

УДК 574.32, 591.582.2

**РЕКЛАМНАЯ ВОКАЛИЗАЦИЯ САМЦОВ ЛУГОВОГО ЧЕКАНА
SAXICOLA RUBETRA L.: ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И СХОДСТВО ИНДИВИДУАЛЬНЫХ РЕПЕРТУАРОВ
В ЛОКАЛЬНОЙ ПОПУЛЯЦИИ***

Т.М. Вайтина, Д.А. Шитиков

Московский педагогический государственный университет, Москва

В статье представлены результаты исследования возрастной изменчивости индивидуальных репертуаров самцов лугового чекана *S. rubetra* на популяционном и индивидуальном уровнях. Рассмотрено сходство индивидуальных репертуаров в локальной популяции. Проанализированы записи вокализации 40 самцов, полученные на ограниченном участке (104 га) заброшенных полей в Национальном Парке «Русский Север» (Вологодская область). Всего было выделено 45 типов песен, размер индивидуального репертуара составил в среднем $23,5 \pm 7,6$ типов песен (от 9 до 34). Размер индивидуального репертуара существенно увеличивался с возрастом. Величина индекса Жаккара репертуаров варьировала от 0,5 до 0,7 и не зависела от расстояния между территориями самцов.

Ключевые слова: песня, луговой чекан, *Saxicola rubetra*, размер репертуара, сходство индивидуальных репертуаров, возрастная изменчивость репертуара.

DOI: 10.26456/vtbio48

Введение. Пение многих видов воробьиных птиц состоит из набора стереотипных (в той или иной степени) типов песен. При этом размер вокального репертуара (т.е. число разных типов песен у данной особи) обладает значительной вариабельностью (Catchpole, Slater, 2008). У одних видов в состав репертуара входит всего от одного до нескольких типов песен (Nordby et al., 2002), у других – десятки и сотни (Kiefer et al., 2009). Считается, что разнообразие индивидуального репертуара содержит в себе определенную информацию о качестве самца, например, может сигнализировать о его способности занимать хорошую территорию и заботиться о потомстве (Hesler et al., 2012).

Размер индивидуального репертуара воробьиных птиц может увеличиваться с возрастом (Garamszegi et al., 2007). При этом у одних

* Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты 13-04-00745 и 16-04-01383).

видов птиц репертуар увеличивается только в начале жизни – т.е., если говорить о половозрелых особях, в промежутке от второго календарного года жизни к третьему (Balsby, 2000a; Kiefer et al., 2009). А у других видов – изменяется в течение всей жизни (Mountjoy and Lemon, 1995).

В основе этой изменчивости лежат, вероятно, межвидовые различия в вокальном обучении. Известно, что молодым птицам для развития нормальной песни необходимо слышать пение собственного вида. Такая восприимчивость к вокализации других особей может сохраняться в течение всей жизни, либо сокращаться или вовсе угасать к возрасту 1–3 лет (Catchpole and Slater, 2008). Одно из следствий вокального обучения – явление «*song sharing*», т.е. исполнение разными самцами одинаковых («общих») типов песен (обзор см. у Kipper, Kiefer, 2010).

В мировой литературе имеется целый ряд исследований как возрастной изменчивости, так и сходств индивидуальных репертуаров (*song sharing*) у разных видов воробьиных птиц. Однако, большинство видов, в том числе объект нашего исследования, остаются неизученными в этом плане. В данной статье мы приводим результаты исследования возрастной изменчивости индивидуальных репертуаров самцов лугового чекана *S. rubetra* и оцениваем сходство репертуаров разных особей в локальной популяции.

Методика. Исследование проведено в южной части Национального парка «Русский Север» (Кирилловский р-н Вологодской области, 59°46' с.ш., 38°22' в.д.) на участке заброшенных сельскохозяйственных земель площадью 104 га. На модельной площадке в 2012–2014 и 2016 гг. проводили поиск гнезд лугового чекана. Взрослых самцов отлавливали на гнездах на 6–7 день после вылупления птенцов с помощью паутиных сетей, определяли их возраст, различая птиц второго календарного года и более старших (Jenni and Winkler, 1994), и метили индивидуальными комбинациями цветных колец.

