

УДК 591.582.2:598.842.3

## СТРУКТУРА И ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕСЕННОГО РЕПЕРТУАРА СИНЕХВОСТКИ (*TARSIGER CYANURUS*, PASSERIFORMES, MUSCICAPIDAE)

© 2025 А. С. Опаев\*

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

\*e-mail: [aleksei.opaev@sev-in.ru](mailto:aleksei.opaev@sev-in.ru),

[aleksei.opaev@gmail.com](mailto:aleksei.opaev@gmail.com)

Поступила в редакцию 14.07.2024

После доработки 03.12.2024

Принята к публикации 20.12.2024

Описаны базовые особенности пения синехвостки на индивидуальном и популяционном уровнях. Материал собран в Хакасском заповеднике. Проанализировано пение 19 самцов. Манера пения синехвостки – дискретная, длительность отдельной песни около 1 с. Вся совокупность песен самца делится на типы песен. В индивидуальном репертуаре 1–3 (чаще 2) стереотипных типа песни. Большинство песен состоят из двух частей: основной части и заключительной трели. Разные типы песен одной особи могут иметь одинаковую заключительную трель, но различаться основной частью, либо наоборот. На индивидуальном уровне типы песен стереотипны, а на популяционном уровне разнообразие песен обеспечивается комбинированием различных типов основных частей и трелей. Поэтому основную часть песни и заключительную трель можно считать единицами рекомбинации популяционного репертуара, но не индивидуального. Сравнение полученных результатов с данными по другим видам того же подсемейства Saxicolinae позволило подметить общую особенность организации их песенных репертуаров. Она состоит в возможности увеличения числа типов песен на индивидуальном и/или популяционном уровнях за счет комбинаторики стереотипных частей песни, разнообразие которых ограничено. Не исключено, что подобный паттерн может быть характерен и для других групп певчих птиц.

*Ключевые слова:* песня, песенные репертуары, поведение

DOI: 10.31857/S0044513425030053, EDN: achlqu

Пение воробьиных птиц (подотряд Passeri отряда Passeriformes) – один из самых сложных акустических сигналов животных. Оно состоит из стереотипных акустических единиц (например, типов песен или типов звуков), которые обычно чередуются по определенным правилам (Опаев, 2021; Иваницкий, Марова, 2021). Ранее для обозначения таких стереотипных единиц, структура которых может варьировать от вида к виду, был предложен термин *единица репертуара* (Опаев, 2021). Объемы индивидуальных репертуаров – т.е. количество типов единиц репертуара – могут быть велики. Среди рекордсменов по этому показателю – пересмешники рода *Mimus*. Так, в репертуаре самца тропического пересмешника (*Mimus gilvus*) 99–182 типов песен (Price, Yuan, 2011), а у многоголосого пересмешника (*Mimus polyglottos*) 102–412 типов (Derrickson, 1987). Однако репертуары большинства видов воробьиных птиц невелики и включают один или

несколько (чаще не более 10) типов песен (Read, Weary, 1992; Опаев, 2021).

Обращает на себя внимание изменчивость пения даже у близких видов – в том числе вариативность размеров их репертуаров. К примеру, индивидуальные репертуары самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) включают 43–68 типов песен (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020). А у каждого самца другого вида того же рода – тусклой зарнички (*Phylloscopus humei*) – типов песен всего два (Мещерягина, Опаев, 2023). Ранее было показано, что такая изменчивость – характерная особенность некоторых семейств воробьиных птиц, таких, например, как Пеночковые Phylloscopidae или Бюльбюлевые Rusnonotidae (Опаев, 2021). Вероятно, она характерна и для семейства Мухоловковые (Muscicapidae), в частности – его самого многочисленного подсемейства Saxicolinae. В фауне России к этому подсемейству, согласно современным

представлениям (del Hoyo, Collar, 2016), относятся такие известные своим мелодичным и/или разнообразным пением группы, как соловьи и близкие к ним группы (роды *Luscinia*, *Calliope*, *Tarsiger*, *Larvivora*, *Cyanecula*), пёстрые мухоловки (*Ficedula*), чеканы (*Saxicola*) и каменки (*Oenanthe*).

Объект данного исследования — синехвостка (*Tarsiger cyanurus* (Pallas, 1773)). Это единственный вид рода в фауне России. Еще шесть видов *Tarsiger* населяют Гималаи и Сино-Тибетские горы, где находится центр разнообразия группы. Восьмой вид — тайваньская синехвостка *Tarsiger formosanus* — эндемик острова Тайвань (Wei et al., 2022). Ранее *Tarsiger* объединяли с *Luscinia*, *Calliope*, *Cyanecula* и *Larvivora* в составе единого рода *Luscinia*. Однако, согласно молекулярно-генетическим исследованиям (Sangster et al., 2010; Zhao et al., 2023), названные группы не являются сестринскими таксонами, хотя все же достаточно близки филогенетически, так как относятся к одному и тому же подсемейству Saxicolinae. Пение синехвостки до сих пор детально не описано. Между тем имеются детальные описания рекламной вокализации ряда других видов из названных родов, обитающих в Северной Евразии. Это обыкновенный, или восточный соловей (*Luscinia luscinia*) (Иваницкий и др., 2013; Naguib, Kolb, 1992; Griebmann, Naguib, 2002; Ivanitskii et al., 2017a), южный соловей (*Luscinia megarhynchos*) (Панов и др., 1978; Todt, Hultsch, 1998), варакушка (*Cyanecula svecica*) (Naguib, Kolb, 1992), синий соловей (*Larvivora cyane*) (Ivanitskii et al., 2017) и соловей-красношейка (*Calliope calliope*) (Ivanitskii, Monakhova, 2020). Задача настоящего исследования состояла в описании базовых особенностей пения синехвостки как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях. Полученные данные мы сопоставили с тем, что известно по другим видам Saxicolinae, главным образом — с *Luscinia*, *Calliope* и *Larvivora*, а также — с некоторыми другими. На основе этого мы попытались наметить некоторые общие принципы организации песенных репертуаров этих видов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

