ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2021. № 2. С. 191 – 229
Povolzhskiy Journal of Ecology, 2021, no. 2, pp. 191–229
https://sevin.elpub.ru

Обзорная статья
УДК 591.582.2
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-191-229

КОММУНИКАТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЛОЖНОГО ПЕНИЯ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

А. С. Опаев

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33

Поступила в редакцию 07.04.2021 г., после доработки 11.05.2021 г., принята 12.05.2021 г.

Аннотация. Пение птиц – один из самых сложных сигналов в мире животных, так как оно может состоят из многих разных звуков, группирующихся по определённым правилам. Пение выступает в качестве дальне-дистантного маркёра, обозначая, например, видовую и половую принадлежность певца. Но также оно используется во время непосредственных взаимодействий, например при территориальных конфликтах. В таких ситуациях пение может меняться, становясь отличным от обычного спонтанного пения. Эти модификации могут отражать сиюминутное мотивационное состояние исполнителя и играть роль в коммуникации. В обзоре они рассмотрены на примере территориальных взаимодействий самцов. Эти данные получены в основном в экспериментах с трансляцией самцам видоспецифичного пения, в том числе измененного нужным для экспериментатора образом. Так имитируется вторжение постороннего самца на территорию резидента. Для сравнения были использованы данные об изменениях в пении самцов, отмеченных при взаимодействиях с самками. В фокусе внимания автора статьи – роль сложности пения в коммуникации. Поэтому рассмотрены не все известные ситуативные изменения в пении, а только имеющие отношение к «сложности»: это разнообразие используемых типов песен и/или звуков и правила их комбинирования при пении. Обзор показал, что при изменении внешней обстановки (при появлении самки или конкурента) у певчих птиц происходят следующие изменения в пении (у конкретного вида обычно одно или несколько, но не все сразу): 1) повышается частота пения, 2) возрастает частота эмиссии звуков, 3) повышается частота смены напева, 4) увеличивается разнообразие пения (наблюдаемый размер репертуара), 5) преимущественно используются более продолжительные и разнообразные песни. У некоторых видов, возможно, меняется и организация пения, но данных недостаточно. Все названные пять тактик изменений в пении сводятся к единой стратегии: это максимизация разнообразия акустической продукции на коротких промежутках времени (несколько минут), т.е. увеличение числа разных типов песен и/или звуков. Смысл (проксимальный механизм) максимизации разнообразия может состоять в увеличении времени привыкания к стимулу. К сложному пению, состоящему из многих типов песен и/или звуков, привыкание будет происходить дольше – по сравнению с пением простым и однообразным. Значит, вокализируя разнообразнее, самцы эффективнее воздействуют на получателей сигнала – своих конкурентов либо брачных партнёров.
Ключевые слова: песня птиц, певчие птицы, коммуникация, эксперименты с трансляцией, сложные сигналы

✉ *Для корреспонденции*. Лаборатория сравнительной этологии и биокоммуникации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и *e-mail адрес*: Опаев Алексей Сергеевич: https://orcid.org/0000-0002-4594-1459, aleksei.opaev@gmail.com.

© Опаев А. С., 2021

Финансирование. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-14-50017.

Для цитирования. *Опаев А. С.* Коммуникативное значение сложного пения воробьиных птиц // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 191 – 229. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-191-229

ВВЕДЕНИЕ

Песня певчих воробьиных птиц (подотряд Passeri) состоит из отдельных стереотипных типов звуков, которые группируются в песни. Песни одних видов изменчивы – звуки комбинируются там относительно свободно (как, например, у многих камышевок *Acrocephalus*). Но у большинства других видов можно выделить стереотипные типы песен, состоящие из уникальных наборов звуков, воспроизводимых в строгой последовательности. Одни виды при пении оперируют единственным типом песни, а другие – обладают репертуарами из нескольких типов. Объемы репертуаров некоторых их них впечатляют. Так, пение одного самца многоголосого пересмешника *Mimus polyglottos* может включать более 400 типов песен (Derrickson, 1987), а южного соловья *Luscinia megarhynchos* – более 200 (Kipper et al., 2004). Как правило, разные типы звуков, слогов (т.е. комбинаций из нескольких звуков) и/или типов песен чередуются при пении не случайно. Поэтому говорят, что пение птиц имеет **синтаксис** – т.е. набор правил, определяющих чередование разных типов песен и/или звуков.

Пение воробьиных птиц – один из самых сложных сигналов в мире животных. Сложность пения имеет как минимум три составляющие. Во-первых, это размер репертуара, т.е. количество различных типов песен и/или звуков в арсенале данной особи. Во-вторых, количество «правил», определяющих чередование при пении элементарных акустических единиц (типов песен и/или звуков). В-третьих, конфигурация отдельной песни, главным образом – разнообразие звуков в ней. До сих пор не до конца ясно, используют ли птицы всю эту сложность в общении с себе подобным, а если да – то как. В обзоре будут рассмотрены конкретные механизмы использования сложных песенных сигналов в коммуникации.

В умеренных широтах поют преимущественно самцы. У самок пение встречается реже и чаще наблюдается в тропиках и Южном полушарии (наиболее известна в этой связи Австралия) (Бёме, Горецкая, 2016; Odum et al., 2014). В данном обзоре речь пойдет о наиболее изученных видах, населяющих умеренные широты Северного полушария. Здесь песня может использоваться в разных ситуациях. Но наиболее частый случай – это так называемое **саморекламирование**, **или спонтанное пение**. Речь идёт о ситуации, когда самец поёт «в одиночестве» – т.е. другие особи того же вида явным образом не влияют на его поведение, хотя и могут петь в пределах слышимости. Саморекламирование направлено, как правило, на обозначение занятости участка (у территориальных видов) и привлечение самки. Поэтому после приобретения самки самцы многих видов прекращают петь либо заметно снижают песенную активность.

КОММУНИКАТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ СЛОЖНОГО ПЕНИЯ

Помимо саморекламирования, пение может сопровождать непосредственные взаимодействия с конспецификами – как самцами, так и самками. В этом случае кратковременные изменения в структуре и организации пения могут играть роль в коммуникации. Взаимодействия между самцами зачастую носят агрессивный характер и связаны с территориальной конкуренцией. А «ухаживание» за самкой направлено на привлечение внимания партнёрши и консолидацию пары. В двух названных типах ситуаций пение может меняться, становясь тем или иным образом отличным от спонтанного пения (которое является в этом случае контролем).

В обзоре в основном обсуждаются механизмы песенной коммуникации на примере территориальных взаимодействий самцов, таких данных больше всего. Дело в том, что эти взаимодействия в природе довольно легко имитировать экспериментально. Для этого нужно проиграть на участке самца-резидента конспецифичное пение, в том числе видоизмененное нужным для экспериментатора образом. Затем зафиксировать ответ фокального самца и сравнить его со спонтанным пением (контроль). Большинство рассматриваемых ниже данных как раз и получены в ходе таких экспериментов с трансляцией (автор статьи не раз будет отмечать изменения тех или иных параметров пения, зафиксированные во время или сразу после трансляции видовой песни). Для сравнения были использованы данные об изменениях в пении самцов, отмеченных при взаимодействиях с самками.

О коммуникативном значении тех или иных паттернов пения можно говорить, если соблюдено хотя бы одно из следующих условий (Searcy, Beecher, 2009): 1) паттерн проявляется в определенном контексте (например, при территориальных конфронтациях) чаще, чем в других контекстах; 2) величина изменения пропорциональна изменению в поведении (например, изменение данного параметра пения тем больше, чем более агрессивно ведёт себя самец); 3) птицы реагируют на соответствующим образом измененное пение по-иному, нежели на пение спонтанное (контроль). В идеале, конечно, желательно соблюдение всех этих условий, но в реальности чаще всего тестируют только одно или два из них.

Когда говорят о коммуникативном значении тех или иных структур (в том числе пения), в англоязычной литературе используют два термина – **сигнал** (*signal*) и **характеристика** (*cue*). Термин «сигнал» используют, когда данная структура (например, акустическая) содержит некую информации об отправителе (например, поющем самце) и вызывает адекватный ответ реципиента, который «понимает» сигнал (Scott-Phillips, 2008). Если выполнено первого условие, а второе не было исследовано – речь идёт о **потенциальном сигнале**. Изменения в пении, рассмотренные в данном обзоре, чаще всего соответствуют одному из этих двух понятий (сигнал либо потенциальный сигнал). Отметим, что приведенное здесь «этологическое» понятие сигнала не вполне соответствует значению этого термина в других науках.

Термин «сигнал» ничего не говорит о причинах тех или иных изменений в пении. В обзоре автор тоже не будет касаться этих причин. По данному поводу существуют как минимум два мнения. Кратковременные ситуативно-специфичные изменения в пении могут указывать на агрессивную мотивацию самца (если речь идёт о территориальном контексте), либо на нарастание общей мотивации, ситуа-

тивно неспецифичной (гипотеза неспецифической активации поведения: Панов, 1978). В пользу последней точки зрения говорит то, что модификации пения при взаимодействиях типа «самец – самец» и «самец – самка» имеют на самом деле много общего.

Характеристика (*cue*) – это структура, полезная для получателя, но, в отличие от сигнала, вредная или бесполезная для отправителя (Scott-Phillips, 2008). К примеру, самцы зеленушек *Chloris chloris*, заражённые кокцидиями, имеют более тусклое оперение (Hõrak et al., 2004). В данном случае цвет оперения – это характеристика, так как он может говорить другим птицами, что владелец тусклого оперения находится не в самом лучшем состоянии. При этом самому отправителю «передавать» данную информацию вряд ли выгодно. Ситуативные-специфичные изменения в пении под определение «характеристика», как правило, не подходят. Исключением является, пожалуй, только песенная производительность (см. раздел «Темп пения и песенная производительность»).

Таким образом, задача данного обзора – рассмотреть те относительно кратковременные (порядка нескольких минут) изменения в пении, которые происходят при территориальных конфронтациях самцов и при ухаживании за самкой. На русском языке такие обзоры отсутствуют, а на английском языке основными являются публикации Todt, Naguib (2000), Searcy, Beecher (2009).

Особо отметим, что в обзоре рассмотрены не все известные изменения в пении, а только те из них, которые имеют отношение к «сложности». Под «сложностью» подразумевается разнообразие используемых типов песен и/или звуков и правила их комбинирования при пении. Вне внимания автора оказались, во-первых, частотные параметры песен. Во-вторых – многочисленные ситуативно-специфичные вокализации (например, «агрессивные» позывки). В-третьих – акустические паттерны, требующие согласованного поведения двух и более птиц. Сюда можно отнести дуэты самца и самки, часто фиксируемые именно в территориальном контексте, а также проявления согласованности при пении двух конфликтующих самцов: это перекрывание их песен во времени (*song overlapping*) и явление копирования самцом только что пропетой песни оппонента (*song matching*). Наконец, в-четвертых, автор не рассматривал тихие песни с пониженной амплитудой, характерные для территориального поведения ряда видов (по структуре они часто, хотя и не всегда, аналогичны обычным песням, используемым при спонтанном пении). На русском языке некоторая информация о названных ситуативно-специфичных модификациях пения содержится в работах Бёме, Горецкой (2013), Опаева (2012). Таким образом, задача автора – показать, как, меняя только лишь структуру и организацию спонтанного пения, птицы могут сигнализировать о смене своего мотивационного состояния.

Помимо литературных данных, автором обзора использованы оригинальные материалы по ряду видов пеночек (Phylloscopidae), земляных тимелий (Pellorneidae) и Мухоловковых (Muscicapidae). Эти данные собраны в 2016 – 2020 гг. в Китае (провинция Хунань, заповедник Хупиньшань, 2016 г.), Амурской области (Хинганский заповедник и Хингано-Архаринский заказник, 2017 – 2019 гг.) и во Вьетнаме (провинция Донгнай, национальный парк Каттьен, 2020 г.).

Латинские названия птиц в обзоре в основном приведены по сводке del Hoyo, Collar (2016), русские – по работе Волкова, Коблика (2017).

ЧАСТОТА ПЕНИЯ

У воробьиных птиц выделяют **две манеры пения – раздельную (дискретную) и слитную (континуальную)**. При дискретной манере по ходу пения чётко выражены отдельные песни – компактные акустические конструкции, хорошо отделенные паузами от других таких же (Иваницкий и др., 2008; Иваницкий, Марова, 2021). Для слитной манеры характерна неупорядоченная ритмическая организация: длительности как пауз, так и песен (что важнее) широко варьируют. Конечно, между этими двумя манерами нет чёткой границы – это два полюса единого континуума. Тем не менее, пение большинства видов певчих воробьиных птиц можно без колебания отнести к манере раздельной. Именно применительно к ним чаще используют параметр «частота пения».

Частота пения (*song rate*) – это среднее или медианное количество песен в единицу времени (чаще – минуту). Похожий показатель – средняя или медианная **длительность паузы между песнями**. Часто, но не всегда, эти параметры сильно коррелируют.

Частота пения, очевидно, лабильно показатель, который самцы могут экстренно менять, сигнализируя об изменении своего состояния. Тем не менее, изменения этого параметра в территориальном контексте не единообразны у разных видов – у одних частота пения увеличивается, у других – уменьшается, а у третьих – не меняется.

Повышение частоты пения во время предъявления записи конспецифичного пения зафиксировано, например, у краснoплечего трупиала *Agelaius phoeniceus* (Searcy, Yasukawa, 1990), певчей овсянки *Melospiza melodia* (Searcy et al., 2000), черношапочной гаички *Poecile atricapillus* (Baker et al., 2012), лесного конька *Anthus trivialis* (Petrusková et al., 2014), пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* (Szymkowiak, Kuczyński, 2017), пеночки Клаудии *P. claudiae* (Колесникова, 2020; Opaev et al., 2019), светлоголовой пеночки *P. coronatus* (Опаев и др., 2019) и у некоторых видов из комплекса очковых пеночек *P. burkii* complex (Колесникова, 2020; Kolesnikova, Opaev, 2021). При этом у гаички и пеночки-трещотки величина увеличения частоты пения коррелировала с уровнем агрессивности ответа, а у трещотки, кроме того, на записи с повышенной частотой пения самцы реагировали активнее, чем на записи с типичной частотой. Более интенсивную реакцию на записи с увеличенной частотой пения мы выявили также у голосистой пеночки *P. schwarzi* (Опаев, Шишкина, неопубл. данные).

В то же время у ряда видов частота пения во время трансляции конспецифичного пения сокращается. Славки-черноголовки *Sylvia atricapilla* обычно поют во время трансляции конспецифичного пения менее активно, чем до неё (Darolová et al., 2020). А у больших синиц *Parus major* частота пения отрицательно связана с агрессивностью ответа. Больше всего поют синицы, неохотно сближающиеся с динамиком. А активные птицы, подлетающие к колонке и много летающие вокруг, могут не петь во время трансляции вообще (Akçay et al., 2020).

Наконец, некоторые пеночки достоверно не меняли частоту пения в наших экспериментах – например, бурая *Phylloscopus fuscatus* (Опаев и др., 2019), бледноногая *P. tenellipes* (Опаев и др., 2019), большеклювая *P. magnirostris* (Kolesnikova et al., 2019) и пеночка Рикетта *P. ricketti* (Kolesnikova et al., 2019). При этом последние два вида все-таки стали петь достоверно чаще, но уже после окончания трансляции им видовой песни (Колесникова, 2020). Любопытны данные по голосистой пеночке: у этого вида частота пения незначительно и недостоверно увеличилась во время трансляции, но эффект был значительно более выражен после трансляции. При спонтанном пении самцы этого вида в среднем исполняли 5.8 песни/мин, а сразу после трансляции – 10.3 песни/мин (Опаев, Колесникова, 2019). Нечто похожее было выявлено у певчей овсянки. Самцы этого вида исполняли в среднем 3.0 песни/мин – при спонтанном пении, 3.5 песни/мин – во время трансляции и 4.4 песни/мин – после трансляции (достоверные различия были выявлены только между спонтанным пением и пением после трансляции (Searcy et al., 2000)).