Пение записывали только у холостых самцов в начале каждого гнездового сезона. Мы делали это в утренние часы, в сухую маловетреную погоду, используя диктофон Marantz PMD 670 и направленный конденсаторный микрофон RODE NTG-1. Птиц записывали не менее 10-15 минут с расстояния 10-50 м, добиваясь максимально чистого звучания песен в записи. Анализировали фонограммы как меченых самцов, вернувшихся в район рождения или предыдущего гнездования ($n = 16$), так и немеченых ($n = 23$), которых отлавливали позже на гнездах.

В основной анализ включены записи пения, состоящие из 40 песен и полученные от 39 самцов. Эти фонограммы использовали для

оценки влияния возраста на размер индивидуального репертуара, а также для изучения степени сходства индивидуальных репертуаров. Чтобы оценить репрезентативность выборки из 40 песен, у 20 самцов из 39 мы дополнительно анализировали более длительные последовательности, содержащие не менее 160 песен. Более тонкие возрастные изменения в размере репертуара оценивали по выборке из 6 индивидуально меченых особей, пение которых записывалось два года подряд. Размер репертуара этих самцов оценивали по фонограммам, содержащим 75 последовательных песен.

Визуализацию фонограмм осуществляли с помощью программы «Syrinx 2.5» (Burt, 2001). Размер песенного репертуара определяли как число различных типов песен, исполненных особью (Kroodsma, 1982). Под типом песни понимали акустическую конструкцию, которая имеет устойчивую структуру и регулярно повторяется в неизменном (или малоизменённом) виде несколько раз на протяжении сеанса пения; песни, которые имели одинаковые или похожие звуки, считали песнями одного типа (Панов, Опаев, 2011). Общими для двух самцов считали песни, сходные по набору звуков и порядку их размещения внутри песни (Панов и др., 1978).

Влияние возраста самца на размер его репертуара оценивали с помощью обобщённых линейных моделей со смешанными эффектами (GLMM). Размер индивидуального репертуара использовали в качестве зависимой переменной, распределённой по Пуассону, возраст был дискретным фиксированным эффектом (1 - самцы второго календарного года жизни, 2 - самцы старше второго календарного года жизни), а год и индивидуальный номер самца являлись случайными факторами. Моделирование проводили с помощью пакета lme4 (Bates et al., 2014) в среде R.2.3 (R Core Team 2015).

Для оценки степени сходства индивидуальных репертуаров применяли индекс Жаккара, который рассчитывали с помощью пакета betapart (Baselga, 2013) в среде R.2.3 (R Core Team 2015). Для оценки связи между индексом Жаккара двух данных самцов и расстоянием между их территориями применяли тест Мантеля (Mantel-test) из пакета ecodist (Goslee et al., 2013). В качестве меры расстояния между территориями использовали расстояние между гнёздами, которое рассчитывали с помощью пакета geosphere (Hijmans et al., 2014) в среде R.2.3 (R Core Team 2015).

Результаты. Чеканы обычно исполняют каждый тип песни отдельно (одиночные песни), т.е. он отделен четкой паузой от других таких же. Но иногда самцы объединяют 2–3 типа в одной песне, исполняя их последовательно и без пауз (слитно) (рис.1). Одиночные песни составили 82,3% проанализированных песен, доля сдвоенных песен была 17,45%, а строенных – 0,25%. «Слитное» исполнение разных

типов песен встречается и у восточного соловья *Luscinia luscinia* L. (Ivanitskii et al., 2016).

