

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)

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2026

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

Научный руководитель	Опаев Алексей Сергеевич , доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук
Официальные оппоненты	Марова-Кляйнбуб Ирина Михайловна , доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» Мухин Андрей Леонидович , кандидат биологических наук, директор биологической станции «Рыбачий» Федерального государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Российской Академии Наук
Ведущая организация	Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт географии Российской Академии Наук (ИГ РАН), г. Москва

Защита состоится « » 2026 года в: на заседании Диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sev-in.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: <https://sev-in.ru> и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу <https://vak.gisnauka.ru>.

Автореферат разослан « » 2026 года.

Ученый секретарь диссертационного совета, к.б.н.

Е.А. Кацман

Общая характеристика работы

Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.

Гемоспоридии из родов *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon* – широко распространенные паразиты крови птиц, которые могут оказывать влияние на физиологическое состояние, репродуктивный успех и выживаемость хозяев. Птицы заражаются гемоспоридиями от переносчиков – двукрылых насекомых. У большинства птиц через 2-3 недели после заражения наступает острая фаза, характеризующаяся значительным влиянием на организм позвоночного хозяина (Valkiūnas, 2004; Grabow, 2024). Еще через несколько недель инфекция переходит, часто пожизненно, в хроническую стадию, характеризующуюся низкой интенсивностью инвазии (Schoenle et al., 2017). Именно она чаще всего наблюдается у птиц в диких популяциях. Считается, что в хроническую стадию воздействие гемоспоридий на организм птицы минимально, поскольку в это время в целом не наблюдается выраженных физиологических и/или морфологических изменений. Однако, последние исследования показывают, что зараженность гемоспоридиями может отрицательно влиять на выживаемость и репродуктивный успех у различных видов птиц (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 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, а вокализация (пение) принципиально важна в качестве маркера занятости участка и состояния исполнителя (самца). В данной работе мы исследовали влияние хронических гемоспоридиозов на акустическое и территориальное поведение пеночек (*Phylloscopus* spp.) в естественных условиях. На примере этой модельной группы мы оценили влияние паразитов крови на ключевые особенности поведения птиц.

К настоящему времени изучены биология и особенности жизненных циклов многих видов гемоспоридий птиц, собраны обширные данные по разнообразию и распространению этих паразитов, разработаны методы молекулярной и морфологической диагностики. Ряд работ посвящен влиянию острой паразитарной инфекции на гормональный и иммунный статус, выживаемость, репродуктивное 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 территориальное поведение птиц изучено значительно слабее (Spencer et al., 2005; Gilman et al., 2007; Lopez-Serna et al., 2021). Несколько исследований посвящены вокализации птиц, но результаты остаются неоднозначными. Что касается влияния хронических гемоспоридиозов на территориальное поведение птиц, то здесь данных практически нет.

Изучение вокализации воробьиных птиц – популярное направление в современной орнитологии. На примере 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 вокализация может изменяться в зависимости от физиологического состояния самцов, а также в территориальном контексте, выступая маркером агрессивного поведения (Diniz et al., 2018; Опаев, Колесникова, 2019; Akçay et al., 2020; Опаев, 2021; Gil, Zsebők et al., 2021).

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, а поведение вне территориального контекста не отличается 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 акустическое поведение 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 влиянии хронических гемоспориidioзов на свободноживущих птиц. 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. Материалы диссертации могут быть

использованы в учебных курсах по орнитологии и экологии в высших учебных заведениях.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, четырех глав и заключения. Работа изложена на 140 страницах машинописного текста, содержит 27 таблиц и 16 рисунков. Список литературы включает 219 наименований, в том числе 213 на иностранных языках.

Положения, выносимые на защиту:

1. В контексте территориального поведения именно вокальные характеристики, а не двигательные реакции, могут выступать в качестве достоверных показателей качества самца.

2. Влияние хронических гемоспориidioзов на вокальное 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.

Апробация работы. По теме диссертации опубликовано 3 работы, входящие в Перечень ВАК. Результаты работы были представлены на Втором Всероссийском Орнитологическом конгрессе (Санкт-Петербург, 2023) и на Конгрессе исследователей симбиотических систем (Москва, 2025).

Личный вклад соискателя. Планирование исследования осуществлялось совместно автором диссертации и его научным руководителем. Автором (совместно с научным руководителем) выполнен сбор материала, обработка записей экспериментов, молекулярный анализ и подготовка проб к секвенированию. Автором был выполнен анализ литературных данных, статистическая и графическая обработка, интерпретация результатов и подготовка текста диссертации. Анализ мазков крови под микроскопом проводился Е.В. Платоновой (ЗИН РАН) и Я.В. Домбровской (НЦЗГ НАН РА).

Основное содержание работы

Глава 1. Обзор литературы

Глава содержит анализ современного состояния проблемы. В ней рассматриваются жизненные циклы гемоспоридий, их распространенность и методы диагностики. Особое внимание уделено пению птиц как многокомпонентному сигналу, который несет информацию о качестве особи (долговременные характеристики) и ее состоянии в данный момент. Подробно разбираются критерии агрессивного сигнала в пении и функции вокализации в территориальном поведении. Обсуждается противоречивость имеющихся данных о влиянии гемоспоридий на поведение птиц, что подчеркивает актуальность настоящего исследования.

Глава 2. Материалы и методы

Территория и период проведения исследований. Сбор материала проводился в период с 2017 по 2023 год на нескольких рабочих площадках. Полевые исследования проводились в период максимальной акустической активности самцов в течение гнездового сезона (май-июнь). Сбор материала по толстоклювой пеночке осуществлялся на территории Антоновского лесничества Хинганского государственного заповедника (Амурская область, Россия), а по светлоголовой пеночке – в пределах Хинганского лесничества того же заповедника. Исследования камчатской таловки проводились на территории Усть-Большерецкого района Камчатского края (Россия). Площадь модельных площадок составила около 20-30 км² для каждого вида.

