

УДК 591.582.2:598.842.3

## **ВЫРАЖЕНИЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ АГРЕССИИ В ПЕНИИ ПЕНОЧЕК (*PHYLLOSCOPUS*)\***

**А.С. Опаев<sup>1</sup>, Ю.А. Колесникова<sup>1</sup>, А.И. Антонов<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

<sup>2</sup>Хинганский государственный природный заповедник, Архара

Самцы многих видов воробьиных птиц поют во время агрессивных столкновений с конспецификами. Такую ситуацию можно имитировать в экспериментах с трансляцией видовой песни через динамик. Записывая акустический ответ фокального самца, и сравнивая его с пением до эксперимента, можно выяснить, какие именно параметры пения потенциально могут выражать агрессивный ответ и/или отражать общий уровень возбуждения самца. Мы реализовали этот подход, проведя в Китае (2016 г.) и в Амурской области (2017–2018 гг.) эксперименты с 7 видами пеночек: большеклювой, Рикетта, корольковидной, голосистой (толстоклювой), бурой, светлоголовой и бледноногой. У большинства видов пение *во время* и/или сразу *после* эксперимента отличалось от вокализации *до* опыта: (1) увеличивалось разнообразие пения (т.е. число типов песен и/или звуков = наблюдаемый размер репертуара) и/или (2) птицы начинали петь более интенсивно (т.е. увеличивалась частота пения, и сокращались паузы между последовательными песнями). Оба эти паттерна приводят к максимизации разнообразия акустической продукции, а именно увеличению числа разных типов песен/звуков в единицу времени. Мы полагаем, что именно максимизация разнообразия пения на коротких промежутках времени может указывать на агрессивную мотивацию самца и/или отражать повышение общего уровня неспецифического возбуждения.

**Ключевые слова:** *пеночки, песня, коммуникация, эксперименты с трансляцией, территориальная агрессия.*

DOI: 10.26456/vtbio57

**Введение.** Акустическая сигнализация у птиц превосходно развита и разнообразна, она выступает одним из важнейших (наряду со зрительными стимулами) средств обмена информацией между разными особями. У певчих воробьиных (подотряд Passeri) песня, в умеренных

---

\* Исследование поддержано РФФИ (грант № 17-04-00903-а).

широтах свойственная в основном самцам, служит важнейшим инструментом коммуникации. Пение – многофункциональный сигнал. Он используется, во-первых, при саморекламирвании. В этом случае птица поет спонтанно, т.е. в отсутствии конспецификов, предупреждая потенциальных конкурентов о занятости участка и привлекая партнера. Во-вторых, песня характерна для непосредственных взаимодействий между птицами – чаще всего, территориальных конфликтов самцов, а также во время ухаживания самца за самкой. В этом случае кратковременные изменения в пении могут указывать на мотивацию особи и/или быть ситуационно-специфичными.

Песня воробьиных птиц – один из самых сложных сигналов в мире животных. Многие виды при пении оперируют десятками или даже сотнями стереотипных акустических конструкций (например, типов песен), которые они помнят и регулярно исполняют в неизменном виде, нередко – также в определенной последовательности (Иваницкий, 2015). Поэтому потенциал конкретных способов мотивационно- и/или ситуативно-специфичных модификаций пения очень многообразен.

Цель нашего исследования – выяснить, каким образом меняется пение разных видов пеночек *Phylloscopus* в ситуации имитации территориального конфликта. Или, по-другому, как вероятные изменения в мотивационном состоянии исполнителя отражаются в его пении. Зафиксированные изменения могут указывать либо на агрессивную мотивацию самца, либо на нарастание его общей мотивации, ситуативно неспецифичной (гипотеза неспецифической активации поведения: Панов, 1978). Разделить эти две возможности, исходя из наших данных, сложно.

В работе мы проанализируем и обсудим в сравнительном аспекте материалы по 7 видам этой группы птиц. Наши данные по пеночкам частично опубликованы (Колесникова, Опаев, 2016; Опаев, Колесникова, в печ.; Kolesnikova et al., in press; Opaev et al., in press).

**Методика исследования.** Объектами исследования были пеночки большеклювая (*Ph. magnirostris*,  $n=10$  самцов), Рикетта (*Ph. ricketti*,  $n=9$ ), корольковидная (*Ph. (reguloides) claudiae*,  $n=14$ ), голосистая, или толстоклювая (*Ph. schwarzi*,  $n=19$ ), бурая (*Ph. fuscatus*,  $n=15$ ), светлоголовая (*Ph. coronatus*,  $n=16$ ) и бледноногая (*Ph. tenellipes*,  $n=8$ ). Первые три вида мы изучали в 2016 году в заповеднике Хупиньшань (Китай, провинция Хунань), голосистую и бурую – в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника (Амурская область) в 2017 году, светлоголовую – в Хинганском лесничестве того же заповедника (2018 год), а бледноногую – в Хингано-Архаринском федеральном заказнике (Амурская область, 2018 год).