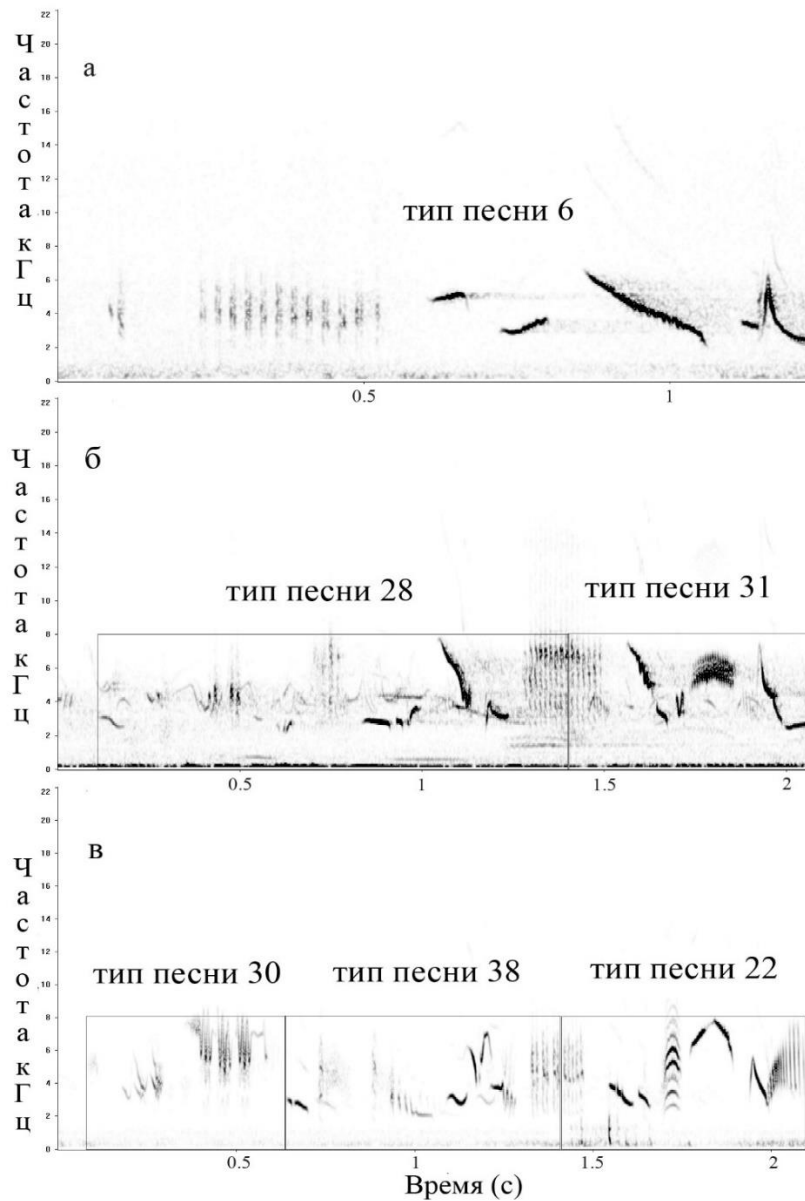


Рис.1. Спектрограммы одиночных (а), сдвоенных (б) и строенных (в) песен самцов лугового чекана. Прямоугольными фигурами обозначены типы песен в составе сдвоенных и строенных песен.

Всего в репертуаре локальной популяции лугового чекана было обнаружено 45 типов песен. Средний размер индивидуального репертуара самца составил $23,5 \pm 7,6$ типов (от 9 до 34), что сопоставимо с аналогичными данными для других представителей семейства Muscicapidae (Garamszegi et al., 2007; Sethi et al., 2014; Ivanitskii et al.,

2016). Вероятность появления нового типа песни в зависимости от количества уже проанализированных песен в фонограмме варьировала индивидуально. Так, для выявления относительно полного размера индивидуального репертуара у одних самцов было достаточно 40 песен, у других – 100, но отдельные особи продолжали добавлять новые типы песен и после 140 исполненных песен: лишь затем графики аккумуляции выходили на плато (рис.2). В целом можно заключить, что анализ 40 последовательных песен позволяет репрезентативно оценить репертуар данной особи.