Модельные виды. В исследовании проведен анализ поведения и зараженности гемоспоридиями трех дальневосточных пеночек – толстоклювой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*), светлоголовой пеночки (*Phylloscopus coronatus*) и камчатской таловки (*Phylloscopus examinandus*).

Объем выборки. Материалом для исследования послужили (1) акустические эксперименты с трансляцией записи конспецифичного пения самцам модельных видов птиц (имитация территориального вторжения) и (2)

результаты анализа прижизненных проб (образцы крови для анализа ДНК и мазки крови), взятых у части экспериментальных особей (Табл. 1).

Таблица 1. Объем выборки, использованной в данном исследовании по всем модельным видам птиц. В каждой ячейке указано число самцов.

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

Определение возраста особей. Особей разделяли на две возрастные группы: птицы второго календарного года (2CY) и третьего календарного года и старше (3CY+). Возраст определяли по характеру полос роста (growth bars) на рулевых перьях (Pyle et al., 1997).

Анализ мазков крови. Мазки исследовали под микроскопом Mshot MF43-N при увеличении $\times 1000$ с масляной иммерсией. Гемоспоридий идентифицировали до родового уровня по морфологическим признакам, а паразитемию оценивали как долю инфицированных эритроцитов в пересчете на 20 000 эритроцитов.

Анализ проб крови. ДНК выделяли из образцов крови с использованием набора Diatom DNA prep. 100 (ООО «Лаборатория Изоген», Москва) и использовали для ПЦР-диагностики гемоспоридий. Применяли два протокола ПЦР для выявления *Haemoproteus*, *Plasmodium* и *Leucocytozoon* (Hellgren et al., 2004; Drovetski et al., 2014); все образцы анализировали в дублях. Положительные пробы выявляли с помощью гель-электрофореза (1%-ный агарозный гель, краситель SYBR Green I) и секвенировали методом Сэнгера в ЗАО «Евроген» (Москва). Последовательности нуклеотидов анализировали в программе BioEdit v. 7.2.5 (Hall et al., 1999). Генетические линии (уникальные последовательности фрагмента гена *cyt b* мДНК) и виды / рода гемоспоридий

определяли, используя функцию BLAST в специализированной базе данных гемоспоридий MalAvi (Bensch et al., 2009) и на сайте базы данных ГенБанк (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>).

Территориальное и акустическое поведение самцов описывали по результатам экспериментов с трансляцией видоспецифичного пения (playback-эксперименты), имитирующих территориальное вторжение самца-конкурента на участок самца-резидента. Перед экспериментом в 20-30 м от поющего самца размещали Bluetooth-колонку, а рядом с ней – модель пеночки данного вида в натуральную величину, выполненную из полимерной глины и окрашенную акрилом. Каждый эксперимент включал три этапа длительностью 5 мин каждый: *до*, *во время* и *после* экспериментальной трансляции пения самцу. Такой подход позволяет количественно описать как поведение особей при «обычном» (спонтанном) пении в одиночку (*до* трансляции), так и направление и вариативность изменений пения в территориальном контексте (*во время* и *после* трансляции). Соответствие различных акустических характеристик пения агрессивному сигналу оценивали по трем критериям (Searcy, Beecher, 2009): критерий контекста (изменения проявляются в территориальном контексте), критерий ответа (самцы по-разному реагируют на спонтанное и измененное пение) и критерий предсказания (уровень изменений предсказывает агрессивное поведение самца). Для оценки критериев ответа и предсказания самцам проигрывали типичное видовое пение. Эти же эксперименты использовались для анализа влияния зараженности гемоспоридиями на поведение. Для тестирования критерия ответа с самцами двух видов (толстоклювая и светлоголовая пеночки) проводили дополнительные эксперименты, в которых сравнивали реакцию самцов на типичное и измененное «территориальное» пение. Все эксперименты проводили преимущественно в первой половине дня, с 6:00 до 12:00. Для записи использовали диктофоны Marantz PMD-660, Tascam DR-10X и Zoom H5, оснащенные направленным микрофоном Sennheiser ME66 с предусилителем K6.

Анализ экспериментов с трансляцией. Для визуализации и анализа фонограмм использовали программы Syrinx и Raven Lite 2.0.1. Для построения

спектрограмм использовали быстрое преобразование Фурье (FFT = 256) и окно Хэннинга. В пении каждого вида выделяются отдельные песни длительностью около 1 сек. Всего проанализировано 8005 песен толстоклювой пеночки (61 самец), 10 392 песни светлоголовой пеночки (49 самцов), и 5324 песни камчатской таловки (26 самцов). Вся совокупность песен каждого самца каждого вида делилась на отдельные типы песен, идентичные по структуре. На первом этапе для каждой особи составляли каталог типов песен. Далее, для каждого самца отдельно для записей *до*, *во время* и *после* экспериментальной трансляции рассчитывали набор параметров. Анализируемые параметры различались между видами. Для толстоклювой пеночки оценивали: (1) количество песен за 5 мин, (2) медианную длительность песни (с), (3) медианную длину паузы между песнями (с), (4) частоту пения (песен/мин), (5) размер репертуара (количество уникальных типов песен на записи). Для светлоголовой пеночки, кроме перечисленных переменных, анализировали: (6) долю S-песен (см. ниже), (7) долю V-песен (см. ниже), (8) долю позывок (количество позывок от общего количества всех вокализаций). Для камчатской таловки, в дополнение к переменным, изученным у толстоклювой пеночки, анализировали: (6) частоту смены напева (доля переходов к песне другого типа от общего числа переходов между песнями), (7) количество позывок. *Во время* трансляции для каждого самца каждого вида оценивали следующие поведенческие показатели: (1) количество перелетов длиной более 1 м в радиусе 10 м от динамика/модели конспецифика, (2) минимальное расстояние (м) до динамика/модели конспецифика, (3) задержка ответа (время между началом проигрывания тестовой записи и первой песней самца, с), (4) вероятность атаки на модель конспецифика (есть/нет). Акустические параметры объединяли в четыре группы: (а) интенсивность пения (количество песен, длина пауз, частота пения), (б) разнообразие пения (размер репертуара, частота смены напева, доля S- и V-песен), (в) структура пения (длина песни) и (г) количество позывок. Поведенческие параметры разделяли на показатели (а) агрессивности (количество перелетов, минимальное расстояние до динамика, вероятность

атаки) и (б) скорости реакции (задержка ответа).