Приведенные данные позволяют сделать следующее предположение: увеличение частоты пения – на самом деле вполне универсальный способ модификации пения в территориальном контексте у воробьиных птиц (хотя это не значит, что он характерен для всех без исключения видов). Однако у некоторых видов частота пения связана своего рода трейд-оффом (*trade-off*) с агонистическим и/или агрессивным поведением, т. е.: чем активнее самец ищет нарушителя, тем реже он будет петь. Ведь ясно, что у сидящего на ветке самца и у активно летающего туда-сюда в поисках мнимого оппонента частота пения при прочих равных условиях будет разной. Поэтому у ряда видов частота пения во время трансляции не увеличивается, а сокращается.

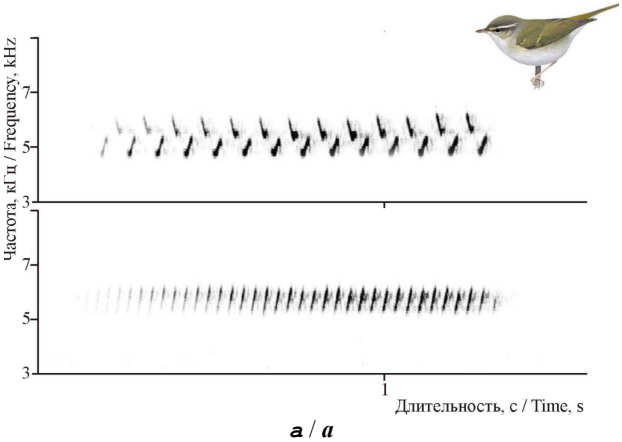
В пользу озвученного предположения говорят следующие факты. Во-первых, у ряда видов частота пения наиболее существенно возрастает не во время, а сразу после завершения трансляции, когда самец уже, как правило, не летает очень активно в поисках нарушителя (пеночки большеклювая, Рикетта и голосистая, а также певчая овсянка). Во-вторых, наиболее агрессивно реагирующие на трансляцию особи могут вообще не петь, стараясь скорее обнаружить и атаковать нарушителя (большая синица).

ТЕМП ПЕНИЯ И ПЕСЕННАЯ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТЬ

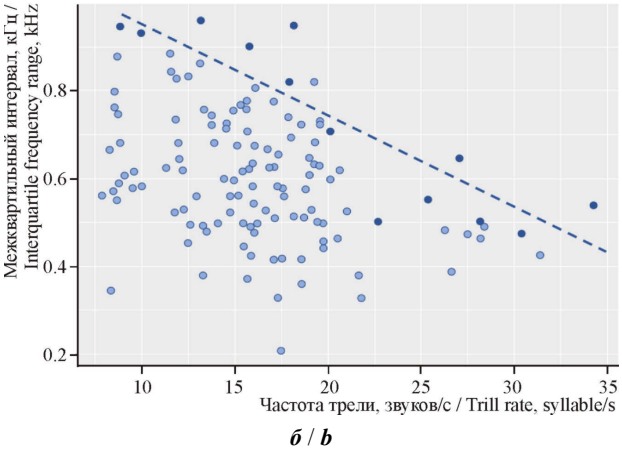
Помимо частоты пения, птицы могут увеличивать скорость эмиссии отдельных звуков – **темп пения**. Это отношение количества звуков к длительности песни (именно так темп пения обычно рассчитывают), или число звуков в единицу времени. Параметр неплохо изучен на примере трелевых песен, или трелей. **Трель** (*trill*) – это последовательность одинаковых коротких звуков, следующий друг за другом с минимальными паузами (пример: рис. 1, *а*). Такие серии одинаковых элементов в биоакустике птиц называют **гомотипическими сериями** (по: Hultsch, Todt, 1996).

Было замечено, что темп трели обратно пропорционален ширине частотного диапазона составляющих трель звуков, причем распределение это треугольное (рис. 1, *б*): т.е. «быстрые» трели (большее число звуков в единицу времени) образованы главным образом узкополосными звуками, тогда как «медленные» трели могут состоят как из узкополосных, так и из широкополосных звуков. Такая зависимость выявлена у целого ряда видов (Podos, 1997, 2001; Ballentine et al., 2004; Illes et al., 2006; Cardoso et al., 2007; Cramer, Price, 2007; Goodwin, Podos, 2014; Wilson et al., 2014). Предполагается, что дело тут в физических ограничениях вокального органа (сиринкса), из-за которых птицы не могут одновременно максимизировать темп исполнения и ширину частотного диапазона выше некоторого предела. Таким образом, это один из примеров ограничений на песенную производительность. **Песенная производительность** (*song performance*) описывает, насколько трудно животному произвести звуки с теми или иными характеристиками (Lambrechts, 1996; Podos, 1997).

Трейд-офф между шириной частотного диапазона и темпом исполнения позволил предположить, что индивидуальная и/или ситуативно-специфичная изменчивость песенной производительности может



а / ***a***



б / ***b***

Рис. 1. Примеры двух песен бледноногой пеночки: вверху – «медленная» трель, внизу – «быстрая» трель (*а*). Ограничение на песенную производительность в трелевых песнях бледноногой пеночки, показанное как трейд-офф (*trade-off*) между шириной частотного диапазона (в данном случае – межквартильного интервала частот) и темпа (частоты) трели (*б*) (по: Opaev, 2021)

Fig. 1. Spectrograms of two Pale-legged Leaf-warbler song types: “slow trill” is at the top of Figure, and “fast trill” at the bottom (*a*). Interquartile frequency range plotted as a function of trill rate. The upper-bound regression (dashed line) is provided (*b*). From: Opaev, 2021

играть роль в коммуникации. На рис. 1, *б* пунктирной линей показана статистическая оценка «верхней граница возможностей»: большинство песен располагаются ниже и левее этой линии. Идея ряда авторов состоит в том, что чем ближе данная песня находится к «верхней границе возможностей», тем сложнее самцу её исполнить (Lambrechts, 1996; Ballentine et al., 2004; Cramer, Price, 2007; Illes et al., 2006; обзор см.: Podos, Sung, 2020). Следовательно, такие «высоко-производительные» песни характерны для высококачественных самцов. При этом самки и другие самцы могут, как предполагается, эту информацию «считывать».

Действительно, у болотной овсянки *Melospiza georgiana* более крупные и возрастные (т.е. предположительно более качественные) самцы поют в среднем с большей производительностью (Ballentine, 2009). Однако у серого юнко *Junco hyemalis* песенная производительность не была связана с качеством и/или возрастом самца (Cardoso et al., 2012). Не так давно постулат о связи песенной производительности с качеством самца был подвергнут серьёзной критике (Kroodsma, 2017). Суть её в том, что различия в песенной производительности между самцами вполне могут быть объяснены случайными факторами процесса обучения (к примеру, тем, как поёт подходящий самец-учитель) без привлечения идей о разнокачественности особей.

Применительно к коммуникации одно из следствий идеи о связи качества самца с его песенной производительностью таково. В ключевых ситуациях (при территориальных конфликтах или взаимодействии с самкой) самцы должны стараться исполнять как можно более «высоко-производительные» песни, чтобы показать себя с лучшей стороны. А при спонтанном пении, учитывая трудности с их воспроизведением, делать это реже. Действительно, эксперименты с трансляцией показали, что болотные овсянки в ответ на запись видовой песни увеличивали песенную производительность (DuBois et al., 2009; Liu et al., 2018), при этом реакция на предъявляемую запись зависела от производительности имеющихся на ней песен (Moseley et al., 2013). Данные по некоторым другим видам не столь однозначны. В ответ на трансляцию видового пения самцы акациевого крапивника *Thryophilus pleurostictus* увеличивали темп исполнения трелей, но сокращали их частотный диапазон, т.е. в итоге не пытались максимизировать песенную производительность (Vehrencamp et al., 2013).

В 2018 – 2019 гг. в Амурской области автор обзора изучал песенное поведение бледноногой пеночки при помощи экспериментов с трансляцией. Песня этого вида представляет собой трель (см. рис. 1), а в репертуаре каждого самца имеется до 11 типов песен. Разные песни данной особи различаются по производительности. Оказалось, что характеристики разных типов песен не связаны с особенностями их использования, а именно: самцы этого вида, во-первых, не использовали преимущественно «высоко-производительные» песни в территориальном контексте и, во-вторых, не использовали «низко-производительные» и «высоко-производительные» песни с разной частотой. Таким образом, имеющиеся физические ограничения на исполнение песен (см. рис. 1, *б*), по-видимому, не играют роли в коммуникации этого вида, хотя, безусловно, влияют на видовые характеристики пения.

В то же время сопоставление одних и тех же типов песен, записанных при спонтанном пении и в ответ на трансляцию, дало интересные результаты. Оказалось, что темп исполнения во втором случае был выше. Это повышение было хотя и достоверно, но очень незначительно: у данного самца в среднем всего на 2.7±2.0%. При этом песенная производительность в зависимости от контекста не менялась (Opaev, 2021).

Таким образом, сомнительно, что песенная производительность сама по себе играет существенную роль в коммуникации птиц. Однако увеличение темпа исполнения трели выглядит вполне реальной ситуативной модификацией у некоторых видов. В ряде случаев это может приводить к повышению песенной производительности. К сожалению, далеко не все авторы анализируют темп наряду с производительностью. А в увеличении частоты эмиссии звуков нетрудно увидеть аналогию с увеличением частоты пения. Оба паттерна приводят к увеличению числа звуков в единицу времени. Более того, вполне возможно предпочтительное использование в территориальном контексте для этих целей именно трелей.

Любопытные данные имеются для лесного конька. Этот вид может петь как на присаде, так и в токовом полете – причем песни в этих двух ситуациях отличаются по целому ряду параметров (Панов и др., 2006; Petrusková et al., 2008). Песни на присаде длятся в среднем 2.4 с и состоят главным образом из чередующихся гомотипических серий (трелей) одинаковых элементов – в среднем 6.7 элемента в одной песне (Petrusková et al., 2008). Среди серий выделяются «громкие трели» (*loud trill*, 1 – 3 типа в репертуаре каждого самца) – последовательности удлинённых громких звуков (рис. 2; Petrusková et al., 2014). Оказалось, что в ответ на трансляцию видового пения коньки увеличивают долю песен, содержащих «громкие трели», в среднем с 52 до 72%. А темп исполнения таких трелей достоверно возрастает (Petrusková et al., 2014).

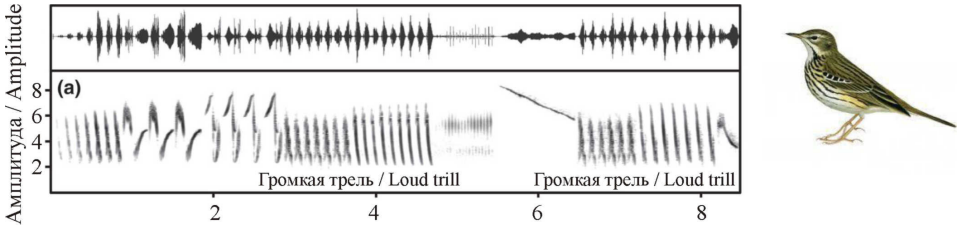


Рис. 2. Фрагмент пения лесного конька во время токового полета. Показаны «громкие трели», характерные для пения как на присаде, так и во время токового полета (по: Petrusková et al., 2014)

Fig. 2. Example of a flight song of a Tree Pipit male including loud trills that could be produce both in flight and on perch. From: Petrusková et al., 2014

Для пения, лишенного трелей, увеличение частоты звуков может быть не менее характерно. Пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita* в ответ на трансляцию видового пения сокращали интервал между последовательными звуками. Значение этого параметра возвращалось к прежним значениям (характерным для спонтанно-

го пения) сразу после трансляции. Кроме того, самцы менее активно реагировали на трансляцию им искусственно-замедленного пения (Linhart et al., 2013).

«Быстрые» песни (т.е. с повышенной частотой эмиссии звуков) могут наблюдаться и при взаимодействии с самкой. Таково, например, пение самца чернолобого сорокопута *Lanius minor* в момент его экспрессивного «танца» с поклонами у самки (Панов, 2008; наблюдения автора обзора). Это прекрасно иллюстрирует высказанную выше мысль о том, что наблюдаемые в территориальном контексте изменения в пении на самом деле могут выражать не агрессивные намерения самца, а его общее возбуждение, неспецифичное для той или иной ситуации.

ЧАСТОТА СМЕНЫ НАПЕВА

Как уже говорилось во Введении, пение большинства видов воробьиных птиц состоит из стереотипных типов песен. Обозначим каждый тип песни заглавной буквой (А, Б, В…). Самые простые правила компоновки их в песенную последовательность описываются двумя понятиями. Это **периодическая и непрерывная вариативности** (Hartshorne, 1973). При периодической вариативности пение слагается из серий, каждая из которых представляет собой многократное повторение одного и того же типа песни (ААААБББВВГГГГ…). В случае непрерывной вариативности птица избегает повторять песню, исполненную только что (АБВГД…). Говорят и об **отсутствии вариативности** (АААА…) – в случаях, когда самец имеет только один тип песни в своём репертуаре. Склонность птицы к непрерывной либо периодической вариативности удобно характеризовать таким параметром, как «частота смены напева».

Частота смены напева описывает, насколько часто птица переключается между разными типами песен, меняет их – это отношение числа переходов между песнями разных типов к общему числу переходов. Параметр варьирует в интервале $0 <$ *«частота смены напева»* ≤ 1. При периодической вариативности частота смены напева низкая, при непрерывной – высокая, а в отсутствие вариативности говорить о частоте смены напева не приходится.

Частота смены напева нередко меняется в территориальном контексте. Но немало и видов, у которых она не претерпевает существенных изменений. Часто это птицы с максимально выраженной непрерывной вариативностью – т.е. в норме меняющие напев после каждой песни (АБВГ…). В качестве примера можно назвать голосистую пеночку (Опаев, Колесникова, 2019).

В недавней работе мы сопоставили изменение частоты смены напева в эксперименте со значением этого параметра при спонтанном пении (Kolesnikova, Opaev, 2021). В этом анализе участвовали три очень близких вида из комплекса очковых пеночек *Phylloscopus* (*Seicercus*) *burkii* s.l. – это очковые пеночки Бианки *P. valentini*, Мартенса *P. omeiensis* и сероголовая *P. tephrocephalus*. Они симпатрично, а часто и симбиотопично живут в горах Центрального Китая (Opaev, Kolesnikova, 2019). Организация пения разных видов отличается количественно, но не качественно. При этом существенные различия в организации пения возможны и между разными самцами одного вида (Opaev, 2016). Оказалось, что чем выше значение частоты смены напева у самца при спонтанном пении, тем в мень-

шей степени он меняет (увеличивает) этот параметр в эксперименте. Паттерн был выявлен как внутри одного вида, так и между разными видами (т.е. более склонны увеличивать частоту пения самцы того вида, который при спонтанном пении меняет напев реже). Иными словами, в данном случае склонность к непрерывной вариативности сокращает амплитуду ситуативной изменчивости частоты смены напева (рис. 3).