В основу работы легли эксперименты с трансляцией самцу типичного видового пения. Для подготовки тестовых записей мы

использовали имевшиеся у нас фонограммы спонтанного пения всех видов. Во всех случаях они были получены в тех же локациях, где проводились сами эксперименты, но 1–2 годами ранее. Контрольные записи имели типичные (усредненные) для пения соответствующего вида параметры, а песни для них подбирались из репертуаров 3–5 разных самцов.

Опыты проведены по следующей схеме. Каждый эксперимент состоял из трех последовательных фаз, каждая по 5–8 мин (у разных видов): запись пения *до* эксперимента, *во время* и *после* трансляции контрольной записи. Небольшой динамик (колонка) с Bluetooth-приемником для проведения эксперимента устанавливался в 10–30 м от поющего самца – т.е. с наибольшей вероятностью внутри его участка. Во время эксперимента наблюдатель (-и) фиксировал количество перелетов (длиной более 1 м) самца в радиусе 10 м от динамика. Это служило показателем его реакции.

Для записи пенок использовали магнитофон Marantz PMD-660 и микрофон Sennheiser ME66 с предусилителем К6. Пение, записанное для каждой особи *до*, *во время* и *после* трансляции видовой песни проанализировано отдельно – по 9-ти параметрам, отмеченным ниже сплошной нумерацией (о нашей методике описания пения см. также: Ораев, 2016). Однако, мы не анализировали пение *после* эксперимента у пенок большеклювой, Рикетта и корольковидной. Кроме того, для некоторых видов использовали дополнительные специфичные переменные (см. Результаты и обсуждение).

Визуализацию и обработку записей проводили в программе Syrinx. При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье равную 256 точек.

На первом этапе для каждой фонограммы составляли каталог типов песен. Тип песни всех изученных видов – это стереотипная комбинация звуков (нот) длительностью около 1–2 сек, в практически неизменном виде повторяемая самцом по ходу пения (рис.). Количество типов песен на той или иной фонограмме – это **(1)** наблюдаемый размер репертуара (или разнообразие пения в данный отрезок времени).

Далее, каждый тип песни был обозначен цифрой, а пение было представлено в виде последовательности цифр. По этой последовательности в программе Past3 строили матрицы наблюдаемых переходов и матрицы переходных вероятностей. В данном случае последовательность песен рассматривалась как Марковская цепь первого порядка – т.е. такая, где событие  $n+1$  зависит только от события  $n$ . По матрицам наблюдаемых переходов рассчитывали **(2)** индекс линейности ( $S_{LIN}$ ), **(3)** индекс постоянства ( $S_{CONS}$ ) и **(4)** индекс стереотипности ( $S$ ) (Scharff, Nottebohm, 1991) по формулам:  $S_{LIN}$  = наблюдаемый размер репертуара / кол-во типов переходов между

песнями разных типов;  $S_{CONS} = \sum$  наиболее частых переходов (для каждого типа) /  $\sum$  всех переходов;  $S = S_{LIN} + S_{CONS} / 2$ .

По матрицам переходных вероятностей рассчитывали (5) относительную энтропию 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:

$$E_0 = - \sum \frac{1}{K} \log_2 \left( \frac{1}{K} \right),$$

где  $K$  – размер репертуара;

$$E_1 = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

где  $P_i$  – наблюдаемая вероятность каждого типа переходов между песнями.

$E_0$  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, в случае, если  $RE_1 = 0.70$ , можно считать, что самец имеет 70% “свободы” при выборе следующей песни (Briefer et al., 2010). Или, другими словами, последовательность песен на 70% случайна.

Переменные (2)–(5) варьируют от 0 до 1.

Кроме того, мы использовали параметры, общепринятые для подобных исследований: (6) частота смены напева (отношение переходов между песнями разных типов к общему числу переходов), (7) частота пения (количество песен в минуту), (8) медианная длительность песни (сек) и (9) медианная длительность паузы между песнями (сек).

Статистическая обработка проведена в среде программирования R 3.3.2 (R Core Team, 2016). В большинстве случаев распределения переменных не отличались от нормального. Мы сравнивали попарно фонограммы до трансляции с записями *во время* и *после*, отдельно по каждому из 9-ти вышеописанных параметров. Для этого использовали обобщенную наименьшую квадратичную регрессию (GLS – generalized least square regression) в пакете ‘nlme’ в среде R (Pinheiro et al., 2017). GLS специально адаптирован для анализа зависимых данных (например, повторных измерений от одних и тех же особей). В GLS мы использовали «контекст» (*до*, *во время* и *после* трансляции) в качестве заданного эффекта (fixed effect), а номер самца был случайным фактором (random effect). Количество песен на фонограмме и длина фонограммы, очевидно, могут влиять на оценку наблюдаемого размера репертуара и параметров организации пения (переменные 2–5, см. выше). Поэтому при анализе параметров 1–5 мы дополнительно

включали в модель количество песен на фонограмме и длину фонограммы (сек), используя экспоненциальные модели (команда `sigExp` в пакете 'nlme'): именно соответствующие значения  $p$  для этих переменных приведены ниже. Так как мы проводили множественные сравнения, то уровень значимости рассчитывали с поправкой Бонферрони:  $p=0.05/9=0.006$  (пеночки Рикетта, корольковидная, голосистая, светлоголовая и бледноногая), с учетом дополнительных переменных  $p=0.05/10=0.005$  (большеклювая, бурая). В работе мы приводим только достоверные либо приближающиеся к уровню достоверности (т.е.  $0.005-0.006 < p < 0.05$ ) различия. В ряде случаев мы также использовали ранговую корреляцию Спирмена и критерий Манна-Уитни.