Статистический анализ. Статистический анализ проводили в среде R (R Core Team, Vienna, Austria) с использованием пакетов glmmTMB, DHARMA и performance. Распределение количественных переменных оценивали визуально и с помощью теста Шапиро–Уилка. Поскольку распределения отличались от нормального ($p < 0.05$), для анализа использовали обобщенные линейные смешанные модели (GLMM), учитывающие повторные измерения одних и тех же самцов. Для счетных переменных использовали отрицательное биномиальное распределение, для положительных непрерывных – гамма-распределение, для дробных – бета-регрессию с преобразованием переменных. Адекватность моделей оценивали по симулированным остаткам и тестом на сверхдисперсию. При наличии выраженных выбросов сравнивали модели, построенные с выбросами и без них по критерию Акаике. Для фиксированных эффектов приводили β -коэффициенты, стандартные ошибки (SE), z-статистику и уровень значимости p . Статистически значимыми считали эффекты при $p < 0.05$, с тенденцией к достоверности при $0.05 \leq p < 0.10$. При анализе акустических переменных применяли анализ главных компонент (PCA). Переменные в рамках PCA масштабировали, проводили логарифмирование (для количества песен) и инвертирование (длина пауз). Значения главных компонент использовали как интегральные показатели акустического поведения в анализе. Связь возраста с зараженностью гемоспоридиями оценивали критерием χ^2 Пирсона. Влияние зараженности на поведение анализировали отдельно для общей зараженности (заражен/не заражен), зараженности *Plasmodium*, *Haemoproteus* и *Leucocytozoon*, а также для паразитемии.

Глава 3. Результаты

Зараженность гемоспоридиями. По результатам ПЦР-скрининга ДНК гемоспоридий была обнаружена у 20 из 49 самцов толстоклювой пеночки (40.8%). Выявлены паразиты родов *Haemoproteus* (у 11 особей, 21.6%) и *Plasmodium* (9, 17.6%), *Leucocytozoon* не обнаружен. Коинфекций не выявлено.

Всего обнаружено 5 генетических линий *Plasmodium spp.* и 3 линии *Haemoproteus spp.* Наиболее распространенными были линии ORW1 (3 особи) и SYMEL01 (5 особей), остальные линии встречались у 1-3 самцов. По результатам микроскопии мазков крови *Haemoproteus* обнаружен у 4 из 24 самцов, *Plasmodium* и *Leucocytozoon* не выявлены. Результаты ПЦР и микроскопии не совпадали: у многих птиц с положительным результатом ПЦР паразиты в мазках не обнаружены. Паразитемия *Haemoproteus* у четырех самцов в среднем составила 0.06%. Среди самцов, для которых известен возраст, ПЦР-скрининг выявил ДНК гемоспоридий только у 2СУ: 14 из 27 особей (51.9%).

У светлоголовой пеночки гемоспоридии обнаружены у 23 из 39 самцов (59.0%). Выявлены *Plasmodium* (у 16 самцов, 41.0%), *Haemoproteus* (7 самцов, 15.4%) и *Leucocytozoon* (9, 25.6%). Моноинфекции отмечены у 15 самцов (38.5%), коинфекции – у 8 (20.5%): *Plasmodium* + *Leucocytozoon* – у 5 птиц, *Haemoproteus* + *Leucocytozoon* – у 2, все три рода – у одного самца. Обнаружено 5 генетических линий *Plasmodium*, 4 линии *Haemoproteus* и 2 – *Leucocytozoon*. Наиболее распространенными были ALARV04 (у 6 особей) и AECA02 (у 8-ми); прочие линии встречены у 1-4 птиц. Микроскопия также показала наличие гемоспоридий всех трех родов. *Plasmodium* обнаружен у 10 самцов, включая 2 особей с отрицательным результатом ПЦР, *Haemoproteus* – у 2 самцов (пробы обоих были отрицательны по ПЦР), *Leucocytozoon* – у 6 из 9 ПЦР-положительных самцов. Таким образом, результаты микроскопии и ПЦР-скрининга не полностью совпадали. Паразитемия для *Plasmodium* составляла 0.005-2.22% ($n = 9$), для *Haemoproteus* 0.045-0.31% ($n = 3$), для *Leucocytozoon* 0.01-0.155% ($n = 5$). Зараженность варьировала по годам от 20% в 2019 г. до 70% в 2023 г., однако различия были статистически незначимы. Среди самцов 2СУ заражены были 13 из 20 (65.0%), среди 3СУ+ зараженными оказались 4 из 7 самцов (57.1%), различия между возрастными группами не значимы.