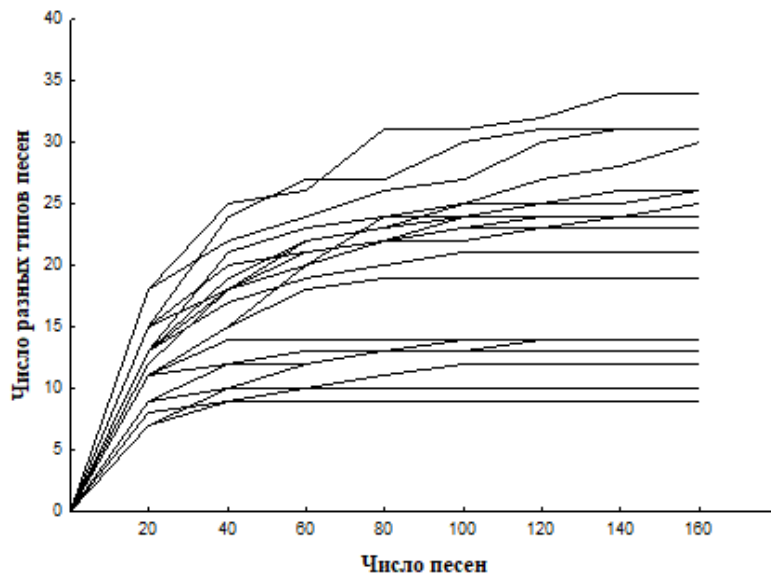


Рис. 2. Графики аккумуляции новых типов песен в зависимости от общего числа проанализированных песен 20 самцов лугового чекана

Возраст самца значимо влиял на размер его индивидуального репертуара ($\beta = 0,29 \pm 0,1$; $p < 0,05$). Самцы второго календарного года жизни (т.е. впервые размножавшиеся) имели в среднем (\pm SD) $14,0 \pm 8,5$ типов песен, в то время как самцы старше второго календарного года жизни исполняли $24,0 \pm 7,1$ типа.

Сравнение репертуаров 6 индивидуально меченых птиц в разные годы жизни показало, что максимальное увеличение репертуара (на 12–14 типов песен, $n=3$) происходило между вторым и третьим календарными годами жизни. От третьего календарного года жизни к четвертому размер репертуара самца также увеличивался, но не столь значительно – на 5–7 типов песен ($n=3$). Наряду с добавлением новых типов песен, некоторые типы «выпадали»: в возрастных промежутках от второго календарного года жизни к третьему и от третьего к четвертому «выпало», соответственно, 1–4 и 3–6 типов песен. Таким образом, луговой чекан относится к видам птиц, у которых размер

репертуара увеличивается преимущественно от второго календарного года жизни к третьему, по сравнению с более поздними возрастами (Balsby, 2000a; Garamszegi et al., 2007; Kiefer et al., 2009).

В локальной популяции большинство типов песен было исполнено почти половиной самцов. Один тип песни в среднем исполнялся 17 самцами, наиболее редкие типы—встречались в репертуаре 2 самцов, самые распространенные – у 35. Таким образом, с одной стороны, не было ни одного типа песни, который был бы общим для всех самцов. С другой – не выявлено индивидуальных типов, свойственных лишь одной особи. Среднее (\pm SE) за 4 года значение индекса Жаккара составило $0,62 \pm 0,01$. Это сопоставимо со значениями, полученными для некоторых других видов певчих воробьиных (Wegrzyn and Leniowski, 2010; Sosa-López and Mennill, 2013), но значительно выше, чем у близкородственного чёрного чекана *Saxicola caprata* L. ($0,35 \pm 0,02$; Sethi et al., 2014). Мы не обнаружили статистически значимых корреляций между индексами Жаккара индивидуальных репертуаров самцов и расстоянием между их гнездами (табл. 1, рис. 3). Отчасти это может быть связано с тем, что мы не записывали пение соседних самцов (Palmero et al., 2013; Demko et al., 2016).

