0.02	0.15	-0.13	0.871
	<i>Haemoproteus</i>	-0.22	0.17	-1.29	0.200
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.13	0.15	-0.87	0.376
Частота пения	<i>Plasmodium</i>	0.05	0.16	0.31	0.737
	<i>Haemoproteus</i>	-0.02	0.18	-0.11	0.879
	<i>Leucocytozoon</i>	0.09	0.16	0.56	0.575
Задержка ответа	<i>Plasmodium</i>	0.02	0.26	0.08	0.926
	<i>Haemoproteus</i>	0.44	0.30	1.47	0.140
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.01	0.26	-0.04	0.979
Минимальное расстояние динамика до	<i>Plasmodium</i>	0.99	0.52	1.90	0.057
	<i>Haemoproteus</i>	0.47	0.56	0.84	0.394
	<i>Leucocytozoon</i>	0.10	0.46	0.22	0.824
Доля s-песен	<i>Plasmodium</i>	0.02	0.44	0.05	0.954
	<i>Haemoproteus</i>	-0.37	0.51	-0.73	0.471
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.64	0.45	-1.42	0.150
Доля v-песен	<i>Plasmodium</i>	-0.13	0.45	-0.29	0.774
	<i>Haemoproteus</i>	-0.70	0.54	-1.30	0.194
	<i>Leucocytozoon</i>	0.64	0.45	1.42	0.157
Доля позывок	<i>Plasmodium</i>	0.66	0.40	1.65	0.098
	<i>Haemoproteus</i>	0.36	0.47	0.77	0.451
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.64	0.42	-1.52	0.125

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Количество позывок увеличивалось с ростом паразитемии ($\beta = 1.10 \pm 0.38$, $p = 0.004$, Рис. 13). Кроме того, была выявлена тенденция к снижению частоты пения при увеличении паразитемии ($p = 0.060$, Табл. 23).

Таблица 23. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние паразитемии на параметры вокализации и территориального поведения самцов светлоголовой пеночки во время трансляции им пения.

Параметр	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Число песен	-0.09	0.12	-0.75	0.442
Число перелетов	-0.07	0.22	-0.32	0.743
Размер репертуара	-0.15	0.15	-1.00	0.320
Длина песен	0.01	0.14	0.07	0.921
Длина пауз	0.19	0.16	1.19	0.249
Частота пения	-0.31	0.16	-1.94	0.060
Задержка ответа	5.73	8.60	0.67	0.505
Минимальное расстояние до динамика	-0.04	0.31	-0.13	0.891
Доля s-песен	0.76	0.49	1.55	0.121
Доля v-песен	-0.50	0.50	-1.00	0.315
Доля позывок	1.10	0.38	2.89	0.004

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

В целом, паразитемия не оказывала значимого влияния на большинство параметров реакции ($p > 0.05$, Табл. 23).

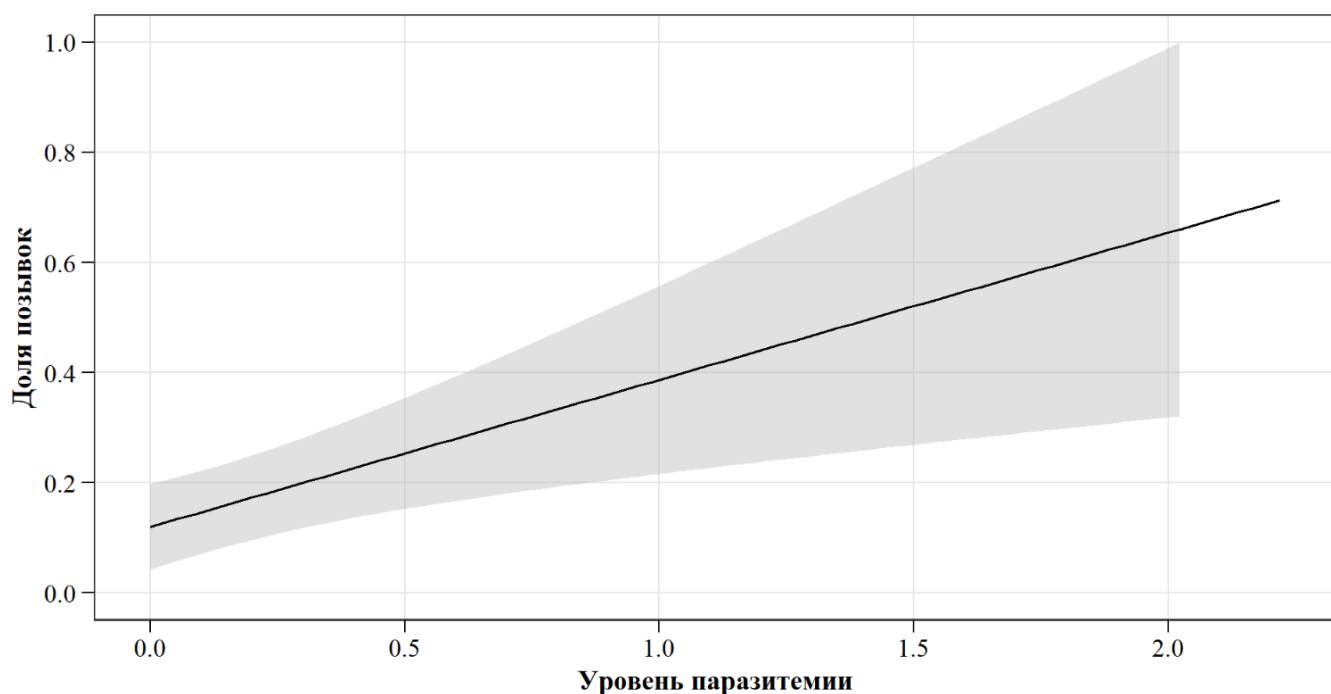


Рисунок 13. Доля позывок самцов светлоголовой пеночки в зависимости от паразитемии во время трансляции им пения.

Далее оценили, как влияет зараженность на 8 параметров вокализации самцов светлоголовой пеночки после трансляции им плейбэка (Табл. 24).

Таблица 24. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности, зараженности разными родами паразитов и паразитемии на параметры вокализации самцов светлоголовой пеночки после трансляции им пения.

Параметр	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Число песен	Зараженность	-0.05	0.16	-0.31	0.737
	<i>Plasmodium</i>	-0.12	0.16	-0.75	0.440
	<i>Haemoproteus</i>	0.04	0.18	0.22	0.788
	<i>Leucocytozoon</i>	0.19	0.15	1.27	0.226
	Паразитемия	-0.11	0.17	-0.65	0.503
Размер репертуара	Зараженность	0.73	0.27	2.70	0.008
	<i>Plasmodium</i>	0.59	0.21	2.81	0.007

	<i>Haemoproteus</i>	0.38	0.21	1.81	0.077
	<i>Leucocytozoon</i>	0.45	0.21	2.14	0.038
	Паразитемия	0.68	0.07	9.71	0.021
Длина песен	Зараженность	-0.01	0.23	-0.04	0.951
	<i>Plasmodium</i>	0.22	0.24	0.92	0.362
	<i>Haemoproteus</i>	-0.01	0.29	-0.03	0.952
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.01	0.25	-0.04	0.950
	Паразитемия	0.09	0.27	0.33	0.735
Длина пауз	Зараженность	-0.04	0.22	-0.18	0.827
	<i>Plasmodium</i>	0.06	0.22	0.27	0.779
	<i>Haemoproteus</i>	-0.11	0.27	-0.41	0.678
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.25	0.23	-1.09	0.277
	Паразитемия	0.14	0.25	0.56	0.560
Частота пения	Зараженность	-0.05	0.15	-0.33	0.714
	<i>Plasmodium</i>	-0.16	0.15	-1.07	0.275
	<i>Haemoproteus</i>	0.08	0.17	0.47	0.637
	<i>Leucocytozoon</i>	0.22	0.15	1.47	0.138
	Паразитемия	-0.18	0.17	-1.06	0.280
Число s-песен	Зараженность	-0.77	0.51	-1.51	0.131
	<i>Plasmodium</i>	-0.79	0.53	-1.49	0.138
	<i>Haemoproteus</i>	-0.64	0.61	-1.05	0.298
	<i>Leucocytozoon</i>	0.18	0.53	0.34	0.725
	Паразитемия	0.03	0.57	0.05	0.952
Число v-песен	Зараженность	0.78	0.45	1.73	0.081
	<i>Plasmodium</i>	1.16	0.47	2.47	0.014
	<i>Haemoproteus</i>	0.63	0.53	1.19	0.234
	<i>Leucocytozoon</i>	0.15	0.44	0.34	0.719
	Паразитемия	0.38	0.50	0.76	0.446
Число позывок	Зараженность	0.88	0.48	1.83	0.067
	<i>Plasmodium</i>	0.29	0.49	0.59	0.554
	<i>Haemoproteus</i>	1.08	0.59	1.83	0.067
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.27	0.50	-0.54	0.590
	Паразитемия	-0.39	0.50	-0.78	0.433

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Ни один из факторов не влиял на количество песен: ни общая зараженность, ни заражение паразитами разных родов, ни паразитемия ($p > 0.2$. Табл. 24). Размер репертуара был больше у зараженных самцов ($\beta = 0.73 \pm 0.27$, $p = 0.008$). Этот

эффект достигался за счет зараженности паразитами рода *Plasmodium* ($\beta = 0.59 \pm 0.21$, $p = 0.007$) и *Leucocytozoon* ($\beta = 0.45 \pm 0.21$, $p = 0.038$). Заражение паразитами рода *Haemoproteus* положительно влияло на размер репертуара на уровне тенденции ($p = 0.077$). У особей с высокой паразитемией репертуар был разнообразнее ($\beta = 0.68 \pm 0.07$, $p = 0.021$, Рис. 14).

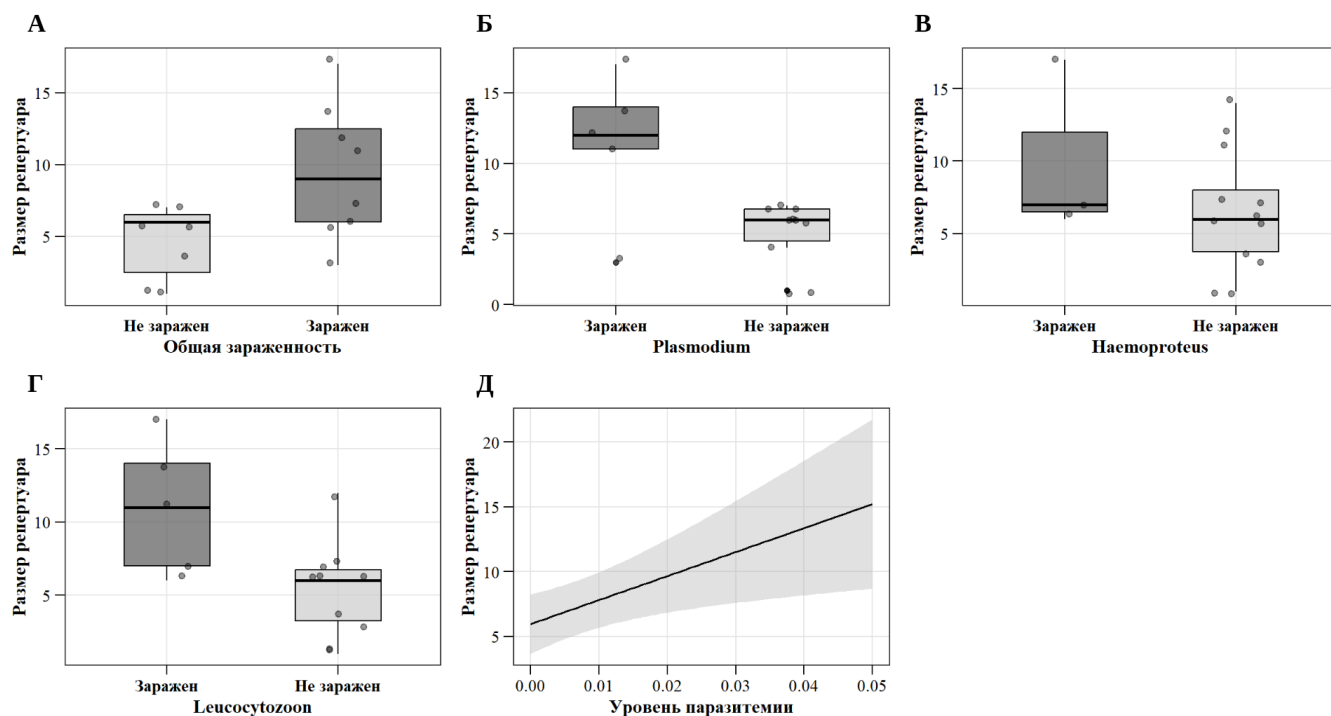


Рисунок 14. Размер репертуара самцов светлоголовой пеночки в зависимости от (А) общей зараженности, (Б-Г) зараженности разными типами паразитов и (Д) паразитемией после трансляции им пения.

Зараженность не влияла на длину песен и пауз ($p > 0.2$, Табл. 24). Частота пения также не зависела от зараженности ($p > 0.2$, Табл. 24). Количество V-песен положительно зависело от зараженности паразитами рода *Plasmodium* ($\beta = 1.16 \pm 0.47$, $p = 0.014$), а общая зараженность влияла на уровне тенденции ($p = 0.081$, Табл. 24). Также зараженность влияла на количество позывок на уровне тенденции ($p = 0.067$, Табл. 24).