ДНК гемоспоридий обнаружена у 15 из 26 самцов камчатской таловки (57.7%). *Leucocytozoon* выявлены у 14 особей (53.8%), *Plasmodium* у 5 (19.2%). Коинфекции обнаружены у 4 самцов (15.4%). Обнаружены 4 линии *Plasmodium*

и 2 линии *Leucocytozoon*. Наиболее распространенной была ВТ1, выявленная у 12 самцов (46.2%). Результаты ПЦР-скрининга и микроскопии близко соответствовали друг другу, хотя и не совпадали полностью. *Leucocytozoon* обнаружен на мазках 12 из 14 ПЦР-положительных самцов, *Plasmodium* у 4 из 5. Паразитария *Plasmodium* составляла 0.015-0.085% ($n = 3$), *Leucocytozoon* 0.005-0.05% ($n = 12$). В целом интенсивность инфекции была низкой. Зараженность среди самцов 2СУ составила 61.9%, среди 3СУ+ – 40%. Достоверных различий между возрастными группами не выявлено.

Организация спонтанного пения (до трансляции). Для всех трех видов характерна дискретная манера пения: имеются отдельные песни, разделенные выраженными паузами. У толстоклювой пеночки за 5 мин самцы исполняли от 11 до 106 песен (медиана 35), длительность песни составляла 0.84-1.32 с, частота пения – 1.38-13.32 песен/мин. Индивидуальные репертуары включали 10-46 типов песен (медиана 22). У светлоголовой пеночки мы выделили два режима пения: S-пение и V-пение. S-пение представляет собой повторение единственного типа песни, а при V-пении самцы исполняют 6-18 типов песен, структура и звучание которых существенно иные, чем у S-песен. При спонтанном пении преобладало S-пение: 47 из 49 самцов использовали только этот режим. За 5 мин они исполняли 11-55 песен (медиана 38) длительностью 0.75-1.02 с, частота пения – 2.21-38.68 песен/мин. Самцы камчатской таловки за 5 мин исполняли 17-75 песен (медиана 27.5) длительностью 1.69-3.15 с, с частотой 3.34-14.39 песен/мин. Индивидуальные репертуары составляли 1-27 типов песен (медиана 1.5).

Тестирование критерия контекста. В территориальном контексте (*во время* и *после* трансляции) акустическое поведение всех трех видов менялось, при этом характер изменений был видоспецифичным. У толстоклювой пеночки сокращалась длина пауз ($\beta = -0.37 \pm 0.05$ и -0.55 ± 0.05 , $p < 0.001$) и увеличивалась частота пения ($\beta = 0.26 \pm 0.05$ и 0.48 ± 0.05 , $p < 0.001$). Только *после* трансляции (по сравнению с пением *до*) достоверно увеличивалось количество песен ($\beta = 0.27 \pm 0.07$, $p < 0.001$), их длина ($\beta = 0.03 \pm 0.01$, $p = 0.001$) и размер репертуара

($\beta = 0.11 \pm 0.04$, $p = 0.019$). Таким образом, в территориальном контексте самцы пели интенсивнее и разнообразнее.

У светлоголовой пеночки реакция выражалась преимущественно в изменении структуры вокализации. *Во время* трансляции самцы переключались с S-пения на V-пение: доля S-песен снижалась до 19%, а V-песен возрастала до 65% ($\beta = -3.29 \pm 0.39$, $p < 2e-16$ и $\beta = 2.62 \pm 0.21$, $p < 2e-16$ соответственно). *После* трансляции происходило частичное возвращение к S-пению (61%), сопровождавшееся увеличением доли позывок до 32% ($\beta = 1.69 \pm 0.22$, $p = 1.45e-14$). *Во время* и *после* трансляции самцы пели интенсивнее, чем *до* нее: увеличивались количество песен ($\beta = 0.72 \pm 0.06$, $p < 2e-16$ и $\beta = 0.98 \pm 0.06$, $p < 2e-16$ соответственно) и частота пения ($\beta = 0.33 \pm 0.10$, $p = 0.001$ и $\beta = 0.65 \pm 0.09$, $p = 2.93e-11$), сокращалась длина пауз ($\beta = -1.10 \pm 0.08$, $p < 2e-16$ и $\beta = -1.08 \pm 0.08$, $p < 2e-16$).

У камчатской таловки *во время* трансляции количество песен снижалось ($\beta = -0.22 \pm 0.09$, $p = 0.020$), а размер репертуара увеличивался *во время* ($\beta = 0.46 \pm 0.15$, $p = 0.004$), и *после* трансляции ($\beta = 0.41 \pm 0.15$, $p = 0.008$). Частота смены напева возрастала *во время* ($\beta = 0.80 \pm 0.31$, $p = 0.010$) и *после* трансляции ($\beta = 0.61 \pm 0.30$, $p = 0.042$), количество позывок также увеличивалось *во время* и *после* ($\beta = 1.12 \pm 0.35$ и 1.00 ± 0.33 , $p \leq 0.002$). Частота пения существенно не изменялась. Таким образом, в территориальном контексте самцы пели разнообразнее, а в дополнение к песням использовали также позывки.

Тестирование критерия ответа. Мы показали, что самцы толстоклювой и светлоголовой пеночек демонстрировали дифференцированную реакцию на типичное спонтанное пение и на пение, характерное для территориального контекста. У толстоклювой пеночки число перелетов было выше при воспроизведении записи с увеличенной частотой пения, по сравнению с контролем ($\beta = 0.92 \pm 0.46$, $p = 0.043$). Самцы светлоголовой пеночки активнее реагировали на трансляцию S-пения, по сравнению с V-пением (число перелетов было достоверно больше: $\beta = -0.58 \pm 0.09$, $p < 0.001$).

Тестирование критерия предсказания. Акустические характеристики пения были по-разному связаны с территориальным поведением у трех исследуемых видов. У толстоклювой пеночки интенсивность и разнообразие пения (PC1) не влияло на вероятность атаки, количество перелетов или минимальное расстояние до динамика ($p > 0.05$), но было обратно связано с задержкой ответа ($\beta = -0.31 \pm 0.08$, $p = 0.001$). PC2 (структура песен) влияния на поведенческие показатели не оказывала.