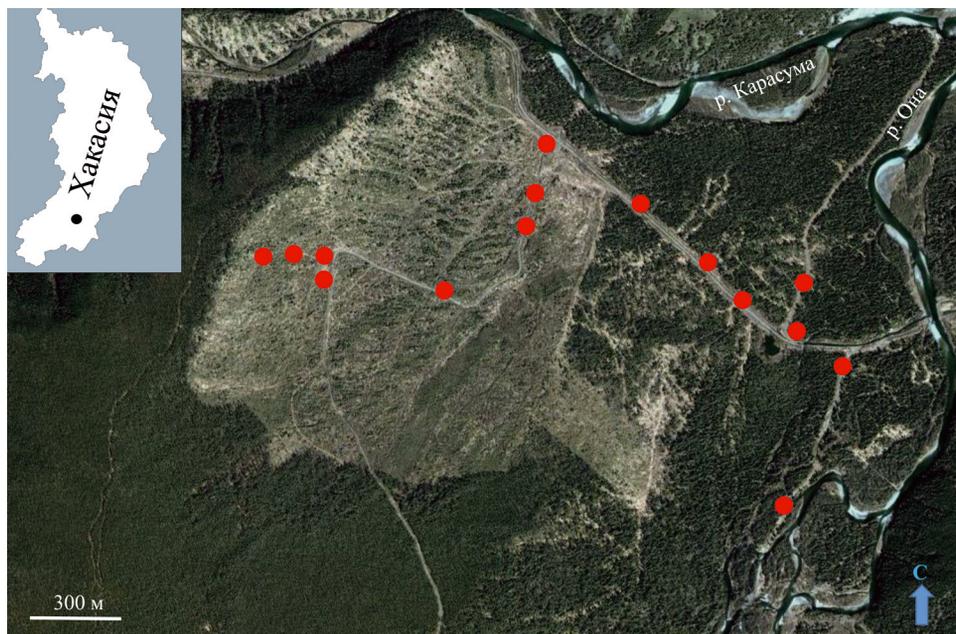
### Полевые исследования и особенности изученной популяции

Пение синехвостки записывали 9–13 мая 2023 г. на территории Государственного природного заказника федерального значения “Позарым” (Таштыпский район Республики Хакасия) в окрестностях кордона “Карасума” (52.057° с.ш., 89.592° в.д.). Основной биотоп в районе исследования — горно-таежный (800–900 м над ур. м.) вторичный березовый лес с примесью пихты, ели и кедра. В период исследования самцы, прилетевшие

недавно, активно пели. Несколько раз мы наблюдали территориальные конфликты между соседями. Самок в это время достоверно не отмечено: все самцы или большинство были холостыми. Самцов записывали в двух локациях, удаленных друг от друга на 3.5 км. Первая располагалась вблизи кордона. Здесь, вдоль дороги, идущей параллельно р. Карасума, записано четыре самца. Записи прочих 15 особей получены во второй локации, расположенной к востоку, в районе впадения р. Карасума в р. Она. Здесь синехвосток записывали во время маршрутов по лесным дорогам, стараясь получить фонограммы всех поющих самцов. При обнаружении поющего самца птицу записывали до тех пор, пока она не замолкала, с расстояния не менее 15–20 м, что минимизировало беспокойство. Каждого самца записывали только один раз. Разными мы считали особей, записанных либо (1) в разные дни или в один и тот же день, если расстояние между ними превышало 120 м (в нашей выборке: 173–1023 м,  $n = 13$  самцов), что заведомо больше радиуса территорий этого вида (см. ниже), либо (2), если расстояние между ними было менее 120 м (78–113 м,  $n = 6$  самцов), но регистрировали их одновременно (т.е. мы могли быть уверены, что это разные птицы). Кроме того, при индивидуальной идентификации мы обращали внимание на вокальный репертуар: полное или почти полное сходство репертуаров на двух записях может свидетельствовать, что на них представлена одна и та же птица (в нашей выборке был один такой случай, расстояние между точками записи — 111 м).

Интересно, что записанные особи были распределены по участку исследования относительно равномерно (рис. 1). Это может указывать на полное заселение местообитаний синехвостками, а среднее и минимальное расстояния между точками записи ближайших самцов могут дать представление о радиусе территорий этого вида. Для второй локации, в районе впадения р. Карасума в р. Она, названный показатель варьировал от 78 до 511 м (в среднем  $187 \pm 115$  м,  $n = 15$ ). Исходя из этих значений, радиус территорий самцов синехвостки в районе исследования может составлять около 50–100 м. В Японии, по литературным данным Моримото с соавторами (Morimoto et al., 2006), — около 50 м. А на Полярном Урале, где синехвостки предпочитают селиться поселениями из 2–3 пар, расстояние между ближайшими гнездами составляло около 50–150 м (Рыжановский, 2015). Таким образом, другие авторы при описании пространственной структуры приводят в целом схожие показатели.

Самцы синехвостки имеют два типа окраски (Cramp, 1988). В первом случае верх тела окрашен в синий цвет, а во втором — в коричневато-оливковый. В последнем случае самцы почти



**Рис. 1.** Карта-схема точек записи самцов синехвостки (красные точки). Показаны 15 самцов (из изученных 19), обитавших в районе впадения р. Карасума в р. Она. Видны дороги, вдоль которых были записаны синехвостки.