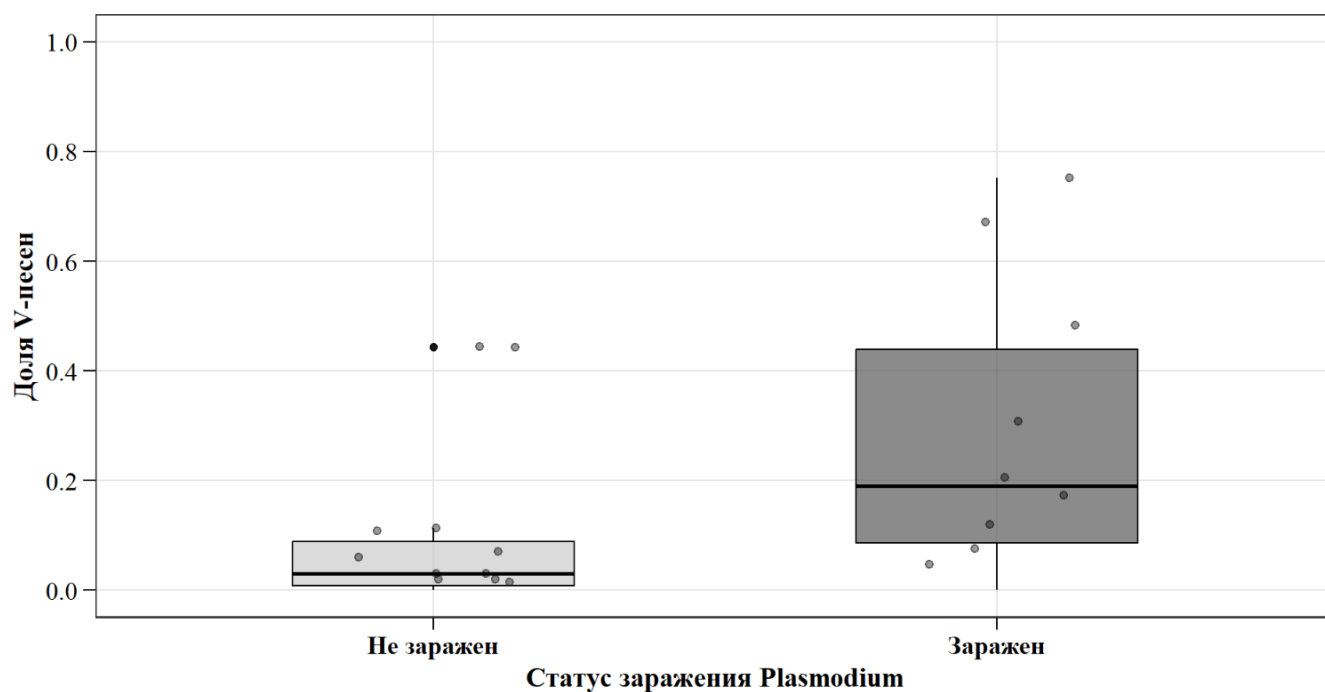


Рисунок 15. Доля v-песен в репертуаре зараженных и незараженных паразитами рода *Plasmodium* самцов светлоголовой пеночки после трансляции им пения.

Таким образом, зараженность гемоспоридиями влияет на разнообразие репертуара самцов светлоголовой пеночки после трансляции.

3.5.3. Камчатская таловка

В территориальном контексте были проанализированы как акустические (см. раздел 3.4.3), так и поведенческие параметры реакции самцов камчатской таловки, рассчитанные только во время трансляции им пения: (1) количество перелетов, (2) минимальное расстояние до динамика, (3) задержка ответа и (4) вероятность атаки самцом модели птицы. Общая зараженность влияла на длину пауз между песнями – паузы в пении зараженных самцов были короче ($\beta = -1.10 \pm 0.36$, $p = 0.002$). Минимальное расстояние до динамика было меньше у зараженных самцов – эффект

не достигал статистической значимости, но была обнаружена тенденция ($\beta = 0.58 \pm 0.36$, $p = 0.108$). На все остальные исследованные параметры общая зараженность не влияла ($p > 0.05$, Табл. 25).

Таблица 25. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности на параметры вокализации и территориального поведения самцов камчатской таловки во время трансляции им пения.

Параметр	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	-0.03	0.22	-0.14	0.888
Длина песен	-0.22	0.20	-1.09	0.275
Длина пауз	-1.10	0.36	-3.01	0.002
Частота пения (песен/мин)	-0.02	0.25	-0.10	0.919
Размер репертуара	-0.26	0.32	-0.82	0.410
Частота смены напева	-0.42	0.49	-0.86	0.389
Количество позывок	-0.18	0.42	-0.45	0.656
Количество перелетов	-0.38	0.30	-1.25	0.211
Минимальное расстояние до динамика	0.58	0.36	1.61	0.108
Вероятность атаки (есть/нет)	-1.62	1.15	-1.42	0.157
Задержка ответа	0.08	0.61	0.15	0.884

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Заражение паразитами рода *Leucocytozoon* отрицательно влияло на длину пауз ($\beta = -1.05 \pm 0.38$, $p = 0.005$, Рис. 16). Влияние заражения паразитами рода *Plasmodium* на данный параметр было статистически незначимым ($p = 0.688$). Для всех остальных параметров реакции значимых эффектов ни *Plasmodium*, ни *Leucocytozoon* выявлено не было ($p > 0.05$).

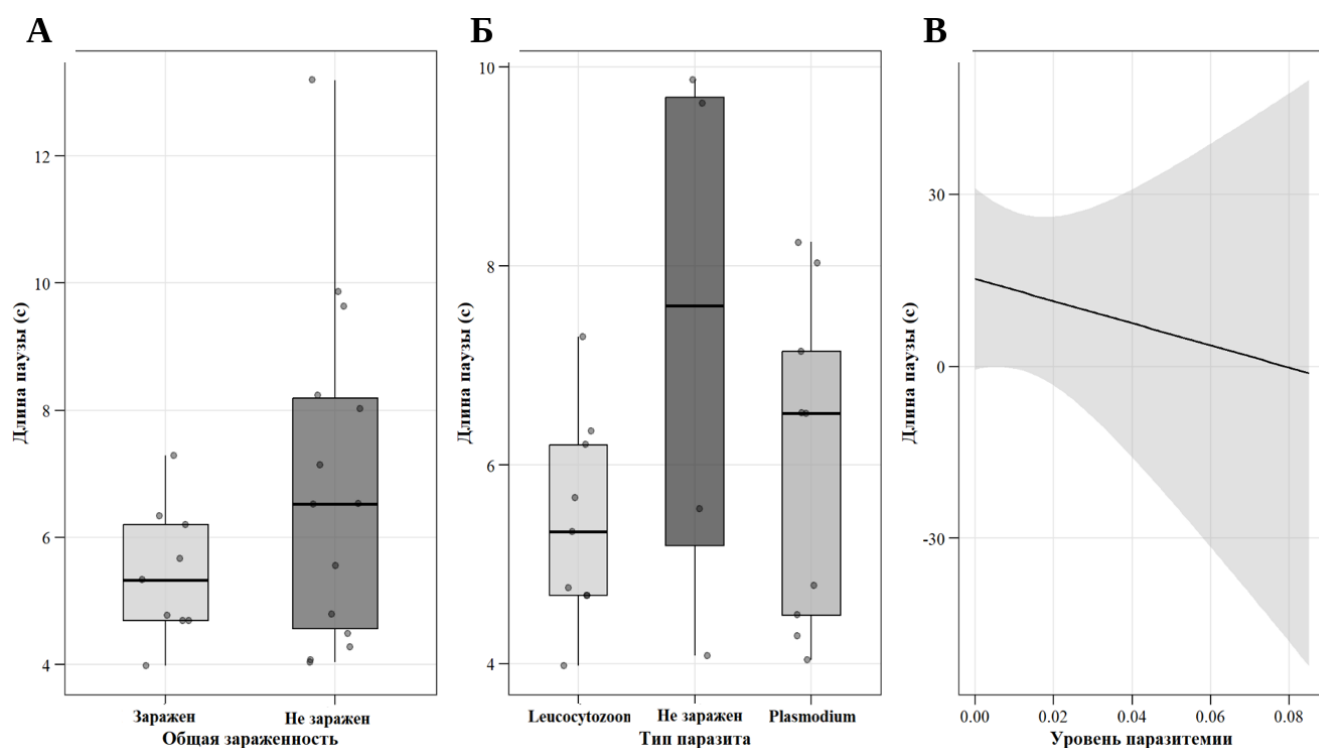


Рисунок 16. Длина пауз самцов камчатской таловки во время трансляции им пения в зависимости от: (А) общей зараженности, (Б) зараженности *Plasmodium* и *Haemoproteus* и (В) паразитемии.

Таблица 26. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние зараженности паразитами разных родов на параметры вокализации и территориального поведения самцов камчатской таловки во время трансляции им пения.

Параметр	Зараженность	Estimate (β)	SE	z-value	p-value
Количество песен	<i>Plasmodium</i>	0.03	0.31	0.10	0.919
	<i>Leucocytozoon</i>	0.01	0.23	0.06	0.953
Длина песен	<i>Plasmodium</i>	-0.05	0.27	-0.19	0.852
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.26	0.20	-1.32	0.186
Длина пауз	<i>Plasmodium</i>	-0.20	0.52	-0.40	0.688
	<i>Leucocytozoon</i>	-1.05	0.38	-2.76	0.005
Частота пения (песен/мин)	<i>Plasmodium</i>	0.02	0.35	0.06	0.951
	<i>Leucocytozoon</i>	0.02	0.25	0.08	0.935
Размер репертуара (число типов песен)	<i>Plasmodium</i>	-0.15	0.48	-0.32	0.752
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.08	0.35	-0.23	0.816

Частота напева	смены	<i>Plasmodium</i>	−0.58	0.68	−0.86	0.391
		<i>Leucocytozoon</i>	0.01	0.49	0.03	0.977
Количество позывок		<i>Plasmodium</i>	−0.82	0.61	−1.34	0.181
		<i>Leucocytozoon</i>	0.15	0.44	0.35	0.726
Количество перелетов		<i>Plasmodium</i>	−0.03	0.46	−0.07	0.948
		<i>Leucocytozoon</i>	−0.21	0.34	−0.62	0.534
Минимальное расстояние динамика	до	<i>Plasmodium</i>	0.27	0.52	0.53	0.593
		<i>Leucocytozoon</i>	0.24	0.38	0.65	0.519
Вероятность атаки (есть/нет)		<i>Plasmodium</i>	−20.11	2862	~0	0.999
		<i>Leucocytozoon</i>	−1.29	1.15	−1.12	0.263
Задержка ответа		<i>Plasmodium</i>	−0.14	0.89	−0.16	0.875
		<i>Leucocytozoon</i>	0.25	0.65	0.39	0.694

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Паразитемия также достоверно влияла на длину пауз ($\beta = -1.85 \pm 8.73$, $p = 0.031$) – паузы уменьшались с увеличением интенсивности инвазии (Табл. 27, Рис. 16). На еще 10 исследованных параметров поведения самцов камчатской таловки в эксперименте влияния паразитемии не было обнаружено (Табл. 27).

Таблица 27. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние паразитемии на параметры вокализации и поведения самцов камчатской таловки во время трансляции им пения.

Параметр	Estimate	SE	z-value	p-value
Количество песен	3.41	5.06	0.68	0.500
Длина песен	−4.52	4.93	−0.92	0.359
Длина пауз	−1.85	8.73	−2.16	0.031
Частота пения (песен/мин)	3.30	5.60	0.59	0.555
Размер репертуара	0.51	7.29	0.07	0.943
Частота смены напева	0.06	11.62	0.01	0.996
Количество позывок	−1.14	10.41	−0.11	0.912
Количество перелетов	−6.51	7.13	−0.91	0.362
Минимальное расстояние до динамика	9.80	10.43	0.94	0.347
Вероятность атаки (есть/нет)	−186.64	167.82	−1.11	0.266

Задержка ответа	2.58	20.55	0.13	0.900
-----------------	------	-------	------	-------

*жирным шрифтом выделены достоверные результаты ($p < 0.05$)

Далее оценили, как влияет зараженность на вокализацию камчатской таловки после воспроизведения самцам плейбэка. Во всех моделях исследованные факторы – общая зараженность, зараженность разными паразитами (*Plasmodium* и *Leucocytozoon*) и паразитемия не оказали статистически значимого влияния на параметры пения ($p > 0.05$, Табл. 28).

Таблица 28. Результаты обобщенных линейных смешанных моделей (GLMM), оценивающих влияние общей зараженности, зараженности паразитами разных родов и паразитемии на параметры вокализации и поведения самцов камчатской таловки после трансляции им пения.