У светлоголовой пеночки увеличение общей акустической активности (PC1) сопровождалось увеличением количества перелетов ($\beta = 0.16 \pm 0.04$, $p < 0.001$) и сокращением минимального расстояния до динамика / модели ($\beta = -0.54 \pm 0.17$, $p = 0.002$). При этом разнообразие пения (PC2) не было связано ни с одним из исследованных показателей агрессивности поведения.

У камчатской таловки акустические характеристики не влияли на вероятность атаки и минимальное расстояние до динамика. Для PC1, отражавшей интенсивность и разнообразие пения, отмечена тенденция к увеличению количества перелетов ($\beta = 0.12 \pm 0.07$, $p = 0.095$). Кроме того, увеличение PC1 было связано с сокращением задержки ответа ($\beta = -0.31 \pm 0.13$, $p = 0.033$) – самцы, поющие интенсивнее и разнообразнее, быстрее реагировали на трансляцию конспецифичного пения. PC2 (структура пения) не оказывала достоверного влияния на поведенческие показатели.

Влияние зараженности гемоспоридиями на спонтанное пение. У толстоклювой пеночки не выявлено значимого влияния ни общей зараженности, ни зараженности *Plasmodium* и *Haemoproteus* на параметры спонтанного пения ($p > 0.05$). У светлоголовой пеночки общая зараженность и зараженность *Haemoproteus*, а также паразитемия не были связаны с параметрами спонтанного пения. Однако, зараженные *Leucocytozoon* самцы исполняли более длинные песни ($\beta = 0.06 \pm 0.02$, $p = 0.017$), а зараженные *Plasmodium* имели тенденцию петь с меньшими паузами между песнями ($\beta = -0.22 \pm 0.11$, $p = 0.058$). У камчатской таловки общая зараженность, зараженность *Leucocytozoon* и паразитемия не влияли на параметры спонтанного пения. Самцы, зараженные

Plasmodium, издавали меньше позывок, чем незараженные ($\beta = -2.98 \pm 1.24$, $p = 0.017$).

Влияние зараженности гемоспоридиями на поведение самцов во время и после трансляции. Во время трансляции конспецифичного пения зараженность гемоспоридиями влияла на акустические параметры поведения самцов толстоклювой пеночки. Зараженные особи исполняли больше песен ($\beta = 0.21 \pm 0.09$, $p = 0.021$), причем этот эффект был обусловлен в основном зараженностью *Plasmodium* ($\beta = 0.25 \pm 0.11$, $p = 0.024$), а влияние *Haemoproteus* было незначимым ($p = 0.120$). Длина песен не зависела ни от общей зараженности ($p = 0.724$), ни от зараженности *Plasmodium* и *Haemoproteus* отдельно ($p > 0.495$). У зараженных гемоспоридиями самцов паузы между песнями были короче ($\beta = -0.36 \pm 0.14$, $p = 0.009$). Аналогичный эффект был выявлен при анализе зараженности *Plasmodium* ($\beta = -0.44 \pm 0.17$, $p = 0.012$). Частота пения была выше у зараженных самцов ($\beta = 1.65 \pm 0.62$, $p = 0.007$), что было обусловлено в основном заражением *Plasmodium* ($\beta = 2.39 \pm 0.75$, $p = 0.001$), но не *Haemoproteus* ($p = 0.169$). Размер репертуара был больше у зараженных самцов ($\beta = 0.20 \pm 0.09$, $p = 0.032$), причем этот эффект был обусловлен в основном *Haemoproteus* ($\beta = 0.29 \pm 0.11$, $p = 0.006$), а не *Plasmodium* ($p = 0.437$). Количество перелетов, минимальное расстояние до динамика, вероятность атаки и задержка ответа не зависели от зараженности ($p > 0.05$). Акустические параметры пения после трансляции не зависели от зараженности ($p > 0.05$).