не отличимы по окраске от самок. Скорее всего, тип окраски определяется возрастом. Все молодые самцы имеют “самочью” окраску. А типичный самцовый наряд они приобретают на второй год жизни (Рябицев, Рыжановский, 2022) либо к 3–4-летнему возрасту (Mogimoto et al., 2006; Ueta et al., 2020). Некоторые авторы по степени развития синего цвета в оперении даже определяют возраст самца – годовалый, двухгодовалый, трехгодовалый и в возрасте четырех и более лет (Nam et al., 2013). Однако, существует мнение, что у ряда особей “самочья” окраска сохраняется на всю жизнь (Рябицев, 2021). Это позволяет говорить о наличии у синехвостки полиморфизма, не связанного с возрастом и имеющего, возможно, генетическую основу. Среди изученных 19 самцов нам удалось рассмотреть тип окраски у пяти. Все они были окрашены по “самочьему” типу. По наблюдениям Мещерягиной, в течение ряда лет работавшей на кордоне “Карасума”, “самочьи” морфы преобладают среди местных синехвосток. Самцов с синей окраской верха она встречала много реже, чем тех, которые были окрашены по типу самок.

#### Анализ пения

Пение синехвостки записывали на магнитофон Zoom H5, оснащенный микрофоном Rode NTG-2. Записано и проанализировано пение 19 особей. Суммарная длительность записей составила 93 мин. Они содержали 604 песни. Для каждого самца записано в среднем  $32 \pm 24$  песни (разброс

значений 3–84,  $n = 19$ ). Длительность записи одного самца варьировала от 1.2 до 12.5 мин (в среднем  $4.9 \pm 2.9$  мин,  $n = 19$ ). Визуализацию и обработку фонограмм проводили в программе Syginx. При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье равную 512 точкам.

Манера пения синехвостки – дискретная, т.е. имеются отдельные песни, отделенные друг от друга выраженными паузами. Мы измерили длительности (с) всех песен и пауз между ними. У многих (хотя и не всех) самцов распределения этих выборок отличались от нормального (тест Шапиро–Уилка,  $p < 0.05$ ), поэтому для характеристики вариационных рядов использовали медиану.

Как и у многих других видов (Catchpole, Slater, 2008), вся совокупность песен каждого самца делится на типы песен. Для каждой фонограммы мы составляли каталог типов песен. Типы выделяли, визуально сопоставляя все песни между собой. Так делали при сопоставлении как индивидуальных каталогов, так и популяционного каталога, описывающего разнообразие типов песен у всех изученных самцов. Хотя в последнее время для классификации песен все чаще используют автоматические методы (например, Fuzukawa et al., 2020), визуальная классификация по спектрограммам все еще остается важным и часто используемым инструментом (например, Quiroz-Oliva, Sosa-López, 2022; Collins et al., 2024).

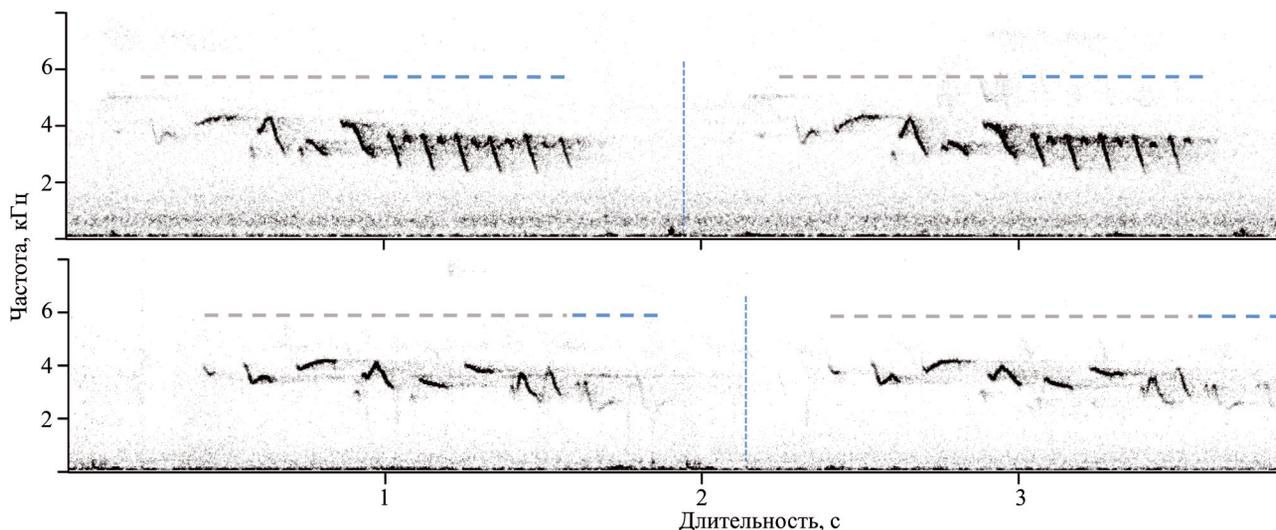


Рис. 2. Примеры последовательных песен одного типа двух самцов синехвостки: сверху – самец № 5, внизу – самец № 10. Серым пунктиром показана основная часть песни, синим пунктиром – заключительная трель.