Таблица 1

Индексы Жаккара индивидуальных репертуаров в локальной популяции
и их связь с расстоянием между гнездами

Год	Число записанных самцов	Средний индекс Жаккара индивидуальных репертуаров (\pm SE)	Связь между индексом сходства репертуаров и расстоянием между гнездами (тест Мантеля)
2012	5	$0,47 \pm 0,05$	$r = -0,43, p = 0,88$
2013	7	$0,53 \pm 0,04$	$r = -0,29, p = 0,73$
2014	19	$0,67 \pm 0,01$	$r = -0,03, p = 0,59$
2016	9	$0,46 \pm 0,02$	$r = -0,1, p = 0,66$

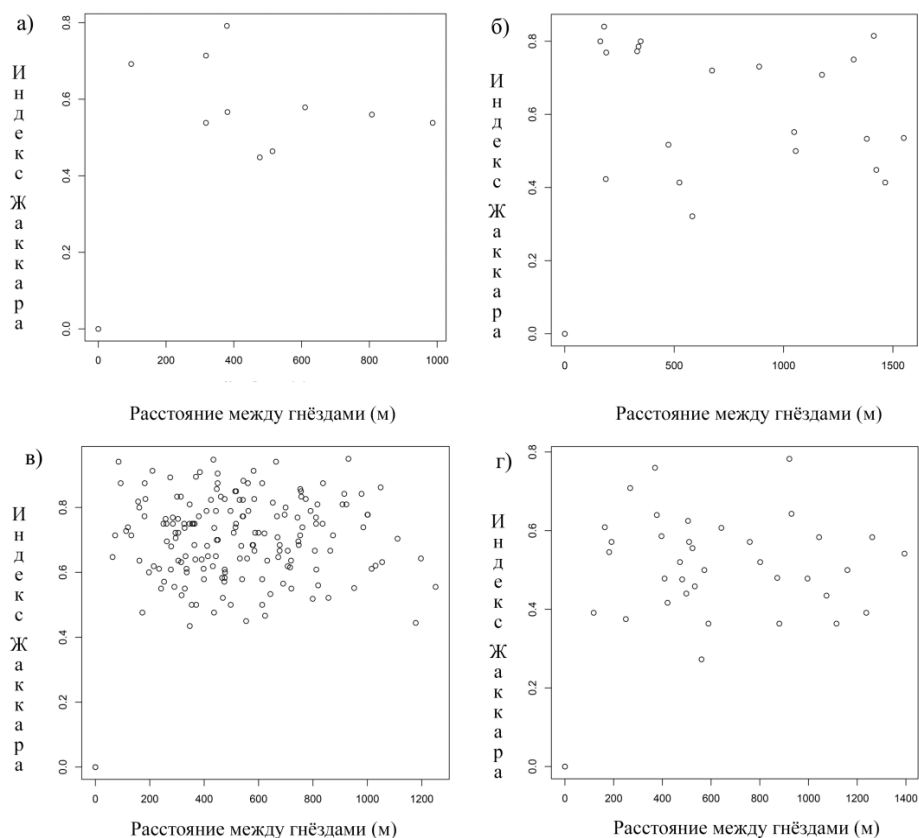


Рис. 3. Парные индексы Жаккара индивидуальных репертуаров и расстояния между гнёздами самцов лугового чекана в разные годы исследования: а) 2012 год; б) 2013 год; в) 2014 год; г) 2016 год

Обсуждение. Молодые птицы могут выучивать песни на одной из стадий своего жизненного цикла (Catchpole and Slater, 2008).

Во-первых, птенцы могут запоминать песни взрослых на местах гнездования. Однако, самцы лугового чекана прекращают петь намного раньше, чем птенцы покидают гнездо, а холостых и активно поющих особей к концу гнездового цикла очень немного (Вайтина, неопубликованные данные). Таким образом, в первые месяцы жизни чеканы едва ли могут слышать пение взрослых особей. Кроме того, большинство самцов второго календарного года жизни, прилетающих на места гнездования, родились в другом месте (Shitikov et al., 2015). Поэтому, если бы они обучались петь на местах рождения, состав песен дефинитивного репертуара существенно различался бы между разными самцами, что на наших данных не выполняется.

Во-вторых, молодые самцы могут запоминать песни на местах зимовки или во время миграционных остановок, как это выявлено у болотной камышевки *Acrocephalus palustris* (Dowsett-Lemaire, 1979). Известно, что луговые чеканы также поют на зимовках (Will Cresswell, личное сообщение). Однако, имеется обстоятельство, противоречащее преимущественному обучению молодых на зимовках. Известно, что зимующие в одном районе самцы разлетаются для гнездования по обширной территории Восточной Европы (Blackburn et al., 2017). И, вероятно, наоборот: в одном месте могут гнездиться самцы с разных зимовок. В этом случае сходство индивидуальных репертуаров должно быть небольшим, но этого как раз не наблюдается.