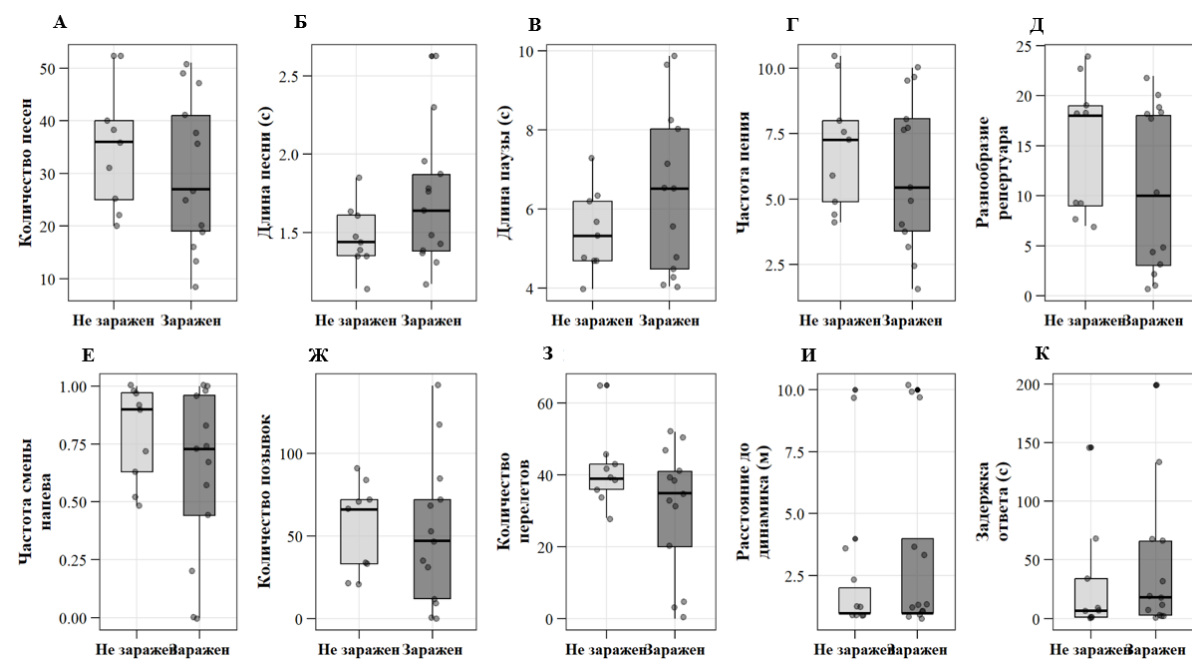


Рисунок 1. Влияние общей зараженности на параметры вокализации и поведения самцов толстоклювой пеночки во время воспроизведения им пения: (А) количество песен, (Б) длина песни, (В) длина паузы, (Г) частота пения, (Д) разнообразие репертуара, (Е) частота смены напева, (Ж) количество позывок, (З) количество перелетов, (И) расстояние до динамика, (К) задержка ответа.

У светлоголовой пеночки общая зараженность гемоспоридиями не влияла ни на один из изученных параметров пения и поведения во время трансляции ($p > 0.05$), хотя была отмечена тенденция к увеличению минимального расстояния до динамика у зараженных особей ($\beta = 0.8 \pm 0.49$, $p = 0.099$). Анализ заражения паразитами разных родов показал, что длина песен была меньше у самцов, зараженных *Haemoproteus* ($\beta = -0.29 \pm 0.14$, $p = 0.046$). Кроме того, наблюдались тенденции к большей минимальной дистанции до динамика ($p = 0.057$) и большему числу позывок ($p = 0.098$) у птиц, зараженных *Plasmodium*. Паразитемия была положительно связана с долей позывок ($\beta = 1.10 \pm 0.38$, $p = 0.004$), также отмечена тенденция к снижению частоты пения с увеличением паразитемии ($p = 0.060$). После трансляции выявлены более яркие различия между зараженными и незараженными самцами. Общая зараженность была связана с размером репертуара ($\beta = 0.73 \pm 0.27$, $p = 0.008$), который был больше у зараженных птиц. Эффект был выявлен и при анализе заражения

гемоспоридиями разных родов: *Plasmodium* ($\beta = 0.59 \pm 0.21$, $p = 0.007$), *Leucocytozoon* ($\beta = 0.45 \pm 0.21$, $p = 0.038$), для *Haemoproteus* была выявлена тенденция ($p = 0.077$). Размер репертуара был положительно связан с паразитемией ($\beta = 0.68 \pm 0.07$, $p = 0.021$). Количество V-песен было выше у зараженных *Plasmodium* самцов ($\beta = 1.16 \pm 0.47$, $p = 0.014$), а влияние общей зараженности имело характер тенденции той же направленности ($p = 0.081$). Для доли позывок отмечена тенденция к увеличению у самцов, зараженных гемоспоридиями ($p = 0.067$). Остальные параметры не зависели от зараженности ($p > 0.05$).

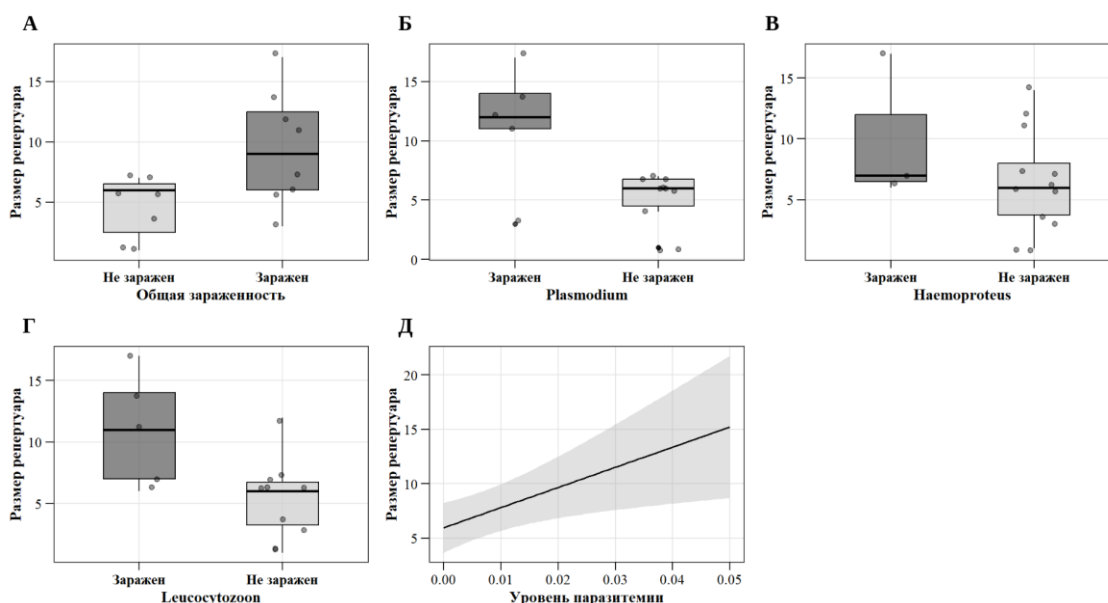


Рисунок 2. Размер репертуара самцов светлоголовой пеночки в зависимости от (А) общей зараженности, (Б-Г) зараженности паразитами разных родов и (Д) паразитемии после воспроизведения им пения.