Параметр	Зараженность	Estimate	SE	z-value	p-value
Количество песен	Зараженность +	-0.27	0.19	-1.39	0.163
	<i>Plasmodium</i>	-0.04	0.28	-0.14	0.891
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.19	0.20	-0.93	0.350
	Паразитемия	-0.38	4.45	-0.08	0.932
Количество позывок	Зараженность +	-0.21	0.51	-0.41	0.678
	<i>Plasmodium</i>	-0.90	0.75	-1.20	0.230
	<i>Leucocytozoon</i>	0.15	0.54	0.27	0.787
	Паразитемия	-1.65	11.44	-0.14	0.886
Размер репертуара	Зараженность +	-0.53	0.36	-1.47	0.138
	<i>Plasmodium</i>	-0.19	0.54	-0.35	0.722
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.34	0.39	-0.86	0.393
	Паразитемия	-1.64	8.02	-0.20	0.838
Длина песен	Зараженность +	0.12	0.08	1.47	0.143
	<i>Plasmodium</i>	0.10	0.11	0.87	0.387
	<i>Leucocytozoon</i>	0.03	0.08	0.34	0.721
	Паразитемия	-0.72	2.17	-0.33	0.740
Длина пауз	Зараженность +	0.28	0.21	1.29	0.194
	<i>Plasmodium</i>	0.18	0.29	0.60	0.553
	<i>Leucocytozoon</i>	0.15	0.21	0.69	0.505

Параметр	Зараженность	Estimate	SE	z-value	p-value
	Паразитемия	-0.46	6.20	-0.07	0.940
Частота пения	Зараженность +	-1.21	1.53	-0.78	0.432
	<i>Plasmodium</i>	-0.10	2.13	-0.04	0.962
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.69	1.56	-0.44	0.657
	Паразитемия	9.06	37.89	0.23	0.811
Частота смены напева	Зараженность +	-0.22	0.14	-1.56	0.114
	<i>Plasmodium</i>	-0.23	0.19	-1.17	0.242
	<i>Leucocytozoon</i>	-0.09	0.14	-0.63	0.538
	Паразитемия	0.28	3.61	0.07	0.938

Зараженность и паразитемия влияют на длину пауз между песнями самцов камчатской таловки во время трансляции – зараженные самцы поют интенсивнее незараженных. Это связано с заражением паразитами рода *Leucocytozoon*.

У всех трех видов пеночек поведенческие реакции на плейбэк не изменяются в зависимости от заражения.

Глава 4. Обсуждение

4.1. Зараженность гемоспоридиями

Исследованные виды пеночек различались по экстенсивности инвазии (процент зараженных особей в популяции). Наиболее высокая экстенсивность инвазии была выявлена у светлоголовой пеночки (59.0%), 57.7% – у камчатской таловки, а наиболее низкая – у толстоклювой пеночки (40.8%). Процент зараженных гемоспоридиями особей в популяциях воробьинообразных птиц может широко варьировать даже среди близкородственных видов, и определяться видовыми особенностями хозяев и переносчиков, а также условиями среды (Ventim et al., 2012; Schumm et al., 2019; Ellis et al., 2020; Himmel et al., 2021; Šujanová et al., 2025).

У толстоклювой пеночки встречались только паразиты рода *Plasmodium* и *Haemoproteus*, причем *Haemoproteus* были обнаружены чаще, а *Leucocytozoon* не были выявлены вовсе. У светлоголовой пеночки доминировали паразиты рода

Plasmodium, а у камчатской таловки наиболее распространенным родом оказался *Leucocytozoon*. Подобные различия, вероятно, отражают особенности фауны переносчиков в исследуемых районах, т.к. данные виды пеньчеч обитает в разных биотопах. В исследовании гемоспориций птиц Хинганского заповедника распространность паразитов этих трех родов различалась в зависимости от биотопа: у птиц, обитающих в хвойно-широколиственном лесу, в основном были обнаружены паразиты рода *Plasmodium* и *Leucocytozoon*, а у птиц, обитающих на заболоченных участках с лесными колками – *Haemoproteus* (Опаев и др., 2025). Распространение *Leucocytozoon* характерно для северных регионов Евразии и связано с высокой численностью мошек семейства Simuliidae. Распространение *Plasmodium* и *Haemoproteus* в основном определяется температурными условиями, влажностью и распространением комаров (Culicidae) и мокрецов (Ceratopogonidae) (Zhang et al., 2014; Illera et al., 2017; Bukauskaitė et al., 2018; Denisov et al., 2018; Van Hemert et al., 2019; Fecchio et al., 2020; Yusupova et al., 2023; Svobodová et al., 2023). Отсутствие *Leucocytozoon* у толстоклювой пеньчки может быть связано с низкой численностью переносчиков в районе исследования.

Также исследуемые виды пеньчек различались по наличию коинфекций (зараженность паразитами нескольких родов). У светлоголовой пеньчки и камчатской таловки доля смешанных инфекций была относительно высокой (20.5% и 15.4% зараженных особей соответственно). У толстоклювой пеньчки коинфекций не обнаружили. Доля коинфекций среди популяций птиц может сильно варьировать в зависимости от вида птицы, местообитания и пр., и составлять от 7 до 75% (Starkloff, Galen, 2023; Stanković et al., 2025; Pibaque et al., 2026).

Для всех трех исследованных видов пеньчек были характерны крайне низкие значения паразитемии – в среднем – 0.09%, что указывает на преимущественно хроническое протекание инфекции (Musa et al., 2022; Emmenegger et al., 2023). Это характерно для диких птиц в период размножения (Asghar et al., 2011; Bielański et

al., 2024). После острой фазы заражения концентрация паразитов в крови резко снижается, однако сами паразиты могут сохраняться в организме хозяина в течение многих месяцев или даже лет (Valkiūnas, 2005). Также подтверждением хронического характера протекания инфекции у исследованных видов пеночек служит неполное совпадение результатов ПЦР-скрининга и анализа мазков крови под микроскопом. Подобные расхождения часто наблюдаются при изучении заражения птиц гемоспоридиями и обусловлены значительно более высокой чувствительностью ПЦР-скрининга по сравнению с анализом мазков крови под микроскопом (Hellgren et al., 2004; Valkiūnas et al., 2014). Следовательно, сочетание молекулярных методов и микроскопии остается наиболее надежным подходом для выявления зараженности.

У толстоклювой пеночки зараженными оказались исключительно самцы второго календарного года (2CY). У светлоголовой пеночки и камчатской таловки самцы 2CY были заражены чаще более старших птиц (3CY+). Для всех трех видов достоверных различий между возрастными группами выявлено не было. В большинстве опубликованных исследований зараженность либо увеличивается с возрастом, либо не различается между возрастными группами (Marzal et al., 2016; Freeman-Gallant et al., 2017; Ágh et al., 2025; Weesner et al., 2025). Наши результаты, возможно, связаны с тем, что избирательная смертность в некоторых случаях может приводить к тому, что часть наименее устойчивых к заражению особей не доживает до старшего возраста (Fecchio et al., 2020).

Наибольшее число генетических линий гемоспоридий было обнаружено у светлоголовой пеночки, а наименьшее – у камчатской таловки. При этом их разнообразие существенно различалось между исследуемыми видами пеночек. У толстоклювой пеночки доминирования отдельных линий не выявлено – большинство из них были обнаружены у 1-3 особей. При этом в крови были обнаружены как широко распространенные линии-генералисты (например, GRW04

и ORW1), так и сравнительно редкие линии, что характерно для мигрирующих воробьинообразных птиц (Bensch et al., 2009; Weesner et al., 2025). У светлоголовой пеночки доминировали отдельные линии (ALARV04 *Plasmodium* sp. и AECA02 *Leucocytozoon* sp.), что может говорить об эффективной локальной передаче паразитов (Tamayo-Quintero et al., 2023; Tamayo-Quintero et al., 2025). У камчатской таловки большая часть заражений приходилась на линию BT1 *Leucocytozoon* sp., распространенную среди пеночек и некоторых мухоловковых в северной и центральной Европе и на северо-западе Азии. То, что эта линия не была найдена в местах зимовок данного вида пеночек, а также то, что она была обнаружена у молодых птиц (Yusupova et al., 2023; Markakis et al., 2025) позволяет предположить, что заражение могло произойти на местах гнездования. У европейских пеночек, по литературным данным, в основном доминируют паразиты рода *Haemoproteus* (Chagas et al., 2018; Yusupova et al., 2023), тогда как данные о составе гемоспоридий у азиатских видов пеночек остаются более ограниченными. В нашем исследовании, проведенном на трех видах азиатских пеночек, паразиты этого рода были наименее представлены. Также важно отметить, что большинство найденных линий не имели четкого соответствия определенному морфотипу паразита. Это говорит о недостаточной изученности многих генетических линий гемоспоридий.

Сравнение трех видов показывает, что даже близкие виды, обитающие в сходных условиях, различаются по экстенсивности инвазии, распространенности отдельных родов гемоспоридий в крови, частоте коинфекций и разнообразию генетических линий гемоспоридий. Толстоклювая пеночка характеризуется наиболее низкой экстенсивностью инвазии и отсутствием *Leucocytozoon*, камчатская таловка характеризуется высокой экстенсивностью инвазии и доминированием *Leucocytozoon*, а у светлоголовой пеночки также высокая экстенсивность инвазии и максимальное разнообразие выявленных линий гемоспоридий.

4.2. Вокализация и территориальное поведение пеночек

У всех исследованных видов есть выявлены общие признаки вокализации, характерные для пеночек в целом. Все три вида демонстрируют дискретную организацию пения: последовательность песен разделена четко выраженными паузами, что соответствует типичной для большинства пеночек структуре организации пения (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020).

Основной нашей задачей при изучении поведения пеночек было определить, какие акустические и поведенческие параметры реакции самцов пеночек можно классифицировать как агрессивные сигналы, в соответствии с критериями, предложенными в работе Searcy и Beecher (2009). Согласно этой концепции, сигнал может рассматриваться как агрессивный только в том случае, если он удовлетворяет следующим критериям: (1) критерию контекста, (2) критерию ответа и (3) критерию предсказания.

В пении исследованных видов пеночек наблюдались выраженные изменения в ответ на имитацию территориального вторжения, что соответствует критерию контекста. Однако, характер этих изменений различался у разных видов. Поведение самцов толстоклювой пеночки в территориальном контексте в основном характеризовалось увеличением интенсивности вокализации – увеличивалось количество песен, частота пения и длина песен, а паузы между песнями, соответственно, уменьшались. Размер репертуара увеличивался после трансляции. У светлоголовой пеночки была наиболее сложная стратегия территориального ответа. В территориальном контексте самцы этого вида практически полностью переключались с S-пения (1 тип песни) на V-пение (несколько типов песен), т.е. во время и после трансляции у светлоголовой пеночки увеличивалось разнообразие пения. Также возрастала и интенсивность пения, что совпадает со стратегией

реакции толстоклювой пеночки. Самцы камчатской таловки демонстрировали несколько другой тип территориального ответа. Поведение в территориальном контексте у данного вида сопровождалось не увеличением интенсивности пения, а выражалось в большей вариативности сигналов – увеличении разнообразия репертуара и количества позывок. Вместе с этим, самцы всех трех видов пеночек приближались к динамику и совершали перелеты вокруг него во время трансляции им пения, что также говорит о высоком уровне агрессивной реакции на плейбэк.

У многих воробьиных птиц пение меняется в территориальном контексте: может увеличиваться частота пения (песен/мин), изменяться структура пения или, например, самцы могут переключаться на другие типы вокализации (Опаев, 2021). Подобные изменения можно рассматривать как выражение агрессии при защите территории (Shishkina et al., 2024). Так у самцов пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) частота пения увеличивается при имитации территориального вторжения (Bastianelli et al., 2015). У певчих воробьиных частота смены напева (переходы между разными типами песен) рассматривается в качестве агрессивного сигнала (Searcy et al., 2000; Searcy, Beecher, 2009). Например, у белошапочной овсянки частота смены напева возрастает при территориальном конфликте и предсказывает его агрессивное поведения во время имитации вторжения постороннего самца на участок (Опаев, Katlovskaya, 2025). Классические эксперименты на певчей овсянке показали, что частота смены напева возрастает при усилении акустической стимуляции (Kramer et al., 1985).

Результаты нашего исследования показывают, что у всех трех изученных видов пеночек в ответ на имитацию территориального вторжения изменяется большинство рассмотренных акустических параметров, т.е. они удовлетворяют критерию контекста. Однако конкретные параметры пения, наиболее чувствительные к территориальному контексту, различаются между видами. У толстоклювой пеночки территориальный ответ выражался преимущественно в

увеличении интенсивности вокализации, у светлоголовой пеночки – в увеличении интенсивности вокализации и разнообразия репертуара. Важно отметить, что оно увеличивалось за счет появления функционально другого типа пения в территориальном контексте по сравнению со спонтанным пением, а не в увеличении количества типов песен, как у двух других видов. А самцы камчатской таловки увеличивали интенсивность вокализации, размер репертуара и исполняли больше позывок. Полученные результаты достаточно важны в контексте представлений о высокой межвидовой вариабельности механизмов агрессивной сигнализации у певчих воробьиных. Несмотря на то, что функции пения у всех видов схожи, разные виды могут использовать отдельные параметры пения для передачи разной информации о состоянии и мотивации особи в данный момент.

Результаты проверки критерия ответа показали, что не все параметры пения, изменяющиеся в территориальном контексте, воспринимаются соперниками как агрессивные сигналы. У толстоклювой пеночки увеличение частоты пения вызывало более активную реакцию самцов (увеличение количества перелетов), а увеличение размера репертуара не влияло на их поведение. Это может быть связано с тем, что размер репертуара при территориальном конфликте может отражать состояние или качество самца, но не его агрессивную мотивацию (Wang et al., 2019; Ball et al., 2020; Rose et al., 2021; Lyra et al., 2022). У светлоголовой пеночки на более разнообразное V-пение самцы отвечали уменьшением числа перелетов по сравнению с контрольным S-пением. В ключе того, что размер репертуара отражает качество и состояние особи, самцы могут избегать конфликта с более сильным соперником, демонстрирующим агрессию, что в итоге снижает вероятность непосредственного конфликта (De Kort et al., 2008). Наряду с результатами тестирования критерия контекста, где V-пение резко преобладало именно в условиях территориального конфликта, этот тип сигнала у данного вида можно классифицировать как агрессивный.