**Результаты и обсуждение.** Ниже мы суммируем результаты по каждому виду, а затем проведем сравнительный анализ. Отметим, что большинство самцов всех видов активно реагировали на экспериментальную трансляцию, подлетая к колонке и летая вокруг.

*Большеклювая пеночка.* Каждый самец имеет в репертуаре 3–8 типов песен (рис.), медиана 5.5. Различий в пении *до* и *во время* эксперимента не выявлено (GLS,  $p > 0.005$ ). Однако, перелетая во время эксперимента поблизости от динамика, самцы этого вида часто производили в полете своеобразный треск крыльями (рис.), получающийся за счет быстрых хлопков их друг о друга. Такие трески изредка можно услышать и при спонтанном пении *до* эксперимента, но их частота достоверно увеличилась *во время* трансляции: в среднем 11 тресков *во время* всего эксперимента против 0 *до* (различия приближаются к порогу достоверности с поправкой Бонферрони: GLS,  $p=0.007$ ).

*Пеночка Рикетта.* Индивидуальные репертуары самцов этого вида включают 2–9 (медиана 7) стереотипных типов песен (рис.). У пеночки Рикетта нам также не удалось выявить различий в пении *до* и *во время* трансляции видовой песни (GLS,  $p > 0.005$ ). Любопытно, что самцы этого вида тоже способны трещать крыльями при перелетах – но делают это очень редко (единичные наблюдения).

*Корольковидная пеночка.* Индивидуальные репертуары самцов (рис.) при спонтанном пении *до* эксперимента включали в среднем  $5.1 \pm 3.6$  типов песен. *Во время* трансляции пение стало существенно более разнообразным: наблюдаемые размеры репертуаров увеличились до  $11.1 \pm 6.4$  типов: различия достоверны (GLS,  $p=0.005$ ). Как правило, в ответ на воспроизведение видовой песни самцы добавляли новые типы песен, продолжая исполнять все (так делали 8 самцов из 14) или большинство типов, отмеченных при пении *до* эксперимента. Любопытно, что пение подопытных самцов *во время* становилось также более упорядоченным, но этот результат не четок: хотя  $RE_1$  достоверно

сокращалась с  $0.68 \pm 0.29$  до  $0.36 \pm 0.22$  (GLS,  $p=0.003$ ), индексы  $S_{LIN}$ ,  $S_{CONS}$  и  $S$  не различались *до* и *во время* опыта (GLS,  $p>0.05$ ). Кроме того, самцы корольковидной пеночки *во время* трансляции пели интенсивнее: паузы между последовательными песнями сокращались с  $7.52 \pm 2.96$  до  $3.60 \pm 1.55$  сек (GLS,  $p < 0.0001$ ).

Отвечая на трансляцию видовой песни, многие самцы (8 из 14) начинали исполнять так называемые «тихие песни». У пеночек, как и у ряда других воробьиных птиц, – это обычные песни, но исполняемые с меньшей амплитудой (т.е. заметно тише), чем обычно. Считается, что тихие песни маркируют агрессию (Ballentine et al., 2008; Hof, Hazlett 2010; Templeton et al., 2012). И, действительно, у корольковидной пеночки они наблюдались только *во время* экспериментальной имитации территориального конфликта (когда агрессивная мотивация самца, предположительно, возрастает), но не *до* нее. Выяснилось также, что самцы, исполняющие тихие песни, чаще перелетают в радиусе 10 м от колонки (т.е. реагируют активнее) – по сравнению с теми, которые *во время* эксперимента пели с обычной амплитудой (разброс 6–60, медиана = 48 перелетов за эксперимент для первой группы самцов, и 3–44, медиана = 17 для второй: различия достоверны по критерию Манна-Уитни,  $p=0.028$ ).

*Голосистая пеночка.* Для этого вида характерны короткие песни (около 1 сек), разделенные паузами, а вся совокупность песен самца распадается на 18–43 (медиана 38) стереотипных типов (рис.). При спонтанном пении песни часто исполняются в линейной последовательности: после каждого данного типа следует другой, строго определенный тип (Иваницкий и др., 2011; наши данные). Анализ показал, что пение *во время* трансляции не отличалось от пения *до* нее (GLS,  $p>0.05$ ). Однако, интенсивность пения несколько возросла: сокращение длительности паузы между песнями *во время* трансляции приближалось к порогу достоверности (GLS,  $p=0.04$ , не достоверно с поправкой Бонферрони). А вот при пении *после* экспериментальной трансляции, по сравнению с пением *до*, изменения были хорошо заметны: сократились паузы между песнями с  $7.60 \pm 2.25$  до  $4.46 \pm 1.10$  сек (GLS,  $p<0.0001$ ), увеличилась частота пения ( $6.78 \pm 2.57$  против  $10.25 \pm 2.15$  песен/мин: GLS,  $p=0.0004$ ) и несколько увеличился размер репертуара ( $20.1 \pm 6.0$  типов песен *до* против  $26.2 \pm 5.73$  типов песен *после* опыта: GLS,  $p=0.0038$ ). Кроме того, организация пения стала менее упорядоченной – уменьшились индексы линейности (в среднем, соответственно,  $0.82 \pm 0.17$  и  $0.60 \pm 0.18$ : GLS,  $p=0.0003$ ), постоянства ( $0.83 \pm 0.15$  и  $0.66 \pm 0.16$ : GLS,  $p=0.001$ ) и стереотипности ( $0.82 \pm 0.16$  и  $0.63 \pm 0.17$ : GLS,  $p=0.0005$ ), и, хотя и недостоверно с учетом поправки Бонферрони, увеличивалась относительная энтропия ( $0.07 \pm 0.09$  и  $0.15 \pm 0.11$ : GLS,  $p=0.018$ ).