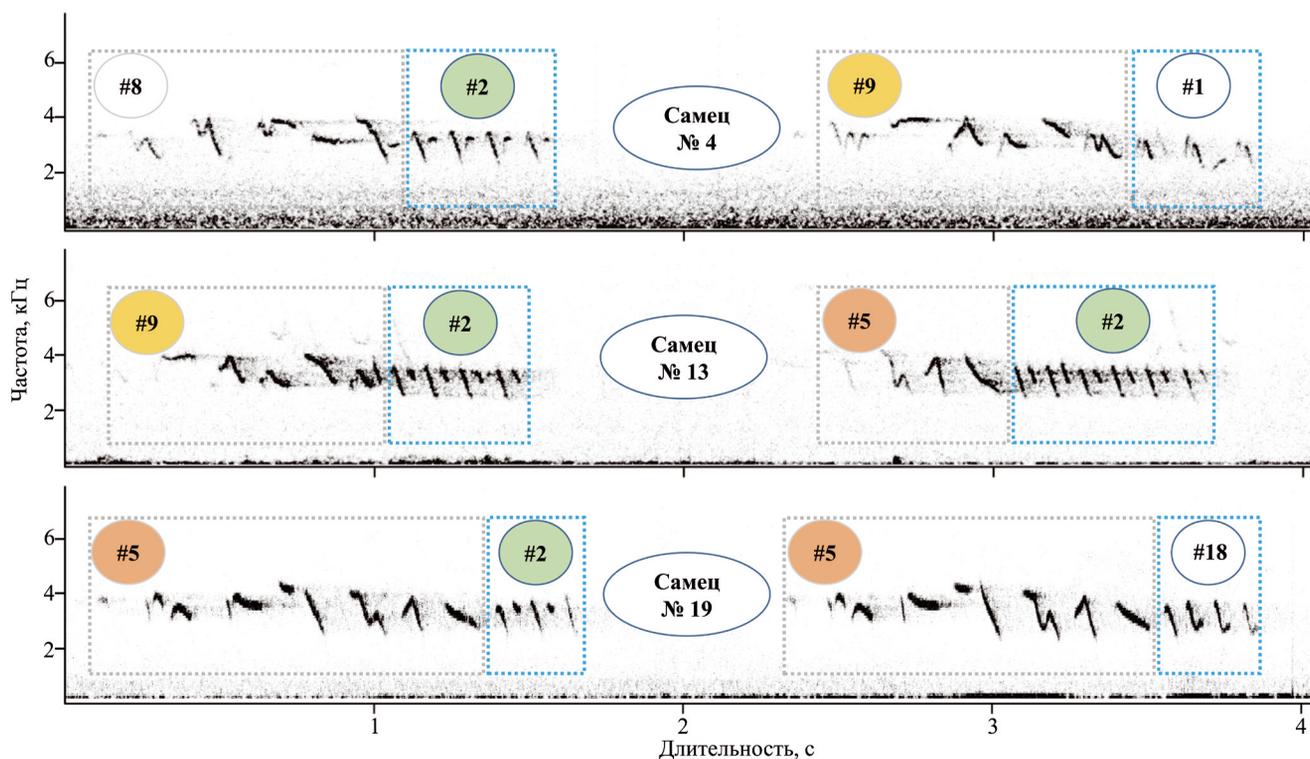


Рис. 3. Репертуары трех самцов синехвостки, у каждого из них – два типа песни. Серой рамкой показана основная часть песни, синей рамкой – заключительная трель. Цифры в кружках указывают номер данной единицы репертуара (тип основной части либо заключительной трели) в популяционном каталоге. Кружки одинакового цвета обозначают единицы репертуара, общие для разных типов песни одной особи или для нескольких особей. Показанные самцы синехвостки особи иллюстрируют основные типы изменчивости индивидуальных репертуаров: у самца № 4 все единицы репертуара разные, у самца № 13 разные типы песен имеют одинаковую заключительную трель, а у самца № 19 – одинаковую основную часть.

4 кГц	1 с	1	2	4	16	18
5		—	9	2	1	2
6		—	3	—	—	—
7		—	2	—	—	—
8		—	3	—	—	—
9		2	2	—	—	—
11		—	2	—	—	—
12		1	—	—	—	—
13		—	1	—	—	—
14		—	1	—	—	—
15		1	—	—	—	—
17		—	2	—	—	—

**Рис. 4.** Наблюдаемая встречаемость разных типов песен популяционного репертуара. Тип песни – это комбинация определенных типов основной части (строки, номера типов EP основной части показаны синим цветом) и заключительной трели (столбцы, номера типов EP заключительной трели показаны красным цветом). Номера в ячейках – количество самцов, у которых зафиксирован данный тип песни.

Тип песни синехвостки – это стереотипная комбинация звуков, практически в неизменном виде повторяемая самцом по ходу пения. Для характеристики организации пения использовали частоту смены напева – это отношение числа переходов (при пении) к песне другого типа к общему числу переходов между песнями. Этот показатель варьирует в пределах (0; 1). Чем он выше, тем чаще птица меняет напев – т.е. переходит к песне иного типа, по сравнению с песней, спетой только что.

Большинство песен состоят из двух частей, названных нами “основная часть” и “заключительная трель” (рис. 2). Для описания сходства индивидуальных репертуаров разных самцов мы составили популяционный каталог. Это каталог включал как типы заключительных трелей, так и типы основной части песни. Эти вокальные элементы мы считали единицами репертуара (Опаев, 2021) синехвостки, т.к. их комбинаторика на популяционном и индивидуальном уровнях обеспечивает

все многообразие песен изученного вида в районе исследования. Общими единицами репертуара разных самцов либо разных песен одного самца мы считали такие, которые идентичны у разных особей либо в разных типах песни данной особи. Таким образом, даже различие в одном звуке мы считали достаточным для того, чтобы относить данные вокальные конструкции к разным типам в популяционном каталоге (см., например, типы #6, #7 и #11 основных частей на рис. 4). Исключение было сделано для “сокращенных” вариантов основных частей: например, тип #5 самца № 13 идентичен части (фрагменту) типа #5 самца № 19 (рис. 3). “Сокращенные” варианты мы относили к исходному типу потому, что и сами синехвостки могут исполнять как полные, так и “сокращенные” варианты, хотя некоторые пели только сокращенные (как самец № 13). Такой подход не исключает ошибку: возможно, полный вариант типа #5 самца № 13 (если он существует) окажется другим, нежели полный вариант самца № 19: в этом случае их следует относить к разным типам.

