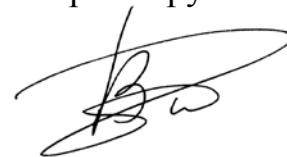


На правах рукописи



**Вабищевич Анастасия Петровна**

Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни  
мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*

**03.02.04 – зоология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук**

**МОСКВА – 2011**

Работа выполнена на кафедре зоологии позвоночных Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

**Научный руководитель**

кандидат биологических наук  
Формозов Николай Александрович

**Официальные оппоненты**

доктор биологических наук  
Панов Евгений Николаевич  
Институт проблем экологии и эволюции  
имени А.Н. Северцова РАН

кандидат биологических наук  
Коблик Евгений Александрович  
Зоологический музей МГУ  
имени М.В. Ломоносова

**Ведущая организация** Институт биологии Карельского Научного Центра РАН

Защита состоится 10 октября 2011 г. в 15 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, ГСП-1, Москва, Ленинские горы, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, д.1, стр.12, Биологический факультет, ауд. М-1.

Факс: 8(495)939-17-46; E-mail: irbeme@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан \_\_\_\_\_ 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Беме И.Р.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Вокальное обучение встречается лишь у некоторых групп птиц и млекопитающих, в том числе, и у человека. В этих группах видоспецифичные вокальные сигналы не являются полностью наследуемыми, и для правильного их воспроизведения необходимо обучение. Несмотря на различия в нейральных структурах, ответственных за вокальное обучение у птиц и млекопитающих, стадии процесса обучения принципиально сходны (Doupe, Kuhl, 1999)<sup>1</sup>. Модельным объектом для исследования вокального обучения и его эволюционных последствий традиционно являются певчие воробьиные (п/о Oscines). Интенсивные исследования их песен в последние 50–60 лет показали, что у певчих воробьиных существует большое разнообразие стратегий песенного обучения и воспроизведения. Так, у одних видов запечатление песен происходит только в короткий период после вылупления, а после достижения определенного возраста выучивание новых песен становится невозможным («обучение по закрытому типу»), в то время как у других видов обучение не ограничено возрастом («обучение по открытому типу»). Певчие воробьиные различаются и по степени врожденного предпочтения к обучению видоспецифичной песне, и по механизмам формирования песен, и по размеру песенного репертуара. Вопрос о том, что же обуславливает многообразие стратегий вокального обучения и исполнения песен, остается открытым и является отдельной темой в эволюционной биологии. Примечательно, что, несмотря на повышенный интерес к пению птиц в последние полвека, детальное описание процессов формирования песенного репертуара и его изменчивости существует лишь для нескольких модельных видов (например, певчей (*Melospiza melodia*) и беловенечной (*Zonotrichia leucophrys*) зонотрихии). Таким образом, исследования песен каждого отдельно взятого вида представляют интерес, поскольку расширяют наши знания о принципах песенного обучения и воспроизведения у певчих воробьиных. Особое значение имеют наблюдения за мечеными особями на протяжении нескольких лет; однако во многих биоакустических исследованиях сроки сбора материала ограничены лишь одним полевым сезоном. В нашей работе в качестве модельного вида для выявления и описания песенной изменчивости была выбрана мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*). Этот вид способен многократно увеличивать численность при развешивании искусственных гнездовий – синичников, самцы после прилета на участок размножения и выбора синичника активно исполняют рекламные песни в его окрестностях для привлечения самки, а через год птицы возвращаются на участок предыдущего гнездования. Все это делает мухоловку-пеструшку идеальным объектом для исследования индивидуальной изменчивости песен у определенных самцов и описания межпопуляционных различий песен. Важно дополнить, что в зонах симпатрии с близким видом – мухоловкой-белошейкой (*F. albicollis*) – многие мухоловки-пеструшки исполняют песни имитационного характера, напоминающие песни мухоловки-белошейки. Этот феномен имитирования также вносит свой вклад в межпопуляционные различия песен вида.

**Цели и задачи исследования.** Целью нашей работы было описание межпопуляционной и индивидуальной изменчивости песен мухоловки-пеструшки. В рамках нашего исследования были поставлены следующие задачи:

1. Выявить межпопуляционную изменчивость песен вида:
  - 1.1. Описать проявление феномена имитирования песен мухоловки-белошейки в разных популяциях. Выяснить, а) связано ли имитирование с численным преобладанием мухоловки-белошейки; б) является ли пение имитационного характера последствием гибридизации двух видов.
  - 1.2. Продемонстрировать межпопуляционные различия в типичных (видоспецифичных) песнях мухоловки-пеструшки.
2. Описать индивидуальную изменчивость песен самцов мухоловки-пеструшки:

---

<sup>1</sup> Doupe A. J., Kuhl P. K., 1999. Birdsong and human speech: common themes and mechanisms // Annual Review of Neuroscience. V. 22. P. 567-631.

2.1. Показать, как изменяется структура и разнообразие песен птицы на протяжении одного сезона размножения;

2.2. Выяснить, происходит ли изменение структуры песен между сезонами размножения.

В качестве дополнительной задачи мы предприняли попытку экспериментального песенного обучения взрослых самцов в полевых условиях. Для обучения была выбрана «чужеродная» песня близкого вида – мухоловки-белошейки.

**Научная новизна работы.** Впервые показано, что имитационное пение у мухоловки-пеструшки не является следствием численного преобладания мухоловки-белошейки. Продемонстрированы значимые межпопуляционные различия типичных песен мухоловки-пеструшки, которые предположительно свидетельствуют о наличии песенных диалектов. Впервые проведена оценка внутри- и межсезонных изменений структуры песен индивидуальных самцов на основании анализа длинных песенных последовательностей. Выявлена связь степени межсезонных изменений песен с окраской и возрастом самца: годовалые птицы со светлой окраской оперения способны к кардинальной смене исполняемого песенного репертуара на следующий год. В рамках исследования внутрисезонных изменений песен впервые описана предрассветная песенная активность у самцов мухоловки-пеструшки, уже образовавших пары. При этом предрассветные песни значимо более разнообразны, чем песни, которые эти же птицы исполняли до образования пары.

Таким образом, данные, полученные в ходе выполнения работы, существенным образом дополняют сведения о песнях одного из модельных видов в орнитологических исследованиях – мухоловки-пеструшки – и расширяют знания о песенной изменчивости у певчих воробьиных.

**Практическое значение работы.** Результаты работы могут быть использованы при составлении лекционных курсов по биоакустике и при написании монографий по проблемам вокального обучения и песенной изменчивости у певчих воробьиных.

**Апробация работы.** Результаты исследования доложены и обсуждены на Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (г. Москва, 2008 г.), на 7-ой конференции Европейского Союза Орнитологов (г. Цюрих, 2009 г.) и на 25-м Международном Орнитологическом Конгрессе (г. Кампос-ду-Жордао, 2010), а также на кафедре зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ (2010).

**Публикации.** Результаты диссертационной работы отражены в 6-ти научных работах, в том числе 3 статьях, 2 из которых опубликованы в журналах, рекомендуемых ВАК. Еще одна статья принята к печати в журнале, рекомендуемом ВАК.

**Объем и структура работы.** Текст диссертации изложен на 209 страницах и включает введение, восемь глав, заключение и выводы. Работа иллюстрирована 17 таблицами и 27 рисунками. Приложение содержит 5 таблиц. Список литературы состоит из 194 наименований, из которых 163 на иностранных языках.

**Благодарности.** Я очень признательна своему научному руководителю, кандидату биологических наук Н.А. Формозову за предложенную тему научной работы, помощь и содействие в организации полевых исследований, обработке данных и оформлении работы. Я благодарю сотрудников Звенигородской Биологической Станции МГУ им. С.Н. Скадовского, заповедника «Брянский лес», Приокско-Террасного Государственного Биосферного заповедника и Национального парка «Угра» и выражаю особую признательность В.П. Новикову, Г.Н. Жупиковой, Т.А. Гордеевой, С.М. Новикову и Д.М. Павлову. Огромное спасибо А.В. Артемьеву, Т.Б. Голубевой, И.П. Шпиленку, В.Г. Гринькову, Е.В. Иванкиной, Т.А. Ильиной, А.Б. Керимову, А.В. Бушуеву, М.Я. Горецкой и И.Р. Бёме за помощь в организации работы, предоставленные материалы и ценные советы, Н.Н. Кутрухину и В.В. Миронову за разработку программы для анализа песен, И.Б. Солдатовой за помощь в оформлении работы. При проведении лабораторных исследований неоценимую помощь мне оказали В.Л. Сурин, Д.С. Селиванова и Т.В. Григорьева. Я благодарю И.А. Володина, Э.Н. Рахимбердиева и К.А. Роговина за консультации по статистической обработке данных и выражаю искреннюю признательность И.В. Палько и К.М. Менчинскому за помощь в сборе материала. Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты 05-04-49173-а, 09-04-00162-а.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Введение

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования.

### Глава 1. Обзор литературы

#### 1.1. Песни певчих воробьиных

Первый раздел посвящен исследованиям песен певчих воробьиных. Определены основные понятия (позыв, песня, мотив, песенная фигура, тип песни), обсуждены ведущие (привлечение самки-конспецифика и установление границ территории) и дополнительные функции песни. Описана классическая модель вокального обучения. Приведены разнообразные стратегии вокального обучения и воспроизведения песни у певчих воробьиных. Обсуждены причины формирования песенных диалектов – характерных для популяций наборов типов песен и песенных фигур, отличающих популяции друг от друга.

#### 1.2. Исследование песен у мухоловки-пеструшки

Во втором разделе приведены известные данные о вокализации мухоловки-пеструшки. Описано распространение вида и его морфологические особенности: самцы мухоловки-пеструшки полиморфны по окраске брачного наряда, которая варьирует от черно-белой до светло-серо-коричневой, сходной с окраской самок. По семибалльной шкале Дроста (Drost, 1936)<sup>2</sup> яркие черно-белые особи обладают первой морфой, а светлые самцы без черных перьев в брачном наряде – седьмой. Приведена структура рекламных песен (рис. 1), которые самец исполняет после прилета на место размножения и обнаружения подходящего для гнездования дупла. Обсуждена главная роль рекламных песен мухоловки-пеструшки – привлечение самки (по данным литературы, самцы резко снижают песенную активность после образования пары).