При анализе критерия предсказания наиболее устойчивые взаимосвязи с последующим агрессивным поведением самцов были обнаружены для интенсивности вокализации. У толстоклювой пеночки и камчатской таловки она была связана с более быстрым началом вокализации в ответ на плейбэк, а у светлоголовой пеночки – с большим количеством перелетов и меньшей дистанцией до динамика. Организация пения и разнообразие репертуара не были связаны с последующим агрессивным поведением ни у одного из исследованных видов. В территориальном контексте время начала вокализации и приближение к динамику нередко используется в исследованиях как часть интегрального признака территориальной обороны (territorial defence) (Mentesana et al., 2020). У больших синиц (*Parus major*) время, проведенное около динамика при первом поведенческом эксперименте, предсказывало поведение при повторном эксперименте и классифицировалось как стабильный индивидуальный показатель агрессивного поведения (Naguib et al., 2022). У поползней (*Sitta europaea*) меньшая минимальная дистанция до динамика и большая частота атак на модель птицы соответствовали более сильной мотивации к защите территории (Randler, Randler, 2020). Отсутствие взаимосвязи между вокализацией и прямыми показателями физической агрессии у толстоклювой пеночки и камчатской таловки (приближение к динамику, перелеты и атаки на модель птицы) может свидетельствовать о том, что интенсивность пения, вероятно, отражает общий уровень агрессии, но не обязательно предсказывает готовность к непосредственной атаке. Такой результат соответствует концепции Searcy и Beecher (Searcy, Beecher, 2009): многие параметры пения коррелируют с агрессивным поведением, но далеко не всегда являются надежными предикторами дальнейшей эскалации конфликта. Наши результаты согласуются с исследованиями, в которых было показано, что интенсивность пения может служить индикатором агрессивного поведения при защите территории. Например, у пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*) увеличение частоты пения

предсказывало силу последующей агрессии. Следует отметить, что песня является многокомпонентным сигналом, поэтому разные ее аспекты (частота пения, амплитуда, длина песен, разнообразие репертуара и пр.) могут по-разному отражать агрессивное поведение в территориальном конфликте (Brumm, Ritschard, 2011; Hof, Podos, 2013).

Таким образом, не все параметры пения соответствовали трем критериями агрессивного сигнала. В большей степени им соответствовала интенсивность вокализации. Она изменялась в территориальном контексте у всех трех видов, вызывала изменение агрессивности реакции соперника у толстоклювой и светлоголовой пеночки и предсказывала последующую агрессивную реакцию у всех исследованных пеночек. А организация пения и разнообразие репертуара, хотя и зависели от контекста, не во всех случаях удовлетворяли критериям ответа и предсказания.

4.3. Влияние зараженности гемоспоридиями на спонтанное пение пеночек

Наши результаты показывают, что хроническое заражение гемоспоридиями в большинстве случаев не влияет на спонтанное пение исследованных видов пеночек. У толстоклювой пеночки жестовых взаимосвязей между заражением и параметрами вокализации выявлено не было. Похожие результаты были получены и для светлоголовой пеночки: большинство параметров пения не зависели от заражения, а значимые взаимосвязи были выявлены для отдельных параметров пения. У камчатской таловки общая зараженность и паразитемия также не были связаны со спонтанным пением, хотя были обнаружены единичные взаимосвязи с заражением паразитами разных родов.

Инфекции, вызываемые паразитами родов *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*, у взрослых птиц протекают в хронической форме и часто не сопровождаются явными изменениями в физиологии или поведении (Valkiūnas et

al., 2020). У ряда видов выявлена высокая экстенсивность инвазии, при этом у большинства из них не наблюдалось явных признаков ухудшения состояния: инфекция не коррелировала с массой тела, характером линьки, гематокритом и репродуктивным успехом (Muriel et al., 2023; Stanković et al., 2025; De Souza Penha et al., 2026). Например, у разных видов воробьиных птиц Германии процент заражения гемоспоридиями рода *Leucocytozoon* в популяции достигал 71%, а *Haemoproteus* – более 30% (Schumm et al., 2019). Также, у певчих (*Turdus philomelos*) и черных дроздов (*Turdus merula*) гемоспоридии были обнаружены более чем у половины исследованных особей, а заражение было в хронической стадии (Himmel et al., 2020). Возможно, такие наши результаты связаны с тем, что спонтанное пение требует меньших энергетических затрат, чем вокализация в территориальном контексте. Гемоспоридии, прежде всего, воздействуют на физиологическое состояние хозяина (Schoenle et al., 2017; Muriel, 2020), следовательно, последствия заражения могут проявляться, главным образом, при наиболее энергозатратном поведении. Кроме того, хронические инфекции характеризуются низкой вирулентностью и развитием толерантности хозяина, при которой большинство физиологических функций сохраняется (Sorci, 2013). Следует также учитывать, что влияние гемоспоридий может зависеть не только от факта заражения, но и от стадии инфекции, паразитемии, рода и линии паразита (Himmel et al., 2020).

Несмотря на стабильность спонтанного пения в целом, были выявлены взаимосвязи отдельных акустических параметров с заражением. У самцов камчатской таловки, зараженных *Plasmodium*, количество позывок было ниже, чем у незараженных. В отличие от сложных территориальных песен, позывки, в основном, связаны с поддержанием контакта между особями, тревогой у гнезда, кормовым поведением и пр. А частота воспроизведения позывок может изменяться при ухудшении состояния организма (Perez et al., 2012; Van Den Heuvel et al., 2022).

У светлоголовой пеночки заражение *Leucocytozoon* сопровождалось увеличением длины песен. Поскольку более сложные песни требуют больших энергетических затрат и могут быть предпочтительны для самок (Searcy, 1992; Lewis et al., 2025), данный результат соответствует гипотезе о предельных вложениях, согласно которой снижение ожидаемой продолжительности жизни приводит к увеличению инвестиций в текущее размножение (Duffield et al., 2017).

По нашим данным, хронические гемоспоридиозы, в целом, не оказывают выраженного влияния на спонтанное пение пеночек. Большинство акустических параметров не изменялись в зависимости от заражения, а выявленные взаимосвязи были немногочисленными и касались отдельных параметров. Возможно, спонтанное пение является относительно устойчивой формой поведения и менее чувствительно к хронической инфекции чем поведение в территориальном контексте.

4.4. Влияние зараженности гемоспоридиями на поведение пеночек в территориальном контексте

Влияние гемоспоридий на поведение самцов в эксперименте проявлялось в основном в изменении параметров вокализации, тогда как показатели непосредственной территориальной агрессии в территориальном контексте не изменялись. Ни у одного из трех исследованных видов пеночек зараженность не была связана с количеством перелетов, временем начала реакции на плейбэк (задержкой ответа), вероятностью атаки на модель птицы или минимальной дистанцией до динамика. Только у камчатской таловки и светлоголовой пеночки были выявлены отдельные тенденции к увеличению дистанции до динамика у зараженных самцов. Такие результаты свидетельствуют о том, что зараженные самцы сохраняют способность эффективно защищать территорию. Возможно, отсутствие влияния гемоспоридий на территориальное поведение связано с тем, что

у воробьиных птиц акустические сигналы являются индикаторами индивидуального качества самца. В отличие от параметров непосредственно агрессивного поведения (количество перелетов, приближение к динамику и т.д.), которые могут быстро меняться в зависимости от мотивационного состояния особи или контекста, параметры пения, в основном, связаны с устойчивыми характеристиками организма – физиологическим и репродуктивным состоянием (Nowicki et al., 2000; Nowicki et al., 2002; Hasselquist, Bensch, 2008). Т.е. параметры территориального поведения часто значительно более пластичны и больше зависят от краткосрочных внешних факторов, а не от индивидуальных характеристик особи в данный момент времени. Поэтому отсутствие влияния зараженности на поведенческие параметры может отражать тот факт, что гемоспоридии в условиях хронической инфекции не снижают общую территориальную активность самцов, и что именно акустические параметры поведения оказываются более чувствительными индикаторами изменений физиологического состояния особи.

Характер изменений вокализации при заражении различался у изученных видов. У толстоклювой пеночки зараженные самцы исполняли больше песен, пели с более высокой частотой (песен/мин) и использовали более разнообразный репертуар. Это было обусловлено заражением паразитами рода *Plasmodium*. У светлоголовой пеночки зараженность влияла преимущественно на разнообразие пения: после окончания трансляции зараженные самцы демонстрировали более разнообразный репертуар. Это было связано преимущественно с заражением *Plasmodium*. У камчатской таловки влияние¹ инфекции было значительно слабее и проявлялось главным образом сокращением пауз между песнями, особенно при заражении *Leucocytozoon* и увеличении паразитемии. Таким образом, во всех трех

¹ Термин «влияние» в данном контексте следует трактовать как статистическую взаимосвязь между исследуемыми факторами, а не как причинное воздействие инфекции на вокализацию.

случаях заражение гемоспоридиями было связано не с уменьшением, а с увеличением акустической активности.

У взрослых особей инфекции часто сохраняются длительное время и характеризуются низкой паразитемией, не вызывая явных изменений в поведении (Rooyen et al., 2013; Himmel et al., 2020). Влияние инфекции на вокализацию изучено слабо, а опубликованные результаты достаточно противоречивы. В большинстве работ либо не обнаруживается взаимосвязи между заражением и параметрами пения, либо выявляется отрицательное влияние инфекции на вокализацию (Gilman et al., 2007; Lopez-Serna et al., 2021). Отсутствие взаимосвязи между зараженностью и вокализацией в некоторых предыдущих исследованиях важно для интерпретации выявленных нами закономерностей, поскольку оно показывает, что связь между заражением гемоспоридиями и вокализацией не является универсальной и может зависеть от вида хозяина, паразита, стадии инфекции и многих других факторов. Например, активация иммунной системы белоголовой зонотрихии (*Zonotrichia leucophrys oriantha*) сначала вызывала снижение акустической активности, а на 7 день эксперимента интенсивность пения возвращалась к прежнему уровню (Munoz et al., 2010). В редких случаях, организация и интенсивность пения может избирательно изменяться (иногда – увеличиваться) при хронической инфекции. У рыжешейных крапивников (*Campylorhynchus rufinucha*) инфицированные птицы пели с большей частотой (Meza-Montes et al., 2022). Однако подобных результатов в опубликованных исследованиях практически не встречается. Выявленный нами паттерн увеличения интенсивности и разнообразия пения в территориальном контексте представляет особый интерес. Он может отражать как особенности ответа организма на хроническую инфекцию при повышенных энергозатратах (в контексте территориальных взаимодействий), так и различия в качестве между зараженными и незараженными самцами, существовавшие еще до заражения.

Одним из возможных объяснений полученных результатов может быть избирательная смертность зараженных птиц во время миграции и зимовки. В нашей работе не проводился долговременный мониторинг экспериментальных особей, и их выживаемость не исследовалась. Однако, основываясь на некоторых литературных данных, мы можем выдвинуть эту гипотезу. Для птиц в хронической стадии заражения показано, что заражение гемоспоридиями может снижать вероятность успешной миграции и увеличивать смертность на пути к местам гнездования, в том числе посредством повышения уязвимости по отношению к хищникам и снижения физической выносливости (Briggs et al., 2022). В исследовании 11 видов мигрирующих воробьиных птиц гемоспоридии рода *Plasmodium* и *Haemoproteus* были более распространены у птиц, ставших жертвами соколов (Gangoso et al., 2024). Инфекция может снижать выживаемость особей и, в отдельных случаях, приводить к гибели, хотя степень такого влияния сильно варьирует в зависимости от вида паразита, хозяина и условий среды (Hahn et al., 2018; Ágh et al., 2022). В результате зараженные самцы, присутствующие в популяции, могут в среднем представлять более качественных особей, чем незараженные. Т.е. среди территориальных самцов, вернувшихся к местам размножения, могут доминировать особи, обладающие более высокой устойчивостью к заражению или компенсаторными механизмами, позволяющими сохранять физиологическую и поведенческую активность несмотря на наличие инфекции. В этом случае повышенная акустическая активность зараженных самцов отражает не кажущееся положительное влияние паразитов на организм, а способность особей приспосабливаться к инфекции и бороться с ней.

Также можно предположить, что более активные территориальные самцы вследствие большей подвижности, интенсивности вокализации или особенностей использования пространства могут иметь более высокую вероятность контакта с кровососущими переносчиками и, следовательно, более высокую вероятность

заражения паразитами. Относительно птиц и их зараженности гемоспоридиями таких данных нет, однако подобная закономерность показана, например, на млекопитающих (Boyer et al., 2010). В таком случае обнаруженная связь между зараженностью и параметрами территориального поведения или вокализации не отражает влияние инфекции на поведение, а, напротив, может частично отражать влияние особенностей поведения на вероятность заражения. Кроме того, нельзя исключить воздействие других факторов, которые могут влиять одновременно и на поведение, и на вероятность заражения. Например, характеристики местообитания, доступность ресурсов или индивидуальные особенности самцов. В работе Маринова с соавторами (2015), в которой речь идет о взаимосвязи зараженности гемоспоридиями с поведением южного соловья (*Luscinia megarhynchos*), была выявлена взаимосвязь между наличием инфекции и поведением, однако авторы не рассматривали выявленные закономерности как однозначное доказательство влияния зараженности на поведение. В рамках нашего исследования мы также не интерпретировали результаты в контексте причинно-следственных связей.