При анализе числовых данных мы использовали описательную статистику и одномерные тесты: Шапиро–Уилка, Манна–Уитни и Хи-квадрат. Анализ проведен в среде программирования R4.3.1 (R Core Team, 2023).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Структура и организация пения

Каждая песня длится чуть больше секунды. Этот показатель слабо изменчив как на внутри-, так и на межиндивидуальном уровнях. Медианная длительность песни у разных самцов – от 0.9 до 1.5 с (медиана этой выборки 1.3 с,  $n = 19$ ). Длительность паузы между песнями ожидаемо более вариабельна. Медиана этого показателя у разных особей варьировала от 2.3 до 15.9 с ( $n = 19$ ).

Песня состоит обычно из 10–15 тоновых звуков. Характерны звуки с нисходящей частотной модуляцией, в которых основная частота понижается от начала к концу, подчас довольно резко. Нередки и более сложные изменения частоты по ходу звучания звука, например, W- либо L-образные (рис. 2). Пение синехвостки довольно низкочастотное – основная звуковая энергия локализована в области 2.5–4.5 кГц. Каждая песня в большинстве случаев состоит из двух частей (рис. 1). Основная часть – последовательность преимущественно разных тоновых звуков, расположенных в области 2.5–4.5 кГц. Заключительная трель представляет собой повторение слогов, каждый из которых включает 1–2 звука. Число повторов обычно невелико (3–5), но в некоторых случаях может достигать

до 10. Верхняя граница частотного диапазона заключительной трели ниже, чем у основной части, и проходит в области 3.5–4.0 кГц.

Все многообразие песен каждой особи распадается на типы песен. В индивидуальном репертуаре чаще всего 2 типа песни (10 самцов из 19), реже 1 (6 самцов) или 3 (3 самца). Записи самцов с одним типом песни содержали 3–84 песни (медиана 18.5,  $n = 6$ ), а с двумя и тремя типами песни – 7–73 песни (медиана 27,  $n = 13$ ). Различия между выборками не достоверны (критерий Манна–Уитни,  $p = 0.31$ ). Таким образом, один тип песни не был более характерен для репертуаров тех особей, записи которых наименее продолжительны. Следовательно, различия в объемах данных по разным особям принципиально не влияли на оценку их репертуаров.

Типы песен данного самца обладают некоторой изменчивостью. Самая распространенная изменчивость состоит в пропуске отдельных звуков, обычно в начале или конце песни (“сокращенные песни”). В некоторых случаях можно говорить о вариантах песни, относящихся к одному типу. Разные варианты отличаются друг от друга 1–2 звуками основной части. Однако в целом изменчивость внутри данного типа песни плохо формализуема. Ее подробный анализ выходит за рамки настоящей работы, посвященной базовым особенностям репертуара синехвостки.

При пении синехвостки тяготеют к периодической вариативности. Это значит, что самец повторяет один и тот же тип песни несколько раз подряд прежде, чем перейти к следующему типу. Максимальное число таких повторений в нашей выборке – 23. Тем не менее частота смены напева может широко варьировать. 13 самцов (среди всех изученных) имели более одного типа песни в репертуаре. Из расчета частоты смены напева был исключен самец № 9 – из-за наличия у него “гибридных” песен (см. ниже). У прочих 12 птиц названный параметр варьировал от 0.06 до 0.88 (медиана 0.36).

Описанные выше основная часть и заключительная трель, как мы увидим далее, являются единицами рекомбинации на популяционном уровне, но почти никогда – на индивидуальном. Однако на индивидуальном уровне нередки ситуации, когда разные типы песен одной особи имеют, например, одинаковую заключительную трель, но различаются основной частью. Бывает и наоборот: основная часть одинаковая, а трели разные (примеры приведены на рис. 3). Тем не менее у каждого данного самца типы песен в репертуаре стабильны, т.е. свободной рекомбинации разных типов основных частей и заключительных трелей не наблюдается. Но было одно исключение – самец № 9. У этой птицы записано два типа песни. Первый состоял из основной части #5 и трели #2

(“#5 + #2”), второй – #11 и #2 (“#11 + #2»). Из 15 записанных песен этой особи, 7 были “гибридными”, т.е. содержащими основные части разных типов песни. “Гибридные” песни этой особи можно записать как “#11 + #5” и “#5 + #11”.

### Популяционный репертуар и общие единицы репертуара

Основную часть песни и заключительную трель можно считать единицами популяционного репертуара, но не индивидуального. Единица репертуара (ЕР) – эта единица рекомбинации при пении (Опаев, 2021), в данном случае – пении всех изученных особей. В популяционном каталоге (т.е. объединенном каталоге всех особей) мы выделили 16 типов ЕР, среди них – 11 типов основной части песни и 5 типов заключительных трелей. Суммарно в репертуарах 19 изученных самцов было 34 типа песен (это сумма репертуаров всех этих особей). 5 типов ЕР встречены только в одной песне, прочие – в 2–25 песнях (медиана 3,  $n = 11$  типов ЕР). Если говорить о самцах, то из 16 типов ЕР семь были встречены только у одного самца. Остальные были общими: встречены у 2–15 самцов (медиана 3,  $n = 9$  типов ЕР).

Встречаемость разных типов ЕР была крайне неравномерна. Наиболее частыми были тип #5 (основная часть) и тип #2 (заключительная трель) (рис. 4). Они отмечены у 11 и 15 самцов соответственно и в 14 и 25 типах песен соответственно. Прочие типы встречены у 1–5 самцов (медиана 1,5,  $n = 14$ ), в 1–5 типах песен (медиана 2,  $n = 14$ ). Мы посмотрели, случаен или нет состав ЕР песен, содержащих тип ЕР #5, тип ЕР #2, или оба этих типа вместе. Для этого сравнили две выборки: (1) наблюдаемую вероятность совместной встречаемости в одной песне ЕР #5 с каждым типом ЕР заключительной трели, и ЕР #2 с каждым типом ЕР основной части и (2) ожидаемую вероятность, рассчитанную исходя из встречаемости ЕР разных типов. Оказалось, что ЕР #2 случайно комбинируется в песне с любым типом ЕР основной части, в зависимости от его встречаемости (критерий Хи-квадрат,  $p = 0.220$ ). Напротив, ЕР #5 (основная часть) влияла на тип следующей за ним заключительной трели: критерий Хи-квадрат,  $p < 0.001$ . Однако такое влияние было слабым. Так, чаще всего наблюдались песни, образованные самыми частыми ЕР (“#5 + #2”) (рис. 4; пример такой песни у самцов № 13 и № 19 показан на рис. 3). Тип песни “#5 + #2” записан у 9 самцов из 19.