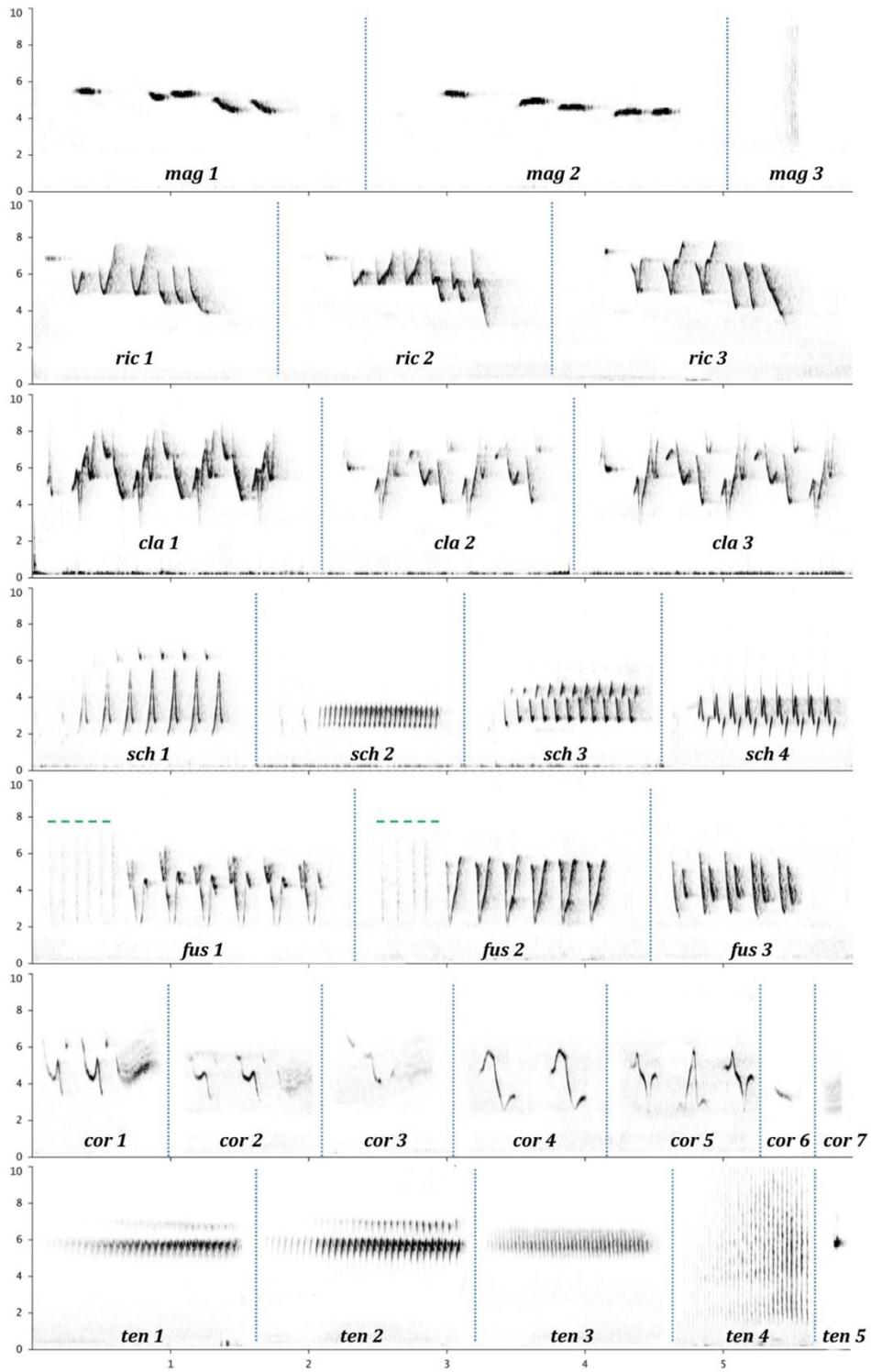


Рис. Элементы вокализации изученных видов пеночек:

по оси X – длительность (сек), по оси Y – частота (кГц). Сверху вниз:

- Большеклювая пеночка (*Ph. magnirostris*: **mag**). Два типа песни из репертуара самца, записанного в 2014 году (**mag 1–2**) и треск крыльями, изданный другим самцом во время эксперимента в 2016 году (**mag 3**).
- Пеночка Рикетта (*Ph. ricketti*: **ric**). Три типа песни (**ric 1–3**) из репертуара самца №1.
- Корольковидная пеночка (*Ph. (reguloides) claudiae*: **cla**). Три типа песни из репертуара самца №12 (**cla 1–3**).
- Голосистая пеночка (*Ph. schwarzi*: **sch**). Четыре типа песни (**sch 1–4**) из репертуара самца №1.
- Буряя пеночка (*Ph. fuscatus*: **fus**). Три типа песни из репертуара самца №27. Из них первые две (**fus 1–2**) предваряют 6 и 4 щелчков соответственно (щелчки обозначены горизонтальными линиями). А последняя (**fus 3**) вступительных щелчков лишена. Отметим, что именно третий вариант (**fus 3**) без щелчков характерен для бурой пеночки в наибольшей степени.
- Светлоголовая пеночка (*Ph. coronatus*: **cor**). S-песня (**cor 1**) и V-песни (**cor 2–5**) из репертуара самца №13, его же позывка (**cor 6**) и второй тип позывки в исполнении самца №18 (**cor 7**).
- Бледноногая пеночка (*Ph. tenellipes*: **ten**). Три типа песни (**ten 1–3**) из репертуара самца №8 (**ten 1** – песня S-режима, **ten 2–3** – V-режима), а также позывка (**ten 5**) самца №11 и его треск (**ten 4**), зафиксированный при перелетах с ветки на ветку.

Таким образом, у голосистой пеночки наиболее яркие изменения в ответ на экспериментальную трансляцию связаны с увеличением интенсивности пения. Это выразилось в сокращении длительности пауз между песнями и увеличении частоты пения. Интересно, что только длительности пауз между песнями *после* эксперимента коррелировали с количеством перелетов самца в радиусе 10 от колонки (коэффициент корреляции Спирмена  $R = -0.73$ ,  $p = 0.003$ ). Таким образом, самцы, реагирующие более активно, в то же время пели интенсивнее.

Что касается, наблюдаемого размера репертуара, то, хотя здесь наблюдался тот же тренд, что и у корольковидной пеночки (см. выше), различия в пении *до* и *после* были не велики. Увеличение разнообразия пения самцов после трансляции в основном объяснялось добавлением новых типов песен *после* трансляции с сохранением исполнявшихся ранее (т.е. также, как и у пеночки корольковидной).

*Буряя пеночка.* Известно, что у бурой пеночки имеется два режима пения (Forstmeier, Valsby, 2002). Они различаются как составом песен, так и их организацией в последовательность. При вариабельном V-пении (V-song: variable song type) самец исполняет десятки (до 60–70) разных типов песен, обычно избегая повторять только что исполненные, но чередуя песни разных типов скорее случайно (Иваницкий и др., 2011). А при стереотипном S-пении (S-song: stereotype song type) птица оперирует лишь 1–3 типами песен, которые монотонно повторяет по ходу исполнения. V- и S-песни в репертуаре конкретного самца – это разные типы песен. Но в целом в популяции эти типы вокализаций слабо отличаются по структуре (Forstmeier,

Balsby, 2002), а наугад взятую песню бурой пеночки невозможно отнести к одной или другой категории. В ходе наших экспериментов мы предъявляли самцам экспериментальные записи как V-, так и S-пения. Различий выявлено не было (GLS,  $p>0.05$ ), поэтому все эти опыты мы считали одной выборкой. Выяснилось, что пение *до* эксперимента не отличалось от пения *во время* и *после* трансляции (GLS,  $p>0.05$ ).

Самцы этого вида при пении иногда издают щелчки – очень короткие шумовые звуки, исполняемые между песнями или (чаще) непосредственно перед песней (рис.). Количество щелчков увеличилось *во время* опыта: в среднем  $46.33\pm 54.17$  (медиана 27) на записях пения *во время* эксперимента против  $9.53\pm 20.48$  (медиана 0) на фонограммах *до*. Различия приближаются к порогу достоверности с учетом поправки Бонферрони (GLS,  $p=0.011$ ). Таким образом, территориальная агрессия в вокализации бурой пеночки потенциально может выражаться появлением или увеличением числа щелчков между песнями. А параметры собственно пения не важны.

Кроме того, некоторые самцы во время эксперимента пели, подобно корольковидной пеночке, тише, чем обычно. Тихие песни мы зафиксировали у 8 из 15 самцов бурой пеночки.

*Светлоголовая пеночка.* Как и бурая пеночка, самцы этого вида имеют два режима пения, названные нами по аналогии с предыдущим видом V- и S-пение. S-пение светлоголовой пеночки – это монотонное повторение единственного типа песни. S-песни разных самцов изученной популяции очень сходны или почти идентичны. При V-пении индивидуальные репертуары заметно больше (6–18 типов песен, медиана 11,  $n=4$ ), а последовательные песни обычно разные (рис.). S- и V-песни часто отличаются по структуре – первые представляют собой повторение 1–2 свистовых звуков (по принципу AA... или AVAV...: *cor* 4–5 на рис.), а вторые включают 2–4 разных звука, в том числе – характерный заключительный элемент «вжжж» (с точки зрения биоакустики, это удлиненный модулированный по частоте звук с преимущественно шумовым спектром – *cor* 1 на рис.). Но так бывает не всегда – некоторые V-песни «визуально» очень напоминают S-песни (ср., например, *cor* 1 и *cor* 2 на рис.). S-пение наиболее характерно для начала периода гнездования, когда большинство самцов еще холостые. Позже чаще можно услышать V-пение (Панов, 1973; наши наблюдения).