Заражение паразитами разных родов было по-разному взаимосвязано с параметрами вокализации пеночек. Кроме того, оно, зачастую, оказывало более существенное влияние на параметры акустического поведения, чем сам факт заражения. Различные рода гемоспоридий существенно отличаются по жизненному циклу и патогенности, вследствие чего их воздействие на организм может быть неодинаковым (Valkiūnas, Iezhova, 2017). Например, экзоэритроцитарные стадии *Leucocytozoon* способны широко распространяться в тканях организма и потенциально оказывать влияние на физиологическое состояние особи, которое трудно выявить при анализе общей зараженности (Chagas et al., 2023). Кроме того, в нашем исследовании паразитемия также часто была связана с особенностями вокализации. Вероятно, именно интенсивность инвазии лучше отражает реальные физиологические последствия инфекции и поэтому больше связана с

особенностями поведения самцов, нежели сам факт заражения. Чернополосые тохи (*Arremonops conirostris*) с более высокой паразитемией демонстрировали более низкую акустическую активность, что свидетельствует о том, что этот параметр поведения является достоверным индикатором паразитарной нагрузки гемоспоридий (Lopez-Serna et al., 2021).

В целом, результаты нашего исследования не подтверждают гипотезу о том, что гемоспоридии приводят к общему снижению территориальной активности и уменьшению интенсивности вокализации. Напротив, наши результаты говорят об увеличении интенсивности и разнообразия пения. При этом, важно учитывать, что речь идет о вокализации именно в территориальном контексте, когда энергетические затраты выше, чем при спонтанном пении. Это позволяет предположить, что хронические гемоспоридиозы у взрослых территориальных самцов пеночек не приводят к заметному снижению конкурентоспособности. Более того, акустические параметры могут отражать не только наличие инфекции, но и способность особи компенсировать ее последствия. Таким образом, заражение гемоспоридиями взаимосвязано преимущественно с изменением интенсивности и разнообразия пения в территориальном контексте, а аспекты агрессивного территориального поведения остаются стабильными.

Заключение

Гемоспоридии являются одними из широко распространенных паразитов птиц. В некоторых популяциях может быть заражена половина и более особей. У большинства из них инфекция находится в хронической, а не в острой стадии. Влияние хронических гемоспоридиозов на птиц к настоящему времени изучено недостаточно. Более того, иногда считается что влияние таких инфекций минимально. Поведение – лабильный параметр, который меняется, в первую очередь, при изменении внешних (погода, пресс хищников и пр.) или внутренних

(гормональный уровень, болезнь и пр.) параметров. У самцов воробьиных птиц ключевые поведенческие реакции связаны с территориальностью и привлечением партнера: это акустическое (пение) и территориальное поведение. В связи с этим, особый интерес представляет изучение этих двух типов поведения у зараженных и незараженных гемоспоридиями птиц. Результаты ранее проведенных немногочисленных исследований по этой тематике противоречивы и не позволяют сделать однозначный вывод о наличии или отсутствии влияния гемоспоридий на поведение птиц.

В нашей работе проведено комплексное исследование хронических гемоспориidioзов трех видов пеночек умеренной зоны Азии. Экспериментально изучено акустическое и территориальное поведение этих видов, а затем выполнен сравнительный анализ взаимосвязей между зараженностью, паразитемией, акустическим и территориальным поведением самцов разных видов в естественных условиях.

Мы показали, что хронические гемоспориidioзы влияют на вокальную компоненту территориального поведения, но не на моторные реакции. Выяснилось, что зараженные самцы разных видов в территориальном контексте (ситуация имитации территориального вторжения с помощью трансляции видовой песни самцу на его участке через динамик) демонстрируют более высокую акустическую активность. Она выражается в увеличении интенсивности и разнообразия пения. При этом у каждого вида имеется своя специфика, обусловленная, в том числе, тем, что у разных пеночек преобладали гемоспориидии разных родов. Следовательно, при анализе влияния хронических гемоспориidioзов на состояние особей необходимо учитывать не только факт заражения, но и интенсивность инвазии, а также вид/род паразита.

Полученные данные свидетельствуют о том, что хроническая зараженность гемоспоридиями в целом не приводит к общему снижению территориальной

активности взрослых самцов пеночек – следовательно, зараженные особи способны сохранять высокую конкурентоспособность. В то же время, наши результаты позволяют рассматривать параметры пения как наиболее чувствительные индикаторы физиологического состояния птиц.

Выводы:

1. Процент зараженности гемоспоридиями модельных видов варьировал от 40.8 до 59.0%. Толстоклювая пеночка была в основном заражена паразитами рода *Haemoproteus*, у светлоголовой пеночки преобладали паразиты рода *Plasmodium*, а у камчатской таловки – *Leucocytozoon*. Коинфекции отсутствовали у толстоклювой пеночки и были распространены у светлоголовой пеночки (20.5%) и камчатской таловки (15.4%). Паразитемия в крови у всех трех видов пеночек варьировала в пределах от 0.01 до 2.22% зараженных эритроцитов (в среднем – 0.09%). Также были выявлены расхождения результатов между ПЦР-скринингом и анализом мазков крови.

2. Выявлены две основные стратегии изменения акустического поведения в территориальном контексте: (1) увеличение интенсивности пения и (2) увеличение разнообразия пения.

3. Влияние гемоспоридий на поведение самцов пеночек является контекст-зависимым и видоспецифичным. Зараженные самцы всех трех видов пеночек ведут себя активнее в территориальном контексте, нежели незараженные. Этот эффект достигается за счет увеличения интенсивности и разнообразия пения. Зараженность влияет только на акустические параметры реакции самцов.

Список литературы:

1. Иваницкий В. В., Марова И. М., Малых И. М. Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylviidae) // Доклады Академии наук. 2011. Т. 436. № 5. С. 706–710.
2. Опаев А. С., Колесникова Ю. А. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98. № 3. С. 319–331.
3. Опаев А. С. Коммуникативное значение сложного пения воробьиных птиц // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 191–229.
4. Опаев А. С., Бабькина М. С., Антонов А. И., Домбровская Ю. В., Платонова Е. В. Распространенность гемоспоридий у оседлых и мигрирующих видов птиц в Хинганском заповеднике, Амурская область // Зоологический журнал. 2025. Т. 104. № 10. С. 28–43.
5. Рябицев В. К. Птицы Сибири: справочник-определитель: в 2 т. М.; Екатеринбург: Кабинетный ученый, 2014.
6. Шишкина Е. М., Опаев А. С. Изменчивость пения самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) в разные дни // Зоологический журнал. 2020. Т. 99. № 4. С. 450–458.
7. Ágh N., Csörgő T., Szöllősi E. Delay in arrival: lineage-specific influence of haemosporidians on autumn migration of European robins // Parasitology Research. 2022. V. 121. P. 2831–2840.
8. Ágh N., Csörgő T., Szöllősi E. Different age, different blood parasites – Acrocephalus species and their haemosporidian parasites during autumn migration in Central Europe // International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife. 2025. V. 27. Art. 101085.
9. Akçay Ç., Tom M. E., Campbell S. E., Beecher M. D. Song type matching is an honest early threat signal in a hierarchical animal communication system // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2013. V. 280. Art. 20122517.
10. Akçay Ç., Porsuk Y., Avşar A., Çabuk D., Bilgin C. C. Song overlapping, noise, and territorial aggression in great tits // Behavioral Ecology. 2020. V. 31. P. 807–814.
11. Allison F. R., Desser S. S., Whitten L. K. Further observations on the life cycle and vectors of the haemosporidian *Leucocytozoon tawaki* and its transmission to the Fiordland crested penguin // New Zealand Journal of Zoology. 1978. V. 5. P. 371–374.

12. Anderson R. C., Searcy W. A., Hughes M., Nowicki S. The receiver-dependent cost of soft song: a signal of aggressive intent in songbirds // *Animal Behaviour*. 2012. V. 83. № 6. P. 1443–1448.
13. Asghar M., Hasselquist D., Bensch S. Are chronic avian haemosporidian infections costly in wild birds? // *Journal of Avian Biology*. 2011. V. 42. P. 530–537.
14. Asghar M., Hasselquist D., Hansson B., Zehindjiev P., Westerdahl H., Bensch S. Hidden costs of infection: chronic malaria accelerates telomere degradation and senescence in wild birds // *Science*. 2015. V. 347. № 6220. P. 436–438.
15. Atkinson C. T., Dusek R. J., Lease J. K. Serological responses and immunity to superinfection with avian malaria in experimentally infected Hawaii Amakihi // *Journal of Wildlife Diseases*. 2001. V. 37. № 1. P. 20–27.
16. Atkinson C. T., Thomas N. J., Hunter D. B. (eds.). *Parasitic diseases of wild birds*. John Wiley & Sons, 2009. 620 p.
17. Ball G. F., Madison F. N., Balthazart J., Alward B. A. How does testosterone act to regulate a multifaceted adaptive response? Lessons from studies of the avian song system // *Journal of Neuroendocrinology*. 2020. V. 32. № 1. Art. e12793.
18. Ballentine B., Hyman J., Nowicki S. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test // *Behavioral Ecology*. 2004. V. 15. № 1. P. 163–168.
19. Barron D. G., Gervasi S. S., Pruitt J. N., Martin L. B. Behavioral competence: how host behaviors can interact to influence parasite transmission risk // *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 2015. V. 6. P. 35–40.
20. Bastianelli G., Seoane J., Álvarez-Blanco P., Laiolo P. The intensity of male-male interactions declines in highland songbird populations // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2015. V. 69. P. 1493–1500.
21. Bensch S., Stjernman M., Hasselquist D., Östman Ö., Hansson B., Westerdahl H., Pinheiro R. T. Host specificity in avian blood parasites: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds // *Proceedings of the Royal Society of London B*. 2000. V. 267. P. 1583–1589.
22. Bensch S., Waldenström J., Jonzén N., Westerdahl H., Hansson B., Sejberg D., Hasselquist D. Temporal dynamics and diversity of avian malaria parasites in a single host species // *Journal of Animal Ecology*. 2007. V. 76. P. 112–122.
23. Bensch S., Hellgren O., Pérez-Tris J. MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages // *Molecular Ecology Resources*. 2009. V. 9. P. 1353–1358.
24. Bensch S., Canbäck B., DeBarry J. D., Johansson T., Hellgren O., Kissinger J. C., et al. The genome of *Haemoproteus tartakovskyi* and its relationship to human malaria parasites // *Genome Biology and Evolution*. 2016. V. 8. P. 1361–1373.

25. Bielański W. Afro-Palaeartic migrant birds rid themselves of haemoparasite infections when breeding in the temperate zone // *Scientific Reports*. 2024. V. 14. Art. 28114.
26. Binning S. A., Shaw A. K., Roche D. G. Parasites and host performance: incorporating infection into our understanding of animal movement // *Integrative and Comparative Biology*. 2017. V. 57. № 2. P. 267–280.
27. Bischoff L. L., Tschirren B., Richner H. Long-term effects of early parasite exposure on song duration and singing strategy in great tits // *Behavioral Ecology*. 2009. V. 20. P. 265–270.
28. Boyer N., Réale D., Marmet J., Pisanu B., Chapuis J. L. Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus* // *Journal of Animal Ecology*. 2010. V. 79. № 3. P. 538–547.
29. Braga É. M., Silveira P., Belo N. O., Valkiūnas G. Recent advances in the study of avian malaria: an overview with an emphasis on the distribution of *Plasmodium* spp in Brazil // *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 2011. V. 106. Suppl. 1. P. 3–11.
30. Briggs C. W., Dudus K., Ely T. E., Kwasnoski L. A., Downs C. J. Hemolytic parasites affect survival in migrating red-tailed hawks // *Conservation Physiology*. 2022. V. 10. Art. coac075.
31. Brumm H., Ritschard M. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches // *Behavioral Ecology*. 2011. V. 22. P. 310–316.
32. Buchanan K. L., Catchpole C. K., Lewis J. W., Lodge A. Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler // *Animal Behaviour*. 1999. V. 57. P. 307–314.
33. Bukauskaitė D., Iezhova T. A., Ilgūnas M., Valkiūnas G. High susceptibility of the laboratory-reared biting midges *Culicoides nubeculosus* to *Haemoproteus* infections, with review on *Culicoides* species that transmit avian haemoproteids // *Parasitology*. 2019. V. 146. № 3. P. 333–341.
34. Carlson J. S., Martínez-de la Puente J., Cornet S., Glaizot O., Christe P. Identifying avian malaria vectors: sampling methods influence outcomes // *Parasites & Vectors*. 2015. V. 8. Art. 365.
35. Catchpole C. K., Slater P. J. B. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 348 p.
36. Chagas C. R. F., Bukauskaitė D., Ilgūnas M., Iezhova T., Valkiūnas G. A new blood parasite of leaf warblers: molecular characterization, phylogenetic relationships, description and identification of vectors // *Parasites & Vectors*. 2018. V. 11. Art. 538.
37. Chagas C. R. F., Bukauskaitė D., Ilgūnas M., Bernotienė R., Iezhova T., Valkiūnas G. Sporogony of four *Haemoproteus* species (Haemosporida: Haemoproteidae), with report of in vitro ookinetes of *Haemoproteus hirundinis*: phylogenetic

- inference indicates patterns of haemosporidian parasite ookinete development // *Parasites & Vectors*. 2019. V. 12. Art. 422.
38. Chagas C. R. F., Duc M., Himmel T., Eigirdas I., Weissenböck H., Valkiūnas G. Exo-erythrocytic development of *Leucocytozoon* parasites (Haemosporida, Leucocytozoidae) in song thrushes *Turdus philomelos* // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2023. V. 22. P. 60–68.
 39. Chrétien E., De Bonville J., Guitard J., Binning S. A., Melis É., Kack A., Côté A., Gradito M., Papillon A., Thelamon V., Levet M., Barou-Dagues M. Few studies of wild animal performance account for parasite infections: a systematic review // *Journal of Animal Ecology*. 2023. V. 92. № 4. P. 794–806.
 40. Cornelius E. A., Davis A. K., Altizer S. A. How important are hemoparasites to migratory songbirds? Evaluating physiological measures and infection status in three neotropical migrants during stopover // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2014. V. 87. P. 719–728.
 41. Dadam D., Robinson R. A., Clements A., Peach W. J., Bennett M., Rowcliffe J. M., Cunningham A. A. Avian malaria-mediated population decline of a widespread iconic bird species // *Royal Society Open Science*. 2019. V. 6. Art. 182197.
 42. Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // *Functional Ecology*. 2008. V. 22. P. 760–772.
 43. De Amaral F., Wilson R., Sonsthagen S., Sehgal R. Diversity, distribution, and methodological considerations of haemosporidian infections among Galliformes in Alaska // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2023. V. 20. P. 122–132.
 44. De Kort S. D., Eldermire E. R. B., Cramer E., Vehrencamp S. L. The deterrent effect of bird song in territory defense // *Behavioral Ecology*. 2009. V. 20. № 1. P. 200–206.
 45. De Souza Penha V. A., Muriel J., Podos J., Marzal A., Manica L. No clear links between haemosporidian parasite infection, host condition, and pairing success in a multi-year study of a population of Blue-black Grassquits // *Journal of Ornithology*. 2026. V. 167. P. 789–802.
 46. Dehnhard N., Quillfeldt P., Hennicke J. C. Leucocyte profiles and H/L ratios in Red-tailed Tropicbirds reflect the ontogeny of the immune system // *Journal of Comparative Physiology B*. 2011. V. 181. P. 641–648.
 47. Denisov A., Ivantsova E., Kholodenko A., Zaliznyak E. Fauna and distribution of blood-sucking midges of the family Simuliidae in the territory of Russia // *Vestnik Volgogradskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Seriya 11, Estestvennye Nauki*. 2018. V. 8. № 4.