В-третьих, самцы могут выучить песни весной на местах гнездования, прилетев сюда на следующий год после рождения, т.е. на второй календарный год жизни (Catchpole, Slater, 2008). Мы предполагаем, что именно этот вариант характерен для лугового чекана. Молодые самцы могут выучивать песни в течение короткого периода перед установлением территории сразу после возвращения с первой в своей жизни зимовки. Это предположение хорошо объясняет высокий уровень сходства репертуаров самцов изученной популяции, наряду с отсутствием корреляции индекса сходства репертуаров с расстоянием между индивидуальными территориями.

В рассмотренное предположение хорошо укладывается также выявленная нами способность молодых чеканов запоминать новые типы песен, как минимум – на втором и третьем годах жизни. Выше мы показали, что размер репертуара самцов второго календарного года меньше, чем у более старших птиц. При этом наиболее заметное увеличение репертуара наблюдается от второго календарного года жизни к третьему.

В организации полевых работ в Вологодской области неоценимую помощь оказали сотрудники администрации национального парка «Русский Север» и лично А.Л. и Л.В. Кузнецовы. Авторы признательны А.С. Опаеву и В.В. Иваницкому за полезные комментарии и предложения по написанию статьи.

Список литературы

- Панов Е. Н., Костина Г. Н., Галиченко М. В. 1978. Организация песни у южного соловья (*Luscinia megarhynchos*) // Зоологический журнал. Т. 57. № 4. С. 569-581.
- Панов Е.Н., Опаев А.С. 2011. Акустическое поведение птиц: структура, функция, эволюция (на примере избранных семейств отряда Воробьинообразных). М.: Этология и зоопсихология. С. 1-31.

- Balsby T.J.S. 2000a. Song activity and variability in relation to male quality and female choice in Whitethroats *Sylvia communis*. *Journal of Avian Biology*. V. 31. P. 56-62.
- Baselga A. 2013. Multiple site dissimilarity quantifies compositional heterogeneity among several sites, while average pairwise dissimilarity may be misleading. *Ecography*. V. 36. P. 124-128.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S. 2014. Lme4: linear mixed-effects models using Eigen and S4 R package version 10-6.
- Blackburn E., Burgess M., Freeman B., Risely A., Izang A., Ivande S., Hewson C., Cresswell W. 2017. Low and annually variable migratory connectivity in a long-distance migrant: Whinchats *Saxicola rubetra* may show a bet-hedging strategy // *Ibis*. V. 159(4). P. 902-918.
- Burt J. 2001. Syrinx: real time spectrographic recording, analysis, and playback of sounds. [Internet], Seattle: Department of Psychology, University of Washington. Available from: <http://www.syrinxpc.com/>
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. *Bird Song*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Demko A.D., Reitsma L.R., Staicer C.A. 2016. Repertoire structure, song sharing, reproductive success, and territory tenure in a population of Canada Warblers (*Cardellina canadensis*) in central New Hampshire. *Can J Zool*. V. 94(4). P. 283-290.
- Dowsett-Lemaire F. 1979. The imitative range of the song of the marsh warbler *Acrocephalus palustris*, with special reference to imitations of African birds // *Ibis*. V. 121(4). P. 42-550.
- Garamszegi L.Z., Török J, Hegyi G., Szöllösi E., Rosivall B., Eens M. 2007. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology*. V.113(3). P. 246-256.
- Goslee S, Urban D., Goslee M. 2013. Package 'ecodist' R package version 129. <http://CRAN.R-project.org/package=ecodist>.
- Hesler N., Mundry R., Dabelsteen T. 2012. Are there age-related differences in the song repertoire size of Eurasian blackbirds? *Acta ethologica*. V. 15(2). P. 203-210.
- Hijmans R., Williams E., Vennes C. 2014. Geosphere: spherical trigonometry. R package version 1.3- 11. <http://CRAN.R-project.org/package=geosphere>.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A. 2016. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types. *Bioacoustics*. V. 26(2). P. 199-215.
- Jenni L., Winkler R. 1994. *Moult and ageing of European passerines*. London: Academic Press.
- Kiefer S., Sommer C., Scharff C., Kipper S., Mundry R. 2009. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season // *J. Avian Biol*. V. 40(2). P. 231-236.
- Kipper S., Kiefer S. 2010. Age-related changes in birds' singing styles. *Adv Study Behav*. V. 41. P. 77-118.

- Kroodsma D.* 1982. Learning and the ontogeny of sound signals in birds. *Acoust Commun Birds*. V. 2. P. 1-23.
- Mountjoy J., Lemon R.* 1995. Extended song learning in wild European starlings. *Anim Behav*. V. 49(2). P. 357-366.
- Nordby J.C., Campbell S.E., Beecher M.D.* 2002. Adult song sparrows do not alter their song repertoires. *Ethology*. V. 108(1). P. 39-50.
- Palmero A.M., Espelosin J., Laiolo P., Illera J.C.* 2013. Information theory reveals that individual birds do not alter song complexity when varying song length. *Anim Behav*. V. 87. P. 153-163.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>.
- Sethi V.K., Bhatt D., Kumar A.* 2014. Song sharing in the pied bush chat (*Saxicola caprata*) // *Belg J Zool*. V. 144(2). P. 67-76.
- Shitikov D.A., Vaytina T.M., Gagieva V.A., Fedchuk D.V.* 2015. Breeding success affects site fidelity in a Whinchat *Saxicola rubetra* population in abandoned fields // *Bird Study*. V. 62(1). P. 96-105.
- Sosa-López J.R., Mennill D.J.* 2013. Vocal behaviour of the island-endemic Cozumel Wren (*Troglodytes aedon beani*): Song structure, repertoires, and song sharing. *J Ornithol*. V. 155(2). P. 337-346.
- Wegrzyn E., Leniowski K.* 2010. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus* // *J Ornithol*. V. 151(2). P. 255-267.

ADVERTISING SONG TYPE VOCALISATION IN WHINCHAT *SAXICOLA RUBETRA* L.: AGE-RELATED CHANGES AND SONG TYPE SHARING IN LOCAL POPULATION

T.M. Vaytina, D.A. Shitikov

Moscow Pedagogical State University, Moscow

Here we provide the results of a study of the age-related variability of individual repertoires in Whinchat *S. rubetra* at the population and individual levels. To infer the Whinchat song learning strategy, we described and cataloged song-type repertoire, revealed age differences and examined song sharing strategies among males. We recorded song vocalizations of 40 males in a limited (104 ha) study plot for four years. Whinchats produce short and discrete songs with clear intersong pauses. Total 45 song types were allocated, the individual repertoire size averaged $23,5 \pm 7,6$ song types (range 9–34 song types). The males' age significantly influenced the song-type repertoire size. The second calendar year (first breeding) males had a smaller repertoire size than the older males. The majority of song types were shared by less than half of males. The Jaccard similarity indexes varied from 0.5 to 0.7. We could not find a relationship between males' song sharing and geographic distances between their nests.

Keywords: *bird song, Whinchat, Saxicola rubetra, repertoire size, song-type sharing, age-related song changes.*

Об авторах:

ВАЙТИНА Татьяна Михайловна – аспирант института биологии и химии кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 3, e-mail: vaitinatm@gmail.com.

ШИТИКОВ Дмитрий Александрович – кандидат биологических наук, доцент, преподаватель института биологии и химии кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВО «Московский педагогический государственный университет», 129164, Москва, ул. Кибальчича, д. 6, корп. 3, e-mail: dash.mpgu@gmail.com.

Вайтина Т.М. Рекламная вокализация самцов лугового чекана *Saxicola rubetra* L.: возрастная изменчивость и сходство индивидуальных репертуаров в локальной популяции / Т.М. Вайтина, Д.А. Шитиков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 43-53.