Мы проводили свои эксперименты в начале сезона: все опытные самцы пели в S-режиме *до* эксперимента. Выяснилось, что *во время* трансляции видовой песни (S-пение) все они тотчас переходили к V-пению. А *после* опыта постепенно возвращались к S-режиму. При этом сразу *после* эксперимента все самцы сначала разнообразят S-пение позывками (двух типов: рис., *cor* 5–6) либо вообще издают только

позывки. А многие приступают к исполнению позывок еще *во время* трансляции. Лишь через несколько минут *после* ее завершения позывки перестают быть слышны: самец снова поет исключительно S-песни. Радикальная смена режимов пения *до и во время* эксперимента определяет различия по большинству изученных нами параметров. Отметим, что V-пение *во время* эксперимента заметно более интенсивно, чем S-пение *до*: паузы между последовательными песнями составили в среднем  $2.65 \pm 0.66$  и  $9.10 \pm 4.88$  сек, соответственно (различия достоверны: GLS,  $p < 0.0001$ ). Кроме того, V-пение в эксперименте немного отличалось от спонтанного V-пения – в первом случае песни были достоверно короче (соответственно  $0.78 \pm 0.31$  и  $1.29 \pm 0.94$  сек: GLS,  $p = 0.009$ ) и, по примеру пеночек корольковидной и бурой, часто исполнялись тише (тихие песни).

Одно из ключевых различий V- и S-пения – это наблюдаемый размер репертуара. Поэтому, переходя к V-пению *во время* эксперимента светлоголовые пеночки, по сути, демонстрировали ту же закономерность, что и пеночки корольковидная и голосистая. Именно – увеличивали разнообразие. Еще одно сходство – сокращение длительности пауз между песнями. Интересно также, что количество перелетов самца близ динамика было положительно связано с частотой пения (коэффициент корреляции Спирмена  $R = 0.60$ ,  $p = 0.013$ ). Т.е. самцы, реагирующие более активно, в целом поют интенсивнее (так же – у пеночки голосистой).

*Бледноногая пеночка.* У этого вида нами также выявлено два режима пения, однако используемые в них песни не отличаются друг от друга по частотно-временным параметрам (как и, вероятно, у бурой пеночки). В первом случае (S-пение) самец монотонно повторяет единственный тип песни, а во втором (V-пение) чередует песни 4–8 разных типов (рис.). Большинство (6 из 8) протестированных нами самцов *до* эксперимента пели в S-режиме. Из 8 особей, только 5 подлетели к колонке *во время* опыта и перелетали вокруг, а 3 – пели на том же месте и не приближались. Было замечено, что у многих (4 из 5) активно реагировавших самцов ярко увеличивается размер репертуара – с 1–6 (медиана 1) до 1–8 (медиана 6), но эти различия на нашей выборке не достоверны (GLS,  $p > 0.05$ ,  $n = 5$ ). Выяснилось также, что количество перелетов близ динамика положительно связано с разнообразием пения: коэффициент корреляции Спирмена  $R = 0.79$ ,  $p = 0.02$ ,  $n = 8$ . Таким образом, предварительно можно говорить, что и у бледноногой пеночки наблюдаемый размер репертуара (разнообразие пения) *во время* эксперимента увеличивается, и этот параметр потенциально может выражать агрессивный настрой самца.

Некоторые самцы бледноногой пеночки *во время* опыта демонстрировали еще один вариант поведения: они хлопали крыльями

при перелетах. В результате получался треск, слышимый, по меньшей мере, за 10 м – более громкий и продолжительный, чем у пеночки большеклювой (рис.). Перелеты с тресками отмечены только у 3 самцов из 8, перелетавших близ колонки наиболее активно. Наконец, некоторые самцы (3 из 8) перемежали песни позывками (рис.) – как *до*, так и *во время* эксперимента.

*После* опыта самцы постепенно возвращались к пению, не отличимого от их вокализации *до* эксперимента.

*Общие принципы выражения территориальной агрессии в пении изученных видов.* Сравнительный анализ 7 видов позволил наметить некоторые общие закономерности. В качестве маркеров территориальной агрессии у пеночек выступают чаще всего два параметра: (1) интенсивность пения (увеличение числа песен в минуту и сокращение пауз между последовательными песнями) и (2) увеличение разнообразия пения. Возможное значение (если оно есть) прочих изученных переменных пока не ясно, требуются дополнительные исследования.

Сокращение **длительности паузы** между песнями (в меньшей степени – увеличение **частоты пения**) выглядит одним из важнейших параметров, маркирующих песенное поведение самца *во время* и/или сразу *после* трансляции видовой песни. Паттерн выявлен у 3 видов из 7 изученных: это пеночки корольковидная, голосистая и светлоголовая. Более того, самцы последних двух видов, поющие более интенсивно, также реагировали на трансляцию активнее, т.к. чаще перелетали в радиусе 10 м от динамика.