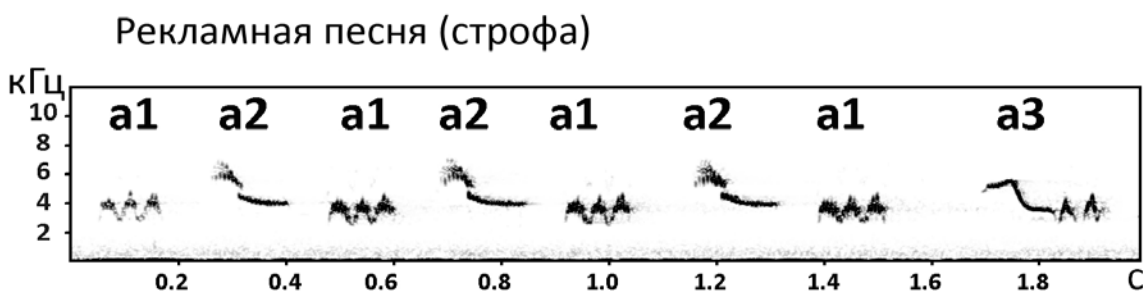


Рис. 1. Сонаграмма рекламной песни мухоловки-пеструшки. Данная песня содержит 8 песенных фигур, которые принадлежат к трем типам - a1, a2, a3. Птица формирует песни путем различного комбинирования фигур. Набор используемых особью типов песенных фигур и их процентное соотношение в вокализации составляют репертуар особи.

Особый раздел посвящен описанию связи параметров песен с физиологическим и иммунным статусом особи и «привлекательностью» песен для самок: самки мухоловки-пеструшки отдают предпочтение самцам а) с более разнообразными песнями б) с более высокой интенсивностью пения.

Обсуждены проблемы вокального обучения у мухоловки-пеструшки: известно, что в становлении песенного репертуара индивидуума важную роль играют птицы-воспитатели (собственные либо приемные родители) (Вилкс, 1965)<sup>3</sup>, но роль других особей – например, соседних самцов – не изучена. Отсутствуют прямые данные о способности или неспособности мухоловки-пеструшки к обучению во взрослом возрасте.

<sup>2</sup> Drost R., 1936. Über das Brutkleid männlicher Trauerfliegenfänger, *Muscicapa hypoleuca* // Vogelzug. V. 6. P. 179-186.

<sup>3</sup> Вилкс Е. К., 1965. Наши результаты экспериментального изучения сложных форм поведения птиц в природных условиях // Сложные формы поведения. Т. 66. С. 130-133.

Отдельно рассмотрены проблемы нетипичной (имитационной) вокализации вида. В симпатрических популяциях с мухоловкой-белошейкой многие мухоловки-пеструшки исполняют песни, напоминающие песни мухоловки-белошейки, в то время как мухоловки-белошейки обладают только типичными песнями. Предположительно имитационные песни у мухоловок-пеструшек развиваются вследствие ошибочного запечатления. Согласно «демографической» гипотезе (Gelter, 1987)<sup>4</sup>, это происходит при численном доминировании мухоловки-белошейки, из-за малой представленности видоспецифичных сигналов в акустическом окружении молодой мухоловки-пеструшки. Поскольку имитационные песни способствуют гибридизации, а гибриды мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки, в целом, имеют сниженный репродуктивный успех (гибридные самки почти полностью стерильны), предполагается, что в зонах симпатрии может идти отбор против распространения межвидового имитирования, однако доказательства этого мало убедительны.

## Глава 2. Межпопуляционная изменчивость рекламных песен. Материалы и методы

### 2.1. Район работ

Для исследования межпопуляционной изменчивости рекламных песен мухоловки-пеструшки были выбраны 5 различных популяций, различающихся по плотности мухоловки-белошейки (рис. 2). На всех пяти точках для привлечения птиц развешены синичники и дуплянки.

1. Стационар «Маячино» (60.8° с.ш. 32.7° в.д.). Область аллопатрии мухоловки-пеструшки. Даты исследований 22.05 – 2.06 (2009).
2. Звенигородская Биологическая Станция МГУ им. С.Н. Скадовского (ЗБС) (55.7° с.ш. 36.9° в.д.). Область аллопатрии мухоловки-пеструшки. 25.05 – 28.05 (2007).
3. Приокско-Тerrasный Государственный Биосферный заповедник (ПТЗ) (54.9° с.ш. 37.6° в.д.). Область недавней симпатрии видов. 22.05 – 2.06 (2006).
4. Национальный парк «Угра» (54.0° с.ш. 35.8° в.д.). Область симпатрии видов. 9.05 – 19.05 (2006).
5. Заповедник «Брянский лес» (52.5° с.ш. 33.9° в.д.). Область симпатрии видов. 24.04 – 18.06 (2005), 5.06 – 20.06 (2006).

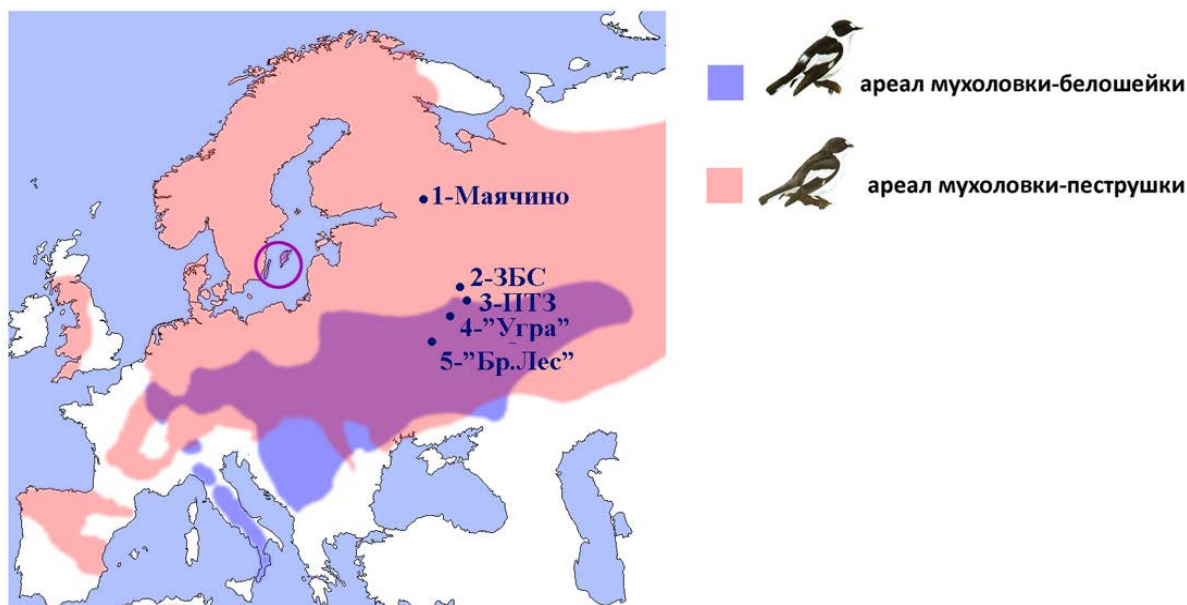


Рис. 2. Расположение исследуемых территорий на карте распространения видов.

<sup>4</sup> Gelter H. P., 1987. Song differences between the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*, the collared flycatcher *F. albicollis*, and their hybrids // *Ornis Scandinavica*. V. 18. P. 205-215.

Таблица 1 содержит дополнительные данные о популяциях.

Таблица 1. Краткая характеристика районов работ. Условные обозначения: МП – мухоловка-пеструшка, МБ – мухоловка-белошейка, ХЛ – хвойный лес, СЛ – смешанный лес, ШЛ – широколиственный лес, МЛ – мелколиственный лес. Лит. источники: \* - Галченков, Середенко (2002)<sup>5</sup>; \*\* - Косенко, Лозов (1999)<sup>6</sup>.

Район	Средняя морфа популяции МП	Количество и расположение синичников	Расстояние до северной границы ареала МБ	Время существования МБ на территории	Соотношение численности МБ:МП в естественных условиях
Маячино	3,7 (Гриньков, Керимов, 1998) <sup>7</sup> 4, 1 (Артемьев, 2008) <sup>8</sup>	около 440 (ХЛ, СЛ, МЛ)			
ЗБС	4,4 (Керимов и др., 1994) <sup>9</sup>	около 1000 (ХЛ, СЛ, ШЛ)			
ПТЗ	4,1 (Керимов и др., 1994) <sup>9</sup>	300 (ХЛ, СЛ)	0 км	19 лет	Нет данных
Угра	4, 4 (Менчинский К.М., личное сообщение)	89 (ХЛ) 190 (ШЛ)	100 км	>40 лет	1:2 (ШЛ) 0:1 (СЛ)*
Бр.лес	4,2 (Палько И.В., личное сообщение)	69 (ХЛ) 76 (СЛ)	250 км	Старая зона симпатрии	4:1 (ШЛ) 1:1 – 1:2 (СЛ) 0:1 (ХЛ)**

## 2.2. Запись песен

С мая по июнь 2005–2008 были получены записи рекламных песен самцов мухоловки-пеструшки в разных пунктах с использованием магнитофонов Sony Walkman WM-D3, Marantz-PMD222, Marantz-PMD660 и микрофонов Philips SBC ME570, Sennheiser ME66. Записи песен получены в утренний период (5:30 – 11:00), когда песенная активность птиц максимальна. Все записанные птицы рекламировали пустые синичники или дупла, привлекая самку. Некоторые особи были предварительно отловлены и помечены, немеченых птиц, в случае необходимости, мы распознавали по особенностям песен и окраски и местоположению гнездового участка. Также были получены записи рекламных песен самцов мухоловки-белошейки. На всех территориях проведено картирование рекламирующих птиц изучаемых видов с указанием типа пения для мухоловки-пеструшки (типичный или имитационный), который впоследствии подтверждали при просмотре сонограмм.

## 2.3. Анализ вокализаций

Анализ песен проведен с использованием программы Avisoft-SASLab Pro, версия 4.40. Записи песен были оцифрованы с частотой дискретизации 24 кГц и разрядностью 16 бит. При построении сонограмм частотное разрешение составило 47 Гц, временное – 1.3 мс.

Для каждого самца были проанализированы 15–20 рекламных песен (из них исключены неполные песни, включающие меньше трех фигур). По построенным сонограммам для каждой песенной фигуры вручную были измерены максимальная и минимальная частоты, время начала и окончания фигуры (рис. 3). Из этих величин были рассчитаны средняя частота фигуры (как среднее арифметическое между минимальной и максимальной частотой), длительность фигуры и длительность интервала между фигурами. После для каждой песни были подсчитаны 8 параметров, которые традиционно используются для сравнения вокализаций мухоловки-

<sup>5</sup> Галченков Ю. Д., Середенко В. М., 2002. Птицы северного участка заповедника «Калужские засеки». Сообщение первое // Калужский орнитологический вестник. Т. 3. С. 31-49.

<sup>6</sup> Косенко С. М., Лозов Б. Ю., 1999. Позвоночные животные Неруссо-Деснянского Полесья (аннотированный список видов). Брянск. 55 с.

<sup>7</sup> Гриньков В.Г., Керимов А.Б., 1998. Стратегии размножения и полиморфизм по окраске брачного наряда у самцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*, Passeriformes, Muscicapidae). Возможные механизмы поддержания фенотипической структуры популяции // Зоологический журнал. Т. 77. С. 825-837.

<sup>8</sup> Артемьев А.В., 2008. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала. М.: Наука. 272 с.