Таким образом, разные типы ЕР имеют разную встречаемость, при этом именно частота встречаемости в значительной степени определяет появление данной комбинации ЕР в песне. Следовательно, на популяционном уровне, объединение двух типов ЕР в составе типа песни во многом

случайно. Тем не менее некоторые типы основной части могут предпочтительно комбинироваться с теми или иными типами заключительной трели.

### ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе мы проанализировали основные особенности песенного репертуара синехвостки. Репертуар изученного вида устроен довольно просто. Каждый самец имеет не более 2–3 типов песен. Песня длится около 1 с и состоит из двух частей: основной части и заключительной трели. На индивидуальном уровне типы песен стереотипны, а на популяционном уровне разнообразие песен обеспечивается комбинированием различных типов основных частей и трелей.

Похожей структурой репертуара обладает белохвостая индига (*Myiomela leucura*), относящаяся к тому же, что и синехвостка, подсемейству Saxicolinae. Песня этого вида длится около 1 с и примерно в половине случаев состоит из двух частей: основной (motif part) и щебечущей (twitter part); другая половина песен включает только основную часть. У девяти изученных самцов индивидуальные репертуары составили 5–28 типов песен (медиана 12). Однако, скорее всего, репертуар недооценен: на индивидуальном уровне наблюдается определенная свобода комбинирования основной и щебечущей частей песни. Индивидуальные репертуары типов основной части у индиги – 3–6 (медиана 4), щебечущей: 1–14 (медиана 9). Это дает потенциальную возможность увеличивать разнообразие песен до нескольких десятков типов (Kolesnikova, Опаев, 2023). Таким образом, базовое сходство репертуаров синехвостки и индиги состоит в их небольших размерах и наличии во всех или многих песнях двух различных по звучанию частей. Ключевое различие – это возможность относительно свободной комбинаторики таких частей у индиги на индивидуальном уровне (поэтому типы песен выражены плохо) и отсутствие такового у синехвостки. У последнего вида рассматриваемая комбинаторика служит для увеличения разнообразия только на популяционном уровне, что свойственно и белохвостой индиге. Иными словами, у индиги части песни служат единицами рекомбинации на индивидуальном и популяционном уровнях, а у синехвостки – только на популяционном.

Репертуары некоторых других видов Saxicolinae разнообразнее и сложнее. Выделяется южный соловей, структура и организация пения которого подробно изучены (Панов и др., 1978; Hultsch, Todt, 1989; Todt, Hultsch, 1998). Как и синехвостка, южный соловей имеет дискретную манеру пения. Песня длится около 3–4 с и состоит из нескольких (в среднем – четырех) фраз (Панов и др., 1978).

Индивидуальные репертуары включают до 200 и более стереотипных типов песен (Kirreg et al., 2004). Разные типы песен могут обладать одинаковыми типами фраз. При этом комбинаторика фраз разных типов в составе песни конкретной особи не случайна: встречаются только определенные комбинации, но не многие другие из возможных (Панов и др., 1978). Благодаря этому можно говорить о наличии у соловья определенных типов песен. Названные особенности (наличие одинаковых фраз в разных типах песен и ограничение свободной комбинаторики разных типов фраз, или EP, в репертуаре данной особи) сближают пение южного соловья и синехвостки.

Каждая песня близкого вида – обыкновенного (или восточного) соловья – структурно сложнее и длиннее (в среднем около 6 с), чем у предыдущего вида. В типичном случае она состоит из вокальных элементов (фраз), большинство из которых – это повторение одного и того же типа звука или слога в виде короткой гомотипической серии, или трели (Иваницкий и др., 2013). А вот репертуар меньше: в среднем всего 11–12 типов песен у каждого самца (Иваницкий и др., 2013; Ivanitskii et al., 2017a). Как и у южного соловья, у обыкновенного соловья разные типы песен популяционного репертуара могут иметь одинаковые фразы (Иваницкий и др., 2013). Поэтому комбинаторика исходных вокальных элементов (фраз) может увеличивать разнообразие популяционного репертуара. Значит, фразы у обыкновенного соловья можно считать единицами популяционного репертуара: в этом смысле они сходны с единицами репертуара синехвостки.

Еще один представитель Saxicolinae – соловей-красношейка – не имеет жестко-стереотипных типов песен. Песня этого вида длится в среднем 4.3 с и представляет собой последовательность из нескольких (чаще всего около пяти) “вокальных единиц” (song unit). Каждая вокальная единица включает в среднем 3.4 звука, исполняемых в определенной последовательности. Вокальная единица – это единица рекомбинации при пении, т.е. единица репертуара по терминологии Опаева (2021). В репертуаре каждого самца – до 260 таких вокальных единиц. В составе конкретной песни они комбинируются с той или иной степенью свободы, но не случайно, а по определенным правилам. Тем не менее число разрешенных комбинаций столь велико, что свести все песни данной особи к набору типов песен трудно (Ivanitskii, Monakhova, 2020).

Вышесказанное позволяет наметить параллели в организации репертуаров описанных видов. У всех песня состоит из стереотипных фрагментов, например, частей, фраз или вокальных единиц. Такие фрагменты являются единицами рекомбинации, т.е.