У камчатской таловки общая зараженность влияла на длительность пауз между песнями во время трансляции: паузы были короче у зараженных самцов ($\beta = -1.10 \pm 0.36$, $p = 0.002$). Эффект был связан с заражением *Leucocytozoon* ($\beta = -1.05 \pm 0.38$, $p = 0.005$), а влияние *Plasmodium* было незначимым ($p = 0.688$). Кроме того, выявлена обратная связь между паразитемией и длительностью пауз ($\beta = -18.85 \pm 8.73$, $p = 0.031$). Также отмечена тенденция к сокращению минимального расстояния до динамика у зараженных птиц ($\beta = 0.58 \pm 0.36$, $p =$

0.108). Остальные исследованные параметры не зависели от общей зараженности, а также от зараженности *Plasmodium* и *Leucocytozoon*, и от паразитемии ($p > 0.05$). Поведение *после* трансляции не было связано ни с одним из вариантов зараженности и паразитемией ($p > 0.05$).

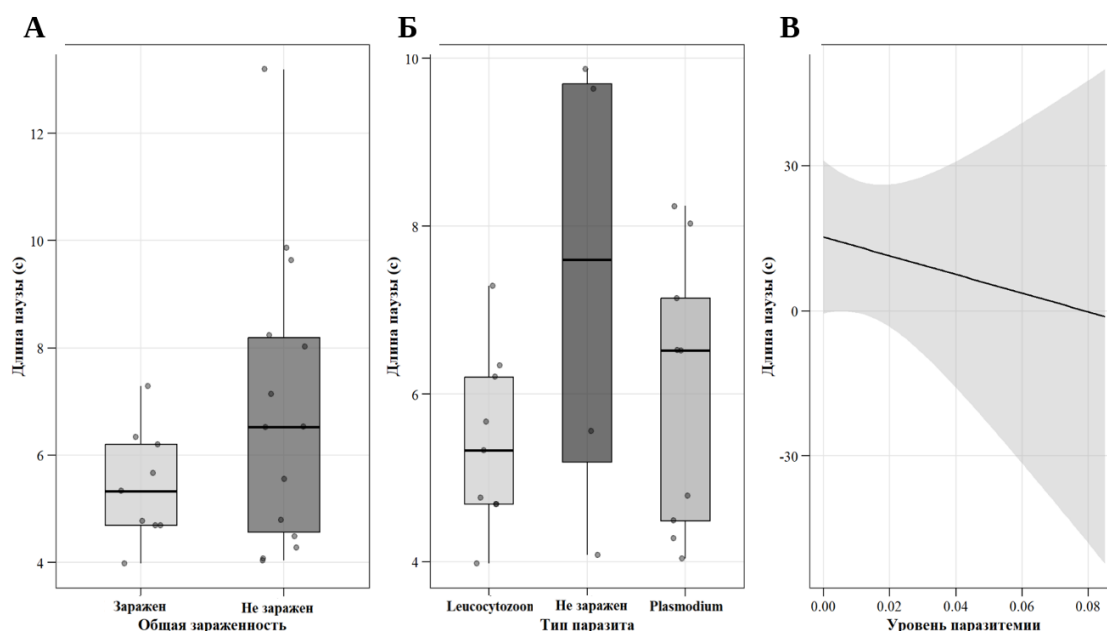


Рисунок 3. Длина пауз самцов камчатской таловки во время воспроизведения им пения в зависимости от: (А) общей зараженности, (Б) зараженности *Plasmodium* и *Haemoproteus* и (В) паразитемии.

Глава 4. Обсуждение

Зараженность гемоспоридиями. Состав гемоспоридий и зараженность существенно различались у исследованных видов пеночек, что может быть связано с особенностями хозяев, переносчиков и локальными условиями среды, т.к. все три вида пеночек обитают в разных биотопах (Ventim et al., 2012; Schumm et al., 2019; Ellis et al., 2020; Himmel et al., 2021; Šujanová et al., 2025). Различия в составе гемоспоридий, вероятно, отражают особенности распространения их переносчиков. Так, *Leucocytozoon* особенно характерен для северных регионов и связан с мошками (сем. Simuliidae), тогда как распространение *Plasmodium* и *Haemoproteus* определяется преимущественно температурой, влажностью и присутствием комаров и мокрецов (Zhang et al., 2014; Denisov et al., 2018;

Bukauskaitė et al., 2018; Van Hemert et al., 2019; Fecchio et al., 2020). Низкая паразитемия и выявленные расхождения между результатами ПЦР-скрининга и микроскопии у всех исследованных видов указывают на хроническое протекание инфекции, характерное для диких птиц на местах гнездования (Hellgren et al., 2004; Asghar et al., 2011; Valkiūnas et al., 2014; Emmenegger et al., 2023; Bielański et al., 2024). Отсутствие значимых возрастных различий согласуется с данными других исследований, согласно которым зараженность либо увеличивается с возрастом, либо не зависит от него (Marzal et al., 2016; Freeman-Gallant et al., 2017; Ágh et al., 2025; Weesner et al., 2025). Различия в составе паразитарных линий между видами пеночек, вероятно, отражают особенности локальной трансмиссии. Доминирование отдельных линий может указывать на их успешную передачу в местах размножения (Bensch et al., 2009; Tamayo-Quintero et al., 2023, 2025). В целом, полученные данные показывают, что даже близкородственные виды пеночек могут существенно различаться по структуре гемопаразитарных сообществ.

Акустическое и территориальное поведение пеночек. У трех исследованных видов пеночек выявлены различные стратегии акустического ответа на имитацию территориального вторжения. У толстоклювой пеночки реакция выражалась в основном в увеличении интенсивности пения, у светлоголовой пеночки – в увеличении интенсивности вокализации и разнообразия репертуара, а самцы камчатской таловки увеличивали интенсивность вокализации, размер репертуара и исполняли больше позывок. Все виды активно приближались к динамику, что подтверждает выраженную территориальную реакцию. Согласно критериям агрессивного сигнала Searcy и Beecher (2009), не все контекст-зависимые параметры пения можно считать агрессивными сигналами. В нашем исследовании больше всего этим критериям соответствовала интенсивность вокализации: она была связана с реакцией самца-конкурента и последующим агрессивным поведением. Напротив, изменения размера репертуара хотя и зависели от территориального контекста, не демонстрировали такой устойчивой взаимосвязи. Таким образом, интенсивность

вокализации, вероятно, является наиболее универсальным показателем агрессивной мотивации у исследованных видов пеночек, а роль особенностей репертуара различна у разных видов.