<sup>9</sup> Керимов А.Б., Иванкина Е.В., Шишкин В.С., 1994. Неустойчивый половой диморфизм и параметры размножения мухоловки-пеструшки // Орнитология. Т. 26. С. 13-27.

белошейки и мухоловки-пеструшки (Qvarnström *et al.*, 2006)<sup>10</sup>: длительность песни, число фигур в песне, темп пения (число фигур в 1 сек.), средняя длина фигуры в песне, средняя длина интервала между фигурами, максимальная частота песни, минимальная частота песни, средняя частота песни (среднее арифметическое между средними частотами всех фигур в песне).<sup>11</sup>

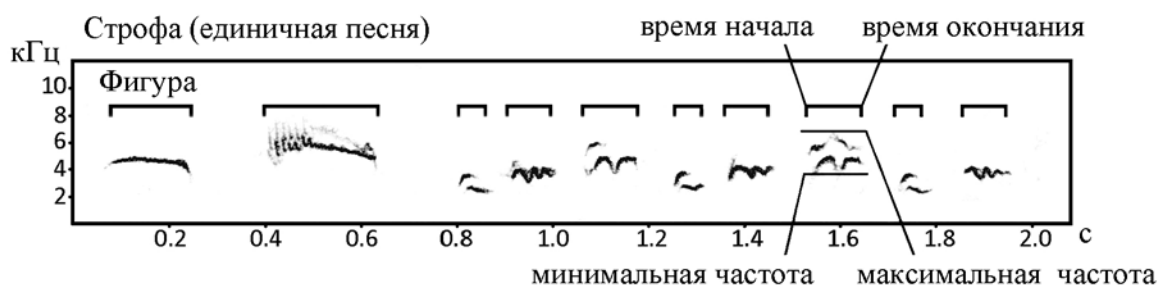


Рис. 3. Измерение акустических параметров песенных фигур по сонограмме. Скобками показаны отдельные фигуры в песне мухоловки-пеструшки.

Мы подразделили записанных в симпатрических популяциях самцов мухоловки-пеструшки на две группы: птиц с типичными песнями и птиц с имитационными песнями. Птицы-имитаторы распознавались при просмотре сонограмм по наличию песенных фигур, характерных для мухоловки-белошейки. В эту группу попали все мухоловки-пеструшки, у которых в записях хотя бы единично присутствуют такие песенные фигуры. Максимальное число имитаторов обнаружено в популяции «Брянский лес».

#### 2.4. Статистическая обработка данных

Все птицы были подразделены на семь выборок: мухоловки-белошейки из «Брянского леса», мухоловки-пеструшки с имитационными песнями из «Брянского леса» и пять групп самцов мухоловки-пеструшки с типичной вокализацией, принадлежащих разным популяциям. Для каждой особи были подсчитаны средние значения восьми параметров вокализации. Для сравнения этих величин использован однофакторный дисперсионный анализ (в случае неоднородности дисперсии – его модификация, тест Вельша). Парные сравнения популяций проведены с использованием теста Тьюки-Крамера.

Сравнение долей птиц-имитаторов среди самцов мухоловки-пеструшки в разных биотопах проведено с помощью теста хи-квадрат или точного критерия Фишера, если численность птиц в какой-либо категории была меньше пяти.

Данные также были проанализированы с помощью канонического дискриминантного анализа. Песенные параметры, которые не обладали нормальным распределением или сильно коррелировали с другими, были исключены из анализа и не учитывались при расчете канонических дискриминантных функций.

Все статистические анализы проведены в пакете программ SAS 9.1.3.

#### 2.5. Молекулярно-генетический анализ самцов с имитационным типом пения

Чтобы проверить, связана ли имитационная вокализация с генетической интрогрессией, мы проанализировали генотип фенотипических мухоловок-пеструшек с имитационными песнями из «Брянского леса». Для сравнения были использованы образцы крови самцов и самок мухоловки-белошейки из той же популяции. Пробы крови были собраны весной – летом 2005 года у 13 самцов мухоловки-пеструшки с нетипичной вокализацией и 12 мухоловок-белошеек.

<sup>10</sup> Qvarnström A., Haavie J., Saether S. A., Eriksson D., Pärt, T., 2006. Song similarity predicts hybridization in flycatchers // *Journal of Evolutionary Biology*. Т. 19. С. 1202-1209.

<sup>11</sup> Последний песенный параметр не является средним арифметическим между максимальной и минимальной частотой песни, а отражает ту частоту, на которой исполняется большинство песенных фигур в песне. Сходный параметр использован в цитированной работе Кварнстрём с соавторами (Qvarnström *et al.*, 2006).



В качестве генетических маркеров были выбраны три видоспецифичных маркера: ядерные микросателлиты FhU4 и FhU1 (Sætre *et al.*, 2003)<sup>12</sup> и контрольный регион митохондриальной ДНК (Sætre, Moum, 2000)<sup>13</sup>.

Из проб крови фенольно-хлороформным методом была выделена ДНК птиц с последующим осаждением этанолом, высушиванием и растворением в деионизированной воде. К 2 мкл раствора ДНК добавляли компоненты стандартной ПЦР-смеси, при амплификации фрагментов ДНК применяли двухраундовую гнездовую («nested») полимеразную цепную реакцию с парами внешних и внутренних праймеров. Полученные ПЦР-фрагменты анализировали при помощи электрофореза в 6%-ном полиакриламидном геле с последующим окрашиванием бромистым этидием и визуализацией в УФ-свете.

### Глава 3. Межпопуляционная изменчивость рекламных песен. Результаты

#### 3.1. Различия типичных песен мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки. Вокализация птиц-имитаторов

В целом, типично поющие мухоловки-пеструшки исполняют песни в более быстром темпе и используют более низкие частоты, чем мухоловки-белошейки (табл. 2). Как и в других симпатрических популяциях, в «Брянском лесу» мухоловки-пеструшки с имитационными песнями по большинству акустических параметров занимают промежуточное положение между типично поющими птицами своего вида и мухоловками-белошейками (табл. 2–4, рис. 4). По длине песен и по минимальной частоте песен имитаторы не отличаются от типично поющих конспецификов (табл. 3). При этом последние достоверно отличаются от мухоловок-белошеек по всем песенным параметрам, кроме числа фигур в песнях (табл. 3). Примеры сонограмм песен видов приведены на рис. 5.

*Таблица 2. Средние значения (в скобках - величина стандартного отклонения) песенных параметров типично поющих мухоловок-пеструшек из пяти популяций, мухоловок-пеструшек с имитационными песнями и мухоловок-белошеек из «Брянского леса».*

Условные обозначения: МП-Т – типично поющая мухоловка-пеструшка, МП-И – мухоловка-пеструшка с имитационными песнями, МБ – мухоловка-белошейка

Параметр	МП-Т					МП-И (Бр.лес)	МБ (Бр.лес)
	Маячино	ЗБС	ПТЗ	Угра	Бр. лес		
Длина песни, с	1.881 (0.376)	2.082 (0.369)	1.943 (0.330)	1.874 (0.391)	1.800 (0.283)	1.853 (0.320)	2.687 (0.506)
Число фигур	10.0 (2.1)	9.4 (2.1)	9.5 (1.6)	9.5 (2.1)	9.6 (1.3)	7.9 (1.7)	8.7 (1.7)
Темп песни, 1/с	4.79 (0.38)	4.50 (0.41)	4.91 (0.33)	5.10 (0.44)	5.38 (0.57)	4.28 (0.56)	3.23 (0.15)
Длина фигуры, с	0.136 (0.014)	0.149 (0.013)	0.133 (0.009)	0.127 (0.013)	0.126 (0.018)	0.156 (0.029)	0.197 (0.009)
Длина интервала, с	0.094 (0.012)	0.090 (0.013)	0.085 (0.010)	0.085 (0.011)	0.075 (0.007)	0.098 (0.013)	0.136 (0.015)
Средняя частота песни, Гц	4142 (189)	4444 (222)	4425 (145)	4486 (257)	4486 (175)	4998 (356)	5521 (200)
Максимальная частота песни, Гц	7481 (649)	8459 (573)	8214 (640)	8396 (824)	8145 (709)	8789 (659)	9123 (467)
Минимальная частота песни, Гц	2133 (165)	1878 (166)	2107 (137)	2082 (224)	2155 (219)	2237 (162)	2566 (290)
Число особей	15	17	28	23	17	14	19

<sup>12</sup> Sætre G.-P., Borge T., Lindroos K., Haavie J., Sheldon B. C., Primmer C., Syvänen A., 2003. Sex chromosome evolution and speciation in Ficedula flycatchers // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. V. 270. P. 53-59.

<sup>13</sup> Sætre G.-P., Moum T., 2000. A simple molecular method for species identification of pied and collared flycatchers // Hereditas. V. 132. P. 171-172.

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа. Значения F-критерия и вероятности случайности отклонения  $p$  при сравнении групп типично поющих мухоловок-пеструшек (МП-Т), мухоловок-пеструшек-имитаторов (МП-И) и мухоловок-белошеек (МБ).

Сравниваемые выборки	Параметр	Длина песни	Число фигур	Темп песни	Длина фигуры	Длина интервала	Средняя частота песни	Макс. частота песни	Мин. частота песни
МП-Т(Бр. лес) МБ (Бр. лес)	F	43.24	2.96	227.15	223.39	230.71	270.26	23.31	22.64
	$p$	<0.0001	n.s.	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
МП-Т (Бр. лес) МП-И (Бр. лес)	F	0.23	9.54	29.22	12.95	30.7	24.13	6.76	1.34
	$p$	n.s.	0.0044	<0.0001	0.0012	<0.0001	0.0001	0.0145	n.s.
МП-Т (Маячино) МП-Т (ЗБС) МП-Т (ПТЗ) МП-Т (Угра) МП-Т (Бр. лес)	F	1.57	0.25	10.46	8.17	6.12	9.90	5.14	6.34
	$p$	n.s.	n.s.	<0.0001	<0.0001	0.0002	<0.0001	0.0009	0.0001

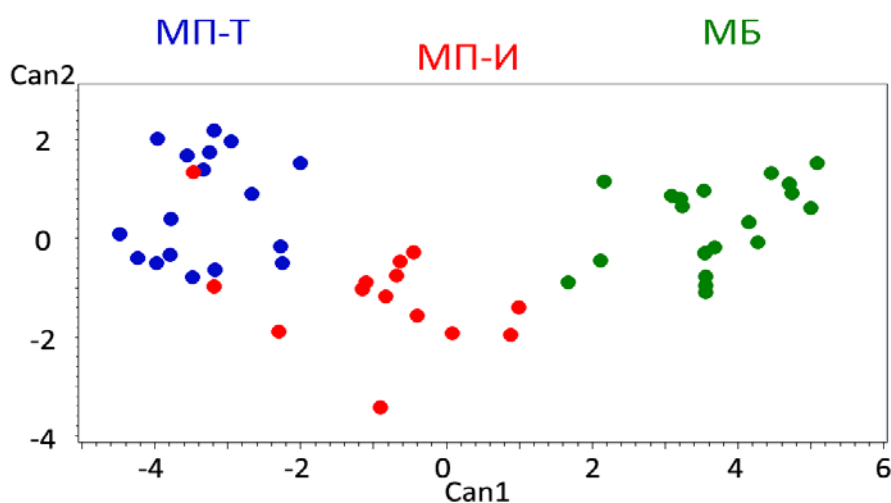


Рис. 4. Распределение мухоловок-белошеек (МБ) и мухоловок-пеструшек с типичными и имитационными песнями (МП-Т и МП-И соответственно) в пространстве первой и второй канонических дискриминантных функций (Can1, Can2). Все птицы – из популяции «Брянский лес».