48. Deoniziak K., Osiejuk T. S. Song-type switching rate in the chaffinch carries a message during simulated intrusion // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2020. V. 74. P. 1–11.
49. Desser S. S., Yang Y. J. Sporogony of *Leucocytozoon* spp. in mammalophilic simuliids // *Canadian Journal of Zoology*. 1973. V. 51. P. 793.
50. Dhabhar F. S., McEwen B. S. Acute stress enhances while chronic stress suppresses cell-mediated immunity in vivo: a potential role for leukocyte trafficking // *Brain, Behavior, and Immunity*. 1997. V. 11. P. 286–306.
51. Diniz P., da Silva E. F., Webster M. S., Macedo R. H. Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions // *Journal of Avian Biology*. 2018. V. 49. № 4. jav-01637.
52. Drovetski S. V., Aghayan S. A., Mata V. A., et al. Does the niche breadth or trade-off hypothesis explain the abundance–occupancy relationship in avian Haemosporidia? // *Molecular Ecology*. 2014. V. 23. P. 3322–3329.
53. Duc M., Himmel T., Harl J., Iezhova T., Nedorost N., Matt J., Valkiūnas G. Comparative analysis of the exo-erythrocytic development of five lineages of *Haemoproteus majoris*, a common haemosporidian parasite of European passeriform birds // *Pathogens*. 2023. V. 12. № 7. Art. 898.
54. Duffield K. R., Bowers E. K., Sakaluk S. K. A dynamic threshold model for terminal investment // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2017. V. 71. № 12. Art. 185.
55. Duffy D. L., Ball G. F. Song predicts immunocompetence in male European starlings (*Sturnus vulgaris*) // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2002. V. 269. № 1493. P. 847–852.
56. Dunn J. C., Cole E. F., Quinn J. L. Personality and parasites: sex-dependent associations between avian malaria infection and multiple behavioural traits // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2011. V. 65. № 7. P. 1459–1471.
57. Dunn J. C., Goodman S. J., Benton T. G., Hamer K. C. Avian blood parasite infection during the non-breeding season: an overlooked issue in declining populations? // *BMC Ecology*. 2013. V. 13. Art. 30.
58. El-Ghany W. A. A. Avian haemosporidian parasites: an updated review // *Archives of Veterinary Science*. 2023. V. 28. № 2.
59. Ellis V. A., Fecchio A., Ricklefs R. E. Haemosporidian parasites of Neotropical birds: causes and consequences of infection // *The Auk*. 2020. V. 137. № 4. Art. ukaa055.
60. Emmenegger T., Bauer S., Dimitrov D., Hahn S. Avian haemosporidians infecting short- and long-distance migratory Old World flycatcher species and the variation

- in parasitaemia after endurance flights // *Acta Parasitologica*. 2023. V. 68. № 4. P. 746–753.
61. Fecchio A., Bell J. A., Bosholn M., Vaughan J. A., Tkach V. V., Lutz H. L., Cueto V. R., Gorosito C. A., González-Acuña D., Stromlund C. A., Kvasager D., Comiche K. J. M., Kirchgatter K., Pinho J. B., Berv J. S., Anciães M., Fontana C. S., Zyskowski K., Sampaio S., Clark N. J. An inverse latitudinal gradient in infection probability and phylogenetic diversity for *Leucocytozoon* blood parasites in New World birds // *Journal of Animal Ecology*. 2020. V. 89. № 2. P. 423–435.
 62. Fecchio A., Bell J. A., Pinho J. B., Braga É. M., Ricklefs R. E. Evolutionary ecology, taxonomy, and systematics of avian malaria and related parasites // *Acta Tropica*. 2020. V. 204. Art. 105364.
 63. Flower T. P., Gribble M., Ridley A. R. Deception by flexible alarm mimicry in an African bird // *Science*. 2014. V. 344. P. 513–516.
 64. Frankl-Vilches C., Gahr M. Androgen and estrogen sensitivity of bird song: a comparative view on gene regulatory levels // *Journal of Comparative Physiology A*. 2018. V. 204. № 1. P. 113–126.
 65. Freeman B. G., Montgomery G. A. Using song playback experiments to measure species recognition between geographically isolated populations: a comparison with acoustic trait analyses // *The Auk*. 2017. V. 134. № 4. P. 857–870.
 66. Freeman-Gallant C. R., Taff C. C. Age-specific patterns of infection with haemosporidians and trypanosomes in a warbler: implications for sexual selection // *Oecologia*. 2017. V. 184. P. 813–823.
 67. Galen S. C., Borner J., Martinsen E. S., Schaer J., Austin C. C., West C. J., et al. The polyphyly of *Plasmodium*: comprehensive phylogenetic analyses of the malaria parasites (order Haemosporida) reveal widespread taxonomic conflict // *Royal Society Open Science*. 2018. V. 5. Art. 171780.
 68. Gangoso L., Gómez-Díaz E., Martínez-de la Puente J., Figuerola J. Does malaria infection increase the risk of predation-related mortality during bird migration? // *iScience*. 2024. V. 27. № 12. Art. 111358.
 69. Ganser C., Monadjem A., McCleery R. A., Ndlela T., Wisely S. M. Is it best on the nest? Effects of avian life-history on haemosporidian parasitism // *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. 2020. V. 13. P. 62–71.
 70. Geberzahn N., Aubin T. Assessing vocal performance in complex birdsong: a novel approach // *BMC Biology*. 2014. V. 12. Art. 58.
 71. Gil D., Gahr M. The honesty of bird song: multiple constraints for multiple traits // *Trends in Ecology & Evolution*. 2002. V. 17. P. 133–141.

72. Gil D., Llusia D. The bird dawn chorus revisited // Coding Strategies in Vertebrate Acoustic Communication. Cham: Springer International Publishing, 2020. P. 45–90.
73. Gonzalez G., Sorci G., Møller A. P., Ninni P., Haussy C., De Lope F. Immunocompetence and condition-dependent sexual advertisement in male house sparrows (*Passer domesticus*) // Journal of Animal Ecology. 1999. V. 68. P. 1225–1234.
74. Grabow M. Subtle stressors—strong responses. Consistent negative effects of avian blood parasites on phenotypic and demographic traits across songbirds [Dataset] // Zenodo. 2024.
75. Grabow M., Ullmann W., Landgraf C., Sollmann R., Scholz C., Nathan R., Toledo S., Lühken R., Fickel J., Jeltsch F., Blaum N., Radchuk V., Tiedemann R., Kramer-Schadt S. Sick without signs. Subclinical infections reduce local movements, alter habitat selection, and cause demographic shifts // Communications Biology. 2024. V. 7. Art. 1426.
76. Grabow M., Mang S., Blaum N., Tiedemann R., Radchuk V., Kramer-Schadt S. Subtle stressors—strong responses. Consistent negative effects of avian blood parasites on phenotypic and demographic traits across songbirds // Journal of Animal Ecology. 2025. V. 94. P. 1908–1921.
77. Grafe T. U., Bitz J. H., Wink M. Song repertoire and duetting behaviour of the tropical boubou, *Laniarius aethiopicus* // Animal Behaviour. 2004. V. 68. № 1. P. 181–191.
78. Grenfell B. T., Dobson A. P. (eds.). Ecology of infectious diseases in natural populations. Cambridge: Cambridge University Press, 2008. 476 p.
79. Gross W. B., Siegel H. S. Evaluation of the heterophil/lymphocyte ratio as a measure of stress in chickens // Avian Diseases. 1983. V. 27. P. 972–979.
80. Guimarães P. R., Guimarães L. A., Oliveira R., Almeida F., Diniz P. Using acoustic data repositories to study vocal responses to playback in a Neotropical songbird // Birds. 2023. V. 4. №. 1. P. 61–72
81. Hahn S., Bauer S., Dimitrov D., Emmenegger T., Ivanova K., Zehtindjiev P., Buttemer W. A. Low intensity blood parasite infections do not reduce the aerobic performance of migratory birds // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2018. V. 285. № 1871. Art. 20172307.
82. Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // Nucleic Acids Symposium Series. 1999. V. 41. P. 95–98.
83. Hamilton W. D., Zuk M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? // Science. 1982. V. 218. P. 384–387.

84. Hasselquist D., Bensch S. Daily energy expenditure of singing great reed warblers *Acrocephalus arundinaceus* // Journal of Avian Biology. 2008. V. 39. P. 384–388.
85. Hawley D. M., Etienne R. S., Ezenwa V. O., Jolles A. E. Does animal behavior underlie covariation between hosts' exposure to infectious agents and susceptibility to infection? Implications for disease dynamics // Integrative and Comparative Biology. 2011. V. 51. № 4. P. 528–539.
86. Hedley R. W., Logue D. M., Benedict L., Mennill D. J. Assessing the similarity of song-type transitions among birds: evidence for interspecies variation // Animal Behaviour. 2018. V. 140. P. 161–170.
87. Hellgren O., Waldenström J., Bensch S. A new PCR assay for simultaneous studies of Leucocytozoon, Plasmodium, and Haemoproteus from avian blood // Journal of Parasitology. 2004. V. 90. № 4. P. 797–802.
88. Himmel T., Harl J., Matt J., Weissenböck H. Haemosporidiosis in wild Eurasian blackbirds (*Turdus merula*) and song thrushes (*T. philomelos*): an in situ hybridization study with emphasis on exo-erythrocytic parasite burden // Malaria Journal. 2020. V. 19. Art. 69.
89. Himmel T., Harl J., Matt J., Weissenböck H. A citizen science-based survey of avian mortality focusing on haemosporidian infections in wild passerine birds // Malaria Journal. 2021. V. 20. № 1. P. 417.
90. Hof D., Podos J. Escalation of aggressive vocal signals: a sequential playback study // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2013. V. 280. № 1768. Art. 20131553
91. Illera J. C., López G., García-Padilla L., Moreno Á. Factors governing the prevalence and richness of avian haemosporidian communities within and between temperate mountains // PLoS ONE. 2017. V. 12. Art. e0184587.
92. Jablonszky M., Zsebők S., Laczi M., Nagy G., Vaskuti É., Garamszegi L. Z. The effect of social environment on bird song: listener-specific expression of a sexual signal // Behavioral Ecology. 2021. V. 32. P. 395–406.
93. Jones M. P. Avian hematology // Clinical Laboratory Medicine. 2015. V. 35. P. 649–659.
94. Knowles S. C. L., Palinauskas V., Sheldon B. C. Chronic malaria infections increase family inequalities and reduce parental fitness: experimental evidence from a wild bird population // Journal of Evolutionary Biology. 2010. V. 23. P. 557–569.
95. Knowles S. C. L., Wood M. J., Alves R., Sheldon B. C. Molecular epidemiology of malaria prevalence and parasitaemia in a wild bird population // Molecular Ecology. 2011. V. 20. № 5. P. 1062–1076.