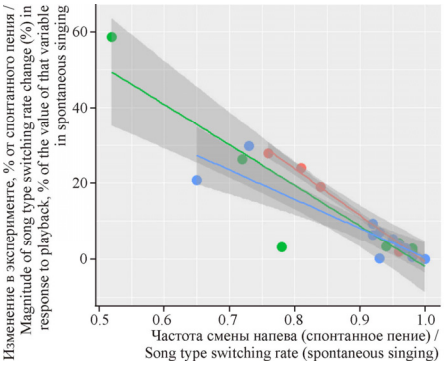


Рис. 3. Взаимосвязь частоты смены напева при спонтанном пении с изменением этого параметра в ответ на трансляцию видовой песни. Приведены данных для трёх видов: очковой пеночки Бианки (●), очковой пеночки Мартенса (●) и сероголовой очковой пеночки (●). Каждый кружок соответствует одному самцу (по: Kolesnikova, Opaev, 2021)

Fig. 3. Bivariate plot with regression lines between the value of song type switching rate of spontaneous singing and the magnitude of its change (%) in response to playback: Bianchi's Warbler males (●), Martens's Warbler males (●), and Grey-crowned Warbler males (●). From: Kolesnikova, Opaev, 2021

Виды, вариативность которых является периодической, либо занимает промежуточное положение между периодической и непрерывной вариативностями, чаще меняют частоту смены напева в зависимости от контекста. Но выделить общий паттерн сложно: в одной и той же ситуации у одних видов частота пения увеличивается, у других – уменьшается.

Певчие овсянки существенно увеличивали частоту смены напева во время трансляции, а после трансляции значение этого параметра возвращалось к уровню спонтанного пения. Средние значения частоты смены напева при спонтанном пении, во время и после трансляции были, соответственно, 0.09, 0.31 и 0.06 (Searcy et al., 2000). При этом чем выше была частоты смены напева во время эксперимента, тем более агрессивно был настроен самец (Kramer et al., 1985).

Увеличивает частоту смены напева в территориальном контексте и красный кардинал *Cardinalis cardinalis*. Репертуар каждого самца этого вида включает 8 – 12 типов песен, исполняемых в режиме периодической вариативности. Во время конфронтации с соседним самцом частота смены напева возрастает за счёт сокращения числа повторов одинаковых песен (Ritchison, 1988).

Увеличение частоты смены напева играет роль и при взаимодействии с самкой. Самцы обыкновенных завирушек *Prunella modularis* в период фертильности своей партнёрши меняют напев примерно в 10 раз чаще, чем в другое время (Langmore, 1997). Самцы красноплечих трупиалов реагировали увеличением частоты смены напева на предъявление им чучела самки в позе «приглашения к копуляции»: показатель возрастал с 0.08 – 0.09 до 0.21 – 0.29. А вот демонстрация жи-

вого самца в клетке вызвала пусть и очень небольшое, но достоверное сокращение частоты смены напева – с 0.11 – 0.15 до 0.07 – 0.10 (Searcy, Yasukawa, 1990).

Зяблики *Fringilla coelebs* в норме также сокращают частоту смены напева при трансляции им видовой песни. У этого вида была выявлена дифференцированная реакция на записи, отличающиеся частотой смены напева. В Польше самцам предъявляли одну из двух записей. В одной частота смены напева была 0.06, а в другой – 0.29. На первую запись самцы реагировали активнее: они проводили больше времени у динамика, меньше пели, но зато издавали больше позывок (Deoniziak, Osiejuk, 2020).

Пока не очень ясно, почему одни виды увеличивают частоту смены напева, а другие – сокращают. На этот счёт существует следующая идея. Предполагается, что виды, в норме поющие с периодической вариативностью, обычно увеличивают частоту смены напева. А те, что тяготеют к непрерывной вариативности, частоту смены напева сокращают (Vehrencamp, 2000; Collins, 2004). Но у этой возможной закономерности много исключений. К примеру: тот же зяблик поёт с периодической вариативностью (Riebel, Slater, 1999), но, вопреки ожиданиям, частоту смены напева сокращает.

Таким образом, характер ситуативно-специфичных изменений частоты смены напева может варьировать от вида к виду. Причины этой вариабельности до конца не ясны. Тем не менее, общее мнение состоит в том, что при изменении внешней обстановки более типично повышение частоты смены напева, а не её сокращение (Searcy, Beecher, 2009). Отметим, что, как показано выше, увеличение частоты смены напева выявлено не только в территориальном контексте, но и при взаимодействии с самкой.

РАЗМЕР РЕПЕРТУАРА И РАЗНООБРАЗИЕ ПЕНИЯ

Размер репертуара – это количество разных типов песен или типов звуков у данного самца. Здесь речь пойдет в основном о репертуарах стереотипных песен.

Абсолютная оценка размера и состава репертуара данного самца представляет известные трудности. Прежде всего, в данный промежуток времени (час, день, месяц или даже год) птица может исполнять не весь набор звуков/песен, хранящихся в её памяти (Шишкина, Опаев, 2020; Geberzahn, Hultsch, 2003; Kipper, Kiefer, 2010). Далее, репертуар может зависеть от возраста, не всегда линейно (Kipper, Kiefer, 2010). Так, у лугового чекана *Saxicola rubetra* размер репертуара наиболее заметно увеличивается между вторым и третьим календарными годами жизни, а в дальнейшем почти не меняется (Vaytina, Shitikov, 2019).

Поэтому исследователи обычно говорят о **наблюдаемом размере репертуара** – количестве разных типов песен в анализируемой записи. Наблюдаемый размер репертуара – оценочный показатель. К нему близки ещё два показателя. **Разнообразие пения** (*song-type diversity*) – это количество типов песен, пропетых в некоторый фиксированный, но небольшой промежуток времени (например, за 1 мин). **Многообразие пения** (*song-type versatility*) – это количество или доля разных типов песен в короткой последовательности из фиксированного числа песен (к примеру, число разных типов в десяти последовательных песнях: Kroodsma,

Verner, 1978). В разных работах обычно используют одну или другую из рассмотренных трёх оценок репертуара. В целом эти метрики описывают один и то же паттерн: насколько разнообразно пение на коротком промежутке времени (например, во время трансляции видового пения).

Изучение коммуникативной функции размера репертуара интересно для понимания роли сложного пения в жизни птиц. Выше мы уже говорили о том, что репертуары самцов ряда видов могут быть очень обширны. Зачем это нужно? Используется ли это в коммуникации между самцами? Как это ни странно, данных на это счёт немного. Причина в том, что появление и развитие в эволюции сложных песен традиционно связывали с половым отбором, а именно с предпочтениями самок к сложному и разнообразному пению (Catchpole, Slater, 2008). А для регуляции отношений между соседними самцами, как считалось, удобнее простое пение (Catchpole, 1980). Удобнее тем, что так самцу легче запомнить и затем распознать соседей по пению, вовремя реагируя на чужаков. Поэтому роль песенных репертуаров в коммуникации между самцами изучена недостаточно. Однако эволюция сложного и разнообразного пения вследствие дифференцированного выбора самок в последнее время ставится под сомнение (Garamszegi, Møller, 2004; Byers, Kroodsma, 2009; Cardoso, Hu, 2011). Некоторые авторы постулируют важную роль сложности пения и в территориальном поведении самцов (Byers, Kroodsma, 2009).

Пожалуй первым, кто задумался о роли песенных репертуаров в территориальном поведении, был Джон Кребс. С коллегами он изучал большую синицу в окрестностях Оксфорда (Великобритания). В репертуаре каждого самца этого вида от 2 до 8 стереотипных типов песен. Кребс с соавторами (Krebs et al., 1978) провели несколько экспериментов в феврале – марте 1976 – 1977 гг. по такой схеме. На небольшом участке леса в течение одного утра были выловлены все обитающие там синицы (несколько пар). Затем этот участок поделили на три территории. На одной территории проигрывали пение, содержащее только один тип песни, на другой – включавшее несколько типов песен (т.е. типичное пение большой синицы). Третья территория была использована в качестве контроля – здесь ничего не проигрывали. Синиц, не имеющих территорий (либо имеющих плохие территории), в окрестностях хватало. Поэтому пары этих птиц стали занимать пустующие наделы уже на следующий день. Сначала была занята контрольная «молчавшая» территория. Затем та, с которой проигрывали пение с одним типом песни. А в последнюю очень – территория, откуда доносилось разнообразное пение (рис. 4). Исследование красноплечего трупиала с похожими результатами было выполнено через несколько лет в США (Yasukawa, 1981).

Имеются данные и о том, что в территориальном контексте самцы ряда видов используют больше типов песен, чем при спонтанном пении. Самцы травяного крапивника *Cistothorus platensis* пели разнообразнее, когда неподалеку вокализировал другой самец (Kroodsma, Verner, 1978). А у акациевого крапивника дольше оставались поблизости от динамика те самцы, пение которых было наиболее многообразно (Vehrencamp et al., 2007). Пеночки Клаудии в ответ на предъявление им видовой песни существенно увеличивали наблюдаемый размер репертуара. Меди-

анное число типов песен, использованных в спонтанном пении до трансляции (около 5 мин) – 5.1, во время трансляции (5 мин) – 11.1 (Opaev et al., 2019). Судя по всему, аналогичный тренд характерен для рыжебокой древесницы *Setophaga pensylvanica*. Самцы этого вида имеют в репертуаре в среднем 8 типов песен. При обычном пении используются чаще лишь два типа, а остальные удается услышать редко. Доля таких редких типов достоверно увеличивалась при пении в ответ на трансляцию видовой песни (Byers, 2017).

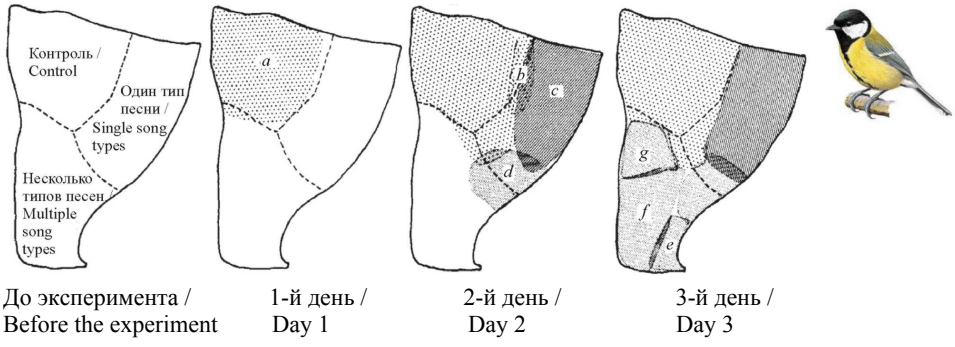


Рис. 4. Результаты эксперимента по занятию пустующих территорий большими синицами. Контрольный участок поделили на три территории, на которых через несколько динамиков проигрывали запись пения с одним типом песни, несколькими типами песен, либо ничего не проигрывали («контроль»). Показаны территории, занятые новыми парами синиц (пары *a* – *g*) с 1-го по 3-й день после начала эксперимента (по: Krebs et al., 1978)
Fig. 4. Result of one experiment studying the reoccupation of the wood by Great Tit males. The four maps show the sequence of reoccupation of the wood and the division of the wood into three treatment area where either no songs (“control”) or one song type or multiple song types were played back. *a* – *f* represents the sequence of arrival of the new birds, and their territories. From: Krebs et al., 1978

В наших экспериментах во Вьетнаме в 2020 г. повышалось разнообразие пения у индокитайской голубой мухоловки *Cyornis sumatrensis*. У каждого самца этого вида имеется набор стереотипных типов песен, составляющих его репертуар. В ответ на экспериментальную трансляцию было характерно увеличение наблюдаемого размера репертуара. При этом наиболее яркие изменения, по сравнению с контрольной записью до трансляции, наблюдались на фонограмме сразу после, а не во время трансляции. Наблюдаемый размер репертуара при спонтанном пении (5 мин записи) составил в среднем 5.4 типов песен, во время трансляции видовой песни (5 мин) – 4.6 типов, а сразу после трансляции (5 мин) – 7.5 типов.

У боболинка *Dolichonyx oryzivorus* разнообразие пения увеличилось, когда территориальным самцам предъявляли помещенную в клетку самку. При этом разнообразие пения не менялось, если самцу аналогичным образом предъявляли другого самца (Ammer, Capp, 1999). Похожим образом вели себя самцы другого вида из того же семейства Трупиалов Icteridae – красноплечие трупиалы. Самцы использовали больше типов песен, по сравнению с контрольным периодом, при

предъявлении чучела самки в позе «приглашения к копуляции»: 4.7 против 3.6 типа. В то же время разнообразие пения не менялось, если на участке резидента выставляли клетку с живым самцом трупиала в ней (Searcy, Yasukawa, 1990).

Таким образом, в большинстве случаев разнообразие пения возрастает в ответ на изменение внешней обстановки – при появлении самки или конкурента (Searcy, Beecher, 2009). Но есть и исключения: у многоголосого пересмешника при патрулировании границ участков используется меньше типов песен, чем в других ситуациях (Derrickson, 1987). Наконец, немало видов, у которых те или иные метрики разнообразия пения не меняются в территориальном контексте: это, например, скальный крапивник *Salpinctes obsoletus* (Pitt, 2018) и некоторые из изученных автором обзора с коллегами видов пеночек (Опаев и др., 2019; Kolesnikova, Opaev, 2019). При этом видов, у которых разнообразие пения просто не рассматривали, намного больше.

Возникает закономерный вопрос – а играет ли повышение разнообразия пения роль в коммуникации? Чтобы узнать это, надо сравнить реакцию на обычное и «разнообразное» пение. Таких данных немного, и пока они остаются противоречивыми.

Самцам камышевки-барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* предъявляли один из 7 стимулов (длительностью 4 мин), содержащий 2, 5, 15, 25, 35, 45 или 55 типов звуков. Различий в поведенческой реакции на эти стимулы не выявлено (Catchpole, 1989). Чёрные дрозды *Turdus merula* реагировали одинаково на проигрывание им записей с большими (190 – 276 типов звуков) и маленькими (85 – 152 типа) репертуарами (Hesler et al., 2011). Аналогичные данные получены для серой славки *Sylvia communis* (Balsby, Dabelsteen, 2001). А вот самцы пеночки-теньковки быстрее сближались с динамиком, если из него доносилось более разнообразное пение (Sierro et al., 2020).

В описанных случаях речь шла о репертуарах звуков. Эксперименты с предъявлением контрастных по разнообразию типов песен записей проведены с певчей овсянкой и скальным крапивником. В репертуаре каждого самца первого вида в среднем 9 типов песен. Эксперименты показали, что реакция на записи с одним или несколькими типами песен не различалась (Searcy, 1983; Stoddard et al., 1988). Индивидуальные репертуары скальных крапивников шире – 50 – 120 типов песен. Самцам этого вида проигрывали записи с разнообразным (25 разных типов песен на 50 песен записи) и более однообразным (5 типов песен на 50 песен) пением. Во время трансляции разнообразного пения эти крапивники пели активнее – исполняли больше песен в минуту (Pitt, 2018).

Любопытно, что ни для одного из этих шести видов увеличение разнообразия пения в территориальном контексте не было показано. Иными словами, остается неизвестным, играет ли при непосредственных взаимодействиях между птицами размер репертуар хотя бы потенциальную роль. При этом известно, что некоторые из этих видов практикуют иные способы выражения территориальной агрессии. Чёрные дрозды во время трансляции издают особую непрерывную щебечущую песню (*twitter song*: Hesler et al., 2011), пеночки-теньковки повышают темп пения (Linhart et al., 2013; Sierro et al., 2020), а скальные крапивники начинают петь чаще (Pitt, 2018).