единицами репертуара (EP: Опаев, 2021). Особенности комбинаторики EP различаются у разных видов. Во-первых, может наблюдаться значительная степень свободы – такая, что отдельные типы песен не выделяются либо выделяются условно (соловей-красношейка, белохвостая индига). Однако даже в этом случае подбор единиц репертуара в составе песни происходит не случайно. Так, для индиги важен порядок – основная часть всегда исполняется первой. А для соловья-красношейки характерны кластеры взаимно-ассоциированных вокальных единиц, чередующихся по принципу линейного синтаксиса с “разветвлениями”. При таком синтаксисе после данного типа фразы в разных случаях исполняются разные типы фраз из определенного “набора” (Иваницкий, Марова, 2021). У других видов свободной комбинаторики не происходит, но разные типы песен могут иметь одинаковые фразы / части (два вида соловьев, синехвостка). В этом случае можно говорить о типах песен в репертуаре данной особи. А разные части песни либо фразы являются единицами популяционного репертуара, но не индивидуального. Их комбинаторика позволяет увеличивать разнообразие типов песен в популяции, как это описано выше у синехвостки. Таким образом, общее свойство рассмотренных видов – это возможность увеличения разнообразия песен за счет комбинирования стереотипных частей песни на индивидуальном и популяционном уровнях (соловей-красношейка, белохвостая индига) либо только на популяционном уровне (два вида соловьев, синехвостка). Не исключено, что подобный принцип может быть выявлен и в других группах певчих птиц.

Однако даже среди Saxicolinae рассмотренная выше комбинаторика характерна не для всех видов. Типичная песня синего соловья – это серия одинаковых звуков (хотя встречаются составные песни из нескольких звуков). В этом случае разные типы песен (их бывает 7–14) из репертуара данной особи, очевидно, не содержат одинаковых звуков, а описанная выше комбинаторика разных компонентов песни не характерна (Ivanitskii et al., 2017). Единица репертуара сорочьего дрозда (*Copsychus saularis*) – это фраза (мотив) из нескольких (5–10) звуков. Индивидуальные репертуары самцов на севере Индии (штат Уттаракханд) были оценены в 20–82 типов фраз (Singh et al., 2019), а в Непале – 5–10 типов (Bhattacharya et al., 2007). В норме песня состоит из одной или нескольких одинаковых фраз (Bhattacharya et al., 2007). Однако иногда птица может комбинировать разные фразы в составе одной песни (Singh et al., 2019). Таким образом, рассмотренная выше комбинаторика единиц репертуара может наблюдаться и у тех Saxicolinae, для которых в норме она не характерна. Дальнейшие исследования могут помочь оценить распространенность данного паттерна комбинаторики в других семействах певчих воробьиных птиц.

## БЛАГОДАРНОСТИ

За помощь в проведении полевых исследований мы признательны С.Г. Мещерягиной.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование поддержано РНФ 24-24-00131.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных, соответствующих критериям Директивы 2010/63/EU.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иваницкий В.В., Марова И.М., 2021. Синтаксическая организация песни птиц // Зоологический журнал. Т. 100. № 10. С. 1145–1158.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Антипов В.А., 2013. Принципы построения и особенности дифференциации песни в московской популяции восточного соловья (*Luscinia luscinia*, Turdidae) // Зоологический журнал. Т. 92. № 2. С. 206–220.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М., 2011. Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylviidae) // Доклады Академии наук. Т. 438. С. 570–573.
- Мещерягина С.Г., Опаев А.С., 2023. Структурно-функциональные особенности двух типов песни у *Phylloscopus humei* (Phylloscopidae) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 8(1). С. 96–107.
- Опаев А.С., 2021. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации. Автореф. Дис. ... докт. биол. наук. М. 44 с.
- Опаев А.С., Колесникова Ю.А., 2019. Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. Т. 98. № 3. С. 319–331.
- Панов Е.Н., Костина А.Н., Галиченко М.В., 1978. Организация песни у южного соловья *Luscinia megarhynchos* // Зоологический журнал. Т. 57. № 5. С. 569–581.
- Рыжановский В.Н., 2015. Особенности биологии и экологии северной синехвостки (*Tarsiger cyanurus cyanurus*) в лесотундре Западной Сибири // Зоологический журнал. Т. 94. № 12. С. 1422–1426.
- Рябицев В.К., 2021. Птицы Сибири. Справочник-определитель в двух томах. Т. 2. Москва – Екатеринбург: Кабинетный ученый. 450 с.
- Рябицев В.К., Рыжановский В.Н., 2022. Птицы полуострова Ямал и Приобской лесотундры. Т. 2. Воробьинообразные. Москва – Екатеринбург: Кабинетный ученый. 390 с.
- Шишкина Е.М., Опаев А.С., 2020. Изменчивость пения самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) в разные дни // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 450–458.
- Bhattacharya H., Cirillo J., Subba B.R., Todt D., 2007. Song performances rules in the Oriental Magpie robin (*Copsychus saularis*) // Our Nature. V. 5. P. 1–13.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge University Press. 335 p.
- Collins S.A., Croft S., Jeffs C., Brown S., de Kort S.R., 2024. Recovery of curl bunting, *Emberiza circlus*, song diversity after translocation // Conservation Science and Practice. V. 6. Is. 1. e13060.
- Cramp S. (ed.), 1988. Birds of Europe, the Middle East and North Africa. V. V. New York. 1063 p.
- Derrickson K.C., 1987. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*) // Auk. V. 104. P. 198–207.
- Fuzukawa Y., Webb W.H., Pawley M.D.M., Roper M.M., Marsland S., Brunton D.H., Gilman A., 2020. Koe: web-based software to classify acoustic units and analyse sequence structure in animal vocalizations // Methods in Ecology and Evolution. V. 11. Iss. 3. P. 431–441.
- del Hoyo J., Collar N.J., 2016. HBW and BirdLife International illustrated checklist of the birds of the world. V. 2: Passerines. Barcelona: Lynx Edicions. 1013 p.
- Hultsch H., Todt D., 1989. Memorization and reproduction of songs in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): evidence for package formation // Journal of Comparative Physiology A. V. 165. P. 197–203.
- Grießmann B., Naguib M., 2002. Song sharing in neighboring and non-neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implication for communication // Ethology. V. 108. Is. 5. P. 377–388.
- Ivanitskii V.V., Ivlieva A., Gashkov S., Marova I., 2017. The song structure of the Siberian Blue Robin *Luscinia [Larvivora] cyane* and a comparison with related species // Ornithological Science. V. 16. P. 71–77.
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Antipov V.A., 2017a. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): clustering and sequential order of the song types // Bioacoustics. V. 26. P. 199–215.
- Ivanitskii V., Monakhova M., 2020. The song structure of the Siberian rubythroat *Luscinia [Calliope] Calliope*: branching syntax underlies complex and variable vocalization // Ornithological Science. V. 19. P. 177–186.