96. Kramer H. G., Lemon R. E., Morris M. J. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests // *Animal Behaviour*. 1985. V. 33. № 1. P. 135–149.
97. Kroodsma D. E., Byers B. E., Goodale E., Johnson S., Liu W. C. Pseudoreplication in playback experiments, revisited a decade later // *Animal Behaviour*. 2001. V. 61. № 5. P. 1029–1033.
98. Kubacka J., Podlaszczuk P., Stępień A., Węgrzyn E. Agonistic song rate positively correlates with male breeding success and avian malaria infection in *Acrocephalus paludicola* (Aquatic Warbler), a promiscuous songbird with female-only parental care // *Ornithology*. 2025. V. 142. № 1. Art. ukae045.
99. Laiolo P., Serrano D., Tella J. L., Carrete M., Lopez G., Navarro C. Distress calls reflect poxvirus infection in lesser short-toed lark *Calandrella rufescens* // *Behavioral Ecology*. 2007. V. 18. № 3. P. 507–512.
100. Laurance S. G. W., Jones D., Westcott D., McKeown A., Harrington G., Hilmer S. S. Habitat fragmentation and ecological traits influence the prevalence of avian blood parasites in a tropical rainforest landscape // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. № 10. Art. e76227.
101. Lewis R. N., Makioka H., Gilman R. T., Soma M. Females extract multiple signals from male song in Java sparrows // *bioRxiv*. 2025.
102. Liu P., Lloyd H., Lou Y., Sun Y. Soft song provokes stronger aggressive responses than broadcast song in the Plain Laughingthrush (*Pterorhinus davidi*) // *Ibis*. 2023. V. 165. № 2. P. 561–570.
103. Logue D. M., Sheppard J., Walton B., Brinkman B., Medina O. An analysis of avian vocal performance at the note and song levels // *Bioacoustics*. 2020. V. 29. № 6. P. 709–730.
104. Loning H., Verkade L., Griffith S. C., Naguib M. The social role of song in wild zebra finches // *Current Biology*. 2023. V. 33. № 2. P. 372–380.e3.
105. Lüdtkke B., Moser I., Santiago-Alarcon D., Fischer M., Kalko E. K., Schaefer H. M., Suarez-Rubio M., Tschapka M., Renner S. C. Associations of forest type, parasitism and body condition of two European passerines, *Fringilla coelebs* and *Sylvia atricapilla* // *PLoS ONE*. 2013. V. 8. Art. e81395.
106. Lyra R. B., Monteiro L. R., Ruiz-Miranda C. R. Song as a signal of male identity and quality in the Green-winged Saltator (*Saltator similis*) // *The Wilson Journal of Ornithology*. 2022. V. 134. № 1. P. 86–96.
107. MacDougall-Shackleton S. A., Spencer K. A. Developmental stress and birdsong: current evidence and future directions // *Journal of Ornithology*. 2012. V. 153. Suppl. 1. P. 105–117.

108. MacDougall-Shackleton S. A. Developmental stress and birdsong: integrating signal function and development // *Current Opinion in Behavioral Sciences*. 2015. V. 6. P. 104–110.
109. Markakis G., Palinauskas V., Aželytė J., Symeonidou I., Sutkaitytė V., Gelasakis A. I., Komnenou A., Papadopoulos E. First assessment of the prevalence of haemosporidian infections in Accipitriformes raptors in Greece // *Parasitology Research*. 2025. V. 124. Art. 2.
110. Martínez-de la Puente J., Merino S., Tomás G., Moreno J., Morales J., Lobato E., García-Fraile S., Belda E. J. The blood parasite *Haemoproteus* reduces survival in a wild bird: a medication experiment // *Biology Letters*. 2010. V. 6. № 5. P. 663–665.
111. Martinsen E. S., Perkins S. L., Schall J. J. A three-genome phylogeny of malaria parasites (*Plasmodium* and closely related genera): evolution of life-history traits and host switches // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2008. V. 47. № 1. P. 261–273.
112. Marzal A., De Lope F., Navarro C., Møller A. P. Malarial parasites decrease reproductive success: an experimental study in a passerine bird // *Oecologia*. 2005. V. 142. P. 541–545.
113. Marzal A., Balbontín J., Reviriego M., García-Longoria L., Relinque C., Hermosell I. G., Magallanes S., López-Calderón C., de Lope F., Møller A. P. A longitudinal study of age-related changes in *Haemoproteus* infection in a passerine bird // *Oikos*. 2016. V. 125. P. 1092–1099.
114. Matson K. D., Ricklefs R. E., Klasing K. C. A hemolysis–hemagglutination assay for characterizing constitutive innate humoral immunity in wild and domestic birds // *Developmental and Comparative Immunology*. 2005. V. 29. P. 275–286.
115. Maxwell M. H., Robertson G. W. The avian heterophil leucocyte: a review // *World's Poultry Science Journal*. 1998. V. 54. P. 155–178.
116. McClure H. E. Migration and survival of the birds of Asia. Bangkok: U.S. Army Medical Component, SEATO Medical Project, 1974. 478 p.
117. McGregor P. K. Quantifying responses to playback: one, many, or composite multivariate measures? // *Playback and Studies of Animal Communication*. Boston, MA: Springer US, 1992. P. 79–96.
118. Medeiros M. C. I., Ricklefs R. E., Braga É. M., Ellis V. A. *Plasmodium* prevalence across avian host species is positively associated with exposure to mosquito vectors // *Parasitology*. 2015. V. 142. № 13. P. 1612–1620.
119. Meitzen J., Moore I. T., Lent K., Brenowitz E. A. Time course of changes in Gambel's white-crowned sparrow song behavior following transitions in breeding condition // *Hormones and Behavior*. 2009. V. 55. № 1. P. 217–227.

120. Mennill D. J., Ratcliffe L. M. Overlapping and matching in the song contests of black-capped chickadees // *Animal Behaviour*. 2004. V. 67. P. 441–450.
121. Montesana L., Moiron M., Guedes E., Cavalli E., Tassino B., Adreani N. M. Defending as a unit: sex- and context-specific territorial defence in a duetting bird // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2020. V. 74. Art. 111.
122. Merino S., Moreno J., Sanz J. J., Arriero E. Are avian blood parasites pathogenic in the wild? A medication experiment in blue tits (*Parus caeruleus*) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2000. V. 267. № 1461. P. 2507–2510.
123. Meza-Montes E., Fernández-Gómez R. A., Llanes-Quevedo A., Navarro-Sigüenza A. G., Santiago-Alarcon D., Sosa-López J. R. Vocal behaviour, parasitic infection, chronic stress and body condition in Rufous-naped Wrens (*Campylorhynchus rufinucha*) // *Ibis*. 2023. V. 165. № 2. P. 676–684.
124. Mirzaei F., Khorram H., Hosseini M., Rahimi E. Blood parasites in domestic birds in Central Iran // *Veterinary Sciences*. 2020. V. 7. № 3. Art. 126.
125. Møller A. P., Nielsen J. T., Garamszegi L. Z. Song post exposure, song features, and predation risk // *Behavioral Ecology*. 2006. V. 17. P. 155–163.
126. Moore J. M., Székely T., Büki J., Devoogd T. J. Motor pathway convergence predicts syllable repertoire size in oscine birds // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2011. V. 108. P. 16440–16445.
127. Morales J., Moreno J., Merino S., Sanz J. J., Tomás G., Arriero E., Lobato E., Martínez-de la Puente J. Associations between immune parameters, parasitism, and stress in breeding pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) females // *Canadian Journal of Zoology*. 2004. V. 82. № 9. P. 1484–1492.
128. Mukhin A., Palinauskas V., Platonova E., Kobylkov D., Vakoliuk I., Valkiūnas G. The strategy to survive primary malaria infection: an experimental study on behavioural changes in parasitized birds // *PLoS ONE*. 2016. V. 11. № 7. Art. e0159216.
129. Müller W., Heylen D., Eens M., Rivera-Gutierrez H. F., Groothuis T. G. G. An experimental study on the causal relationships between (ecto-)parasites, testosterone and sexual signalling // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2013. V. 67. P. 1791–1798.
130. Munoz N. E., Blumstein D. T., Foufopoulos J. Immune system activation affects song and territorial defense // *Behavioral Ecology*. 2010. V. 21. № 4. P. 788–793.
131. Muriel J. Evaluación ecofisiológica de las infecciones por hemosporidios sanguíneos en aves. // *Ecosistemas*. 2020. V. 29. №. 2. P. 1979-1979.

132. Muriel J., García-Longoria L., Magallanes S., Ortiz J. A., Marzal A. Avian malaria, haematocrit, and body condition in invasive wetland passerines settled in southwestern Spain // *Avian Research*. 2023. V. 14. Art. 100081.
133. Musa S., Mackenstedt U., Woog F., Dinkel A. Untangling the actual infection status: detection of avian haemosporidian parasites of three Malagasy bird species using microscopy, multiplex PCR, and nested PCR methods // *Parasitology Research*. 2022. V. 121. № 10. P. 2817–2829.
134. Naguib M., Riebel K. Developmental stress, song learning, and the costs of song // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2009. V. 1168. P. 635–646.
135. Naguib M., Titulaer M., Waas J., Van Oers K., Sprau P., Snijders L. Prior territorial responses and home range size predict territory defense in radio-tagged great tits // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2022. V. 76. Art. 35.
136. Navarro C., De Lope F., Marzal A., Møller A. P. Predation risk, host immune response, and parasitism // *Behavioral Ecology*. 2004. V. 15. № 4. P. 629–635.
137. Neumann A. E., Suarez-Rubio M., Renner S. C. Haemosporidian intensity and nestlings' life-history along an urban-to-rural gradient // *Scientific Reports*. 2024. V. 14. Art. 17018.
138. Norte A., Araújo P., Sampaio H., Sousa J., Ramos J. Haematozoa infections in a great tit *Parus major* population in Central Portugal: relationships with breeding effort and health // *Ibis*. 2009. V. 151. P. 677–688.
139. Nowicki S., Searcy W. A., Peters S. Nestling growth and song repertoire size in great reed warblers: evidence for song learning as an indicator mechanism in mate choice // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2000. V. 267. № 1460. P. 2419–2424.
140. Nowicki S., Searcy W. A., Peters S. Quality of song learning affects female response to male bird song // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 2002. V. 269. № 1503. P. 1949–1954.
141. Nowicki S., Searcy W. A., Peters S. Brain development, song learning and mate choice in birds: a review and experimental test of the "nutritional stress hypothesis" // *Journal of Comparative Physiology A*. 2002. V. 188. № 11. P. 1003–1014.
142. Nowicki S., Searcy W. A. Song function and the evolution of female preferences: why birds sing, why brains matter // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 2004. V. 1016. P. 704–723.
143. Opaev A. S. Usage of song repertoire and male-male communication in pale-legged leaf-warbler // *Ornithology Research*. 2024. V. 32. № 2. P. 113–123.

144. Opaev A. S., Katlovskaya I. Song versatility increased through switching rate plays a role in male-male communication of black-faced bunting (*Emberiza spodocephala*) // Ornithology Research. 2025. V. 33. № 1. P. 22
145. Ortiz-Catedral L., Brunton D., Stidworthy M. F., Elsheikha H. M., Pennycott T., Schulze C., Braun M., Wink M., Gerlach H., Pendl H., Gruber A. D., Ewen J., Pérez-Tris J., Valkiūnas G., Olias P. *Haemoproteus minutus* is highly virulent for Australasian and South American parrots // Parasites & Vectors. 2019. V. 12. Art. 40.
146. Osiejuk T. S., Jakubowska A. Song duration mediates responses of territory owner in a songbird species with a small song repertoire // Acta Ethologica. 2017. V. 20. № 2. P. 137–145.
147. Ots I., Hõrak P. Health impact of blood parasites in breeding great tits // Oecologia. 1998. V. 116. № 4. P. 441–448.
148. Owen-Ashley N. T., Wingfield J. C. Acute phase responses of passerine birds: characterization and seasonal variation // Journal of Ornithology. 2007. V. 148. Suppl. 2. P. 583–591.
149. Pacheco M. A., Matta N. E., Valkiūnas G., Parker P. G., Mello B., Stanley C. E. Jr., et al. Mode and rate of evolution of haemosporidian mitochondrial genomes: timing the radiation of avian parasites // Molecular Biology and Evolution. 2018. V. 35. P. 383–403.
150. Palinauskas V., Valkiūnas G., Bolshakov C. V., Bensch S. *Plasmodium relictum* (lineage P-SGS1): effects on experimentally infected passerine birds // Experimental Parasitology. 2008. V. 120. № 4. P. 372–380.
151. Parejo-Pulido D., Magallanes S., Vinagre-Izquierdo C., Valencia J., de la Cruz C., Marzal A. Relationships between haemosporidian infection and parental care in a cooperative breeder, the Iberian Magpie *Cyanopica cooki* // Ardeola. 2020. V. 68. P. 163–180.
152. Perez E., Elie J. E., Soulage C., Soula H., Mathevon N., Vignal C. The acoustic expression of stress in a songbird: does corticosterone drive isolation-induced modifications of zebra finch calls? // Hormones and Behavior. 2012. V. 61. № 4. P. 573–581.
153. Pigeault R., Cozzarolo C.-S., Choquet R., Strehler M., Jenkins T., Delhay J., Bovet L., Wassef J., Glaizot O., Christe P. Haemosporidian infection and co-infection affect host survival and reproduction in wild populations of great tits // International Journal for Parasitology. 2018. V. 48. P. 1079–1087.
154. Pibaque P., Porporato G., Cescutti S., Cruz-Flores A., Busche T., Winker A., Rapp T. M., Bergkamp P., Doneva A., Chakarov N. Domination versus sisterhoods in the blood microbiota of migrating birds: patterns of within- and between-