Увеличение частоты пения и сокращение длительности пауз между песнями часто наблюдается при территориальных взаимодействиях у воробьиных птиц, и также – в ответ на трансляцию видовой песни (Todt, Naguib, 2000; Searcy, Beecher, 2009). Это известно и для пеночек (Scordato, 2017; Szymkowiak, Kuczyński, 2017). В этом нет ничего удивительного, ведь это, судя по всему, самый простой способ модификации песенной последовательности. К тому же – очень лабильный, так как такие изменения слушателю заметны сразу и могут отражать сиюминутное состояние исполнителя (Searcy et al., 2000; Baker et al., 2012; Szymkowiak, Kuczyński, 2017).

**Разнообразие пения** в некий временной отрезок (по-иному – наблюдаемый **размер репертуара**) – второй, не менее важный показатель. Выше мы показали, что разнообразие пения увеличивается у пеночек корольковидной, голосистой, светлоголовой и бледноногой. Еще два вида разнообразят пение *во время* эксперимента «не песенными» сигналами – это щелчки бурой пеночки и трещание крыльями большеклювой, а также бледноногой. Таким образом, 6 видов из 7 изученных тем или иным образом разнообразят свою вокализацию

в ответ на трансляцию им видовой песни. В некоторых случаях можно говорить о смене режима пения (с S- на V-пение), как у пеночек светлоголовой и бледноногой (отчасти – и бурой: немногие самцы этого вида, исполнявшие S-песни до опыта, во время трансляции неизменно переходили в V-режим). Однако, основные различия между режимами кроются не в структуре песен, а в общей организации песенной последовательности (см. выше). Поэтому мы полагаем, что именно организация пения (в частности – его разнообразие), а не структура отдельных песен, выступает у пеночек в качестве важного механизма выражения территориальной агрессии (см. также: Опаев, 2012).

Подобные данные есть и для других видов. Самцы травяного короткоклювого крапивника (*Cistothorus platensis*) пели разнообразнее (использовали большее число типов песен), когда неподалеку вокализировал другой самец или самцы (Kroodsma, Verner, 1978). Самцы желтошапочного лесного певуна (*Setophaga pensylvanica*) имеют в репертуаре в среднем 8 типов песен. При обычном пении используются чаще лишь два из них, а остальные удается услышать очень редко. Доля таких редких типов достоверно увеличивалась при пении в ответ на трансляцию видовой песни (Byers, 2017), т.е. пение становилось разнообразнее. А самцы красноплечего трупяла (*Agelaius phoeniceus*) использовали больше типов песен, когда ухаживали за самкой (Searcy, Yasukawa, 1990).

Увеличение наблюдаемого размера репертуара и увеличение частоты пения совместно приводят к максимизации разнообразия акустической продукции – т.е. увеличению числа разных типов песен в единицу времени. Таким образом, мы полагаем, что у пеночек, и, вероятно, других воробьиных птиц, максимизация разнообразия пения на коротких промежутках времени может указывать на агрессивную мотивацию. Но конкретные способы такой максимизации могут различаться у разных видов.

Одно из функциональных значений увеличения разнообразия может состоять в увеличении времени привыкания к стимулу. Известно, что при монотонном повторении единственного типа сигнала привыкание к нему происходит быстрее, чем если типов сигналов в последовательности больше (Ryan, 1998; Collins, 1999; Flower et al., 2014). Проще говоря, вокализируя разнообразнее, самцы эффективнее «воздействуют» на своих конкурентов.

По мнению Е.Н. Панова (2012, 2014), коммуникативные системы животных и человека принципиально различны. Наши данные в целом подтверждают этот тезис. Ведь описанные здесь принципы выражения территориальной агрессии не имеют, на наш взгляд, аналогов в речи человека.