Совершенно иначе обстоит дело у бледноногой пеночки, которой автор обзора занимался в Амурской области. У этого вида можно условно выделить два режима пения. В первом случае (стереотипное пение – *S*-пение) самец монотонно повторяет единственный тип песни, а во втором (вариабельное пение – *V*-пение) – чередует песни 4 – 10 разных типов. При этом *S*- и *V*-пение никак не различаются по структуре песен (примеры песен этого вида приведены на рис. 1). Различия между режимами сводятся только к наблюдаемому размеру репертуара. Когда самец поет спонтанно, он обычно (но не всегда) использует *S*-пение. А если проиграть ему запись конспецифичного пения, он, как правило, переходит к *V*-режиму. Таким образом, в ответ на трансляцию видового пения бледноногая пеночка увеличивает разнообразие пения (в отличие от рассмотренных выше шести видов), а прочие акустические параметры остаются неизменными. Кроме того, некоторые самцы демонстрировали своеобразное поведение: они хлопали крыльями при перелетах. В результате получался треск, который можно было услышать примерно за 10 м.

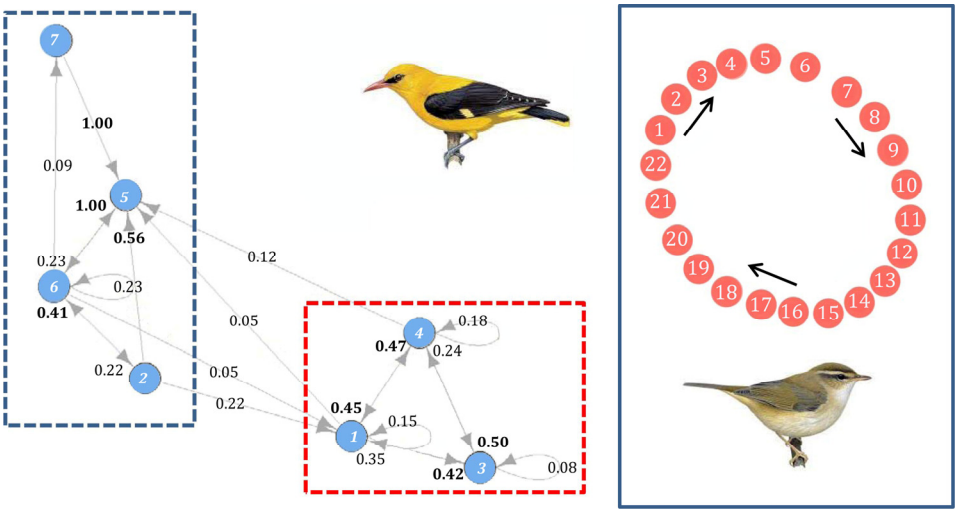
В экспериментах нами было проведено сравнение: отличается ли реакция на монотонное *S*-пение (1 тип песни) и более разнообразное *V*-пение (в предъявляемой записи было 5 типов песен). Оказалось, что количество перелетов с тресками было достоверно больше в ответ на трансляцию *V*-пения. Таким образом, разнообразие пения играет роль в коммуникации этого вида. Предполагаем, что у многих других птиц разнообразие пения также играет существенную роль. Дальнейшие исследования должны прояснить это.

ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕСЕННОГО ЦИКЛА: УПОРЯДОЧЕННОСТЬ В ЧЕРЕДОВАНИИ РАЗНЫХ ТИПОВ ПЕСЕН

К настоящему времени накоплено довольно много данных об организации птичьего пения. Оказалось, что в большинстве случаев последовательность акустических единиц (например, типов песен) при пении, с одной стороны, детерминирована не жёстко, а с другой – не случайна (Kershenbaum et al., 2016). Было выделено два главных типа синтаксической организации пения (Иваницкий, 2015; Иваницкий, Марова, 2021).

При **линейном синтаксисе** (рис. 5, *б*) очередность исполнения вокальных компонентов более-менее строго фиксирована. Это значит, что данный тип песни определяет следующий тип. Такой вариант организации пения «в чистом виде» пока описан у немногих птиц – это, например, пеночки голосистая (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020; Ivanitskii et al., 2012) и сероголовая очковая (Opaev, 2016), а также обыкновенный, или восточный соловей *Luscinia luscinia* (Ivanitskii et al., 2017). Интересно, что у большинства этих видов жёсткий линейный синтаксис свойствен не всем без исключения самцам данной популяции, хотя и многим из них.

При **комбинаторном синтаксисе** (рис. 5, *а*) выделяются один или несколько кластеров взаимно-ассоциированных песен, внутри которых возможны изменения порядка их исполнения, т.е. после каждого типа песни в разных случаях может следовать разное продолжение. Обычны рекомбинации – произвольные варьирования очередности исполнения разных песен в рамках некоего их набора, или кластера (Иваницкий, 2015).



а / ***a*** ***б*** / ***b***

Рис. 5. Комбинаторный синтаксис (*а*): организация пения самца обыкновенной иволги *Oriolus oriolus* (составлено автором по фонограмме с сайта xeno-canto.org). Показаны наблюдаемые переходы (стрелки) и их частоты между песнями разных типов (цифры в кружках). Наиболее частые переходные вероятности выделены жирным шрифтом. Два кластера песен отмечены рамками. Линейный синтаксис (*б*): схема наблюдаемых переходов (направление переходов показано стрелками) между песнями разных типов (обозначены номерами) у самца голосистой пеночки (составлено по фонограмме автора из Амурской области) (по: Опаев, 2021).

Fig. 5. Combinatorial syntax (*a*): the organization of singing of a Golden Oriole *Oriolus oriolus* male (compiled by the author using the phonogram from xeno-canto.org). Arrows indicate observed transitions between song types (numbers in circles). Transition probabilities are shown, and the most frequently observed probabilities are bold. Frames indicate two song themes. Linear syntax (*b*): observed transitions between song types (numbers in circles) of a Radde's Warbler male (compiled by the author from phonogram obtained in Amur region). From: Opaev, 2021

При изучении организации пения исследователей в основном интересуют общие видовые особенности. А вот внутривидовая изменчивость – например, индивидуальная, ситуативная или возрастная – остается изученной недостаточно.

У сероголовой очковой пеночки была выявлена заметная индивидуальная изменчивость в организации спонтанного пения (Opaev, 2016). В репертуаре каждого самца этого вида от 18 до 48 (в среднем 36) дискретных стереотипных типов песен длительностью около 1 с каждая. Пауза между последовательными песнями – 4 – 9 с. При пении самцы придерживаются непрерывной вариативности. У одних особей чередование разных типов песен подчинено линейному синтаксису: за каждым данным типом песни обычно следует другой, строго определённый тип (пример: самец 6 на рис. 6). Организация пения других самцов скорее соответствует комбинаторному синтаксису (самец 9 на рис. 6). Выявлены и переходные между этими крайними вариантами способы организации пения (самцы 7 и 3 на рис. 6).

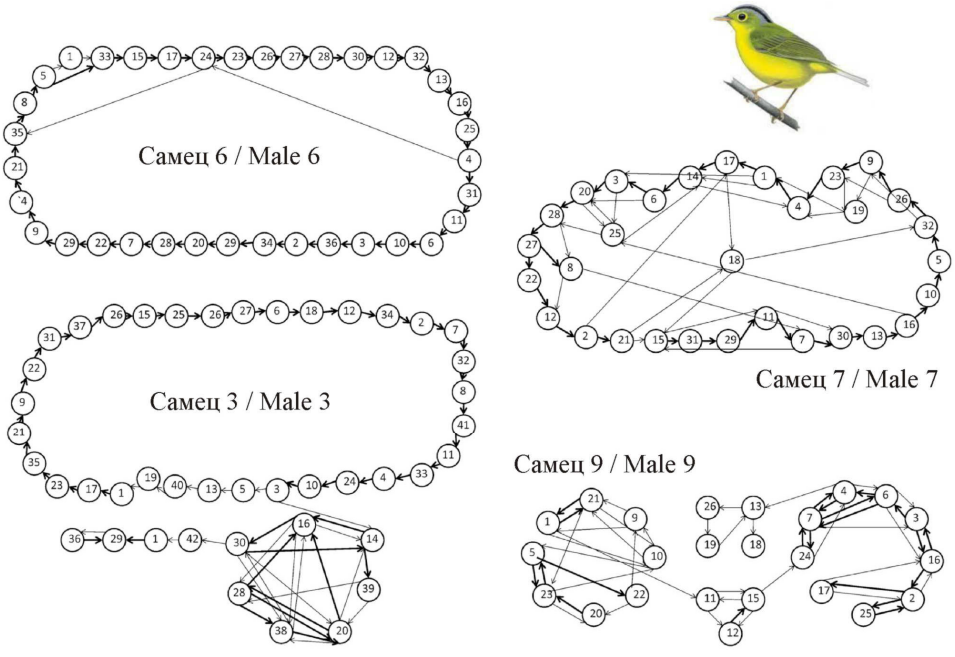


Рис. 6. Организация пения четырех самцов сероголовой очковой пеночки. Разные типы песен на рисунке отмечены номерами, а стрелки указывают на наблюдаемые переходы между песнями разных типов при пении (жирные стрелки – наиболее частые переходы) (по: Opaev, 2016)

Fig. 6. All types of transitions between different song types (numbers in circles) in four Grey-crowned Warbler males. Fine arrows indicate transitions observed only once; bold arrows indicate transitions observed two or more times. From: Opaev, 2016

Похожая индивидуальная изменчивость в организации песенного цикла зафиксирована и у голосистой пеночки (Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина, Опаев, 2020). Причины рассмотренной изменчивости у этих двух видов неизвестны. Интересные данные на этот счёт получены в долговременном исследовании мухоловки-белошейки *Ficedula albicollis* в Венгрии. У данного вида нет стереотипных песен. При пении самцы «выстраивают» песни из имеющегося в их распоряжении репертуара звуков, руководствуясь некоторыми, но не очень жёсткими правилами. Оказалось, что с возрастом упорядоченность пения возрастает – самцы начинают исполнять преимущественно те или иные «любимые» сочетания звуков, т.е. свобода комбинирования исходных элементов (звуков) сокращается (Zsebők et al., 2021).

Таким образом, теоретически организация песенного цикла может играть роль в коммуникации. У некоторых видов пеночек ситуативная изменчивость соответствующих параметров действительно была нами обнаружена. Самцы очковой пеночки Бианки во время трансляции видовой песни начинали чередовать стерео-

типные типы песен достоверно более упорядоченно по сравнению со спонтанным пением. Синтаксис их песенного цикла становился более линейным (Kolesnikova, Opaev, 2021) (рис. 7). Такой же паттерн мы выявили у пеночки Клаудии (Opaev et al., 2019). А вот голосистые пеночки, напротив, сразу после трансляции пели менее упорядоченно (Опаев, Колесникова, 2019). Стоит отметить, что ряд других пеночек с обширными репертуарами (например, бурая пеночка) не меняли организацию песенного цикла в наших экспериментах (Опаев и др., 2019; Колесникова, 2020).

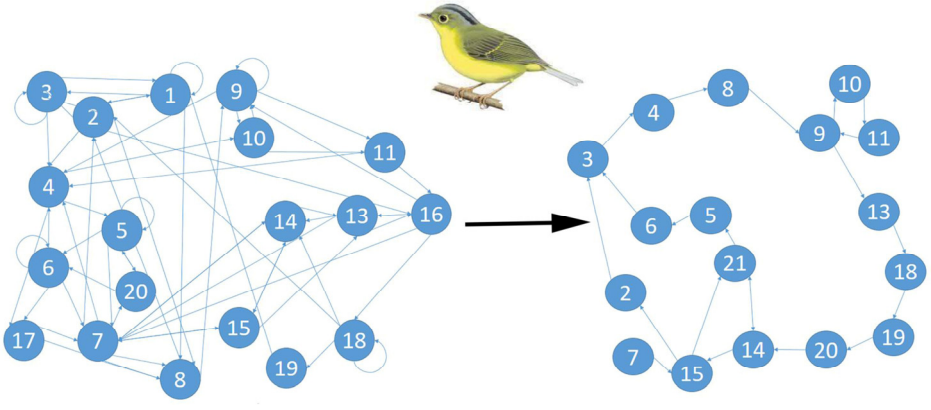


Рис. 7. Пример организации песенного цикла одного самца пеночки Бианки при спонтанном пении (слева) и во время трансляции конспецифичной песни (справа). Самцы этого вида при пении чередуют короткие (около 1 с) стереотипные типы песен (13 – 44 типа у одного самца). Разные типы песен на рисунке отмечены номерами, а стрелки указывают на наблюдаемые переходы между песнями разных типов при пении (по: Kolesnikova, Opaev, 2021)
Fig. 7. All transition types (arrows) between different song types (numbered circles) during spontaneous singing and singing elicited by playback in a Bianchi's Warbler male. Males of this species has a repertoire of 13 – 44 song types, and each song lasts ca. 1 s. From: Kolesnikova, Opaev, 2021

Очевидно, что изменчивость организации пения в территориальном контексте требует дополнительного изучения. Кроме того, остается непонятным, могут ли сами птицы дифференцировать пение с разным синтаксисом – линейным и комбинаторным. Таким данных, за небольшим исключением, почти нет. В 2016 г. в Китае самцам сероголовой очковой пеночки были проиграны записи пения, контрастные по синтаксису (линейный или комбинаторный). Различий в реакции на эти две записи выявлено не было (Колесникова, 2020).

Отметим, что, при прочих равных условиях, линейный синтаксис максимизирует разнообразие пения на коротких промежутках времени (Opaev, 2016). Рассмотрим последовательность из 10 или 20 песен, исполненных в режиме непрерывной вариативности. Наблюдаемый размер репертуара, или разнообразие пения

в такой последовательности будет тем выше, чем более линейной будет её организация. Ведь в этом случае будет исключено повторение одних и тех же типов песен, например в начале и в конце последовательности. При условии, конечно, что репертуар самца это позволяет (т.е. он заведомо больше 10 или 20 типов песен). Поэтому можно сказать, что увеличение линейности пения в известной степени максимизирует разнообразие акустической продукции на коротких промежутках времени (т.е. синтаксис сам по себе может быть и не важен). В этом видна параллель с увеличением разнообразия пения в территориальном контексте, рассмотренным в предыдущем разделе.

Говоря о роли организации песенного цикла в территориальном поведении, нельзя не упомянуть явление, названное **пение на опережение** (*song advancing*). Оно было описано на примере очкового виреона *Vireo cassinii* (Hedley et al., 2017). А незадолго до этого подобный паттерн был выявлен в экспериментах с южным соловьем (Weiss et al., 2014). Представим себе, что самец предпочитает петь все или часть песен из своего репертуара в определённой последовательности. Например: А→Б→В→Г→Д→Е. Если начать проигрывать этому самцу соответствующие типы песен, он будет отвечать на них так, будто он пропел их сам. Например, услышав песню типа А, он продолжит, как это у него заведено, песней Б. На песню Д, донёсшуюся из динамика, ответит песней Е. Это и есть пение на опережение.

Какую роль пение на опережение может играть в коммуникации между самцами? Дело в том, что самцы многих видов птиц имеют **общие песни** (*shared song types*) – одинаковые или очень сходные по своей структуре у разных особей (Beecher, Brenowitz, 2005). При этом самцы некоторых видов могут ещё и исполнять общие песни в одинаковой последовательности (Payne, 1979; Grieβmann, Naguib, 2002; Hedley et al., 2018). К примеру, разные самцы обыкновенных соловьёв в Москве могут исполнять общие песенные последовательности, включающие до 5 разных типов песен. А это составляет существенную часть репертуара, который у разных особей состоит из 7 – 17 типов песен (Иваницкий и др., 2013; Ivanitskii et al., 2017). Если два взаимодействующих самца будут иметь общие песенные последовательности, явление «пения на опережение» может играть какую-то роль в их взаимодействии. Но какую – пока непонятно (Hedley et al., 2017).