Влияние зараженности гемоспоридиями на спонтанное пение пеночек.

Хроническое заражение гемоспоридиями в целом не оказывало выраженного влияния на спонтанное пение исследованных видов пеночек. Большинство акустических параметров не зависело от заражения, а выявленные взаимосвязи были единичными и видоспецифичными. Подобная устойчивость может быть связана с хроническим характером инфекции, низкой паразитемией и развитием толерантности хозяина (Sorci, 2013; Schoenle et al., 2017; Himmel et al., 2020). Спонтанное пение оказалось относительно устойчивым к хронической инфекции, что может быть связано с его меньшей энергозатратностью по сравнению с вокализацией в территориальном контексте.

Влияние зараженности гемоспоридиями на поведение пеночек в территориальном контексте. Зараженность гемоспоридиями не была связана с непосредственными показателями территориальной агрессии: у всех трех видов пеночек не изменялось количество перелетов, задержка ответа, вероятность атаки и минимальная дистанция до динамика. Основные взаимосвязи касались вокализации, причем их характер был видоспецифичным.

У толстоклювой пеночки заражение, преимущественно *Plasmodium*, приводило к увеличению интенсивности и разнообразия пения. У светлоголовой пеночки заражение *Plasmodium* сопровождалось увеличением разнообразия репертуара. У камчатской таловки взаимосвязь выражалась главным образом в сокращении пауз между песнями при заражении *Leucocytozoon* и увеличении паразитемии. Таким образом, выявленные закономерности не указывают на общее снижение акустической активности при заражении, а, напротив, свидетельствуют об увеличении ее интенсивности. В этом отношении наши результаты отличаются от результатов большинства работ, где заражение либо не влияло на вокализацию, либо сказывалось отрицательно (Gilman et al., 2007; Lopez-Serna et al., 2021). Возможное объяснение состоит в том, что хроническая

инфекция при низкой паразитемии не снижает функциональные возможности взрослых птиц, а зараженная часть особей в популяции (которая вернулась на места гнездования после миграции) может обладать повышенной устойчивостью к паразитам (Briggs et al., 2022; Gangoso et al., 2024). Однако нельзя исключить, что особенности поведения самих птиц повышают вероятность заражения или, что обе характеристики также определяются рядом других факторов. Взаимосвязи вокализации в территориальном контексте и заражения чаще выявлялись для отдельных родов паразитов и паразитемии, чем для общей зараженности (экстенсивности инвазии). Это может быть связано с различиями в жизненных циклах и патогенности гемоспоридий (Valkiūnas, Iezhova, 2017).

В целом, наши результаты не подтверждают гипотезу о снижении территориальной активности при хронических гемоспоридиозах. Инфекция была связана преимущественно с увеличением интенсивности и разнообразия пения, а уровень непосредственной территориальной агрессии оставался относительно стабильным.

Заключение

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

Мы показали, что хронические гемоспоридиозы влияют на вокальную компоненту территориального поведения, но не на моторные реакции. При этом зараженные самцы разных видов в территориальном контексте демонстрируют более высокую акустическую активность. Она была выражена в увеличении интенсивности и разнообразия пения. У каждого вида имелась своя специфика, обусловленная, в том числе, тем, что у разных пеночек преобладали гемоспоридии разных родов. Следовательно, при анализе влияния хронических

гемоспориديозов 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 – зараженные особи способны сохранять высокую конкурентоспособность. Также 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. У трех изученных видов 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.

Благодарности

Автор выражает благодарность научному руководителю А.С. Опаеву за всестороннюю помощь при проведении исследования. 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 при проведении молекулярно-генетического анализа и микроскопии.

Список опубликованных работ по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК

1. **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.
2. Опаев А. С., **Shishkina E. M.** Song amplitude and population density in two sympatric warblers, *Phylloscopus schwarzi* and *P. fuscatus* // Bioacoustics. – 2021. – Т. 30. – №. 3. – С. 272–283.
3. Опаев А. С., Мещерягина С. Г., **Шишкина Е. М.**, Домбровская Я. В. Зараженность гемоспоридиями у камчатской таловки (*Phylloscopus examinandus*) // Зоологический журнал. – 2026. – Т.105. – № 7. – С. 96–110.

Публикации в других изданиях

1. Опаев А.С., Бабыкина М.С., Домбровская Я.В., Мещерягина С.Г., **Шишкина Е. М.** Влияние гемоспоридий на территориальное поведение воробьиных птиц // Конгресс исследователей симбиотических систем. Тезисы докладов. Москва. – 2025. – Т. 6. – С. 261.
2. Катловская И.С., Домбровская Я.В., **Шишкина Е.М.**, Опаев А.С. Всегда ли изменения в пении говорят о коммуникативной функции? Эксперименты с пеночками и овсянками. // Второй Всероссийский Орнитологический конгресс. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. – 2023. – Т. 2. – С. 110.
3. Опаев А.С., Домбровская Я.В., Катловская И.С., Мещерягина С.Г., **Шишкина Е.М.** Экспериментальное изучение индивидуальных различий в территориальном поведении азиатских видов пеночек // Второй Всероссийский Орнитологический конгресс. Тезисы докладов. Санкт-Петербург. – 2023. – Т. 2. – С. 195.