Таблица 4. Структура корреляции канонических дискриминантных функций (Can1, Can2) и песенных параметров в каноническом дискриминантном анализе песен мухоловок-пеструшек с типичной вокализацией, мухоловок-пеструшек с имитационной вокализацией и мухоловок-белошеек (все птицы из популяции «Брянский лес»).

Параметр	Can1	Can2
	Коэффициенты корреляции	
Длина песни	0.75	0.32
Число фигур	-0.16	0.60
Длина фигуры	0.89	-0.12
Длина интервала	0.95	-0.03
Средняя частота песни	0.91	-0.23
Максимальная частота песни	0.57	-0.31
Минимальная частота песни	0.65	0.14

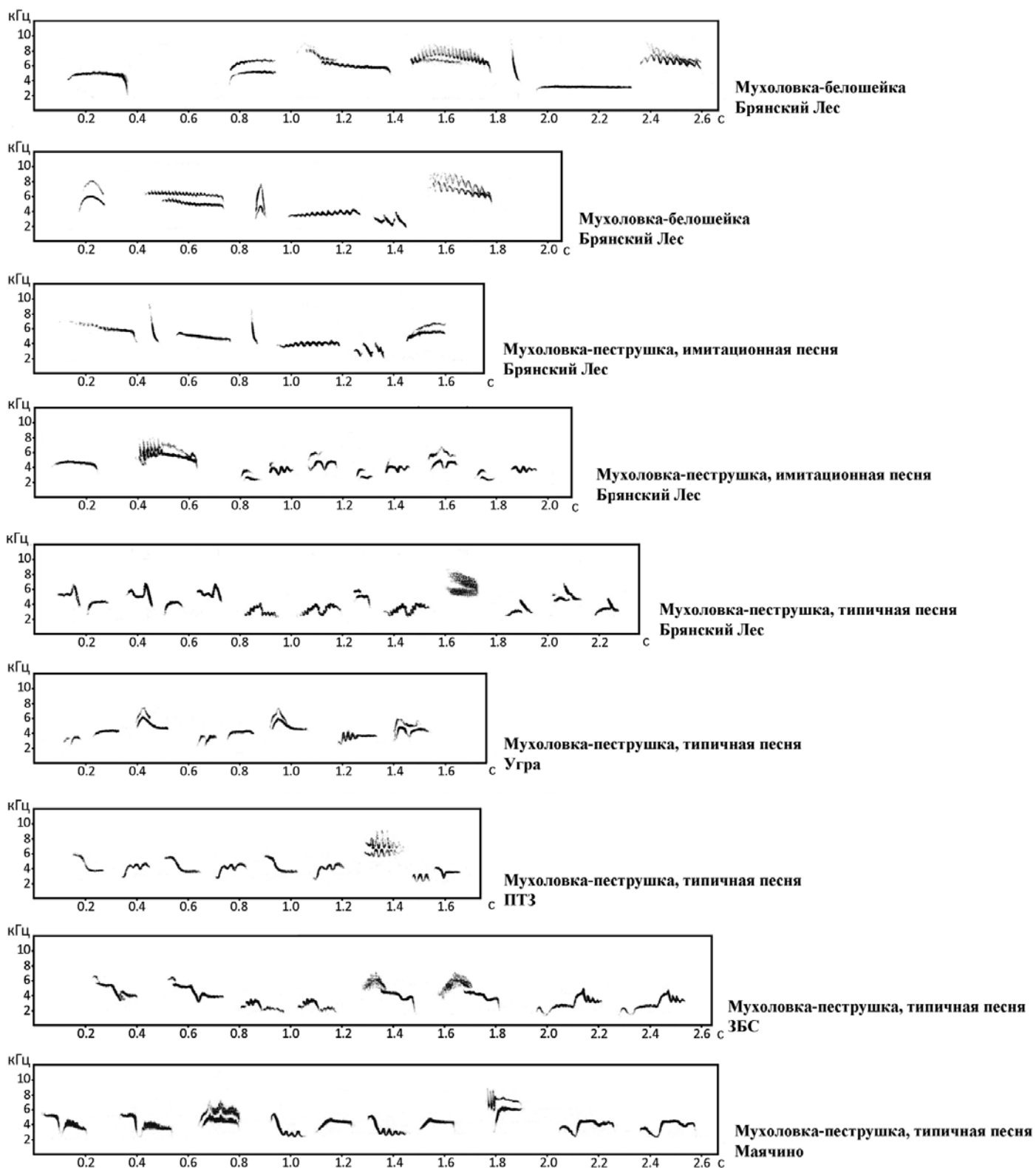


Рис. 5. Сонограммы песен мухоловки-белошейки и типичных и имитационных песен мухоловки-пеструшки.

### 3.2. Межпопуляционное и биотопическое распределение птиц-имитаторов. Связь с присутствием мухоловки-белошейки

Результаты тотального подсчета птиц в окрестностях синичников на пяти территориях представлены в таблице 5.

Табл. 5. Численность и биотопическое распределение самцов мухоловки-белошейки (МБ) и мухоловки-пеструшки (МП) с типичными (МП-Т) и имитационными (МП-И) песнями на изучаемых территориях. Условные обозначения: ШЛ – широколиственный лес, СЛ – смешанный лес, ХЛ – хвойный лес, МЛ – мелколиственный лес.

Район	Число особей в разных биотопах			Процент МП-И среди МП в разных биотопах
	МБ	МП-Т	МП-И	
Маячино	0	ХЛ, МЛ 68	0	0%
ЗБС	0	СЛ 23 Итого 23	СЛ 1 Итого 1	СЛ 4% Итого 4%
ПТЗ	ШЛ 4 СЛ 0 ХЛ 0 Итого 4	ШЛ 14 СЛ 18 ХЛ 40 Итого 72	0	0%
Угра	ШЛ 5 ХЛ 0 Итого 5	ШЛ 12 ХЛ 25 Итого 37	ШЛ 5 ХЛ 0 Итого 5	ШЛ 29% ХЛ 0% Итого 12%
Бр.лес	СЛ 18 ХЛ 20 Итого 38	СЛ 24 ХЛ 31 Итого 55	СЛ 23 ХЛ 10 Итого 33	СЛ 49% ХЛ 24% Итого 38%

Среди всех встреченных в «Брянском лесу» мухоловок-пеструшек доля птиц с имитационной вокализацией составила около 40% (33 из 88 особей). Биотопическое распределение птиц-имитаторов было неоднородным: такие особи чаще встречались в смешанном лесу, чем в хвойном (критерий хи-квадрат,  $df = 1$   $\chi^2 = 5.63$   $p < 0.05$ ). В «Угре» и мухоловки-белошейки, и птицы-имитаторы были обнаружены в широколиственном лесу, а в сосновом бору зарегистрированы только типично поющие мухоловки-пеструшки. Различия долей имитаторов среди мухоловок-пеструшек в разных типах леса в «Угре» статистически достоверны (точный критерий Фишера,  $p < 0.01$ ).

### 3.3. Молекулярно-генетический анализ фенотипических мухоловок-пеструшек с имитационными песнями

Все исследованные мухоловки-пеструшки с имитационными типами песен из популяции «Брянского леса» (13 особей) обладали только видоспецифичными аллелями ядерных микросателлитов FhU1, FhU4 и контрольного региона митохондриальной ДНК.

### 3.4. Межпопуляционные различия типичных песен у мухоловки-пеструшки

Большинство песенных параметров типичных песен мухоловок-пеструшек характеризуются достоверной межпопуляционной изменчивостью (табл. 2, 3, 6; рис. 6, 7). Среди всех популяций особенно выделяются звенигородская и маячинская: в первой птицы исполняют песни в самом низком темпе и используют самые длинные фигуры в песнях, во второй – обладают более низкой средней частотой песен.

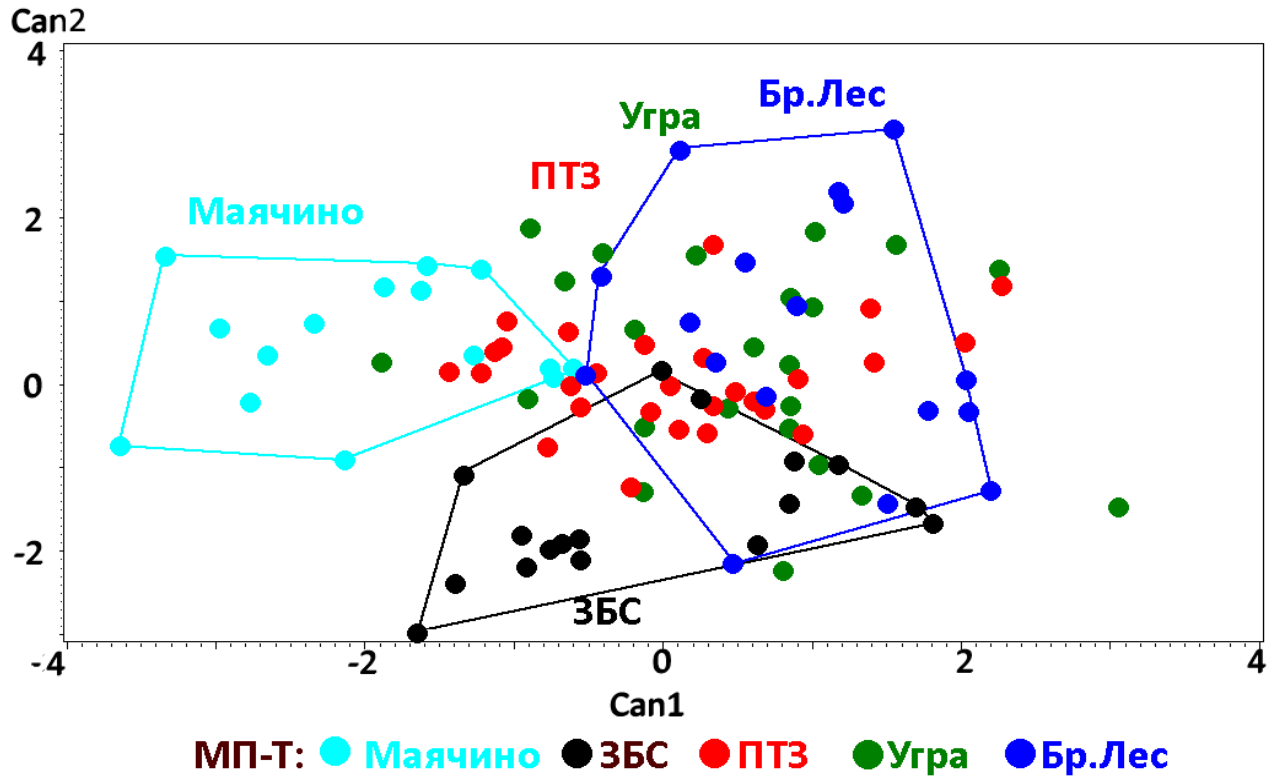


Рис. 6. Распределение типично поющих мухоловок-пеструшек (МП-Т) из пяти популяций в пространстве первой и второй канонических дискриминантных функций (Can1, Can2).

Таблица 6. Структура корреляции канонических дискриминантных функций (Can1, Can2) и песенных параметров в каноническом дискриминантном анализе песен мухоловок-пеструшек с типичной вокализацией из пяти разных популяций.

Параметр	Can1	Can2
	Коэффициенты корреляции	
Длина песни	-0.07	-0.39
Число фигур	0.15	-0.01
Длина фигуры	-0.34	-0.79
Длина интервала	-0.56	-0.30
Средняя частота песни	0.78	-0.19
Минимальная частота песни	0.00	0.76

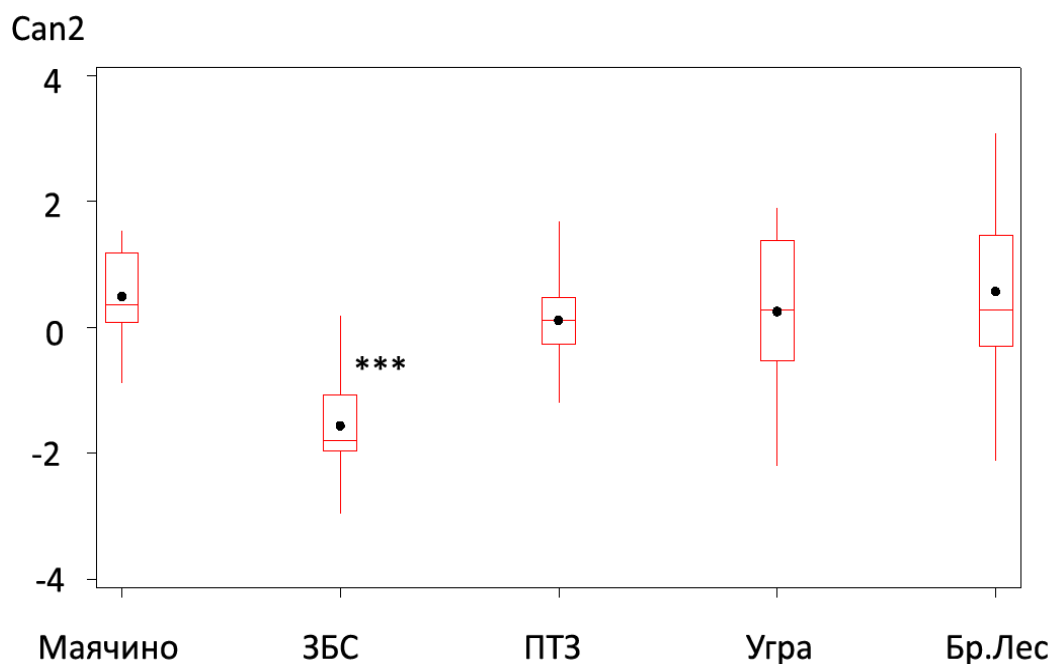
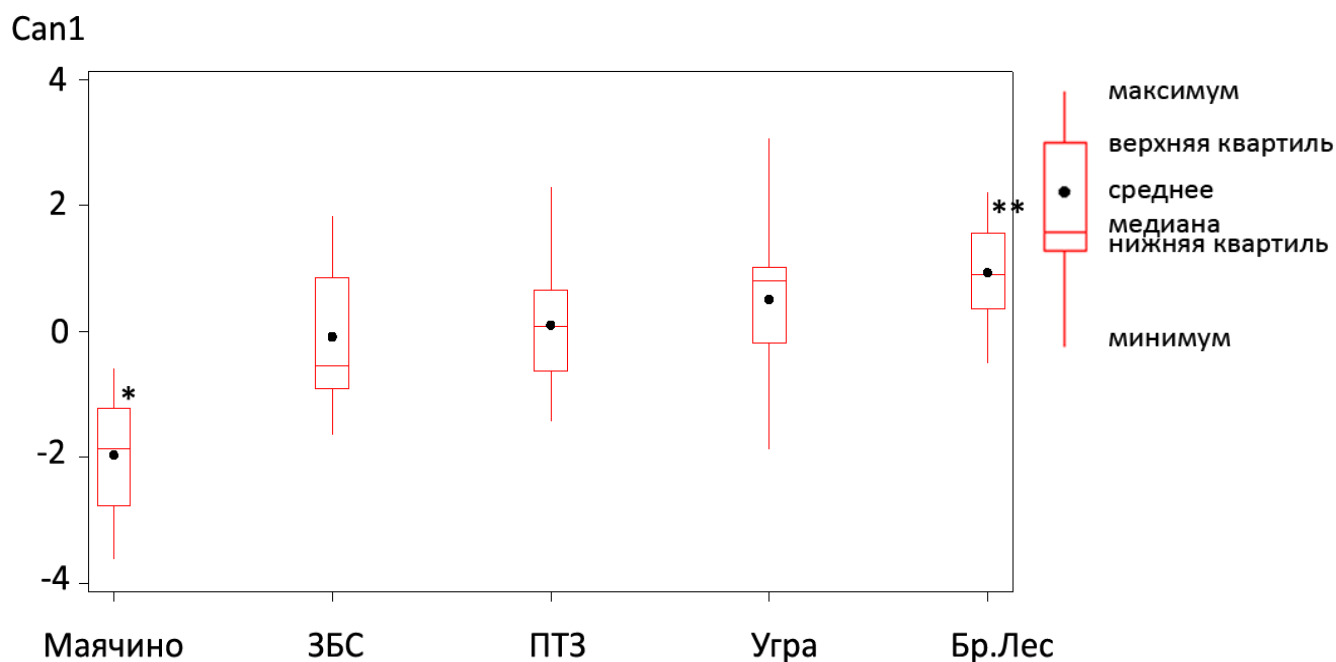


Рис. 7. Значения первой и второй канонических дискриминантных функций (Can1 и Can2) для типично поющих мухоловок-пеструшек из пяти разных популяций.

Условные обозначения: \* Маячино достоверно ( $p < 0.05$ ) отличается от всех остальных популяций; \*\* «Брянский лес» достоверно отличается от ЗБС и Маячино; \*\*\* ЗБС достоверно отличается от всех остальных популяций.

### 3.5. Влияет ли мухоловка-белошейка на межпопуляционную изменчивость типичной песни?

При проведении дисперсионного и канонического дискриминантного анализа не было отмечено какой-либо направленной изменчивости в вокализации мухоловки-пеструшки, которая соответствовала бы акустической конвергенции или дивергенции видов в зоне симпатрии. По параметрам типичных песен симпатрические популяции мухоловки-пеструшки отличаются от мухоловки-белошейки не сильнее и не слабее, чем аллопатрические (табл. 7, рис. 8).

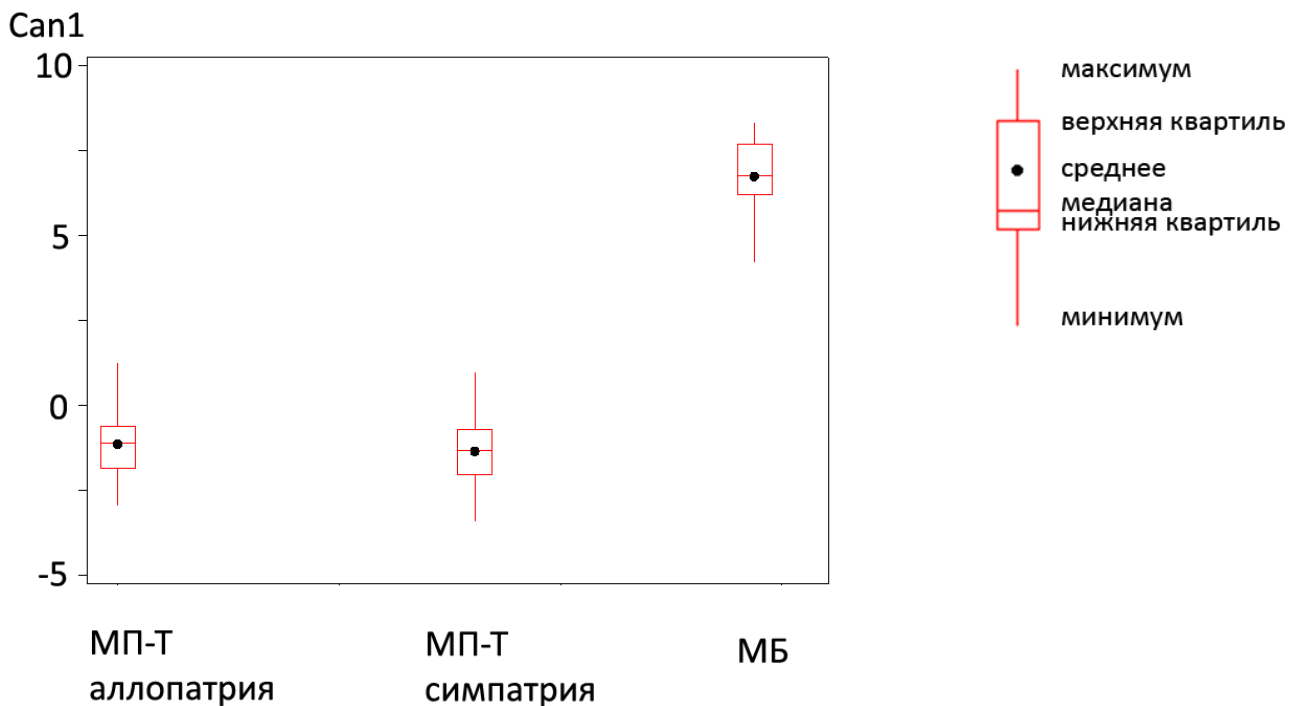


Рис. 8. Значения первой канонической дискриминантной функции (Can1) для популяции мухоловки-белошейки (МБ, «Брянский лес») и типично поющих мухоловок-пеструшек (МП-Т) из симпатрических и аллопатрических популяций. Различия между симпатрическими и аллопатрическими мухоловками-пеструшками статистически незначимы.

Табл. 7. Структура корреляции канонической дискриминантной функции (Can1) и песенных параметров в каноническом дискриминантном анализе песен мухоловки-белошейки («Брянский лес») и мухоловок-пеструшек с типичной вокализацией.

Параметр	Коэффициент корреляции с Can1
Длина песни	0.63
Число фигур	-0.15
Длина фигуры	0.90
Длина интервала	0.87
Средняя частота песни	0.92
Минимальная частота песни	0.68

## Глава 4. Межпопуляционная изменчивость рекламных песен. Обсуждение

### 4.1. Межпопуляционные различия песен: два направления изменчивости

При анализе вокализаций мухоловки-пеструшки в Восточной Европе мы обнаружили выраженные межпопуляционные различия рекламных песен. При этом можно выделить два направления изменчивости песен: 1) распространение имитационного типа пения, вызванное взаимодействиями с мухоловкой-белошейкой 2) изменчивость типичных песен вида.

### 4.2. Распространение имитационных песен

Феномен имитирования нельзя объяснить лишь численным преобладанием мухоловки-белошейки, поскольку имитаторы широко распространены даже в такой популяции, где численность мухоловки-белошейки не превышает численность мухоловки-пеструшки. При этом доля имитаторов среди самцов мухоловки-пеструшки относительно велика (38 % в

популяции «Брянский лес»). Подтверждено, что у птиц с имитационным типом пения отсутствуют молекулярно-генетические маркеры мухоловки-белошейки, которые бы доказывали их гибридное происхождение.

#### **4.3. Биотопическая привязанность птиц-имитаторов. Возможные причины неоднородного распределения**

Распределение птиц с имитационным типом пения неоднородно. В «Угре» и в «Брянском лесу» оно соответствует биотопическим предпочтениям мухоловки-белошейки в естественных условиях<sup>14</sup>. Это может происходить в следующих случаях: 1) если птицы с имитационной вокализацией ориентируются на песни мухоловки-белошейки при поиске дупел и привлекаются песнями гетероспецифика или 2) если мухоловки-пеструшки подстраивают песни под непосредственное акустическое окружение на площадке, а имитационная песня целенаправленно используется для взаимодействий с мухоловкой-белошейкой. В таком случае, возможно, запечатление песни чужого вида происходит уже у взрослых птиц при контакте с самцом мухоловки-белошейки на месте размножения. Попытка проверки последней версии описана в главе 7.

#### **4.4. Межпопуляционные различия типичных песен**

Межпопуляционная изменчивость песен может быть вызвана несколькими причинами, среди которых главное значение имеют культурный дрейф, различия в среде обитания и взаимодействие с другими видами. Мы считаем, что в нашем случае межпопуляционная изменчивость типичных песен мухоловки-пеструшки является следствием культурного дрейфа популяций. Предположительно в удаленных популяциях мухоловки-пеструшки сложились собственные песенные диалекты с уникальными наборами типов песенных фигур, что и является причиной расхождения популяций по частотно-временным параметрам песен. Интересно, что особенности песен популяции сохраняются на протяжении времени. При анализе записей птиц звенигородской популяции, сделанных в 1995 году, и сравнении их с современными песнями мухоловок-пеструшек «Брянского леса», мы обнаружили, что птицы из ЗБС характеризуются медленным темпом вокализаций и используют более длинные песенные фигуры (Вабищевич, Формозов, 2008)<sup>15</sup>. Тот же характер различий отмечен и при анализе песен птиц из ЗБС, записанных в 2008 г.

### **Глава 5. Индивидуальная изменчивость песен. Материалы и методы**

#### **5.1. Район работ**

Исследования проведены с 2008 по 2010 г. на территории Национального парка «Угра», на площадке синичников в сосновом бору.

#### **5.2. Записи песен**

В апреле-мае 2008–2010 г. мы проводили отлов самцов, рекламирующих синичники. У пойманных птиц регистрировали морфу по шкале Дроста и определяли возраст по форме центральных рулевых перьев (Высоцкий, 1989)<sup>16</sup>. Самцов кольцевали алюминиевым и цветными кольцами и метили театральным гримом для индивидуального распознавания птиц, после чего записывали их песни (по возможности, до 100 и более). Внутрисезонная изменчивость песен изучена в 2010 г. для 17 особей. Изменчивость песен из года в год описана для вернувшихся в 2009 и/или 2010 г. окольцованных самцов (23 птицы).

<sup>14</sup> При этом в «Брянском лесу» в окрестностях развешенных синичников мухоловка-белошейка не проявляла четких биотопических предпочтений и была обычна как в хвойном, так и в смешанном лесу, однако мы полагаем, что это было связано с появлением синичников.

<sup>15</sup> Вабищевич А. П., Формозов Н. А., 2008. Изменчивость песни мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в зоне симпатрии с мухоловкой-белошейкой (*Ficedula albicollis*) // Зоол. журн. Т. 87. С. 830-840.

<sup>16</sup> Высоцкий В.Г., 1989. Определение возраста мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в период размножения // Фауна и экология птиц Евразии. Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 197. С. 49-52.



### 5.3. Анализ вокализаций

Для каждого самца были построены сонограммы всех исполняемых типов песенных фигур (параметры сонограмм указаны в Главе 2). Песенные фигуры разных типов мы различали визуально, по их форме. Каждому уникальному типу фигур был присвоен свой номер. Песни самца отображали в виде последовательности номеров (рис. 1), из которой мы подсчитывали количество фигур каждого типа и их долю (процент) в вокализации.

Структурные изменения песен были оценены по трем критериям. Мы выясняли:

А) происходит ли резкое появление новых типов фигур при сравнении вокализаций самца за разные дни/годы (по форме общих кривых накопления, рис. 9);

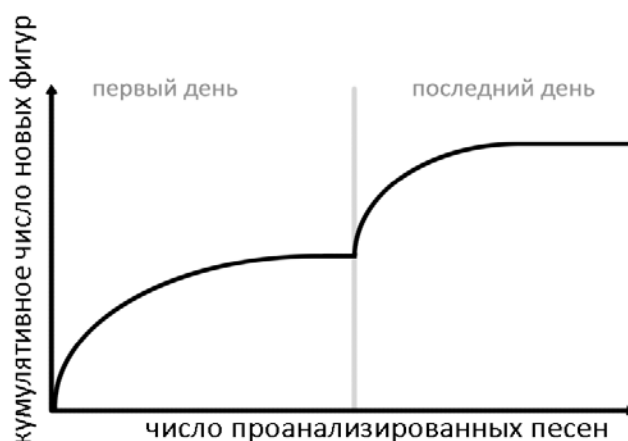


Рис. 9. Теоретический вид общей кривой накопления репертуара в случае резкого появления новых типов фигур в последний по дате день записи песен

Б) как изменяется общее разнообразие исполняемых песен, рассчитывая индекс полидоминантности  $1/D$  по формуле  $1/D=1/\sum p_i^2$  где  $p_i$  – это доля фигуры типа  $i$  в множестве песенных фигур. Чем больше значение индекса полидоминантности, тем выше разнообразие песен;

В) происходит ли значительное изменение в процентном соотношении используемых типов фигур. Песенные последовательности птицы в разные дни записей были рассмотрены как разные множества. Для оценки степени их пересечения мы рассчитывали индекс Пианки (ИП) по формуле  $ИП= \sum p_{i1}p_{i2}/(\sum p_{i1}^2 \sum p_{i2}^2)^{0.5}$ , где  $p_{i1}$  – доля фигуры типа  $i$  в репертуаре самца,  $p_{i2}$  – доля фигуры типа  $i$  в репертуаре той же птицы, записанной в следующий день/год. Индекс Пианки принимает значения от 0 (когда два множества не пересекаются) до 1 (при полном пересечении множеств).

При изучении предрассветных песен дополнительно были рассчитаны интенсивность пения (число песен в минуту в последовательности из 25 песен) и среднее число фигур в песне.

### 5.4. Статистические методы

Использованы преимущественно методы непараметрической статистики: тест Манна-Уитни, коэффициент корреляции Спирмена, критерий Вилкоксона для сопряженных пар, критерий хи-квадрат, точный тест Фишера. В одном случае, когда распределение параметра в каждой из сравниваемых выборок оказалось нормальным, применен критерий Стьюдента.

## Глава 6. Индивидуальная изменчивость песен. Результаты

### 6.1. Внутрисезонная изменчивость песен

#### 6.1.1. Особенности формирования выборок

Исследованы несколько аспектов проявления внутрисезонной изменчивости песен. Во-первых, это изменчивость песен самцов, которые несколько дней подряд не могут привлечь самку и все это время активно рекламируют синичники. У таких птиц (11 особей) мы анализировали «ранние» песни – песенный репертуар первого дня записей, когда самец был

обнаружен на площадке – и «поздние» песни, исполняемые в последний день до образования пары. Минимальный промежуток между первым и последним днем исполнения рекламных песен составил четыре дня.

Во-вторых, это изменчивость песен потенциально бигамных самцов (9 птиц), которые после образования пары начали рекламировать второй синичник, чтобы привлечь вторую самку (для мухоловки-пеструшки характерна факультативная полигиния). Проведено сравнение песен при рекламе первого и второго синичников.

В-третьих, нами впервые зарегистрирован феномен предрассветного пения у самцов после образования пары. Проведено сравнение рекламных песен (исполняемых до образования пары) и предрассветных песен у одних и тех же особей (11 птиц).

### 6.1.2. Внутрисезонная изменчивость рекламных песен до образования пары

У семи из одиннадцати особей общие кривые накопления имели второй уступ, что говорит об интенсивном включении новых типов фигур в «поздние» песни. У четырех птиц не было замечено существенных изменений в вокализации. В целом, самцы характеризуются высокими значениями перекрытия репертуаров ( $IIP \geq 0.78$ ) «ранних» и «поздних» рекламных песен (табл. 8). Сравнение индексов полидоминантности (уровня разнообразия) выборок «ранних» и «поздних» рекламных песен не показало достоверных различий (критерий Вилкоксона,  $S = 13$ ,  $p = 0.28$ ).

Таблица 8. Параметры «ранних» и «поздних» рекламных песен. Условные обозначения: 1/D – индекс полидоминантности, отражающий уровень разнообразия песен; ИП – индекс Пианки, отражающий степень перекрытия песенных репертуаров.

особь (имя или номер)	"ранние" рекламные песни			"поздние" рекламные песни			ИП
	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	
Mit	36	100	13.92	44	93	15.50	0.78
Ins	26	101	7.91	19	83	6.99	0.96
s53	50	123	22.00	121	101	30.20	0.90
s58	28	100	8.33	33	100	6.16	0.94
s66	20	100	8.58	26	100	11.78	0.87
s78	75	100	18.03	73	101	12.88	0.98
sBN	20	101	8.16	26	101	9.70	0.92
Tik	36	107	5.84	40	102	9.29	0.95
Tio	25	103	7.23	45	102	15.26	0.83
Vio	67	92	24.58	72	105	17.40	0.86
Ver	37	100	5.93	67	100	17.10	0.92

### 6.1.3. Сравнение рекламных песен до образования пары и песен при рекламировании второго синичника

У двух из девяти особей общие кривые накопления репертуара имели выраженный второй уступ, что свидетельствует о включении большого числа новых типов фигур в песни при рекламе второго синичника. Индексы Пианки, отражающие перекрытие репертуаров, в большинстве случаев были довольно высоки – более 0.8, однако для трех самцов они лишь слегка превысили 0.6 (табл. 9). Критерий Вилкоксона не показал достоверных отличий между индексами полидоминантности (уровнем разнообразия) песен при рекламе первого и второго синичника ( $S = -6.5$ ,  $p = 0.50$ ).

Табл. 9. Параметры песен при рекламировании первого и второго синичника. Условные обозначения те же, что и в табл. 8.

особь (имя или номер)	"ранние" рекламные песни (до образования пары)			рекламные песни после образования пары при опевании второго синичника			ИП
	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	
Tig	54	206	13.99	45	102	16.04	0.98
Dil	86	100	13.36	52	113	9.83	0.98
Vio	67	92	24.58	45	102	11.46	0.93
S38	52	100	15.14	22	101	10.74	0.64
sBN	20	101	8.16	13	60	6.97	0.93
s22-19rs-blue	69	106	14.81	34	75	9.24	0.63
s89blackring	35	101	9.15	48	100	14.61	0.95
S66	20	100	8.58	35	99	10.42	0.81
Til	22	116	2.84	23	108	5.43	0.61

## 6.2. Предрасветное пение самца после образования пары

### 6.2.1. Описание предрасветного пения

Рано утром мы наблюдали пик высокой песенной активности у самцов, уже образовавших пару: птицы начинали петь еще в темноте и пели примерно с 4:30 до 5:20, после чего практически замолкали. При таком пении самцы часто широко перелетали, исполняя песни не только у своего синичника, но и в ближайших окрестностях других синичников. Впервые мы обнаружили такой тип пения седьмого мая, хотя не исключено, что он присутствовал и раньше. С середины мая, а особенно с приближением времени вылупления птенцов все меньше и меньше птиц проявляли предрасветную песенную активность. У самцов, уже кормящих птенцов, предрасветное пение зарегистрировано не было.

### 6.2.2. Сравнение предрасветных и рекламных песен

В предрасветных песнях у всех самцов обнаружены новые типы песенных фигур. Степень пересечения репертуаров предрасветных песен и рекламных песен достаточно велика ( $ИП \geq 0.73$  при большом количестве проанализированных песен) (табл. 10). Индексы полидоминантности предрасветных песен достоверно выше, чем таковые обычных рекламных песен (критерий Вилкоксона,  $S=32$ ,  $p=0.002$ ). Предрасветные песни, в среднем, содержат больше песенных фигур, чем рекламные песни, и эти различия статистически значимы ( $S=31$ ,  $p=0.003$ ). Кроме того, интенсивность предрасветного пения значимо выше, чем таковая при рекламировании синичников ( $S=19.5$ ,  $p=0.0195$ ).

Таблица 10. Сравнение рекламных и предрасветных песен. Условные обозначения: Инт – интенсивность пения, СЧФ – среднее число фигур в песне, остальные - те же, что и в табл. 8.

\* в качестве выборки рекламных песен использованы песни при рекламе второго синичника;

\*\* проанализировано очень небольшое число песен

Особь (имя или номер)	рекламные песни					предрасветные песни					ИП
	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	Инт	СЧФ	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	Инт	СЧФ	
Tik	36	107	5.84	-	9.53	54	37	16.27	-	10.32	0.87
Tig	54	206	13.99	6.26	10.10	91	103	29.90	15.27	11.47	0.92
Redchin	40	153	7.70	7.77	9.88	70	82	18.44	7.59	14.37	0.94
N42	116	102	31.89	7.02	9.20	135	101	35.95	9.37	11.31	0.95
s19	69	106	14.81	10.5	6.95	103	100	34.39	11.00	11.15	0.79
s44	75	100	21.81	7.95	9.44	101	100	38.63	8.74	9.65	0.91

Таблица 10 (продолжение).

Особь (имя или номер)	рекламные песни					предрасветные песни					ИП
	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	Инт	СЧФ	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	Инт	СЧФ	
Dil	86	100	13.36	5.96	10.61	86	87	17.91	10.34	10.01	0.96
Tio	25	103	7.23	7.94	4.91	52	93	26.24	7.74	6.34	0.73
Blackchin	35	113	7.92	9.2	5.82	88	61	32.79	11.25	9.20	0.77*
Dik	22	30	12.48	7.21	6.87	29	26	16.56	8.93	7.54	0.49**
s53	50	123	22.00	-	7.39	83	89	19.73	-	9.69	0.88

### 6.2.3. Отсутствие связи предрасветного пения с морфой и возрастом птицы

Мы сравнили морфы и возраст птиц с зарегистрированным предрасветным пением (19 особей) со всей выборкой пойманных и окольцованных в 2010 г. самцов (43 особи). Критерий хи-квадрат не показал достоверных отличий между выборками по возрасту (число степеней свободы = 1, хи-квадрат = 0.036,  $p = 0.85$ ). Тест Фишера не подтвердил отличия выборок по морфе ( $p = 0.89$ ).

### 6.3. Межсезонные изменения структуры песен: появление новых типов фигур и смена доминирующих типов фигур в вокализациях

#### 6.3.1. Особенности формирования выборки

Изменчивость репертуара из года в год исследована для вернувшихся в 2009 и 2010 годах окольцованных самцов с записанными до образования пары рекламными песнями (23 особи). Два самца были отмечены на площадке во все три года исследований (2008-2010), еще два – в первый и третий год исследований.

#### 6.3.2. Степень изменения песенного репертуара

У всех вернувшихся 23 птиц отмечено появление новых типов фигур в песнях, однако степень межсезонного изменения репертуара сильно варьирует (табл. 11).

Таблица 11. Межсезонные изменения структуры песен мухоловки-пеструшки. Условные обозначения: 1/D – индекс полидоминантности (отражает разнообразие песен); ИП – индекс Пианки (отражает степень перекрытия песенных репертуаров разных лет).

2010\* - в 2010 г. проанализированы только песни при рекламе второго синичника

2010\*\* - в 2010 – проанализированы предрасветные песни

особь (имя или номер)	когда записана	возраст в первый год записи (1-годовалые 2-старше года)	морфа в первый год записи	первый год исследований			второй год исследований			ИП
				число уникальных типов фигур	число песен	1/D	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	
Til	2009, 2010	1	5	16	90	2.83	23	116	2.84	0.03
Tri	2008, 2010*	1	6	65	125	26.72	38	108	15.74	0.22
Bre	2009, 2010**	1	6	46	104	15.89	121	100	37.16	0.14
Ver	2009, 2010	1	5	28	102	13.56	37	100	5.93	0.05
Tik	2009, 2010	1	6	36	94	12.13	36	107	5.84	0.04
N25	2008, 2009	1	4	41	104	8.95	68	103	18.84	0.50
N28	2008, 2009	1	7	31	100	10.62	58	102	19.17	0.01
N29	2008, 2009	1	5	10	21	4.59	47	100	14.62	0.00
N31	2008, 2009	-	7	13	86	5.60	45	83	9.93	0.02
Redchin	2009, 2010	2	3	58	59	11.26	40	153	7.70	0.92
s4	2008, 2010	2	-	69	126	25.00	68	100	23.46	0.91
Piv	2009, 2010	1	5	27	96	18.16	56	100	19.29	0.72
Kva	2009, 2010**	1	3	61	55	20.60	118	100	33.11	0.67
N1	2008, 2009	2	2	42	100	9.57	22	100	7.14	0.90
N2	2008, 2009	2	6	114	133	31.30	94	84	29.99	0.75

Таблица 11 (продолжение).

особь (имя или номер)	когда записана	возраст в первый год записи (1-годовалые 2-старше года)	морфа в первый год записи	первый год исследований			второй год исследований			ИП
				число уникальных типов фигур	число песен	1/D	число уникальных типов фигур	число песен	1/D	
N5	2008, 2009	1	4	37	96	8.76	40	120	8.67	0.95
N6	2008, 2009	2	6	30	130	4.49	23	106	6.79	0.88
N8	2008, 2009	2	4	52	123	23.93	26	50	11.66	0.69
N12	2008, 2009	2	4	33	80	13.23	77	100	23.82	0.53
N14	2008, 2009	2	3	53	52	21.17	126	160	41.56	0.89
u11s19	2008, 2009	1	3	37	74	14.95	59	78	27.03	0.86
Tig	2008, 2009	1	4	58	108	15.65	52	159	10.02	0.90
Tig	2009, 2010	2	4	52	159	10.02	55	206	13.99	0.97
N42	2008, 2009	2	3	67	115	17.69	44	24	23.08	0.90
N42	2009, 2010**	2	3	44	24	23.08	135	101	35.95	0.79

Распределение птиц в выборке по значению индекса Пианки является бимодальным: промежуточные значения степени изменения репертуара встречаются реже, чем крайние варианты. У птиц с высокими значениями индекса Пианки ( $\geq 0.50$ ) не происходит смены доминирующих типов фигур в песнях (рис. 10). У птиц с низкими значениями индекса Пианки ( $\leq 0.23$ ) происходит кардинальная смена структуры песен, с отсутствием большинства старых типов фигур и появлением новых (рис. 10). При этом в эту группу попадают только годовалые особи.

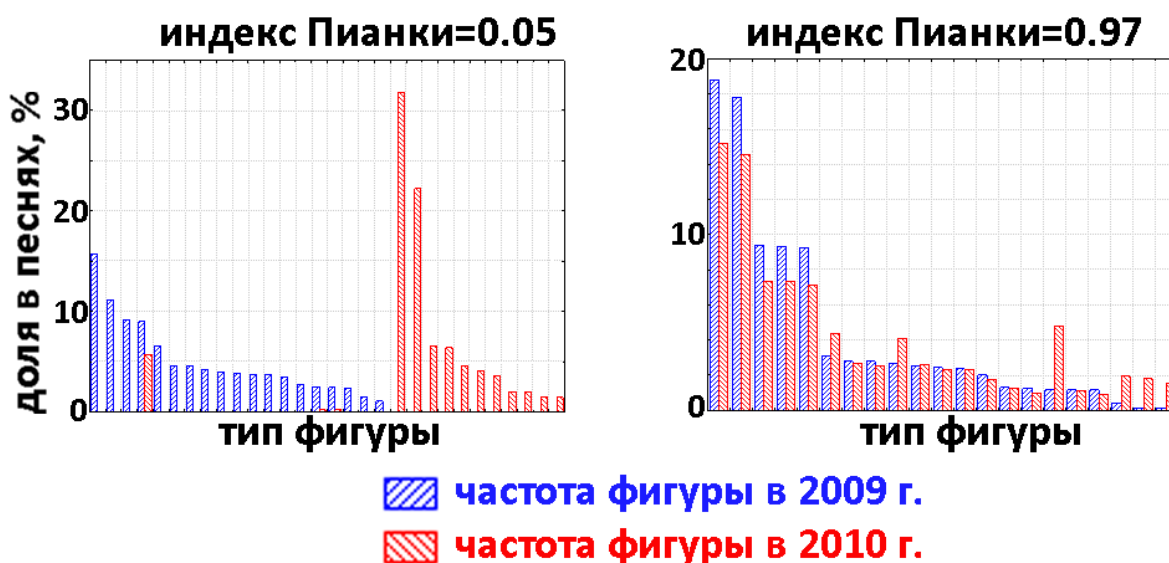


Рис. 10. Изменение частот типов фигур в песнях птиц в разные сезоны размножения. Слева показана особь с очень небольшой степенью перекрытия репертуаров, справа – с сильным перекрытием.

### 6.3.3. Связь возраста и морфы птицы со степенью изменения репертуара

Поскольку в группе годовалых птиц распределение индекса Пианки (ИП) имеет разрыв, были проведены сравнения а) годовалых птиц с низкими значениями ИП ( $\leq 0.22$ ) с птицами старше года (взрослыми); б) годовалых птиц с высокими ИП ( $\geq 0.50$ ) со взрослыми птицами. Годовалые особи с низким ИП значительно отличались от выборки взрослых особей по ИП (тест Манна-Уитни,  $U = 0.00$ ,  $Z = -3.33$ ,  $p < 0.001$ ), в то время как разницы между годовалыми

птицами с высокими ИП и взрослыми обнаружено не было (тест Манна-Уитни,  $U = 21.00$ ,  $Z = -0.71$ ,  $p > 0.05$ ).

В группе всех годовалых птиц ИП отрицательно коррелирует с морфой особи в первый год записи (коэффициент корреляции Спирмена  $R_s = -0.67$ ,  $p < 0.05$ ) (рис.11). Для взрослых птиц корреляция не обнаружена.

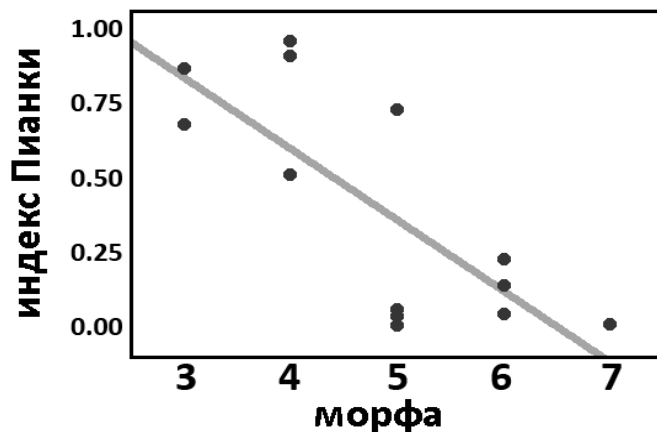


Рис. 11. Корреляция морфы годовалой птицы и индекса Пианки, отражающего степень изменения репертуара на следующий год.

## Глава 7. Экспериментальное предъявление песен мухоловки-белошейки

В главе описана попытка экспериментального обучения взрослых мухоловок-пеструшек песням мухоловки-белошейки. Самцам, рекламирующим синичник, предъявляли «конкурента» с песней гетероспецифика. В роли «конкурента» выступал подсадной самец мухоловки-пеструшки в прозрачном контейнере, а установленный на контейнер динамик воспроизводил песни мухоловки-белошейки. В день каждый самец из экспериментальной группы наблюдал подсадную птицу у своего синичника на протяжении 40 минут (2 серии по 20 минут с перерывом между ними); после начала постройки гнезда мы прекращали экспонирование «конкурента». Самцы мухоловки-пеструшки из экспериментальной группы, как правило, реагировали на подсадного самца как на конкурента, атаковали его, однако не включили в свой репертуар песенные фигуры мухоловки-белошейки ни во время проведения эксперимента, ни на следующий год. Таким образом, вопрос о механизме формирования имитационных песен у мухоловки-пеструшки остается открытым.

## Глава 8. Индивидуальная изменчивость песен. Обсуждение

### 8.1. Внутрисезонные и межсезонные изменения структуры песен

Наши данные подтверждают, что самцы мухоловки-пеструшки способны включать новые типы фигур в песни – как на протяжении сезона размножения, так и между сезонами. При этом на протяжении сезона не происходит сильных изменений структуры песен, о чем говорят сравнительно высокие индексы Пианки; по всей видимости, песня сохраняет индивидуально-маркировочную функцию, безошибочно указывая на определенного самца. Однако индивидуальность песни не всегда сохраняется на следующий год: у ряда самцов происходит кардинальная смена песенного репертуара. Способности к кардинальной смене структуры песен выражены только у годовалых особей. Предположительно кардинальная смена репертуара свидетельствует о способности к обучению новым песням в годовалом возрасте и об ограничении этой способности в последующие годы.

В группе годовалых птиц светлые птицы способны в большей степени изменять структуру исполняемых песен. Связь морфы и степени изменения песен не кажется столь удивительной, если учесть, что различия светлых и темных морф затрагивают не только окраску, но и термоустойчивость, базальный метаболизм и даже рекламное поведение птиц (Гаврилов и др.,

1993; Pyina, Ivankina, 2001)<sup>17,18</sup>. Однако для окончательного подтверждения найденной зависимости желательно продолжить сбор материала и увеличить выборку годовалых птиц.

## 8.2. Изменение песенного разнообразия

Из наиболее важных результатов можно отметить значимое повышение разнообразия в предрассветных песнях, исполняемых после образования пары, по сравнению с рекламными песнями до образования пары. Этот аспект внутрисезонной изменчивости песни мухоловки-пеструшки ранее не описан в мировой литературе. Примечательно, что в рекламных песнях мухоловка-пеструшка исполняет далеко не полный набор типов песенных фигур, которые она способна исполнить. Предположительно, самец исполняет рекламные песни по какой-то определенной стереотипной программе, которая не подразумевает достижения максимального разнообразия вокализаций.

## 8.3. Предрассветное пение: зачем петь в темноте?

Принято считать, что у мухоловки-пеструшки главная роль пения заключается в привлечении самки. В пользу этого утверждения исследователи приводили наблюдения за самцами, которые резко снижали песенную активность при образовании пары. При этом мухоловки-пеструшки снова начинали интенсивно петь, если самка исчезала или если они пытались привлечь вторую самку (Lundberg, Alatalo, 1992)<sup>19</sup>.

Мы впервые показали, что у образовавших пары самцов мухоловки-пеструшки наблюдается предрассветное пение, которое, по всей видимости, не связано с рекламированием синичника. Примечательно, что предрассветные песни характеризуются более высоким разнообразием и более высокой интенсивностью пения, чем рекламные песни; и по этим параметрам являются более «привлекательными» для самок (Lampe, Sætre, 1995)<sup>20</sup>. Возможно, предрассветные песни мухоловки-пеструшки стимулируют самок к внебрачным копуляциям: так, для некоторых видов показана достоверная зависимость песенного разнообразия предрассветных вокализаций и частоты внебрачных копуляций (Suter *et al.*, 2009)<sup>21</sup>.

## Заключение и выводы

В заключение мы приводим выводы из главных результатов, полученных в ходе работы.

1) Обнаружена акустическая дивергенция типичных песен мухоловки-пеструшки, которая предположительно объясняется наличием песенных диалектов у этого вида.

2) Опровергнута «демографическая» гипотеза о формировании имитационного пения у мухоловки-пеструшки из-за численного преобладания мухоловки-белошейки.

3) Показано, что годовалые самцы мухоловки-пеструшки светлых морф способны кардинально изменять структуру песен на следующий год. Это говорит в пользу возможности вокального обучения этого вида в годовалом возрасте. У птиц старших возрастов межсезонные изменения репертуара выражены в меньшей степени.

4) Обнаружено предрассветное пение у образовавших пару самцов, которое характеризуется высоким песенным разнообразием и интенсивностью. Возможно, роль предрассветных песен заключается в стимуляции самок к внебрачным копуляциям.

<sup>17</sup> Гаврилов В.М., Керимов А.Б., Иванкина Е.В., 1993. Популяционно-географические вариации окраски оперения и метаболизм самцов разных цветовых морф у мухоловки-пеструшки // Докл. АН. Общ. Биол. Т. 333. С. 807-810.

<sup>18</sup> Pyina T. A., Ivankina E. V., 2001. Seasonal variation of singing activity and relative effect of the advertising behaviour of males with different plumage colour in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Acta Ornithologica. Т. 36. С. 85-89.

<sup>19</sup> Lundberg, A., Alatalo, R. V., 1992. The pied flycatcher. London: Poyser. 267 P.

<sup>20</sup> Lampe H. M., Sætre G.-P., 1995. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires // Proceedings: Biological Sciences. Т. 262. С. 163-167.

<sup>21</sup> Suter S. M., Ermacora D., Rieille N., Meyer D., 2009. A distinct reed bunting dawn song and its relation to extrapair paternity // Animal Behaviour. Т. 77. С. 473-480.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Вабищевич А.П., Гоголева С.С., Палько И. В., Тарасова Е.Ю., Шиенок А.Н., 2006. Взаимоотношения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и мухоловки-белошейки (*F. albicollis*) в окрестностях заповедника «Брянский лес» // Сборник «Флора и фауна западного Подмосковья». Вып. 4. С. 103 - 114.
2. Вабищевич А.П., Формозов Н.А., 2008. Изменчивость песни мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в зоне симпатрии с мухоловкой-белошейкой (*Ficedula albicollis*) // Зоологический журнал. Т.87. С. 830 - 840.
3. Вабищевич А.П., 2008. Изменчивость вокализации мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в восточной зоне симпатрии с мухоловкой-белошейкой (*Ficedula albicollis*) // Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2008», тезисы докладов. С. 109-110.
4. Vabishchevich A.P., 2009. Variability of the Pied Flycatcher's (*Ficedula hypoleuca*) song in an eastern part of sympatry zone with the Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) // Abstracts, 7th Conference of the European Ornithologists' Union, Zurich, Switzerland (тезисы).С. 85.
5. Vabishchevich A.P., Palko I., Grinkov V., Formozov N., 2010. The plumage coloration of the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) does not confirm the reinforcement hypothesis in the eastern part of the range // Abstracts, 25th International Ornithological Congress, Campos do Jordao, Brazil (тезисы). С. 648.
6. Vabishchevich, A.P., Formozov, N.A., 2010. Song variability in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca*: impact of the sympatry with Collared Flycatchers *F. albicollis* // Acta Ornitologica. Т. 45. С. 189 – 202.
7. Vabishchevich A.P., 2011. Dawn-singing in the Pied Flycatcher: mated males sing highly versatile songs in the early morning // Annales Zoologici Fennici, 48 (принята к печати).