СЛОЖНОСТЬ ОТДЕЛЬНЫХ ПЕСЕН: ДЛИТЕЛЬНОСТЬ, РАЗНООБРАЗИЕ ЗВУКОВ И СИНТАКСИС

Сложность отдельной песни, как и песенного цикла, имеет две составляющие: разнообразие и количество звуков в песне (***структурная сложность песни***); количество правил, определяющих чередование этих звуков (***сложность организации песни***).

Прежде всего надо сказать, что структура песни – характеристика в известной степени видоспецифичная. Это значит, что самцы данного вида обычно группируют отдельные звуки в песню по определённым правилам. К примеру, в песне зарянки *Erythacus rubecula* закономерно чередуются фразы, состоящие из высокочастотных и низкочастотных звуков (Bremond, 1968). Подобные правила можно назвать видовым синтаксисом песни. Существует довольно много данных, под-

тверждающих, что птицы реагируют на песни с искусственно-измененным синтаксисом по-другому, чем на типичные, построенные в соответствии с видовым синтаксисом. Например, калифорнийские пересмешники *Toxostoma redivivum* реагировали по-иному на пение, последовательность фраз в котором была нетипична для данной популяции (Taylor et al., 2017). Похожие результаты получены при изучении полевой малой овсянки *Spizella pusilla* (Nelson, 1988), болотной овсянки (Balaban, 1988), обыкновенного крапивника *Nannus* (*Troglodytes*) *troglodytes* (Holland et al., 2000) и полевого жаворонка *Alauda arvensis* (Briefer et al., 2013).

Однако возможности птиц в плане «понимания» синтаксиса песни не стоит переоценивать. Интересен эксперимент, проведенный с зебровой амадиной *Taeniopygia guttata* и ещё тремя видами. В репертуаре каждого самца названного вида – всего один мотив (тип песни) из нескольких звуков, исполняемых в определённой последовательности. В опытах птиц обучали реагировать на различие между последовательно (с интервалом в 250 мс) предъявляемыми сериями из 5 звуков (т.е. «мотивами»). Если птица «замечала» различие, она клевала определённую метку (рис. 8, *вверху*). Оказалось, что птицы плохо дифференцируют изменения в последовательности звуков. Если после трансляции типичного мотива A-B-C-D-E (рис. 8) включить мотив с изменённым синтаксисом (C-E-D-A-B на рис. 8), птица легко может это не заметить. А вот структура самих звуков намного более важна. Амадины почти всегда клевали нужную метку, заслышав песенный мотив даже с одним искусственно инвертированным (зеркально-отображённым) на компьютере звуком. Аналогичным образом вели себя в таких же экспериментах канарейки *Serinus canaria domestica* и японские амадины *Lonchura striata domestica*. А вот волнистые попугайчики *Melopsittacus undulatus* выявляли последовательности с изменённым синтаксисом с тем же успехом, что и последовательности, содержащие инвертированные звуки (Lawson et al., 2018; Fishbein et al., 2019). Таким образом, видовой синтаксис песни может допускать ту или иную изменчивость, которая может играть роль в коммуникации.

В территориальном контексте, а также при ухаживании за самкой, структурная сложность песни, как правило, увеличивается либо не меняется. Последнее характерно для очень многих видов, песни которых стереотипны и потому в принципе очень мало меняются по ходу пения. Таковы, например, многие пеночки, обладающие репертуарами стереотипных типов песен (голосистая, бурая, бледноногая, очковые и другие).

Структурная сложность пения имеет две составляющие – длительность песни и разнообразие звуков в ней. Разделить их не всегда просто. Дело в том, что во многих случаях более длительные песни являются в то же время и более разнообразными по количеству типов звуков.

Пение полевого жаворонка, часто поющего во время полета, – непрерывное. Во Франции изучали, чем отличается спонтанное пение этого вида от того, что наблюдается после трансляции конспецифичной песни. В данном исследовании анализировали отрезки того и другого пения длительностью 40 с. Оказалось, что наблюдаемое в эксперименте пение было разнообразнее. Среднее число разных типов звуков в 40-секундном фрагменте было 124±35, а при спонтанном пении –

110±29 (Geberzahn, Aubin, 2014). В данном случае значение имело именно разнообразие песни.

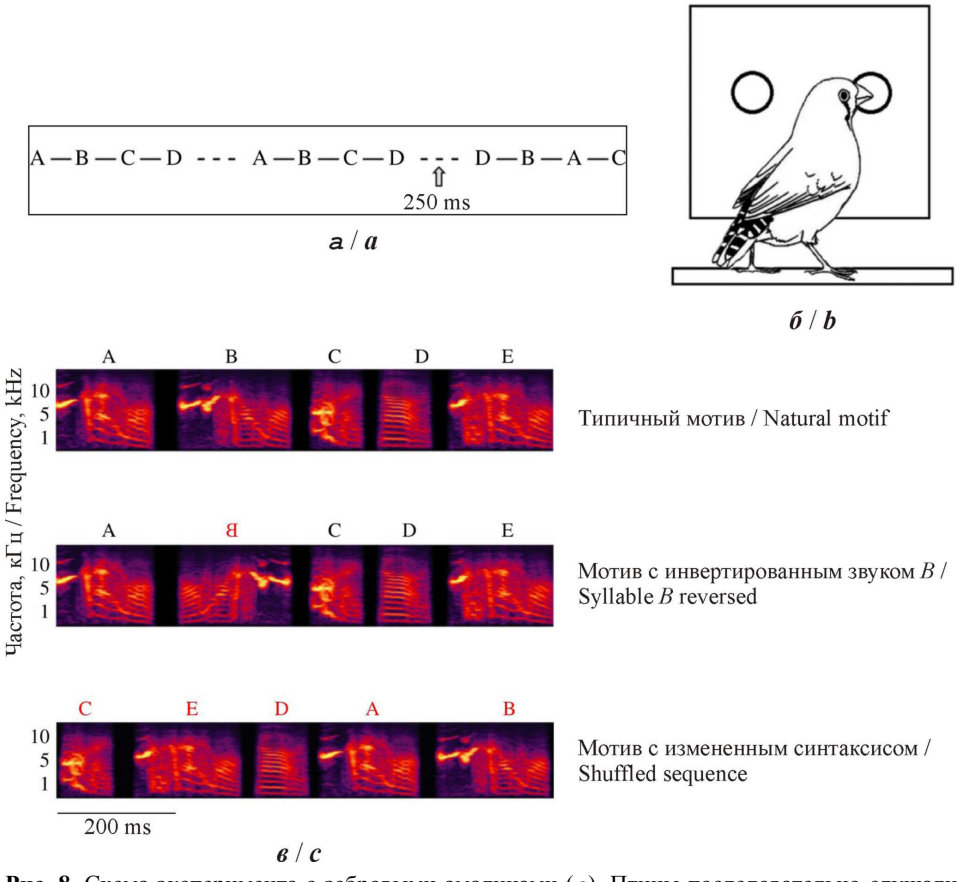


Рис. 8. Схема эксперимента с зебровыми амадинами (*а*). Птицы последовательно слушали мотивы, разделённые паузой 250 мс. Их обучили таким образом: если птица «считала» следующий мотив аналогичным предыдущему, она клевала левую метку, а если отличающимся – то правую (*б*). Приведены спектрограммы трёх типов мотивов, предъявляемых амадинам (*в*) (по: Fishbein et al., 2019)

Fig. 8. Schematic of a discrimination task used to test sequence perception in Zebra Finches (*a*). Different sound motifs were played back to birds with a very short pause of 250 ms. The bird is trained to peck right tag when it detects a difference between the background and the target motif, and to peck left tag when no differences were detected (*b*). Spectrograms of three motif types used in experiments are shown (*c*). From: Fishbein et al., 2019

У больших синиц изучена изменчивость длительности песни. Типичная песня этого вида состоит из ритмически повторяющихся одинаковых слогов, из одного или двух звуков каждый. Число слогов в песне может варьировать. Оказалось, что

самцы, наиболее активно реагировавшие на трансляцию им видовой песни, исполняли более протяженные песни с большим количеством слогов (McGregor, Horn, 1992). У самцов красных кардиналов при взаимодействии самцов число звуков в песнях (и, соответственно, длительность самой песни) увеличивалось (Ritchison, 1988).

Для ряда видов роль увеличения структурной сложности песни в территориальном поведении показана экспериментально. Самцы некоторых видов активнее реагировали на трансляцию им более сложных и продолжительных песен, имеющих большее количество звуков и/или типов звуков. Такие данные имеются для серой славки (Balsby, Dabelsteen, 2001), пеночки-теньковки (Linhart et al., 2012), пеночки-трещотки (Горецкая, 2013), зяблика (Leitão et al., 2006) и новозеландского туи *Prosthemadera novaeseelandiae* (Hill et al., 2018).

Роль сложного пения при коммуникации с самками также неплохо изучена. Ведь, как мы уже отмечали, само становление в эволюции сложных песен традиционно связывают с предпочтениями к ним самок по сравнению с песнями более простыми (Catchpole, Slater, 2008). Одна из первых работ такого плана выполнена на европейских видах камышевок. Выяснилось, что среди шести видов наиболее сложное пение (максимальные репертуары) характерно для моногамных видов, а пение полигамов проще (Catchpole, 1980). Автор предположил, что у полигамных камышевок самки в своем выборе ориентируются преимущественно на качество территории самца (так называемая ресурсо-зависимая полигиния). Поэтому важнейшей функцией песни у этих видов является регуляция взаимоотношений между соседними самцами. Простые песни здесь, как тогда считалось, лучше, так как они облегчают распознавание самцами друг друга. А сложная песня моногамных камышевок нужна им исключительно для привлечения самки. Подобная связь социальной системы и сложности пения выявлена также у трупиалов Icteridae (Kroodsma, 1977) и некоторых овсянок Emberizidae (Catchpole, McGregor, 1985). А вот у североамериканских крапивников Troglodytidae всё оказалось наоборот: более сложная песня свойственна видам полигинным (Kroodsma, 1977).

Предпочтение самками сложного пения показано и экспериментально. У ряда видов они активнее реагировали на трансляцию им более сложных (в том числе – сложнее типичных) песен. Это показано, например, для камышевки-барсучка (Catchpole et al., 1984), зебровой амадины (Collins, 1999), певчей овсянки (Searcy, Marler, 1984) и красноплечего трупиала (Searcy, 1988).

Данных, касающихся роли сложности организации песни, очень мало. Интересна работа, посвященная мексиканской чечевице *Haemorhous mexicanus* (Ciaburri, Williams, 2019). Песня данного вида – это в той или иной степени изменчивая последовательность звуков длительностью в несколько секунд. Из-за такой изменчивости стереотипные типы песен выделить не удается (рис. 9), а репертуар каждого самца включает 30 – 65 типов звуков. Авторы процитированной работы сравнивали пение самцов в трёх контекстах: при спонтанном пении, при перемещении за самкой и в ходе вокальных «дуэлей» с соседними самцами. Оказалось, что количество типов звуков в одной песне не различается между контекстами. Но при этом песни в присутствии самки были примерно в два раза длиннее – за счёт

дублирования отдельных звуков или их комбинаций. Наиболее интересным оказалось то, что в присутствии конспецифика (как самца, так и самки) птицы комбинировали звуки более свободно, чем при спонтанном пении. Это выражалось в том, что количество типов переходов между разными звуками было больше при следовании за самкой и конфронтации с соседом (см. рис. 9). А это, в свою очередь, говорит о том, что последовательные песни в целом отличались в большей степени, чем при спонтанном пении, следовательно, разнообразие пения было больше.

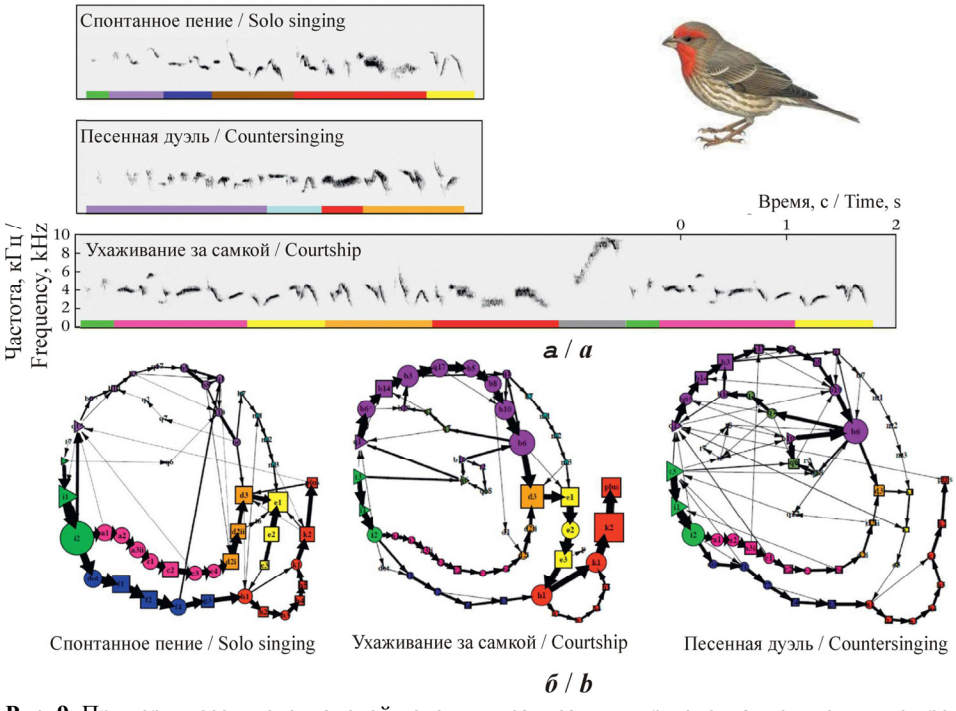


Рис. 9. Примеры песен мексиканской чечевицы, записанных при спонтанном пении, во время ухаживания за самкой и при песенной дуэли с соседним самцом (*а*) и примеры переходов между разными типами звуков при пении в каждом из трёх названных контекстов (*б*) (по: Ciaburri, Williams, 2019)

Fig. 9. Examples of House Finch songs and bouts in different social contexts: solo singing, while courting female (courtship), and during countersinging with another male (*a*). Network diagrams showing transitions (arrows) between syllables (nodes) for three bouts sung by one male in different social contexts (*b*). From: Ciaburri, Williams, 2019

Таким образом, более продолжительные и/или разнообразные песни в целом более характерны для непосредственных взаимодействий между птицами, чем для спонтанного пения. А трансляция таких песен в ряде случаев вызывает более яркий поведенческий ответ как у самцов, так и у самок.

МАКСИМИЗАЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ КАК ОБЩИЙ ПРИНЦИП МОДИФИКАЦИИ ПЕНИЯ

Данный обзор показал, что при изменении внешней обстановки (при появлении самки или конкурента) у певчих птиц чаще всего происходят следующие изменения в пении (у конкретного вида обычно одно или несколько, но не все сразу): 1) повышается частота пения, 2) возрастает частота эмиссии звуков, 3) повышается частота смены напева, 4) увеличивается разнообразие пения (наблюдаемый размер репертуара), 5) преимущественно используются более продолжительные и разнообразные песни. У некоторых видов, возможно, меняется и организация пения. Последние изменения, по нашему мнению, важны не сами по себе, а потому, что приводят к увеличению разнообразия пения на коротких промежутках времени (Opaev, 2016).