- individual blood parasite diversity revealed through metabarcoding // Integrative Zoology. 2026.
155. Podos J. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches // Nature. 2001. V. 409. P. 185–188.
 156. Podos J., Huber S. K., Taft B. Bird song: the interface of evolution and mechanism // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 2004. V. 35. № 1. P. 55–87.
 157. Pyle P., Howell S. N. G., Yunick R. P., DeSante D. F. Identification guide to North American birds: a compendium of information on identifying, ageing, and sexing "near-passerines" and passerines in the hand. Slate Creek Press, 1997. 732 p.
 158. Randler C., Randler E. Territorial responses of Nuthatches *Sitta europaea*—evaluation of a robot model in a simulated territorial intrusion // Birds. 2020. V. 1. № 1. P. 53–63.
 159. Redpath S. M., Appleby B. M., Petty S. J. Do male hoots betray parasite loads in tawny owls? // Journal of Avian Biology. 2000. V. 31. P. 457–462.
 160. Ritters L. V. The role of motivation and reward neural systems in vocal communication in songbirds // Frontiers in Neuroendocrinology. 2012. V. 33. № 2. P. 194–209.
 161. Rodrigues R. A., Braga É. M., Fecchio A., Ellis V. A. Host migration and environmental temperature influence avian haemosporidians prevalence: a molecular survey in a Brazilian Atlantic rainforest // PeerJ. 2021. V. 9. Art. e11555.
 162. Roitt I., Brostoff J., Male D. Immunology. 6th ed. London: Mosby–Harcourt Publishers Ltd., 2001. 480 p.
 163. Rooyen J., Bensch S., Hellgren O., Manson F., Pärn H. Avian haemosporidian persistence and co-infection in great tits at the individual level // Malaria Journal. 2013. V. 12. Art. 40.
 164. Rose E. M., Prior N. H., Ball G. F. The singing question: re-conceptualizing birdsong // Biological Reviews. 2022. V. 97. № 1. P. 326–342.
 165. Rosvall K. A., Reichard D. G., Ferguson S. M., Whittaker D. J., Ketterson E. D. Robust behavioral effects of song playback in the absence of testosterone or corticosterone release // Hormones and Behavior. 2012. V. 62. № 4. P. 418–425.
 166. Ryan K., Fenn J., Piche A., Cheng K. White blood cell estimates correlate to measures of population and individual health in an endangered population of Marbled Murrelets (*Brachyramphus marmoratus*) // Frontiers in Veterinary Science. 2025. V. 12. Art. 1545905.
 167. Santiago-Alarcon D., Carbó-Ramírez P., Macgregor-Fors I., Chávez-Zichinelli C. A., Yeh P. J. The prevalence of avian haemosporidian parasites in an

- invasive bird is lower in urban than in non-urban environments // *Ibis*. 2020. V. 162. P. 201–214.
168. Santiago-Alarcon D., Marzal A. Avian malaria and related parasites in the tropics: ecology, evolution and systematics. Cham: Springer, 2020. 340 p.
 169. Sanz J. J., Arriero E., Moreno J., Merino S. Female hematozoan infection reduces hatching success but not fledging success in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // *The Auk*. 2001. V. 118. P. 750–755.
 170. Schoenle L. A., Kernbach M. E., Haussmann M. F., Bonier F., Moore I. T. An experimental test of the physiological consequences of avian malaria infection // *Journal of Animal Ecology*. 2017. V. 86. № 6. P. 1483–1496.
 171. Schumm Y. R., Lederer-Ponzer N., Masello J. F., Quillfeldt P. Blood parasites in Passeriformes in central Germany: prevalence and lineage diversity of Haemosporida (*Haemoproteus*, *Plasmodium* and *Leucocytozoon*) in six common songbirds // *PeerJ*. 2019. V. 6. Art. e6259.
 172. Schumm Y. R., Lederer-Ponzer N., Masello J. F., Quillfeldt P. High prevalence of haemosporidian parasites in Eurasian jays // *Parasitology Research*. 2024. V. 123. № 4. Art. 182.
 173. Searcy W. A. Song repertoire and mate choice in birds // *American Zoologist*. 1992. V. 32. P. 71–80.
 174. Searcy W. A., Nowicki S., Hogan C. Song type variants and aggressive context // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2000. V. 48. P. 358–363.
 175. Searcy W. A., Beecher M. D. Song as an aggressive signal in songbirds // *Animal Behaviour*. 2009. V. 78. P. 1281–1292.
 176. Shishkina M. E., Van Linh N., Opaev A. S. Vocal and territorial behaviour of Puff-throated Babbler, a South-Asian duetting passerine // *Avocetta*. 2024. V. 48. Art. 2024F009
 177. Siegel H. S. Stress, strains and resistance // *British Poultry Science*. 1995. V. 36. P. 3–22.
 178. Sierro J., De Kort S. R., Hartley I. R. Sexual selection for both diversity and repetition in birdsong // *Nature Communications*. 2023. V. 14. Art. 3600.
 179. Silveira P., Belo N. O., d'Horta F. M., Magalhães M. F., Braga É. M. Microfilariae infection in wild birds from the Brazilian Cerrado // *The Journal of Wildlife Diseases*. 2010. V. 46. № 4. P. 1305–1309.
 180. Sorci G. Immunity, resistance and tolerance in bird–parasite interactions // *Parasite Immunology*. 2013. V. 35. P. 350–361.
 181. Spencer K. A., Buchanan K. L., Leitner S., Goldsmith A. R., Catchpole C. K. Parasites affect song complexity and neural development in a songbird //

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2005. V. 272. № 1576. P. 2037–2043.
182. Stanković D., Rajković D. Z., Raković M., Skorić S., Chakarov N., Pibaque P., Marzal A. Prevalence, genetic diversity, and pathogenicity of avian haemosporidian parasite co-infection in free-living Long-Eared Owls (*Asio otus*) // Integrative Zoology. 2026. V. 21. № 1. P. 28–36.
 183. Starkloff N., Galen S. C. Coinfection rates of avian blood parasites increase with latitude in parapatric host species // Parasitology. 2023. V. 150. P. 329–336.
 184. Šujanová A., Špitalská E., Václav R. Quantitative PCR analysis of haemosporidian infection intensity in a temperate bird community // Integrative Zoology. 2026. V. 21. № 1. P. 162–167.
 185. Svobodová M., Čepička I., Žídková L., Kassahun A., Votýpka J., Peške L., Hrazdilová K., Brzonova J., Voříšek P., Weidinger K. Blood parasites (*Trypanosoma*, *Leucocytozoon*, *Haemoproteus*) in the Eurasian sparrowhawk (*Accipiter nisus*): diversity, incidence and persistence of infection at the individual level // Parasites & Vectors. 2023. V. 16. P. 551–560.
 186. Szép T., Møller A. P. Cost of parasitism and host immune defence in the sand martin *Riparia riparia*: a role for parent–offspring conflict? // Oecologia. 1999. V. 119. № 1. P. 9–15.
 187. Szymkowiak J., Kuczyński L. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler // Journal of Avian Biology. 2017. V. 48. P. 275–283.
 188. Tamayo-Quintero J., La Puente M. J., San-José M., González-Quevedo C., Rivera-Gutiérrez H. Bird community effects on avian malaria infections // Scientific Reports. 2023. V. 13. Art. 11681.
 189. Tamayo-Quintero J., San-José M., La Puente J. M.-D., González-Quevedo C., Rivera-Gutiérrez H. It's all about scale: the landscape effect on avian haemosporidians // Science of the Total Environment. 2025. V. 962. Art. 178426.
 190. Tchoumbou M., Iezhova T., Hernández-Lara C., Duc M., Valkiūnas G. Unravelling the patterns of exo-erythrocytic development of *Haemoproteus* parasites (Haemoproteidae, Haemosporida), with a case of abortive tissue stages in a naturally infected bird // International Journal for Parasitology. 2025. V. 55. № 1. P. 15–26.
 191. Templeton C. N., Akçay Ç., Campbell S. E., Beecher M. D. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrows // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2012. V. 66. P. 1503–1509.
 192. Thomas R. J. The costs of singing in nightingales // Animal Behaviour. 2002. V. 63. № 5. P. 959–966.

193. Todt D., Naguib M. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication // *Advances in the Study of Behavior*. 2000. V. 29. P. 247–296.
194. Tomás G., Merino S., Moreno J., Morales J., Martínez-de la Puente J. Impact of blood parasites on immunoglobulin level and parental effort: a medication field experiment on a wild passerine // *Functional Ecology*. 2007. V. 21. № 1. P. 125–133.
195. Toscani Field J., Weinberg J., Bensch S., Matta N. E., Valkiūnas G., Sehgal R. N. M. Delineation of the genera *Haemoproteus* and *Plasmodium* using RNA-Seq and multi-gene phylogenetics // *Journal of Molecular Evolution*. 2018. V. 86. P. 646–654.
196. Valkiūnas G. Avian malaria parasites and other Haemosporidia. Boca Raton: CRC, 2005. 946 p.
197. Valkiūnas G., Iezhova T. A., Križanauskienė A., Palinauskas V., Sehgal R. N. M., Bensch S. A comparative analysis of microscopy and PCR-based detection methods for blood parasites // *The Journal of Parasitology*. 2008. V. 94. № 6. P. 1395–1401.
198. Valkiūnas G., Iezhova T. A., Loiseau C., Sehgal R. N. M. New malaria parasites of the subgenus *Novyella* in African rainforest birds, with remarks on their high prevalence, classification and diagnostics // *Parasitology Research*. 2009. V. 104. № 5. P. 1061–1077.
199. Valkiūnas G., Iezhova T. A., Evans E., Bensch S. Molecular characterization of five widespread avian haemosporidian parasites (Haemosporida), with perspectives on the PCR-based detection of haemosporidians in wildlife // *Parasitology Research*. 2014. V. 113. № 6. P. 2251–2263.
200. Valkiūnas G., Iezhova T. A. Exo-erythrocytic development of avian malaria and related haemosporidian parasites // *Malaria Journal*. 2017. V. 16. Art. 101.
201. Valkiūnas G., Atkinson C. T. Introduction to life cycles, taxonomy, distribution and basic research techniques // *Avian Malaria and Related Parasites in the Tropics: Ecology, Evolution and Systematics* / eds. D. Santiago-Alarcon, A. Marzal. Berlin: Springer, 2020. P. 45–80.
202. Valkiūnas G., Iezhova T. A. Insights into the biology of *Leucocytozoon* species (Haemosporida, Leucocytozoidae): why is there slow research progress on agents of Leucocytozoonosis? // *Microorganisms*. 2023. V. 11. Art. 1251.
203. Van Den Heuvel H., Youssef A., Grat L. M., Neethirajan S. Quantifying the effect of an acute stressor in laying hens using thermographic imaging and vocalisations // *bioRxiv*. 2022. Art. 31.502171.

204. Van Hemert C., Meixell B. W., Smith M. M., Handel C. M. Prevalence and diversity of avian blood parasites in a resident northern passerine // *Parasites & Vectors*. 2019. V. 12. Art. 292.
205. Vehrencamp S. L. Is song-type matching a conventional signal of aggressive intentions? // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. 2001. V. 268. P. 1637–1642.
206. Ventim R., Ramos J. A., Norte A., Lopes R., Faria S., Tenreiro P. Characterization of haemosporidian infections in warblers and sparrows at south-western European reed beds // *Journal of Ornithology*. 2012. V. 153. № 2. P. 505–512.
207. Venugopal K., Hentzschel F., Valkiūnas G., Marti M. *Plasmodium* asexual growth and sexual development in the haematopoietic niche of the host // *Nature Reviews Microbiology*. 2020. V. 18. P. 177–189.
208. Villavicencio C., Windley H., D'Amelio P., Gahr M., Goymann W., Quispe R. Neuroendocrine patterns underlying seasonal song and year-round territoriality in male black redstarts // *Frontiers in Zoology*. 2021. V. 18. Art. 8.
209. Wang J., Liu J., Zhang Z., Ren H., Gao L., Hou J. Is male condition corrected with song features in Dusky Warblers (*Phylloscopus fuscatus*) // *Avian Research*. 2019. V. 10. Art. 18.
210. Ward S., Speakman J. R., Slater P. J. B. The energy cost of song in the canary, *Serinus canaria* // *Animal Behaviour*. 2003. V. 66. № 5. P. 893–902.
211. Webster M. S., Ligon R. A., Leighton G. M. Social costs are an underappreciated force for honest signalling in animal aggregations // *Animal Behaviour*. 2018. V. 143. P. 167–176.
212. Weesner R. M., Fecchio A., Clark N. J., Tiedemann R. Haemosporidian infections in three sympatric *Phylloscopus* species: does host or environment determine parasite prevalence? // *Journal of Ornithology*. 2026. V. 167. P. 681–691.
213. Yusupova D., Schumm Y. R., Sokolov A., Quillfeldt P. Haemosporidian blood parasites of passerine birds in north-western Siberia // *Polar Biology*. 2023. V. 46. P. 497–511.
214. Zamora-Vilchis I., Williams S. E., Johnson C. N. Environmental temperature affects prevalence of blood parasites of birds on an elevation gradient: implications for disease in a warming climate // *PLoS ONE*. 2012. V. 7. № 6. Art. e39208.
215. Zhang Y., Wu Y., Zhang Q., Su D., Zou F. Prevalence patterns of avian *Plasmodium* and *Haemoproteus* parasites and the influence of host relative abundance in southern China // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 6. Art. e99501.
216. Žiegytė R., Valkiūnas G. Recent advances in vector studies of avian haemosporidian parasites // *Ekologija*. 2014. V. 60. № 4. P. 73–83.

- 217. Zollinger S. A., Brumm H. Why birds sing loud songs and why they sometimes don't // *Animal Behaviour*. 2015. V. 105. P. 289–295.
- 218. Zsebők S., Herczeg G., Laczi M., Nagy G., Vaskuti É., Hargitai R., Garamszegi L. Z. Sequential organization of birdsong: relationships with individual quality and fitness // *Behavioral Ecology*. 2021. V. 32. № 1. P. 82–93.
- 219. Zsebők S., Vaskuti É., Laczi M., Nagy G., Jablonszky M., Barta K., Canal D., Derégnaucourt S., Garamszegi L. Z. Context-dependent organization of birdsong: experimental evidence from the collared flycatcher, *Ficedula albicollis* // *Animal Behaviour*. 2025. V. 219. Art. 123026.