- Kipper S., Mundry R., Hultsch H., Todt D., 2004. Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition // Behaviour. V. 141. P. 371–390.
- Kolesnikova Y.A., Opaev A.S., 2023. Repertoire structure of White-tailed Robin *Myiomela leucura* // Biology Bulletin. V. 50. # 4. P. 628–633.
- Morimoto G., Yamaguchi N., Ueda K., 2006. Plumage color as a status signal in male–male interaction in the red-flanked bushrobin, *Tarsiger cyanurus* // Journal of Ethology. V. 24. P. 261–266.
- Naguib M., Kolb H., 1992. Vergleich des strophenaufbaus und der strophenabfolge an gesungenen von sprosser (*Luscinia luscinia*) und blaukehlchen (*Luscinia svecica*) // Journal of Ornithology. V. 133. P. 133–145.
- Nam H.-Y., Choi C.-Y., Kwon Y.-S., 2013. Age-dependent spring migration strategies of male orange-flanked bush robins (*Tarsiger cyanurus*) in Korea // Avian migrants in the Northern Pacific: breeding and stopover sites in changing earth. Abstracts. Yuzhno-Sakhalinsk. P. 24.
- Quiroz-Oliva M., Sosa-López J.R., 2022. Vocal behaviour of Sclater's Wrens, a duetting Neotropical songbird: repertoires, dawn chorus variation, and song sharing // Journal of Ornithology. V. 163. P. 121–136.
- Price J.J., Yuan D.H., 2011. Song-type sharing and matching in a bird with very large song repertoires, the tropical mockingbird // Behaviour. V. 148. P. 673–689.
- R Core Team, 2023. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org>
- Read A.F., Weary D.M., 1992. The evolution of bird song: comparative analyses // Philosophical Transactions of the Royal Society B.V. 338. P. 165–187.
- Sangster G., Alström P., Forsmark E., Olsson U., 2010. Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 57. P. 380–392.
- Singh A., Bhatt D., Sethi V.K., 2019. Singing behaviour of the oriental magpie robin (*Copsychus saularis*) // Journal of Ornithology. V. 160. P. 185–193.
- Todt D., Hultsch H., 1998. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical song memory // Biological Cybernetics. V. 79. P. 487–500.
- Ueta T., Fujii G., Morimoto G., 2020. Full-model finite-element analysis for structural color of *Tarsiger cyanurus*'s feather barbs // Forma. V. 35. P. 21–26.
- Wei C., Sangster G., Olsson U., Rasmussen P.C., Svensson L., Yao C., Carey G.J., Leader P.J., Zhang R., Chen G., Song G., Lei F., Wilcove D.S., Alström P., Liu Y., 2022. Cryptic species in a colorful genus: integrative taxonomy of the bush robins (Aves, Muscicapidae, *Tarsiger*) suggests two overlooked species // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 175. Article No. 107580.
- Zhao M., Burleigh J.G., Olsson U., Alström P., Kimball R.T., 2023. A near-complete and time-calibrated phylogeny of the Old World flycatchers, robins and chats (Aves, Muscicapidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 178. Article № 107646.

## SONG STRUCTURE AND ORGANIZATION IN THE RED-FLANKED BLUETAIL (*TARSIGER CYANURUS*, PASSERIFORMES, MUSCICAPIDAE)

A. S. Opaev\*

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky av., 33, Moscow, 119071 Russia

\*e-mail: [aleksei.opaev@sev-in.ru](mailto:aleksei.opaev@sev-in.ru),

[aleksei.opaev@gmail.com](mailto:aleksei.opaev@gmail.com)

The first description of the song repertoire and song sharing in the Red-flanked bluetail is provided. The study was performed in the Khakassky State Nature Reserve, Siberia. Singing of 19 males were analysed. Songs lasted about 1 s. The repertoire size per male were 1–3 (usually 2) song types. The vast majority of songs consisted of two parts: the motif part and the trill part. In a male repertoire, different song types can have a similar motif part, but different trill parts, or vice versa. However, in each male, the song types are stereotyped, and the motif and trill parts from a male repertoire cannot be combined freely. In contrast, in the population as a whole, the diversity of songs increasing due to different males can combine a limited number of motif and trill types in different ways. Therefore, the motif types and the trill types, but not the song types, are parts of a population repertoire. To reveal the general patterns of repertoire structure and organization in Saxicolinae, the data obtained were compared with several other species from the same subfamily. Many Saxicolinae are found to be capable of increasing the song diversity at either individual level or both at individual and population levels by more or less freely combining the stereotyped parts of the song.

**Keywords:** birdsong, song repertoire, behavior