На наш взгляд, все названные *пять тактик* изменений в пении сводятся к единой *стратегии*. Это максимизация разнообразия акустической продукции, т.е. увеличение числа разных типов песен и/или звуков в единицу времени (например, за 1 мин). Очевидно, что количество и/или разнообразие звуков за 1 мин увеличится при реализации тактик 1) – 5). Максимизация разнообразия – это общий принцип использования сложных сигналов (таких, как пение) в коммуникации. При изменении социального контекста либо сигнализируя о повышения уровня своего возбуждения, самец «старается» исполнить как можно больше разных песен и/или звуков в единицу времени, т.е. максимизировать разнообразие.

Идея о связи разнообразия пения с контекстом далеко не нова. Так, ещё в 1938 г. Чапмэн был настолько впечатлен пением чернобрюхого крапивника *Pheugopedius fasciatoventris* на острове Барро-Колорадо (Панама), что посвятил этой птице почти целую главу в одной из своих книг о животном мире острова (Chapman, 1938). Чапмэн писал, что при возбуждении птица (речь шла о наблюдениях за одним самцом) пела разнообразнее. А когда ничего особенного в округе не происходило, разнообразие пения было меньше.

Увеличение разнообразия и сложности вокализаций при повышении эмоциональности контекста свойственно, вероятно, не только птицам. Такие данные, пока немногочисленные, имеются и для млекопитающих. Так, у капских даманов *Procavia capensis* последовательности звуков, спровоцированные другими особями (как своего вида, так и потенциальными хищниками), более продолжительные и содержат больше звуков по сравнению со «спонтанными» последовательностями (Demartsev et al., 2014). А самцы горбатых китов *Megaptera novaeangliae* начинают чаще менять напев в своих «песнях», заслышав вокализы другого самца (Cholewiak et al., 2018).

Смысл (проксимальный механизм) увеличения разнообразия может состоять в увеличении времени привыкания к стимулу. Кажется очевидным, что при многократном повторении одного и того же сигнала животное рано или поздно привыкает к нему и перестает обращать на него внимание. Идея состоит в том, что к сложному сигналу, такому как разнообразное и постоянно меняющееся пение, привыкание будет происходить дольше – по сравнению с пением простым и однообразным. Первым на такую возможность обратил внимание Хартшорн. Он пред-

положил, что смысл переключения между разными типами песен может состоят именно в увеличении времени привыкания особи-получателя к такому стимулу (Hartshorne, 1956). Позже в нескольких работах было показано, что действительно при монотонном повторении единственного типа звука привыкание к нему происходит быстрее, чем если типов звуков в последовательности больше (Ryan, 1998; Collins, 1999; Flower et al., 2014). Значит, вокализируя разнообразнее, птицы эффективнее воздействуют на получателей сигнала (конкурентов либо брачных партнёров).

Автор благодарит, прежде всего, своих коллег, которые участвовали в сборе оригинальных данных, использованных в обзоре, – А. И. Антонова, Ю. А. Колесникову, А. С. Рубцова и Е. М. Шишкину. За помощь в организации и проведении полевых исследований в заповеднике Хупиньшань (провинция Хунань, Китай) автор выражает благодарность Мейши Лю (Meisi Liu), Кан Джу (Kang Zujie) и Шуронг Тиану (Shurong Tian); в Хинганском заповеднике (Амурская область) – А. И. Антонову и В. А. Кастрикину; во Вьетнаме (провинция Донгнай, Национальный парк Каттьен) – В. В. Рожнову, А. Н. Кузнецову, И. В. Палько и С. С. Гоголевой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бёме И. Р., *Горецкая М. Я.* Песни птиц (учебное пособие). М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 78 с.

Бёме И. Р., *Горецкая М. Я.* Пение самок воробьинообразных птиц : исключение или закономерность? // Журнал общей биологии. 2016. Т. 77, № 3. С. 239 – 246.

Волков С. В., *Коблик Е. А.* Птицы Мира : рекомендуемые русские названия видов / Зоологический музей МГУ. М., 2017. 170 с. URL: https://zmmu.msu.ru/spec/publikacii/neserijnye-izdaniya/ (дата обращения: 02.02.2021).

Горецкая М. Я. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц : случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 6. С. 718 – 730.

Иваницкий В. В. Песня птиц как микрокосм современной науки : между биоакустикой и лингвистикой // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. II. Доклады / Мензбировское орнитологическое общество. Алматы, 2015. С. 418 – 435.

Иваницкий В. В., *Бочкарева Е. Н.*, *Марова И. М.* На рубеже между слитной и раздельной песней : рекламная вокализация чернобровой камышевки (*Acrocephalus bistrigiceps*, Sylviidae) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 11. С. 1348 – 1360.

Иваницкий В. В., *Марова И. М.*, *Малых И. М.* Контрасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylviidae) // Доклады Академии наук. 2011. Т. 438. С. 570 – 573.

Иваницкий В. В., *Марова И. М.*, *Антипов В. А.* Принципы построения и особенности дифференциации песни в московской популяции восточного соловья (*Luscinia luscinia*, Turdidae) // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 2. С. 206 – 220.

Иваницкий В. В., *Марова И. М.* Синтаксическая организация песни птиц // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 10. С. 1098 – 1112.

Колесникова Ю. А. Значение сложных песенных циклов в коммуникации некоторых видов пеночек : автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2020. 24 с.

Опаев А. С. Пение птиц : всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? // Этология и зоопсихология. 2012. № 2 (6). С. 1 – 14.

Опаев А. С. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri) : структура, эволюция и роль в коммуникации : автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., 2021. 44 с.

Опаев А. С., *Колесникова Ю. А.* Роль частоты исполнения и сложности пения в территориальном поведении голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) // Зоологический журнал. 2019. Т. 98, № 3. С. 319 – 331.

Опаев А. С., *Колесникова Ю. А.*, *Антонов А. И.* Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вестник Тверского государственного университета. Сер. Биология и экология. 2019. № 1. С. 133 – 147.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М. : Наука, 1978. 306 с.

Панов Е. Н. Сорокопуты (семейство Laniidae) мировой фауны : экология, поведение, эволюция. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 650 с.

Панов Е. Н., *Непомнящих В. А.*, *Рубцов А. С.* Организация песни у лесного конька (*Anthus trivialis*, Motacillidae) // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 1. С. 84 – 100.

Шишкина Е. М., *Опаев А. С.* Изменчивость пения самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) в разные дни // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 4. С. 450 – 458.

Akçay K., *Porsuk Y. K.*, *Avşar A.*, *Çabuk D.*, *Bilgin C. C.* Song overlapping, noise, and territorial aggression in great tits // Behavioral Ecology. 2020. Vol. 31, iss. 3. P. 807 – 814.

Ammer F. K., *Capp M. S.* Song versatility and social context in the Bobolink // Condor. 1999. Vol. 101, № 3. P. 686 – 688.

Baker T., *Wilson D.*, *Mennill D.* Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees // Animal Behaviour. 2012. Vol. 84. P. 965 – 974.

Balaban E. Bird song syntax : learned inrtraspecific variation in meaningful // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 1988. Vol. 85. P. 3657 – 3560.

Ballentine B. The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrow, *Melospiza georgiana* // Animal Behaviour. 2009. Vol. 77. P. 973 – 978.

Ballentine B., *Hyman J.*, *Nowicki S.* Vocal performance influences female response to male bird song : An experimental test // Behavioural Ecology. 2004. Vol. 15, iss. 1. P. 163 – 169.

Balsby T. J. S., *Dabelsteen T.* The meaning of song repertoire size and song length to male whitethroats *Sylvia communis* // Behavioral Processes. 2001. Vol. 52, iss. 2 – 3. P. 75 – 84.

Beecher M. D., *Brenowitz E. A.* Functional aspects of song learning in songbirds // Trends in Ecology and Evolution. 2005. Vol. 20, iss. 3. P. 143 – 149.

Bremond J. C. Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge *Erithacus rubecula* // La Terre et la Vie. 1968. Vol. 2. P. 109 – 220.

Briefer E., *Rybak F.*, *Aubin T.* Does true syntax or simple auditory object support the role of skylark song dialect? // Animal Behaviour. 2013. Vol. 86. P. 1131 – 1137.

Byers B. E. Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive context // Animal Behaviour. 2017. Vol. 125. P. 33 – 39.

Byers B. E., *Kroodsma D. E.* Female mate choice and songbird song repertoires // Animal Behaviour. 2009. Vol. 77. P. 13 – 22.

Cardoso G. C., *Atwell J. W.*, *Ketterson E. D.*, *Price T. D.* Inferring performance in the songs of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) // Behavioral Ecology. 2007. Vol. 18, iss. 6. P. 1051 – 1057.

Cardoso G. C., *Hu Y.* Birdsong performance and the evolution of simple (rather than elaborate) sexual signals // American Naturalist. 2011. Vol. 178, № 5. P. 679 – 686.

Cardoso G. C., *Atwell J. W.*, *Hu Y.*, *Ketterson E. D.*, *Price T. D.* No correlation between three selected trade-offs in birdsong performance and male quality for a species with song repertoires // Ethology. 2012. Vol. 118, iss. 6. P. 584–593.

Catchpole C. K. Sexual selection and the evolution of complex song among European warbler of the genus *Acrocephalus* // Behaviour. 1980. Vol. 74, № 1 – 2. P. 149 – 166.

Catchpole C. K. Responses of Male Sedge Warblers to playback of different repertoire sizes // Animal Behaviour. 1989. Vol. 37. P. 1046 – 1047.

Catchpole C. K., *Dittami J.*, *Leisler B.* Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with estradiol // Nature. 1984. Vol. 312. P. 563–564.

Catchpole C. K., *McGregor P. K.* Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in European buntings of the genus *Emberiza* // Animal Behaviour. 1985. Vol. 33. P. 1378 – 1380.

Catchpole C. K., *Slater P. J. B.* Bird Song : Biological Themes and Variations. 2nd ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2008. 335 p.

Chapman F. M. Life in an Air Castle : Nature Studies in the Tropics. New York ; London : D. Appleton-Century Company, 1938. 250 p.

Cholewiak D. M., *Cerchio S.*, *Jacobsen J. K.*, *Urbán-R. J.*, *Clark C. W.* Songbird dynamic under the sea : Acoustic interaction between humpback whales suggest song mediates male interaction // Royal Society Open Science. 2018. Vol. 5, iss. 2. Article number 171298.

Ciaburri I., *Williams H.* Context-dependent variation of house finch song syntax // Animal Behaviour. 2019. Vol. 147. P. 33 – 42.

Collins S. A. Is female preference for male repertoires due to sensory bias? // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 1999. Vol. 266. P. 2309 – 2314.

Collins S. A. Vocal fighting and flirting : The functions of birdsong // Nature's Music : The Science of Birdsong / eds. P. Marler, H. Slabbekoorn. Amsterdam : Elsevier Academic Press, 2004. P. 39 – 79.

Cramer E. R. A., *Price J. J.* Red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus* respond differently to song types with different performance levels // Journal of Avian Biology. 2007. Vol. 38, iss. 1. P. 122 – 127.

Darolová A., *Krištofík J.*, *Knauer F.*, *Hoi H.* Behavioural response of Eurasian Blackcaps to acoustically simulated conspecific and heterospecific male intruders // Journal of Ornithology. 2020. Vol. 161, iss. 2. P. 447 – 458.

Demartsev V., *Kershenbaum A.*, *Ilany A.*, *Barocas A.*, *Ziv E. B.*, *Koren L.*, *Geffen E.* Male hyraxes increase song complexity and duration in the presence of alert individuals // Behavioral Ecology. 2014. Vol. 25, iss. 6. P. 1451 – 1458.

Deoniziak K., *Osiejuk T. S.* Song-type switching rate in the chaffinch carries a message during simulated intrusion // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2020. Vol. 74, iss. 4. Article number 47.

Derrickson K. C. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*) // Auk. 1987. Vol. 104, № 2. P. 198 – 207.

DuBois A. L., *Nowicki S.*, *Searcy W. A.* Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context // Biology Letters. 2009. Vol. 5, iss. 2. P. 163 – 165.

Fishbein A. R., *Idsardi W. J.*, *Ball G. F.*, *Dooling R. J.* Sound sequences in birdsong : How much do birds really care? // Philosophical Transactions of the Royal Society B. 2019. Vol. 375, iss. 1789. Article number 20190044.

Flower T. P., *Gribble M.*, *Ridley A. R.* Deception by flexible alarm mimicry in an African bird // Science. 2014. Vol. 344. P. 513 – 516.

Garamszegi L. Z., *Møller A. P.* Extrapair paternity and the evolution of bird song // Behavioral Ecology. 2004. Vol. 15, iss. 3. P. 508 – 519.

Geberzahn N., *Hultsch H.* Long-time storage of song types in birds: evidence from interactive playbacks // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 2003. Vol. 270. P. 1085 – 1090.

Geberzahn N., *Aubin T.* How a songbird with a continuous singing style modulates its song when territorially challenged // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2014. Vol. 68, iss. 1. P. 1 – 12.

Goodwin S. E., *Podos J.* Team of rivals : Alliance formation in territorial songbirds is predicted by vocal signal structure // Biology Letters. 2014. Vol. 10, iss. 2. Article number 20131083.

Grießmann B., *Naguib M.* Song sharing in neighboring and non-neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implication for communication // Ethology. 2002. Vol. 108, iss. 5. P. 377 – 388.

Hartshorne C. The monotony-threshold in singing birds // Auk. 1956. Vol. 73, no. 2. P. 176 – 192.

Hartshorne C. Born to Sing : An Interpretation and World Survey of Bird Song. Bloomington : Indiana University Press, 1973. 304 p.

Hedley R. W., *Denton K. K.*, *Weiss R. E.* Accounting for syntax in analyses of countersinging reveals hidden vocal dynamics in a songbird with a large repertoire // Animal Behaviour. 2017. Vol. 131. P. 23 – 32.

Hedley R. W., *Logue D. M.*, *Benedict L.*, *Mennill D. J.* Assessing the similarity of song-type transitions among birds : Evidence for interspecies variation // Animal Behaviour. 2018. Vol. 140. P. 161 – 170.

Hesler N., *Mundry R.*, *Dabelsteen T.* Does song repertoire size in Common Blackbirds play a role in an intra-sexual context? // Journal of Ornithology. 2011. Vol. 152, iss. 3. P. 591 – 601.

Hill S. D., *Brunton D. H.*, *Anderson M.*, *Ji W.* Fighting talk : Complex song elicits more aggressive responses in a vocally complex songbird // Ibis. 2018. Vol. 160, iss. 2. P. 257 – 268.

Holland J., *Dabelsteen T.*, *Paris A. P.* Coding in the song of the wren : Importance of rhythmicity, syntax and element structure // Animal Behaviour. 2000. Vol. 60, iss. 4. P. 463 – 470.

Hõrak P., *Saks L.*, *Karu U.*, *Ots I.*, *Surai P. F.*, *McGraw K. J.* How coccidian parasites affect health and appearance of greenfinches // Journal of Animal Ecology. 2004. Vol. 73, № 5. P. 935 – 947.

del Hoyo J., *Collar N. J.* HBW and BirdLife International Checklist of the Birds of the World. Barcelona : Lynx Edicions, 2016. 1013 p.

Hultsch H., *Todt D.* Rules of parameter variation in homotype series of birdsong can indicate a ‘sollwert’ significance // Behavioural Processes. 1996. Vol. 38, iss. 2. P. 175 – 182.

Illes A. E., *Hall M. L.*, *Vehrencamp S. L.* Vocal performance influences male receiver response in the banded wren // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 2006. Vol. 273. P. 1907 – 1912.

Ivanitskii V. V., *Marova I. M.*, *Malykh I. M.* Between order and chaos : Contrasting syntax in the advertising song of Dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde’s (*Ph. schwarzi*) Warblers // Journal of Ornithology. 2012. Vol. 153, iss. 2. P. 337 – 347.

Ivanitskii V. V., *Marova I. M.*, *Antipov V. A.* Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) : Clustering and sequential order of the song types // Bioacoustics. 2017. Vol. 26, iss. 2. P. 199 – 215.

Kershenbaum A., *Blumstein D. T.*, *Roch M. A.*, *Akcay C.*, *Backus G.*, *Bee M. A.*, *Bohn K.*, *Cao Y.*, *Carter G.*, *Casar C.*, *Coen M.*, *DeRuiter S. L.*, *Doyle L.*, *Edelman S.*, *Ferrer I. C. R.*, *Freeberg T. M.*, *Garland E. C.*, *Gustison M.*, *Harley H. E.*, *Huetz C.*, *Hughes M.*, *Hyland Bruno J.*, *Ilany A.*, *Jin D. Z.*, *Johnson M.*, *Ju C.*, *Karnowski J.*, *Lohr B.*, *Manser M. B.*, *McCowan B.*, *Mercado E.*, *Narins P. M.*, *Piel A.*, *Rice M.*, *Salmi R.*, *Sasahara K.*, *Sayigh L.*, *Shiu Y.*, *Taylor C.*, *Vallejo E. E.*, *Waller S.*, *Zamora-Gutierrez V.* Acoustic sequences in non-human animals : A tutorial review and prospectus // Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society. 2016. Vol. 91, iss. 1. P. 13 – 52.

Kipper S., *Kiefer S.* Age-related changes in birds’ singing styles : On fresh tunes and fading voices? // Advances in the Study of Behavior. 2010. Vol. 41. P. 77 – 118.

Kipper S., *Mundry R.*, *Hultsch H.*, *Todt D.* Long-term persistence of song performances rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*) : A longitudinal field study on repertoire size // Behaviour. 2004. Vol. 141, № 3. P. 371 – 390.

Kolesnikova Y., *Opaev A.* How spontaneous singing influences the singing during simulated intrusion : A comparative study on three closely-related warbler species // Behavioral Processes. 2021. Vol. 193.

Kolesnikova Yu., *Liu M.*, *Kang Z.*, *Opaev A.* Song does not function as a signal of direct aggression in two Leaf-warbler species // Ornithological Science. 2019. Vol. 18, iss. 2. P. 17 – 26.

Kramer H. G., *Lemon R. E.*, *Morris M. J.* Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*) : Five tests // Animal Behaviour. 1985. Vol. 33, iss. 1. P. 135 – 149.

Krebs J., *Ashcroft R.*, *Webber M.* Song repertoires and territory defence in the great tit // Nature. 1978. Vol. 271. P. 539 – 542.

Kroodsma D. E. Correlates of song organization among North American wrens // American Naturalist. 1977. Vol. 111, № 981. P. 995 – 1008.

Kroodsma D. Birdsong performance studies : A contrary view // Animal Behaviour. 2017. Vol. 125. P. 1 – 16.

Kroodsma D. E., *Verner J.* Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens // Auk. 1978. Vol. 95, № 4. P. 703 – 716.

Lambrechts M. M. Organization of birdsong and constraints on performance // Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds / eds. D. Kroodsma, E. Miller. New York : Comstock Publ., 1996. P. 305 – 320.

Langmore N. E. Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks, *Prunella modularis* // Animal Behaviour. 1997. Vol. 53, iss. 4. P. 757 – 766.

Lawson S. L., *Fishbein A. R.*, *Prior N. H.*, *Dooling R. J.*, *Ball G. F.* Relative salience of syllable structure and syllable order in zebra finch song // Animal Cognition. 2018. Vol. 21, iss. 4. P. 467 – 480.

Leitão A., *ten Cate C.*, *Riebel K.* Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers // Animal Behaviour. 2006. Vol. 71, iss. 6. P. 1289 – 1296.

Linhart P., *Slabbekoorn H.*, *Fuchs R.* The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs // Behavioral Ecology. 2012. Vol. 23, iss. 6. P. 1338 – 1347.

Linhart P., *Jaška P.*, *Petrusková T.*, *Petrusek A.*, *Fuchs R.* Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song // Behavioural Processes. 2013. Vol. 100. P. 139 – 145.

Liu I. A., *Soha J. A.*, *Nowicki S.* Song type matching and vocal performance in territorial signaling by male swamp sparrows // Animal Behaviour. 2018. Vol. 139. P. 117 – 125.

McGregor P. K., *Horn A. D.* Strophe length and response to playback in great tit // Animal Behaviour. 1992. Vol. 43, iss. 4. P. 667 – 676.

Moseley D. L., *Lahti D. C.*, *Podos J.* Responses to playback vary with the vocal performance of both signal senders and receiver // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 2013. Vol. 280, iss. 1768. Article number 20131401.

Nelson D. A. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*) // Behaviour. 1988. Vol. 106, № 1 – 2. P. 158 – 181.

Odum K. J., *Hall M. L.*, *Riebel K.*, *Omland K. E.*, *Langmore N. E.* Female song is widespread and ancestral in songbirds // Nature Communication. 2014. Vol. 5. Article number 3379.

Opaev A. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*) // Journal of Ornithology. 2016. Vol. 157, iss. 4. P. 949 – 960.

Opaev A. Vocal performance and the usage of song types in pale-legged leaf-warbler *Phylloscopus tenellipes* – a contradictory study // Ethology Ecology & Evolution. 2021. Vol. 33, iss. 4. https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1949752

Opaev A., *Kolesnikova Y.* Lack of habitat segregation and no interspecific territoriality in three syntopic cryptic species of the Golden-spectacled Warblers *Phylloscopus* (*Seicercus*) *burkii* complex // Journal of Avian Biology. 2019. Vol. 50, iss. 11. P. 1 – 9.

Opaev A., *Kolesnikova Yu.*, *Liu M.*, *Kang Z.* Singing of Claudia's Leaf-warbler *(Phylloscopus claudiae*) in aggressive contexts : Role of song rate, song type diversity and song type transition pattern // Journal of Ornithology. 2019. Vol. 160, iss. 2. P. 297 – 304.

Payne R. B. Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of village indigobirds, *Vidua chalybeata* // Animal Behaviour. 1979. Vol. 27, iss. 4. P. 997 – 1013.

Petrusková T., *Osiejuk T. S.*, *Linhart P.*, *Petrusek A.* Structure and complexity of perched and flight song of the tree pipit (*Anthus trivialis*) // Annales Zoologici Fennici. 2008. Vol. 45, № 2. P. 135 – 148.

Petrusková T., *Kinštová A.*, *Pišvejcová I.*, *Laguna J. M.*, *Cortezón A.*, *Brinke T.*, *Petrusek A.* Variation in trill characteristics in tree pipit songs : Different trills for different use? // Ethology. 2014. Vol. 120, iss. 6. P. 586 – 597.

Pitt S. M. G. Why sing so many songs? Testing the function of song type repertoires in rock wrens using playback experiments and behavioral observations. Master of Science Thesis. Greeley, 2018. 116 p.

Podos J. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes : Emberizidae) // Evolution. 1997. Vol. 51. P. 537 – 551.

Podos J. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches // Nature. 2001. Vol. 409. P. 185 – 188.

Podos J., *Sung H.-C.* Vocal performance in songbirds : From mechanisms to evolution // The Neuroethology of Birdsong / eds. J. T. Sakata, S. C. Woolley, R. R. Fay, A. N. Popper. Cham : Springer International Publ., 2020. P. 245 – 268.

Riebel K., *Slater P. J. B.* Song type switching in the chaffinch : Timing or counting? // Animal Behaviour. 1999. Vol. 57, iss. 3. P. 655 – 661.

Ritchison G. Song repertoires and the singing behavior of male northern cardinals // Wilson Bulletin. 1988. Vol. 100, № 4. P. 583 – 603.

Ryan M. J. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences // Science. 1998. Vol. 281. P. 1999 – 2003.

Searcy W. A. Response to multiple song types in male song sparrows and field sparrows // Animal Behaviour. 1983. Vol. 31, iss. 3. P. 948 – 949.

Searcy W. A. Dual intersexual and intrasexual functions of song in the red-winged blackbirds // Proceedings of the XIX International Congress of Ornithology. Ottawa, 1988. P. 1373 – 1381.

Searcy W. A., *Beecher M. D.* Song as an aggressive signal in songbirds // Animal Behaviour. 2009. Vol. 78, iss. 6. P. 1281 – 1292.

Searcy W. A., *Marler P.* Interspecific differences in the response of female birds to song repertoires // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1984. Bd. 66, № 2. S. 128 – 142.

Searcy W. A., *Yasukawa K.* Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual context by male red-winged blackbirds // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1990. Vol. 27, № 2. P. 123 – 128.

Searcy W. A., *Nowicki S.*, *Hogan C.* Song type variants and aggressive context // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2000. Vol. 48, № 5. P. 358 – 363.

Scott-Phillips T. C. Defining biological communication // Journal of Evolutionary Biology. 2008. Vol. 21, iss. 2. P. 387 – 395.

Sierro J., *Sierro J.*, *Slabbekoorn H.* Experimental test of the communicative value of syllable diversity and syllable switching in the common chiffchaff // Animal Behaviour. 2020. Vol. 165. P. 11 – 21.

Stoddard P. K., *Beecher M. D.*, *Willis M. S.* Response of territorial male song sparrows to song types and variations // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1988. Vol. 22, № 2. P. 125 – 130.

Szymkowiak J., *Kuczyński L.* Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial context in the wood warbler // Journal of Avian Biology. 2017. Vol. 48, iss. 2. P. 275 – 283.

Taylor C. E., *Brumley J. T.*, *Hedley R. W.*, *Cody M. L.* Sensitivity of California thrashers (*Toxostoma redivivum*) to song syntax // Bioacoustics. 2017. Vol. 26, iss. 3. P. 259 – 270.

Todt D., *Naguib M.* Vocal interactions in birds : The use of song as a model in communication // Advances in the Study of Behavior. 2000. Vol. 29. P. 247 – 296.

Vaytina T. M., *Shitikov D. A.* Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra* // Bioacoustics. 2019. Vol. 28, iss. 2. P. 140 – 154.

Vehrencamp S. L. Handicap, index, and conventional signal elements of bird song // Animal Signals : Signalling and Signal Design in Animal Communication / eds. Y. Espmark, T. Amundsen, G. Rosenqvist. Trondheim : Tapir Publ., 2000. P. 277 – 300.

Vehrencamp S. L., *Hall M. L.*, *Bohman E. R.*, *Depeine C. D.*, *Dalziell A. H.* Song matching, overlapping, and switching in the banded wren : The sender's perspective // Behavioral Ecology. 2007. Vol. 18, iss. 4. P. 849 – 859.

Vehrencamp S. L., *Yantachka J.*, *Hall M. L.*, *de Kort S. R.* Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2013. Vol. 67, № 3. P. 409 – 419.

Weiss M., *Hultsch H.*, *Adam I.*, *Scharff C.*, *Kipper S.* The use of network analysis to study complex animal communication systems : A study on nightingale song // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 2014. Vol. 281. Article number 20140460.

Wilson D. R., *Bitton P.-P.*, *Podos J.*, *Mennill D. J.* Uneven sampling and the analysis of vocal performance constraints // American Naturalist. 2014. Vol. 183, № 2. P. 214 – 228.

Yasukawa K. Song and territory defense in the Red-Winged Blackbird // Auk. 1981. Vol. 98, № 1. P. 185 – 187.

Zsebők S., *Herczeg G.*, *Laczi M.*, *Nagy G.*, *Vaskuti E.*, *Hargitai R.*, *Hegyi G.*, *Herényi M.*, *Markó G.*, *Rosivall B.*, *Szász E.*, *Szöllősi E.*, *Török J.*, *Garamszegi L. Z.* Sequential organization of birdsong : Relationships with individual quality and fitness // Behavioral Ecology. 2021. Vol. 32, iss. 1. P. 82 – 93.

Review
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-191-229

The communicative value of complex singing in passerine birds

A. S. Opaev

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

Received: 7 April 2021 / revised: 11 May 2021 / accepted: 12 May 2021

Abstract. Birdsong is one of the most complex signals in the animal world, as it may consist of many different sounds grouped according to certain rules. Singing acts as a distant signal, indicating, e.g., the species and gender identity of the singer. However, territorial songbirds also use singing as an interactive social signal during territorial disputes, as well while interacting with female. In these contexts, males vary the type and timing of their songs to convey graded information about their motivational state, and those variations can play a role in communication. In this review, we considered how male songbirds vary their singing in territorial context. To study such variations, researchers usually simulated territorial intrusion by broadcasting conspecific singing in territories, including singing modified in a manner necessary for the researcher. For comparison, we considered briefly how singing vary in intersexual context. The author of the paper focuses on the role of singing complexity in communication. Therefore, not all known context-dependent changes in singing are considered, but only those related to "complexity": the diversity of song/sound types and the transitional patterns of different song/sound types in the course of singing. Our review has shown that males change their singing when they detect environmental changes such as the appearance of a female or a competitor as follows: 1) song rate increases, 2) syllable rate increases, 3) song-type switching rate increases, 4) song-type diversity increases (i.e., the observed repertoire size), and 5) longer and more complex songs are predominantly used. In some species, the song bout organization may also change, but the data is still scarce. Typically, one or more, but not all the aforementioned acoustic behaviors have been found in a given songbird species. All these behaviors (tactics) come down to a single strategy, namely: maximizing the acoustic diversity over a short period of time (e.g., several minutes), that is, increasing the number of different song and/or note types. The proximate causes of how the increased acoustic diversity work in the territorial competition context might lie in a sensory, or perceptual bias of the receiver. Namely, habituation should occur to repeated presentation of the same song type faster than to presentation of different song types. Therefore, by vocalizing more diversely, males more effectively influence the signal recipient's behavior.
Keywords: birdsong, songbirds, communication, playback experiments, complex signals

Funding. The reported study was funded by RFBR, project number 20-14-50017.

For citation: Opaev A. S. The communicative value of complex singing in passerine birds. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 2, pp. 191–229. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-191-229

✉ *Corresponding author*. Laboratory of Comparative Ethology and Biocommunication, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Alexey S. Opaev: https://orcid.org/0000-0002-4594-1459, *aleksei.opaev@gmail.com*.

REFERENCES

Boeme I. R., Goretskaia M. Ya. *Pesni ptits* (*uchebnoe posobie*) [Songs of Birds (textbook)]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2013. 78 p. (in Russian).

Boeme I. R., Goretskaia M. Ya. Female song in Passeriformes: An exception or the rule? *Zhurnal Obshchei Biologii*, 2016, vol. 77, no. 3, pp. 239–246 (in Russian).

Volkov S. V., Koblik E. A. *Birds of the World*: *Recommended Russian Names*. Moscow, Zoological Museum of Lomonosov Moscow State University Publ., 2017. 170 p. Available at: https://zmmu.msu.ru/spec/publikacii/ neserijnye-izdaniya/ (accessed 2 February 2021) (in Russian).

Goretskaia M. I. The song structure variability in passerine birds: Random variation or direct informative changes. *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 6, pp. 718–730 (in Russian).

Ivanitskii V. V. Bird songs as a microcosm of modern science: Between bioacoustics and linguistics. *XIV International Ornithological Conference of Northern Eurasia*. *II*. *Oral presentations*. Almaty, Menzbier Ornithological Society Publ., 2015, pp. 418–435 (in Russian).

Ivanitskii V. V., Bochkareva E. N., Marova I. M. At the boundary between continuous and discontinuous songs: Advertising vocalization of the black-browed reed warbler (*Acrocephalus bistrigiceps*, Sylviidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 11, pp. 1348–1360 (in Russian).

Ivanitskii V. V., Marova I. M. Syntactic organization of bird song. *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, vol. 100, no. 10, pp. 1098–1112 (in Russian).

Ivanitskii V. V., Marova I. M., Malykh I. M. Contrasts in syntax of the advertising songs of closely related warbler species (*Phylloscopus*, Sylviidae). *Doklady Biological Sciences*, 2011, vol. 438, no. 1, pp. 171–174.

Ivanitskii V. V., Marova I. M., Antipov V. A. Construction principles and differentiation features in song of the trush nightingale (*Luscinia luscinia*, Turdidae) in Moscow population. *Zoologicheskii zhurnal*, 2013, vol. 92, no. 2, pp. 206–220 (in Russian).

Kolesnikova Yu. A. *The Meaning of Complex Song Cycles in the Communication of Some Types of Warblers*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2020. 24 p. (in Russian).

Opaev A. S. Bird song: If changes in signal structures always results in transformation in their function? *Etologiia i zoopsikhologiia*, 2012, no. 2 (6), pp. 1–14 (in Russian).

Opaev A. S. Song of Passerine Birds (Passeri): Structure, Evolution, and Role in Communication. Thesis Diss. Dr. Sci. (Biol.). Moscow, 2021. 44 p. (in Russian).

Opaev A. S., Kolesnikova Yu. A. The role of song rate and song bout's complexityin the territorial behavior of radde's warbler (*Phylloscopus schwarzi*). *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 3, pp. 319–331 (in Russian).

Opaev A. S., Kolesnikova Yu. A., Antonov A. I. Expression of territorial aggression in the singing of leaf warblers (*Phylloscopus*). *Gerald of Tver State University*, *Ser. Biology and Ecology*, 2019, iss. 1, pp. 133–147 (in Russian).

Panov E. N. *Mekhanizmy kommunikatsii u ptits* [Mechanisms of Communication in Birds]. Moscow, Nauka Publ., 1978. 306 p. (in Russian).

Panov E. N. The True Shrikes (Laniidae) of the World: Ecology, Behavior and Evolution. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 650 p. (in Russian).

Panov E. N., Nepomnyashchikh V. A., Rubtsov A. S. Organization of song in the tree pipit (*Anthus trivialis*, Motacillidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 2006, vol. 85, no. 1, pp. 84–100 (in Russian).

Shishkina E. M., Opaev A. S. Changes in radde's warber (*Phylloscopus schwarzi*) male vocalizations during several days. *Zoologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 99, no. 4, pp. 450–458 (in Russian).

Akçay K., Porsuk Y. K., Avşar A., Çabuk D., Bilgin C. C. Song overlapping, noise, and territorial aggression in great tits. *Behavioral Ecology*, 2020, vol. 31, iss. 3, pp. 807–814.

Ammer F. K., Capp M. S. Song versatility and social context in the Bobolink. *Condor*, 1999, vol. 101, no. 3, pp. 686–688.

Baker T., Wilson D., Mennill D. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees. *Animal Behaviour*, 2012, vol. 84, pp. 965–974.

Balaban E. Bird song syntax: Learned inrtraspecific variation in meaningful. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1988, vol. 85, pp. 3657–3560.

Ballentine B. The ability to perform physically challenging songs predicts age and size in male swamp sparrow, *Melospiza georgiana*. *Animal Behaviour*, 2009, vol. 77, pp. 973–978.

Ballentine B., Hyman J., Nowicki S. Vocal performance influences female response to male bird song: an experimental test. *Behavioural Ecology*, 2004, vol. 15, iss. 1, pp. 163–169.

Balsby T. J. S., Dabelsteen T. The meaning of song repertoire size and song length to male whitethroats *Sylvia communis*. *Behavioral Processes*, 2001, vol. 52, iss. 2–3, pp. 75–84.

Beecher M. D., Brenowitz E. A. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, vol. 20, iss. 3, pp. 143–149.

Bremond J. C. Recherches sur la semantique et les elements vecteurs d'information dans les signaux acoustiques du rouge-gorge *Erithacus rubecula*. *La Terre et la Vie*, 1968, vol. 2, pp. 109–220.

Briefer E., Rybak F., Aubin T. Does true syntax or simple auditory object support the role of skylark song dialect? *Animal Behaviour*, 2013, vol. 86, p. 1131–1137.

Byers B. E. Chestnut-sided warblers use rare song types in extreme aggressive context. *Animal Behaviour*, 2017, vol. 125, pp. 33–39.

Byers B. E., Kroodsma D. E. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour*, 2009, vol. 77, pp. 13–22.

Cardoso G. C., Atwell J. W., Ketterson E. D., Price T. D. Inferring performance in the songs of dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*). *Behavioral Ecology*, 2007, vol. 18, iss. 6, pp. 1051–1057.

Cardoso G. C., Hu Y. Birdsong performance and the evolution of simple (rather than elaborate) sexual signals. *American Naturalist*, 2011, vol. 178, no. 5, pp. 679–686.

Cardoso G. C., Atwell J. W., Hu Y., Ketterson E. D., Price T. D. No correlation between three selected trade-offs in birdsong performance and male quality for a species with song repertoires. *Ethology*, 2012, vol. 118, iss. 6, pp. 584–593.

Catchpole C. K. Sexual selection and the evolution of complex song among European warbler of the genus *Acrocephalus*. *Behaviour*, 1980, vol. 74, no. 1–2, pp. 149–166.

Catchpole C. K. Responses of Male Sedge Warblers to playback of different repertoire sizes. *Animal Behaviour*, 1989, vol. 37, pp. 1046–1047.

Catchpole C. K., Dittami J., Leisler B. Differential responses to male song repertoires in female songbirds implanted with estradiol. *Nature*, 1984, vol. 312, pp. 563–564.

Catchpole C. K., McGregor P. K. Sexual selection, song complexity and plumage dimorphism in European buntings of the genus *Emberiza*. *Animal Behaviour*, 1985, vol. 33, pp. 1378–1380.

Catchpole C. K., Slater P. J. B. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge, Cambridge University Press, 2008. 335 p.

Chapman F. M. *Life in an Air Castle: Nature Studies in the Tropics*. New York, London, D. Appleton-Century Company, 1938. 250 p.

Cholewiak D. M., Cerchio S., Jacobsen J. K., Urbán-R. J., Clark C. W. Songbird dynamic under the sea: Acoustic interaction between humpback whales suggest song mediates male interaction. *Royal Society Open Science*, 2018, vol. 5, iss. 2, article number 171298.

Ciaburri I., Williams H. Context-dependent variation of house finch song syntax. *Animal Behaviour*, 2019, vol. 147, pp. 33–42.

Collins S. A. Is female preference for male repertoires due to sensory bias? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1999, vol. 266, pp. 2309–2314.

Collins S. A. Vocal fighting and flirting: The functions of birdsong. In: P. Marler, H. Slabbekoorn, eds. *Nature's Music*: *The Science of Birdsong*. Amsterdam, Elsevier Academic Press, 2004, pp. 39 – 79.

Cramer E. R. A., Price J. J. Red-winged blackbirds *Agelaius phoeniceus* respond differently to song types with different performance levels. *Journal of Avian Biology*, 2007, vol. 38, iss. 1, pp. 122–127.

Darolová A., Krištofík J., Knauer F., Hoi H. Behavioural response of Eurasian Blackcaps to acoustically simulated conspecific and heterospecific male intruders. *Journal of Ornithology*, 2020, vol. 161, iss. 2, pp. 447–458.

Demartsev V., Kershenbaum A., Ilany A., Barocas A., Ziv E. B., Koren L., Geffen E. Male hyraxes increase song complexity and duration in the presence of alert individuals. *Behavioral Ecology*, 2014, vol. 25, iss. 6, pp. 1451–1458.

Deoniziak K., Osiejuk T. S. Song-type switching rate in the chaffinch carries a message during simulated intrusion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2020, vol. 74, iss. 4, article number 47.

Derrickson K. C. Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in northern mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *Auk*, 1987, vol. 104, no. 2, pp. 198–207.

DuBois A. L., Nowicki S., Searcy W. A. Swamp sparrows modulate vocal performance in an aggressive context. *Biology Letters*, 2009, vol. 5, iss. 2, pp. 163–165.

Fishbein A. R., Idsardi W. J., Ball G. F., Dooling R. J. Sound sequences in birdsong: How much do birds really care? *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 2019, vol. 375, iss. 1789, article number 20190044.

Flower T. P., Gribble M., Ridley A. R. Deception by flexible alarm mimicry in an African bird. *Science*, 2014, vol. 344, pp. 513–516.

Garamszegi L. Z., Møller A. P. Extrapair paternity and the evolution of bird song. *Behavioral Ecology*, 2004, vol. 15, iss. 3, pp. 508–519.

Geberzahn N., Hultsch H. Long-time storage of song types in birds: evidence from interactive playbacks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003, vol. 270, pp. 1085–1090.

Geberzahn N., Aubin T. How a songbird with a continuous singing style modulates its song when territorially challenged. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2014, vol. 68, iss. 1, pp. 1–12.

Goodwin S. E., Podos J. Team of rivals: Alliance formation in territorial songbirds is predicted by vocal signal structure. *Biology Letters*, 2014, vol. 10, iss. 2, article number 20131083.

Grieβmann B., Naguib M. Song sharing in neighboring and non-neighboring thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) and its implication for communication. *Ethology*, 2002, vol. 108, iss. 5, pp. 377–388.

Hartshorne C. The monotony-threshold in singing birds. *Auk*, 1956, vol. 73, no. 2, pp. 176–192.

Hartshorne C. *Born to Sing*: *An Interpretation and World Survey of Bird Song*. Bloomington, Indiana University Press, 1973. 304 p.

Hedley R. W., Denton K. K., Weiss R. E. Accounting for syntax in analyses of countersinging reveals hidden vocal dynamics in a songbird with a large repertoire. *Animal Behaviour*, 2017, vol. 131, pp. 23–32.

Hedley R. W., Logue D. M., Benedict L., Mennill D. J. Assessing the similarity of song-type transitions among birds: Evidence for interspecies variation. *Animal Behaviour*, 2018, vol. 140, pp. 161–170.

Hesler N., Mundry R., Dabelsteen T. Does song repertoire size in Common Blackbirds play a role in an intra-sexual context? *Journal of Ornithology*, 2011, vol. 152, iss. 3, pp. 591–601.

Hill S. D., Brunton D. H., Anderson M., Ji W. Fighting talk: Complex song elicits more aggressive responses in a vocally complex songbird. *Ibis*, 2018, vol. 160, iss. 2, pp. 257–268.

Holland J., Dabelsteen T., Paris A. P. Coding in the song of the wren: Importance of rhythmicity, syntax and element structure. *Animal Behaviour*, 2000, vol. 60, iss. 4, pp. 463–470.

Hõrak P., Saks L., Karu U., Ots I., Surai P. F., McGraw K. J. How coccidian parasites affect health and appearance of greenfinches. *Journal of Animal Ecology*, 2004, vol. 73, no. 5, pp. 935–947.

del Hoyo J., Collar N. J. *HBW and BirdLife International Checklist of the Birds of the World*. Barcelona, Lynx Edicions, 2016. 1013 p.

Hultsch H., Todt D. Rules of parameter variation in homotype series of birdsong can indicate a ‘sollwert’ significance. *Behavioural Processes*, 1996, vol. 38, iss. 2, pp. 175–182.

Illes A. E., Hall M. L., Vehrencamp S. L. Vocal performance influences male receiver response in the banded wren. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, vol. 273, pp. 1907–1912.

Ivanitskii V. V., Marova I. M., Malykh I. M. Between order and chaos: Contrasting syntax in the advertising song of Dusky (*Phylloscopus fuscatus*) and Radde’s (*Ph. schwarzi*) Warblers. *Journal of Ornithology*, 2012, vol. 153, iss. 2, pp. 337–347.

Ivanitskii V. V., Marova I. M., Antipov V. A. Sequential organization in the song of thrush nightingale (*Luscinia luscinia*): Clustering and sequential order of the song types. *Bioacoustics*, 2017, vol. 26, iss. 2, pp. 199–215.

Kershenbaum A., Blumstein D. T., Roch M. A., Akcay C., Backus G., Bee M. A., Bohn K., Cao Y., Carter G., Casar C., Coen M., DeRuiter S. L., Doyle L., Edelman S., Ferrer I. C. R., Freeberg T. M., Garland E. C., Gustison M., Harley H. E., Huetz C., Hughes M., Hyland Bruno J., Ilany A., Jin D. Z., Johnson M., Ju C., Karnowski J., Lohr B., Manser M. B., McCowan B., Mercado E., Narins P. M., Piel A., Rice M., Salmi R., Sasahara K., Sayigh L., Shiu Y., Taylor C., Vallejo E. E., Waller S., Zamora-Gutierrez V. Acoustic sequences in non-human animals: A tutorial review and prospectus. *Biological Reviews of Cambridge Philosophical Society*, 2016, vol. 91, iss. 1, pp. 13–52.

Kipper S., Kiefer S. Age-related changes in birds’ singing styles: On fresh tunes and fading voices? *Advances in the Study of Behavior*, 2010, vol. 41, pp. 77–118.

Kipper S., Mundry R., Hultsch H., Todt D. Long-term persistence of song performances rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): A longitudinal field study on repertoire size. *Behaviour*, 2004, vol. 141, no. 3, pp. 371–390.

Kolesnikova Y., Opaev A. How spontaneous singing influences the singing during simulated intrusion: A comparative study on three closely-related warbler species. *Behavioral Processes*, 2021, vol. 193.

Kolesnikova Yu., Liu M., Kang Z., Opaev A. Song does not function as a signal of direct aggression in two Leaf-warbler species. *Ornithological Science*, 2019, vol. 18, iss. 2, pp. 17–26.

Kramer H. G., Lemon R. E., Morris M. J. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): Five tests. *Animal Behaviour*, 1985, vol. 33, iss. 1, pp. 135–149.

Krebs J., Ashcroft R., Webber M. Song repertoires and territory defence in the great tit. *Nature*, 1978, vol. 271, pp. 539–542.

Kroodsma D. E. Correlates of song organization among North American wrens. *American Naturalist*, 1977, vol. 111, no. 981, pp. 995–1008.

Kroodsma D. Birdsong performance studies: A contrary view. *Animal Behaviour*, 2017, vol. 125, pp. 1–16.

Kroodsma D. E., Verner J. Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens. *Auk*, 1978, vol. 95, no. 4, pp. 703–716.

Lambrechts M. M. Organization of birdsong and constraints on performance. In: D. Kroodsma, E. Miller, eds. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*. New York, Comstock Publ., 1996, pp. 305–320.

Langmore N. E. Song switching in monandrous and polyandrous dunnocks, *Prunella modularis*. *Animal Behaviour*, 1997, vol. 53, iss. 4, pp. 757–766.

Lawson S. L., Fishbein A. R., Prior N. H., Dooling R. J., Ball G. F. Relative salience of syllable structure and syllable order in zebra finch song. *Animal Cognition*, 2018, vol. 21, iss. 4, pp. 467–480.

Leitão A., ten Cate C., Riebel K. Within-song complexity in a songbird is meaningful to both male and female receivers. *Animal Behaviour*, 2006, vol. 71, iss. 6, pp. 1289–1296.

Linhart P., