

УДК 591.582.2:598.842.3

РАЗЛИЧИЯ В ОРГАНИЗАЦИИ ПЕСЕННЫХ РЕПЕРТУАРОВ ДВУХ ВИДОВ ПЕНОЧЕК (PHYLLOSCOPIDAE): БОЛЬШЕКЛЮВОЙ (*PHYLLOSCOPUS MAGNIROSTRIS*) И ПЕНОЧКИ РИКЕТТА (*PHYLLOSCOPUS RICKETTI*)

© 2016 г. Ю. А. Колесникова, А. С. Опаев

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Москва 119071, Россия*

e-mail: j.kolesnikova@list.ru; aleksei.opaev@gmail.com

Поступила в редакцию 24.08.2015 г.

В пении самцов многих видов воробьиных птиц выделяются отдельные типы песен, которые составляют их репертуар. Мы сравнили репертуары и организацию пения у двух видов китайских пеночек – большеклювой и пеночки Рикетта. Оба вида обладают простыми песнями сходного “архетипа” и небольшими индивидуальными репертуарами (6–7 типов песен у первого вида и 7–9 у второго). Мы измерили частотно-временные параметры входящих в песню звуков (5 звуков в каждой песне), а затем по этим данным рассчитали дистанции Евклида между всеми типами песен данного самца и данного вида. Песни каждого самца большеклювой пеночки почти в два раза более сходны между собой (по значениям дистанций Евклида), чем у пеночки Рикетта. Кроме того, большеклювые пеночки чаще меняют напев – переходят к исполнению песни другого типа при пении. Эти два параметра (средняя дистанция Евклида между всеми песнями данного самца и частота смены напева) отрицательно коррелируют. Известно, что самцы некоторых видов птиц активнее реагируют на смену различных типов песен, чем на смену более сходных вариантов песен (типы у некоторых видов распадаются на варианты). Поэтому мы предположили, что большеклювые пеночки, чтобы восполнить недостаток “кодирования” из-за большого сходства песен разных типов, “вынуждены” чаще менять напев.

Ключевые слова: песня, репертуар, частота смены напева, пеночки

DOI: 10.7868/S0044513416080080

В пении многих видов воробьиных птиц можно выделить отдельные типы песен, отличающиеся друг от друга по набору звуков. Типы песен могут быть изменчивы внутри себя, что дает возможность выделять варианты песен внутри одного типа (Catchpole, Slater, 2008). При этом границы между названными категориями могут быть условными (Podos et al., 1992). При пении самцы тем или иным образом чередуют разные типы/варианты песен из своего репертуара. За каждой песней данного типа/варианта может следовать точно такой же либо другой тип/вариант. Это свойство в данной последовательности песен обычно характеризуют таким параметром, как частота смены (или обновления) напева (song type/variant switching rate) – отношение числа переходов между песнями разных типов/вариантов к числу всех переходов между песнями. Известно, что частота смены напева может изменяться (увеличиваться или уменьшаться) в зависимости от ситуации, например во время территориальных конфликтов (Falls, d’Agincourt, 1982; Kramer et al.,

1985; Molles, 2006; Riebel, Slater, 2000; Searcy et al., 2006) или при ухаживании за самкой (Langmore, 1997; Searcy, Yasukawa, 1990). Таким образом, это свойство играет важную роль в жизни многих воробьиных птиц, отражая мотивацию самца в данный момент. Экспериментально показано, что увеличение частоты смены типов песен вызывает более выраженный ответ, чем увеличение частоты смены вариантов (Searcy et al., 1995), что, в общем, неудивительно. Действительно, интуитивно кажется логичным, что реакция других особей будет зависеть от того, насколько схожи (варианты) или различны (типы) последовательные песни.

Интегральной оценкой пения воробьиных птиц обычно считают размер репертуара (Gárgamszegi et al., 2005). В то же время, ясно, что даже при одинаковом размере репертуара изменчивость составляющих его типов песен может быть различна. Например, самцы одного вида могут обладать десятком очень сходными между собой типами песен, а самцы другого вида – тоже десятком, но очень разными. Пока малопонятно, как

это сказывается (и сказывается ли вообще) на коммуникативной функции песни.

Мы предположили, что при прочих равных условиях у близких видов птиц частота смены напева будет тем выше, чем более сходны между собой песни в репертуаре данного самца. Иными словами, один и тот же уровень мотивации (например, уровень поющего в одиночестве самца) у них будет определяться разной частотой смены напева, зависящей от степени сходства песен разных типов. По-другому это можно представить так: уровень различий между типами песен у самцов одного вида будет соответствовать уровню различий между вариантами песен у другого. А частота смены вариантов, как уже говорилось выше, вызывает менее выраженную реакцию, и потому для “демонстрации” некоего определенного уровня мотивации “варианты” нужно менять по ходу пения чаще, чем “типы” песен.

Проверить это предположение методически не очень просто. Дело в том, что структура песен даже близких видов может быть очень различна. А в этом случае сложно корректно сравнивать изменчивость, как внутривидовую, так и в пределах репертуара одного самца, у двух или более видов. Для этого сравниваемые виды должны иметь по возможности “простую” песню, структура которой (“архетип”) сходна у обоих видов и мало изменчива внутри вида. Кроме того, размер их репертуаров должен быть схож. Наконец, эти виды должны быть родственны — для минимизации влияния неучтенных факторов.

Этому условию удовлетворяют два вида пеночек из рода *Phylloscopus* — большеклювая (*Ph. magnirostris*) и пеночка Рикетта (*Ph. ricketti*). Структура песен обоих видов сходна и проста (см. ниже). Первый вид распространен в Гималаях и прилегающих Сино-Тибетских горах центрального Китая. Второй — эндемик Китая, населяющий его юго-западную часть. Многие авторы отмечают простоту песен обоих видов, пение которых, к тому же, мало изменчиво на всем протяжении их ареалов (обзор см.: Martens, 2010). Однако приводимые описания носят качественный характер: подробное количественное описание пения этих видов до сих пор проведено не было.

Задачу настоящей работы мы видели в том, чтобы оценить уровень изменчивости песен, внутривидовой и в пределах репертуара данной особи, у названных видов пеночек и сопоставить полученные данные с некоторыми особенностями организации их песенных циклов (последовательностей из многих песен).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в заповеднике Хупиньшань (Hupingshan Nature reserve), расположенном на

севере провинции Хунань (Китай). Запись пения пеночек проводили параллельно с другими работами 7–14 июня 2012 г. и 21 апреля–24 июня 2014 г.

Пеночки Рикетта в заповеднике встречаются на высотах около 500–1000 м над ур. м. Растительность в местах их обитания представлена высокоствольным вторичным листовым лесом. Высота деревьев, возможно, важна для этого вида: по нашим наблюдениям, самцы при пении предпочитают размещаться среди листьев верхних частей крон, редко ниже чем на высоте 15 м над землей. Мы записывали голос этого вида по поросшим лесом склонам (нередко довольно крутым) долины горной реки на высоте 500–750 м над ур. м. Данное место (30°00.805' с.ш., 110°33.566' в.д.), расположенное в северо-западной части заповедника, не имеет принятого английского названия: его китайское название сотрудники заповедника транскрибировали на английский язык как “Shinianzigou”. Пеночек записывали в конце апреля 2014 г. вдоль трансекты длиной около 1 км.

Большеклювые пеночки в заповеднике Хупиньшань держатся выше. Наиболее часто они встречаются на высотах 1500–1800 м над ур. м. и, таким образом, с пеночками Рикетта на гнездовании не пересекаются. Чаще всего пеночек можно услышать по опушкам лесов, примыкающих к полянам. Такие поляны — это обычно искусственно расчищенные участки, где располагаются фермы и поля местных жителей. Эта особенность большеклювой пеночки обуславливает ее тяготение в заповеднике к измененному человеком ландшафту. Мы записывали этот вид в ближайших окрестностях стационаров Hupingshan station (1550 м над ур. м., 30°06.899' с.ш., 110°47.297' в.д.; июнь 2012 г.) и Dingping station (1850 м над ур. м., 30°02.958' с.ш., 110° 31.378' в.д.; май–июнь 2014 г.). Расстояние между ними по прямой 26 км.

Изучены фонограммы 5 самцов каждого вида, их суммарная длительность составила 35 мин для большеклювой пеночки и 46 мин для пеночки Рикетта. Всего проанализировано 406 песен первого вида и 410 — второго. Фонограммы визуализировали на компьютере при помощи программы Syrinx. При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье, равную 256 точкам.

Совокупность песен каждого самца (обоих видов) четко распадается на несколько типов. Каждый тип неизменчив внутри себя (все песни данного типа идентичны). Но типы песен разных самцов могут быть очень схожи, хотя небольшие различия все же имеются. Однако в нашем анализе мы называем их относящимися к разным типам. Мы использовали такое понимание типа песни потому, что перед нами не стояла задача классификации песен каждого вида на какие-то

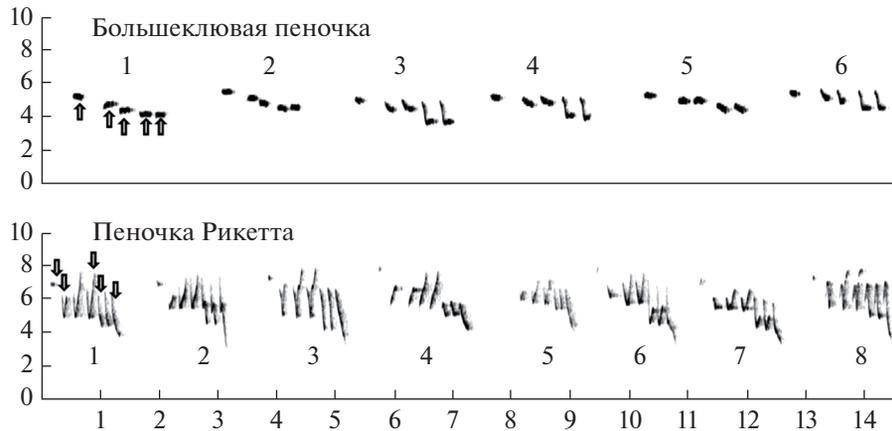


Рис. 1. Каталоги песен самца 1 большеклювой пеночки и самца 1 пеночки Рикетта. Каждый тип песни обозначен номером. Для песни 1 каждого вида стрелками обозначены измеряемые звуки.

более крупные группы (в этом случае можно бы сказать, например, что сходные песни разных самцов – это варианты одного типа и т.п.). Всего для каждого вида изучено по 30 типов песен.

Мы измеряли частотно-временные параметры входящих в песню звуков (см. ниже) для каждой песни, но не более 10 песен для данного типа (разброс для каждого вида – от 1 до 10 песен данного типа, медиана для большеклювой пеночки 5, а для пеночки Рикетта 9). Всего частотно-временные параметры звуков измерены для 179 песен первого вида и 238 песен второго. Для каждой песни измеряли ее длительность и отмечали общее число звуков и число типов звуков. Перед началом работы по измерению отдельных звуков был выявлен “архетип” (см. Результаты) структуры всех песен данного вида. Это было сделано для того, чтобы в песнях разных типов измерять “гомологичные” звуки. Для каждой песни (обоих видов) мы измеряли по 5 звуков, отражающих основные структурные “блоки” в песне (рис. 1). Для каждого звука измеряли: (1) длительность, (2) максимальную частоту, (3) минимальную частоту, (4) частоту начала звука, (5) частоту завершения звука и (6) глубину частотной модуляции.

Изученные выборки не всегда (хотя и часто) имели нормальное распределение (критерий Колмогорова-Смирнова, $p > 0.05$: см. табл. 1 и 2). Поэтому в основном мы использовали непараметрическую статистику. Исключение – дискриминантный анализ (параметрический метод). Дискриминантный анализ мы проводили для того, чтобы проверить, имеются ли четкие различия в частотно-временных параметрах песен разных типов разных особей (которые, в отличие от типов песен одного самца, могут казаться идентичными). Мы решились на это потому, что при значительном размере выборки (n) близкое к нормальному распределение можно считать нормальным.

Для дискриминантного анализа брали только те типы, для которых измерено не менее 5 песен (для каждого вида отдельно). Для начала мы проводили анализ главных компонент (РСА) для всей этой выборки песен. Для дальнейшего анализа мы использовали факторы, значение *eugin-values* для которых больше 1 (в противном случае факторы имеют меньшую объяснительную силу, чем исходные параметры). Дискриминантный анализ проводили, используя значения этих факторов в качестве переменных. Также определяли процент правильных причислений, сопоставляя результаты статистической классификации с априорной (т.е. на типы) по рассчитанным расстояниям Махаланобиса. Этот анализ показал, что изученные частотно-временные параметры входящих в песню звуков позволяют уверенно разделять разные типы песен разных особей.

Поэтому на следующем этапе мы брали усредненные значения параметров для каждого типа песни (если песня данного типа была всего одна, использовали результаты ее измерения). По этим данным мы (1) рассчитали дистанции Евклида между всеми типами песен данного самца/вида и (2) исключительно в иллюстративных целях строили дендрограмму, используя метод невзвешенного попарного среднего (UPGMA).

Для оценки размера репертуара и изучения организации песенного цикла использовали данные только по четырем самцам большеклювой пеночки и трем самцам пеночки Рикетта. Это наиболее продолжительные фонограммы. Мы составили транскрипцию песенных циклов этих особей, отражающую последовательность песен разных типов (каждый тип был обозначен номером). Для характеристики организации песенных циклов пеночек мы использовали три показателя: индекс стереотипности (S), относительную эн-

Таблица 1. Частотно-временные параметры звуков, входящих в состав песен большеклювой пеночки, и временные параметры песен

Параметр	Нормальность	Среднее \pm станд. откл.	Коэффициент вариации
Длит. общ.	—	1.67 \pm 0.43	8.24
Число звуков	—	5	0
Число типов звуков	—	5	0
Длит. 4	+	244 \pm 34	46.26
Част. мин. 4	—	5.07 \pm 0.24	4.47
Част. макс. 4	—	5.37 \pm 0.23	4.26
Част. мод. 4	+	0.34 \pm 0.07	24.46
Част. нач. 4	—	5.25 \pm 0.20	3.88
Част. кон. 4	+	5.24 \pm 0.24	3.93
Длит. 2	+	234 \pm 38	46.40
Част. мин. 2	—	4.66 \pm 0.26	5.48
Част. макс. 2	+	5.06 \pm 0.34	6.67
Част. мод. 2	—	0.47 \pm 0.46	35.43
Част. нач. 2	—	4.92 \pm 0.34	6.84
Част. кон. 2	—	4.84 \pm 0.25	5.28
Длит. 3	+	243 \pm 32	43.02
Част. мин. 3	—	4.58 \pm 0.25	5.53
Част. макс. 3	+	5.03 \pm 0.38	7.67
Част. мод. 3	—	0.50 \pm 0.25	49.30
Част. нач. 3	+	4.94 \pm 0.34	6.86
Част. кон. 3	—	4.73 \pm 0.27	5.70
Длит. 4	+	253 \pm 24	9.28
Част. мин. 4	+	4.04 \pm 0.27	6.74
Част. макс. 4	+	4.79 \pm 0.44	9.24
Част. мод. 4	—	0.79 \pm 0.39	49.45
Част. нач. 4	—	4.68 \pm 0.40	8.65
Част. кон. 4	+	4.20 \pm 0.25	5.99
Длит. 5	+	235 \pm 29	42.26
Част. мин. 5	+	4.04 \pm 0.30	7.42
Част. макс. 5	+	4.76 \pm 0.47	9.86
Част. мод. 5	—	0.76 \pm 0.40	52.32
Част. нач. 5	—	4.65 \pm 0.43	9.30
Част. кон. 5	+	4.20 \pm 0.29	6.97

Примечания. Длит. общ. — длительность основной части песни; Длит. — длительность звука; Част. макс. — максимальная основная частота звука; Част. мин. — минимальная основная частота звука; Част. мод. — частотная модуляция (разность максимальной и минимальной частот); Част. нач. — частота начала звука; Част. кон. — частота конца звука. Арабскими цифрами обозначены порядковые номера звуков в песне: например, Част. макс. 2 — максимальная частота 2-го звука и т.п. Значения временных параметров приведены в миллисекундах с точностью до 1 мс (исключение: общая длительность песни, данная в секундах), частотных параметров — в килогерцах с точностью до 0.01 кГц. Для каждого параметра указано, соответствует распределение его значений нормальному (+) или нет (—), критерий Колмогорова—Смирнова.

Таблица 2. Частотно-временные параметры звуков, входящих в состав песен пеночки Рикетта, и временные параметры песен

Параметр	Нормальность	Среднее \pm станд. откл.	Коэффициент вариации
Длит. общ.	+	1.64 \pm 0.18	11.24
Число звуков	–	8.12 \pm 0.47	5.94
Число типов звуков	–	5.1 \pm 0.4	7.52
Длит. 4	–	645 \pm 31	47.29
Част. мин. 4	–	6.65 \pm 0.55	8.33
Част. макс. 4	+	7.15 \pm 0.37	5.12
Част. мод. 4	–	0.50 \pm 0.41	81.32
Част. нач. 4	–	6.72 \pm 0.64	9.48
Част. кон. 4	+	7.08 \pm 0.44	6.18
Длит. 2	–	142 \pm 39	27.41
Част. мин. 2	–	5.19 \pm 0.54	10.49
Част. макс. 2	–	6.56 \pm 0.41	6.24
Част. мод. 2	+	1.37 \pm 0.54	39.45
Част. нач. 2	–	6.08 \pm 0.67	11.00
Част. кон. 2	+	6.20 \pm 0.47	7.65
Длит. 3	–	179 \pm 35	19.68
Част. мин. 3	+	5.03 \pm 0.39	7.66
Част. макс. 3	–	7.26 \pm 0.46	6.36
Част. мод. 3	+	2.23 \pm 0.63	28.05
Част. нач. 3	–	6.04 \pm 0.71	11.88
Част. кон. 3	–	7.18 \pm 0.54	7.59
Длит. 4	–	131 \pm 26	19.49
Част. мин. 4	+	4.45 \pm 0.41	9.13
Част. макс. 4	–	6.37 \pm 0.56	8.87
Част. мод. 4	–	1.92 \pm 0.65	33.74
Част. нач. 4	–	6.19 \pm 0.74	11.97
Част. кон. 4	+	4.81 \pm 0.56	11.55
Длит. 5	+	168 \pm 34	19.24
Част. мин. 5	+	3.50 \pm 0.51	14.45
Част. макс. 5	–	6.26 \pm 0.55	8.82
Част. мод. 5	–	2.77 \pm 0.81	29.16
Част. нач. 5	–	6.09 \pm 0.74	12.25
Част. кон. 5	–	3.59 \pm 0.64	17.88

Примечания. Длит. общ. – длительность основной части песни; Длит. – длительность звука; Част. макс. – максимальная основная частота звука; Част. мин. – минимальная основная частота звука; Част. мод. – частотная модуляция (разность максимальной и минимальной частот); Част. нач. – частота начала звука; Част. кон. – частота конца звука. Арабскими цифрами обозначены порядковые номера звуков в песне: например, Част. макс. 2 – максимальная частота 2-го звука и т.п. Значения временных параметров приведены в миллисекундах с точностью до 1 мс (исключение: общая длительность песни, данная в секундах), частотных параметров – в килогерцах с точностью до 0.01 кГц. Для каждого параметра указано, соответствует распределение его значений нормальному (+) или нет (–), критерий Колмогорова–Смирнова.

тропию первого порядка (RE_1) и частоту смены напева.

Индекс стереотипности $S = S_{LIN} + S_{CONS}/2$ (Scharff, Nottebohm, 1991; Okanoва, 2013). Здесь S_{LIN} (индекс линейности) = размер репертуара/количество типов переходов между песнями разных типов, S_{CONS} (индекс постоянства) = $= \sum$ наиболее частые переходы (для каждого типа песни)/ \sum все переходы.

Относительная энтропия первого порядка $RE_1 = E_1/E_0$ (Briefer et al., 2010). Для расчета E_1 (энтропия первого порядка) и E_0 (энтропия нулевого порядка) использовали формулу Шеннона:

$$E_0 = -\sum \frac{1}{K} \lg_2 \left(\frac{1}{K} \right),$$

где K – размер репертуара;

$$E_1 = -\sum P_i \lg_2 P_i,$$

где P_i – наблюдаемая вероятность каждого типа переходов между песнями.

Таким образом, E_0 описывает гипотетическую последовательность, где все переходы равновероятны, и зависит только от размера репертуара. E_1 описывает наблюдаемые переходы. А отношение этих двух параметров (RE_1) можно использовать как показатель “свободы выбора” самцом каждой следующей песни. Например, если $RE_1 = 0.70$, можно считать, что самец имеет 70% “свободы” при выборе следующей песни (Briefer et al., 2010). Или, по-другому, – последовательность песен на 70% случайна.

Частоту смены напева рассчитывали как отношение числа переходов к песне другого типа к числу всех переходов.

Статистическую обработку проводили в программе Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные особенности песен и размер репертуара

Для обоих видов пеночек характерна четко очерченная дискретная манера пения. Средняя длительность песен разных самцов составила 1.53–1.67 с у большеклювой пеночки и 1.49–1.78 с у пеночки Рикетта. А соответствующие показатели для пауз (с) между песнями: 3.95–6.79 и 3.51–9.34.

Пение большеклювой пеночки на слух выглядит очень стереотипным. Это отмечали многие исследователи, указывая также, что эта птица фактически одинаково поет на всем протяжении своего ареала – от Гималаев до центрального Китая (см.: Martens, 2010). Такая консервативность пения этой пеночки обязана тому, что основные структурные особенности песен (“архетип”)

очень сходны – это касается как разных типов песен одного самца, так и песен разных особей. Иными словами, выделяемые у этого вида типы песен, хотя и строго стереотипны и ограничены от прочих типов того же самца, тем не менее очень сходны. Песня большеклювой пеночки (рис. 1) – это последовательность из 5 тоновых звуков с незначительной частотной модуляцией или вообще без таковой. Только в одном типе из 30 изученных было 4 звука. Первый звук – одиночный, в песне он наиболее высокочастотный. Далее следуют две пары (второй-третий и четвертый-пятый, по счету, звуки) сходных звуков. Звучки каждой пары на первый взгляд очень похожи, но, тем не менее, четко различаются по частотным параметрам. Характерно прогрессивное снижение основной частоты звуков в песне. Именно, звуки первой “пары” (второй и третий) всегда имеют более низкую частоту, чем первый звук. А частота звуков второй “пары” (четвертый и пятый) ниже, чем у первой. Мы изменяли все 5 входящих в песню звуков (рис. 1). В единственной песне, где наблюдалось только 4 звука, отсутствовал первый звук – песня представляла собой последовательность из двух “пар” звуков. Таким образом, данная песня представляла собой урезанную версию нормальной, из пяти звуков.

Структура песен пеночки Рикетта также имеет некий “архетип”. Но здесь разнообразие несколько больше. В песнях этого вида присутствуют 7–9 звуков, относящихся к 4–5 различным типам. Песня практически всегда начинается высоким и очень коротким звуком (“вступление”). Далее идут 2–3 звука одного типа (или двух схожих), затем 2–3 – другого (-их). По особенностям частотной модуляции эти звуки разнообразны. Модуляция может быть восходящей, нисходящей либо может иметь V-образную огибающую. Однако завершается песня всегда нисходящим звуком (“заключение”). При анализе отдельных звуков мы измеряли следующие пять из них: вступление, следующий за вступлением звук, два “средних” звука (это те последовательные звуки в середине песни, которые наиболее различны по своим частотно-временным параметрам), и заключение (рис. 1).

Таким образом, варибельность числа звуков и особенностей их частотной модуляции в песнях пеночки Рикетта выглядит несколько большей по сравнению с песнями большеклювой пеночки.

Размер репертуара (число типов песен у одного самца) схож у двух интересующих нас видов. Индивидуальный репертуар пеночки Рикетта несколько шире, чем у большеклювой пеночки, и включает 8–9 типов песен ($n = 3$). Репертуар

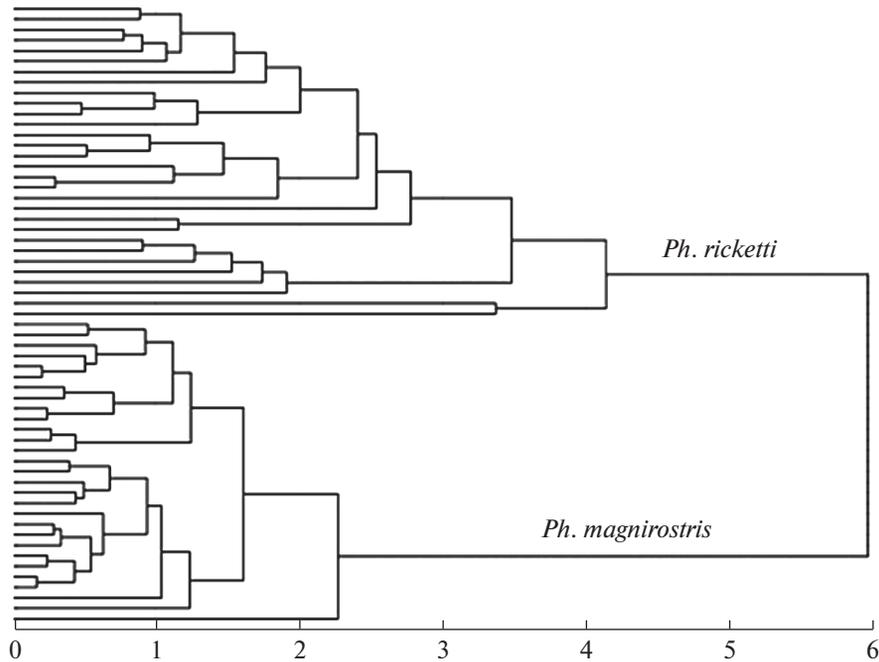


Рис. 2. Дендрограмма сходств/различий разных типов песен двух видов пеночек.

большеклювой пеночки включает 6–7 типов песен ($n = 4$).

Размах внутривидовой и внутриндивидуальной изменчивости структуры песен

В первую очередь нам необходимо было выяснить, различаются ли статистически даже очень сходные (на слух и спектрограмме) песни разных особей. Это было необходимо, в частности, для того, чтобы использовать их в последующем кластерном анализе как независимые переменные.

В анализе главных компонент участвовали 25 типов песен большеклювой пеночки из выявленных 30 типов песен. Для анализа использовались все изученные параметры, за исключением числа звуков в песне и числа типов звуков (эти параметры в данном случае были всюду одинаковы). Анализ позволил выявить 4 фактора (eigenvalue 13.72, 4.48, 2.9 и 1.07). По результатам дискриминантного анализа данных факторов оказалось, что все типы статистически четко различимы: правильное причисление 81.7%, (лямбда Уилкса 0.00002, $n = 164$). Расчет коэффициентов вариации показал, что их наибольшие значения характерны для частотных диапазонов всех пяти звуков. Таким образом, частотные параметры звуков в целом более значимы для различения песен разных типов по сравнению с временными параметрами (табл. 1).

Анализ главных компонент типов песен ($n = 27$ типов) пеночки Рикетта выявил 7 значимых факторов (eigenvalue 6.79, 5.15, 3.35, 2.58, 2.20, 1.67 и 1.34). Последующий дискриминантный анализ показал 95.5% правильного причисления (лямбда Уилкса $\ll 0.0001$, $n = 224$). Средние значения всех изученных параметров и соответствующие коэффициенты вариации приведены в табл. 2.

Таким образом, даже очень сходные на первый взгляд песни разных самцов статистически четко различаются. Это позволяет нам использовать песни разных типов как независимые переменные при расчете дистанций Евклида. Сравнение дистанций Евклида между всеми изученными типами песен всех самцов показало, что у пеночки Рикетта значение этого параметра почти в два раза превышает таковое у большеклювой пеночки. Для первого вида средняя дистанция Евклида составила 3.32 ± 1.16 ($n = 410$), а для второго вида — 1.64 ± 0.67 ($n = 406$), различия достоверны по критерию Стьюдента, $p \ll 0.01$). Таким образом, внутривидовая изменчивость песен пеночки Рикетта почти в два раза больше, чем у другого вида. Иллюстрацией может служить дендрограмма (рис. 2). Таким образом, количественный анализ подтвердил “визуальное” впечатление, высказанное в предыдущем разделе, а также конкретизировал его численно.

Далее, необходимо выяснить, являются ли выявленные различия следствием внутри- или межиндивидуальной изменчивости. В последнем

Таблица 3. Сравнение дистанций Евклида между всеми песнями данного вида и песнями каждого из изученных самцов для большеклювой пеночки и пеночки Рикетта

Вид	Среднее ₁	Среднее ₂	<i>p</i>	<i>n</i> ₁	<i>n</i> ₂
mag vs mag 1	1.64	2.32	<0.001	406	15
mag vs mag 2	—	2.18	<0.001	—	21
mag vs mag 3	—	2.24	0.006	—	10
mag vs mag 4	—	1.54	0.560	—	15
mag vs mag 5	—	1.87	0.279	—	10
ric vs ric 1	3.32	3.83	0.037	410	28
ric vs ric 2	—	3.58	0.239	—	36
ric vs ric 3	—	4.84	0.004	—	6
ric vs ric 5	—	3.35	0.912	—	28

Примечания. Среднее₁ – средняя дистанция Евклида между всеми песнями данного вида; Среднее₂ – средняя дистанция Евклида между всеми песнями данного самца; *n*₁ – размер выборки песен данного вида; *n*₂ – размер выборки песен данного самца; mag – все песни большеклювой пеночки; rik – все песни пеночки Рикетта; mag 1, mag 2 – самец 1, самец 2 и т.д. Критерий Манна–Уитни с учетом поправки Бонферрони.

случае большая изменчивость песен пеночки Рикетта могла бы быть обусловлена тем, что, например, типы песни одного самца “концентрируются” в нижней части дендрограммы, а типы песен другого самца – в верхней. Это привело бы к увеличению популяционной изменчивости.

Для решения этой задачи мы сравнили (отдельно для каждого вида) Евклидовы расстояния между песнями данного самца и вообще всеми песнями данного вида. Во всех случаях оказалось,

что первые расстояния не меньше (обычно больше) расстояний для всей выборки (табл. 3). На основании этого можно предположить, что репертуар каждого отдельного самца содержит в себе основные структурные классы песен всей популяции.

Можно было бы также предположить, что дистанции Евклида между песнями данного самца зависят от размера его репертуара. Однако в нашем случае такая связь отсутствует (корреляция Спирмена, *p* > 0.05).

Организация песенных циклов и размах внутривидовой изменчивости песен

Для характеристики организации песенных циклов пеночек мы использовали три показателя (табл. 4). В этом анализе участвовало 4 самца большеклювой пеночки и три самца пеночки Рикетта.

Значения индекса стереотипности (*S*) и относительной энтропии первого порядка (*RE*₁) свидетельствуют, что самцы чередуют песни разных типов со значительной долей случайности. Так, значения *RE*₁ у разных особей говорят о том, что у этих птиц доля “свободного выбора” следующего типа песни варьирует от 21 до 54%. Учитывая относительно небольшую длительность записей, это довольно много. Укажем, что у тех видов пеночек, где песенный цикл организован в соответствии с жестким линейным синтаксисом (каждый тип песни определяет тип, следующий за ним: ABCD–ABCD–ABCD...), значения *RE*₁ не превышают 0.1 (Ораев, 2016). По рассмотренным показателям большеклювая пеночка и пеночка Рикетта не различаются (табл. 4), а по такому показателю, как частота смены напева, различия более выражены. Тем не менее, возможно, из-за небольшого размера выборки, они немного не дотягивают до достоверного уровня.

Таблица 4. Некоторые параметры песенных циклов двух видов пеночек

Вид	Размер репертуара	<i>S</i>	<i>RE</i> ₁	Частота смены напева
Большеклювая пеночка (<i>n</i> = 4)	6 (6–7)	0.56 (0.34–0.64)	0.36 (0.27–0.54)	0.63 (0.49–0.85)
Пеночка Рикетта (<i>n</i> = 3)	8 (8–9)	0.56 (0.47–0.67)	0.24 (0.21–0.39)	0.39 (0.31–0.59)
Различия по критерию Манна–Уитни: значение <i>p</i>	0.034	0.724	0.157	0.077

Примечания. *S* – индекс стереотипности, *RE*₁ – относительная энтропия первого порядка. Приведены медианы и разброс значений (в скобках).

Мы посмотрели, есть ли зависимость между средней дистанцией Евклида между всеми песнями данного самца и наблюдаемой у него частотой смены напева. Такая зависимость выявляется, несмотря на небольшой объем материала (рис. 3).

Из 4 самцов большеклювой пеночки один был записан во время территориального конфликта с соседним самцом (запись последнего не анализировали). Физических контактов мы не наблюдали, однако оба самца пели поблизости друг друга. Мы отмечали воспроизведение песен, которые только что исполнил оппонент: так называемое копирование песен – *song type matching* – характерно для территориальных конфликтов ряда видов (Beecher et al., 2000; Burt, Beecher, 2008). Также известно, что при территориальных взаимодействиях часто увеличивается частота смены напева (Falls, d'Agincourt, 1982; Kramer et al., 1985; Molles, 2006), что мы и наблюдали в данном случае (рис. 3). Поэтому этот самец был исключен из корреляционного анализа, но на рис. 3 данные по нему все же приведены.

Что касается прочих 6 самцов двух видов (по 3 для каждого вида), то для них выявлена достоверная отрицательная корреляция между обсуждаемыми переменными: коэффициент корреляции Спирмена $R = -0.82$, $p = 0.042$, $n = 6$. Более того, эта закономерность проявляется и для каждого вида отдельно (см. рис. 3), но для проверки этого у нас недостаточно данных. Таким образом, с определенной осторожностью можно говорить, что наши данные подтверждают высказанное в начале статьи предположение. Именно, что при прочих равных условиях частота смены напева будет тем больше, чем более сходны между собой песни в репертуаре данного самца. Но отметим, что это касается только близких видов птиц, репертуары которых организованы сходным образом.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе нам удалось показать, что у двух близких видов пеночек, обладающих “простыми” песнями и небольшим (сходным у обоих видов) размером репертуара, организация последнего различна. Выяснилось, что разные типы песен каждого самца пеночки Рикетта различаются между собой в большей степени, чем разные типы песен каждого самца большеклювой пеночки. Песни каждого самца большеклювой пеночки почти в два раза более сходны между собой (по значениям дистанций Евклида), чем у пеночки Рикетта. Иными словами, можно говорить, что каждый самец большеклювой пеночки обладает 6–7 очень сходными типами песен, а каждый самец пеночки Рикетта – 8–9 различными. К сожалению, подобных количественных данных по

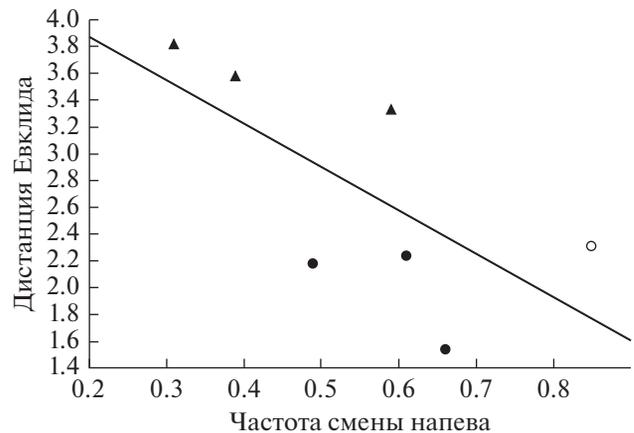


Рис. 3. Взаимосвязь средней дистанции Евклида между всеми песнями данного самца с частотой смены напева. Треугольники – пеночка Рикетта; черные кружки – большеклювая пеночка; белый кружок – самец большеклювой пеночки, песня которого была записана во время территориального конфликта.

другим близким видам в литературе нам найти не удалось. Совсем нет информации о том, каким образом эти различия могут влиять на организацию песенного цикла – например, в соответствии с предположениями, высказанными во Введении. Хотя наши данные по этому вопросу не очень значительны, интересно было бы проследить, как организация репертуара может быть связана с синтаксисом, в частности с частотой смены напева. Во Введении мы указывали, что частота смены напева играет важную роль в коммуникации многих видов птиц.

Известно, что птицы активнее реагируют на смену типов песни, нежели на смену вариантов (на которые иногда можно разделить данный тип). Это явление имеет отношение к категориальному восприятию (Nelson, Marler, 1989; Prather et al., 2009). Так, в репертуаре певчей овсянки (*Melospiza melodia*) выделяются типы песен, которые в свою очередь распадаются на варианты песен. В экспериментах самцы реагировали на смену как типов, так и вариантов в последовательности песен (Stoddard et al., 1988). Но реакция на смену песен разных типов (т.е. несходных между собой) более выражена, чем реакция на смену более похожих друга на друга вариантов (Searcy et al., 1995).

Предположим, что (1) у близких видов птиц один и тот же уровень мотивации “кодируется” примерно одинаковой частотой смены напева и (2) реакция на смену напева зависит от того, насколько последовательные (сменяющие друг друга) песни сходны/различны между собой – это подтверждается наблюдениями за певчей овсянкой (см. выше). В этом случае частота смены на-

пева в одном и том же “мотивационном состоянии” должна быть выше у тех видов, песни которых более схожи. Действительно, в данном случае недостаток “стимуляции”, обусловленный сходством песен разных типов, будет компенсироваться повышением общей частоты смены напева. Именно это и наблюдается у двух изученных нами видов пеночек. Репертуар самцов большеклювой пеночки составлен более сходными между собой песнями (по сравнению с репертуаром самцов пеночки Рикетта), и именно особи этого вида меняют напев чаще. Более того, несмотря на небольшой объем материала, эти параметры (частота смены напева и степень различия песен, измеряемая как средняя дистанция Евклида между всеми песнями данного самца) отрицательно коррелируют.

БЛАГОДАРНОСТИ

За содействие в организации и проведении полевых исследований мы благодарны В.В. Самоцкой. Большую помощь нам оказали сотрудники заповедника Хупиньшань – прежде всего, Мейши Лю (Meisi Liu), Кан Джу (Kang Zujie) и Шуронг Тиан (Shurong Tian).

Работа выполнена при поддержке Президента Российской Федерации (МК-4457.2013.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alström P., Olsson U., Lei F.*, 2013. A review of the recent advances in the systematic of the avian superfamily Sylvioidea // *Chinese Birds*. V. 4. P. 99–131.
- Beecher M.D., Campbell S.E., Burt J.M., Hill C.E., Nordby J.C.*, 2000. Song-type matching between neighboring song sparrows // *Animal Behavior*. V. 59. P. 21–27.
- Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T.*, 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // *Journal of Theoretical Biology*. V. 262. P. 151–164.
- Burt J.M., Beecher M.D.*, 2008. The social interaction role of song in song sparrows: implications for signal design // *Comparative Cognition & Behavior Reviews*. V. 3. P. 86–98.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B.*, 2008. Bird song. Biological themes and variations. Cambridge University Press. 335 p.
- Falls J.B., d'Agincourt L.G.*, 1982. Why do meadowlarks switch song types? // *Canadian Journal of Zoology*. V. 60. P. 3400–3408.
- Garamszegi L.Z., Balsby T.J.S., Bell B.D., Borowiec M., Byers B.E., et al.*, 2005. Estimating the complexity of bird song by using capture–recapture approaches from community ecology // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 57. P. 305–317.
- Kramer H.G., Lemon R.E., Morris M.J.*, 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests // *Animal Behavior*. V. 33. P. 135–149.
- Langmore N.E.*, 1997. Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks, *Prunella modularis* // *Animal Behavior*. V. 53. P. 757–766.
- Martens J.*, 2010. A preliminary review of the leaf warbler genera *Phylloscopus* and *Seicercus* // Wells D.R. (ed.). Systematic notes on Asian birds 2010. P. 41–116.
- Molles L.E.*, 2006. Singing complexity of the banded wren (*Thryothorus pleurostictus*): do switching rate and song-type diversity send different message? // *Auk*. V. 123. P. 991–1003.
- Nelson D.A., Marler P.*, 1989. Categorical perception of a natural stimulus continuum: birdsong // *Science*. V. 244. P. 976–978.
- Okanoya K.*, 2013. Finite–state song syntax in Bengalese finches: sensorimotor evidence, developmental processes, and formal procedures for syntax extraction. Bolhuis J.J., Everaert M. (ed.) *Birdsong, speech, and language. Exploring the evolution of mind and brain*. London: The MIT Press. P. 229–242.
- Опаев А.* The relationships between repertoire size and organization of song bouts in Grey-crowned Warblers *Seicercus tephrocephalus* // *Journal of Ornithology*. doi 10.1007/s10336-016-1342-6
- Prather J.E., Nowicki S., Anderson R.C., Peters S., Mooney R.*, 2009. Neural correlates of categorical perception in learned vocal communication // *Nature Neuroscience*. V. 12. P. 221–228.
- Podos J., Peters S., Rudnicki T., Marler P., Nowicki S.*, 1992. The organization of song repertoire in song sparrows: themes and variation // *Ethology*. V. 90. P. 89–106.
- Riebel K., Slater P.J. B.*, 2000. Testing the flexibility of song type bout duration in the chaffinch, *Fringilla coelebs* // *Animal Behavior*. V. 59. P. 1135–1142.
- Searcy W.A., Anderson R.C., Nowicki S.*, 2006. Bird song as a signal of aggressive intent // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 60. P. 234–241.
- Searcy W.A., Podos J., Peters S., Nowicki S.*, 1995. Discrimination of song types and variants in song sparrows // *Animal Behavior*. V. 49. P. 1219–1226.
- Searcy W.A., Yasukawa K.*, 1990. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual context by male red-winged blackbirds // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 27. P. 123–128.
- Scharff C., Nottebohm F.*, 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the Zebra Finch song system: implication for vocal learning // *The Journal of Neuroscience*. V. 11. P. 2896–2913.
- Stoddard P.K., Beecher M.D., Willis M.S.*, 1988. Response of territorial male song sparrows to song types and variations // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 22. P. 125–130.

**DIFFERENCES IN THE ORGANIZATION OF SONG REPERTOIRES
IN TWO LEAF-WARBLER SPECIES (PHYLLOSCOPIDAE):
LARGE-BILLED LEAF WARBLER (*PHYLLOSCOPUS MAGNIROSTRIS*)
AND SULPHUR-BREASTED LEAF WARBLER (*PHYLLOSCOPUS RICKETTI*)**

Y. A. Kolesnikova, A. S. Opaev

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow 119071, Russia
e-mail: j.kolesnikova@list.ru; aleksei.opaev@gmail.com*

Some song types composing the repertoire of males and organization of singing in two leaf warbler species from China—large-billed leaf warbler and sulphur-breasted leaf warbler—are considered. Both warblers have a repertoire of the similar “archetype” and simple song types (5–9 notes). The repertoire size is 6–7 song types in large-billed leaf warbler and 8–9 types in sulphur-breasted leaf warbler. The time and frequency parameters of five notes in each song type were measured in both species. Euclidean distances between all song types from the repertoire of a given male or a species were calculated. Songs of large-billed leaf warbler males were more similar (according to Euclidian distance) than those of sulphur-breasted leaf warbler males. Large-billed leaf warbler males more often switched songs during singing. The correlation between the rate of switching the song type and the mean Euclidian distances between all song types from the repertoire of a particular male was found to be negative. This pattern appears to reflect the signaling function of songs, because two similar song types carry less information than two dissimilar song types.

Keywords: song, repertoire, song switching rate, *Phylloscopus*