### Список литературы

- Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М. 2011. Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylvidae) // Доклады Академии наук. Т. 438. № 4. С. 570-573.
- Иваницкий В.В. 2015. Песня птиц как микрокосм современной науки: между биоакустикой и лингвистикой // XIV орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады. Алматы. С. 418-435.
- Колесникова Ю.А., Опаев А.С. 2016. Различия в организации песенный репертуаров двух видов пеночек (Phylloscopidae): большеклювой (*Phylloscopus magnirostris*) и пеночки Рикетта (*Phylloscopus ricketti*) // Зоологический журнал. Т. 95. № 10. С. 1207-1210.
- Опаев А.С. 2012. Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? // Этология и зоопсихология [научный электронный журнал]. №2 (6). 14 с.
- Опаев А.С., Колесникова Ю.А. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. В печати.
- Панов Е.Н. 1973. Птицы южного Приморья. Новосибирск. 376с.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Панов Е.Н. 2012. Парадокс непрерывности: языковой рубикон. О непреодолимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека. М.: Языки славянских культур. 456 с.
- Панов Е.Н. 2014. Эволюция диалога. Коммуникация в развитии: от микроорганизмов до человека. М.: Языки славянской культуры. 400с.
- Baker T., Wilson D., Mennill D. 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees // Animal Behaviour. V. 84. P. 965-974.
- Ballentine B., Searcy W.A., Nowicki S. 2008. Reliable aggressive signaling in swamp sparrow // Animal Behaviour. V. 75. P. 693-703.
- 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.
- Byers B.E. 2017. Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive context // Animal Behaviour. V. 125. P. 33-39.
- Collins S.A. 1999. Is female preference for male repertoires due to sensory bias? // Proceedings of the Royal Society B. V. 266. P. 2309-2314.
- Flower T.P., Gribble M., Ridley A.R. 2014. Deception by flexible alarm mimicry in an African bird // Science. V. 344. P. 513-516.
- Forstmeier W., Balsby T.J.S. 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement // Behaviour. V. 139. P. 89-111.
- Hof D., Hazlett N. 2010. Low-amplitude song predicts attack in a North America wood warbler // Animal Behaviour. V. 80. P. 821-828.
- Kolesnikova Y., Liu M., Kang Z., Opaev A. Song does not function as a signal of direct aggression in two Leaf-warbler species: playbacks prompt behavioral response but no change in singing patterns // Ornithological Science. In press.

- Kroodsmas D.E., Verner J.* 1978. Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens // *The Auk*. V. 95. P. 703-716.
- 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 // *Journal of Neuroscience*. V. 11. P. 2896-2913.
- Опаев А.* 2016. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // *Journal of Ornithology*. V. 157. P. 949-960.
- Опаев А., Кolesnikova Y., Liu M., Kang Z.* Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive context: role of song rate, song-type diversity and song-type transitional pattern // *Journal of Ornithology*. In press.
- Ryan M.J.* 1998. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences // *Science*. V. 281. P. 1999-2003.
- Scordato E.S.C.* 2017. Geographic variation in male territory defense strategy in an avian ring species // *Animal Behaviour*. V. 126. P. 153-162.
- 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.
- Searcy W.A., Beecher M.D.* 2009. Song as an aggressive signal in songbirds // *Animal Behaviour*. V. 78. P. 1281-1292.
- Searcy W.A., Nowicki S., Hogan C.* 2000. Song type variants and aggressive context // *Behavioural Ecology and Sociobiology*. V. 48. P. 358-363.
- Szymkowiak J., Kuczyński L.* 2017. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler // *Journal of Avian Biology*. V. 48. P. 275-283.
- Templeton C.N., Akçay Ç., Campbell S.E., Beecher M.D.* 2012. Soft song is a reliable signal of aggressive intent in song sparrow // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 66. P. 1503-1509.
- Todt D., Naguib M.* 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication // *Advances in the Study of Behavior*. V. 29. P. 247-296.

## **EXPRESSION OF TERRITORIAL AGGRESSION IN THE SINGING OF LEAF WARBLERS (*PHYLLOSCOPUS*)**

**A.S. Opaev<sup>1</sup>, Yu.A. Kolesnikova<sup>1</sup>, A.I. Antonov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Moscow

<sup>2</sup>Hingan State Nature Reserve, Arkhara

The males of many species of passerines sing during aggressive encounters with conspecifics. Such a situation can be imitated in experiments with the translation of a specific song through a speaker. By recording the acoustic response of the focal male, and comparing it with singing before the experiment, it is possible to find out which particular parameters of singing can potentially express an aggressive response and / or reflect the general level

of excitement of the male. We implemented this approach by conducting experiments in China (2016) and in the Amur Region (2017–2018) with 7 species of leaf warblers: *Phylloscopus magnirostris*, *Ph. ricketti*, *Ph. reguloides*, *Ph. schwarzi*, *Ph. fuscatus*, *Ph. coronatus* and *Ph. tennelipes*. In most species, singing during and/or immediately after the experiment differed from vocalization prior to the experiment: (1) the diversity of singing increased (ie, the number of types of songs and/or sounds = the observed size of the repertoire) and/or (2) the birds began to sing more intensively (i.e., the frequency of singing increased, and the pauses between successive songs were reduced). Both patterns lead to the maximization of the diversity of acoustic products, namely to the increase in the number of different types of songs/sounds per unit of time. We believe that it is the maximization of the diversity of singing over short periods of time that indicate an aggressive motivation of the male and/or reflect an increase in the overall level of nonspecific arousal.

**Keywords:** *leaf warbler, song, communication, experiments with translation, territorial aggression.*

*Об авторах:*

ОПАЕВ Алексей Сергеевич – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ФГБУН Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова, 119017, Москва, Ленинский пр., 33, e-mail: opaev@sevin.ru.

КОЛЕСНИКОВА Юлия Александровна – инженер Лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ФГБУН «Институт проблем эволюции и экологии им. А.Н. Северцова», 119017, Москва, Ленинский пр., 33.

АНТОНОВ Алексей Иванович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУ Хинганский государственный природный заповедник, 676748, Амурская обл., Архаринский р-н, пос. Архара, Дорожный пер., д. 6, e-mail: alex\_bgs@mail.ru.

Опаев А.С. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) / А.С. Опаев, Ю.А. Колесникова, А.И. Антонов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 133-147.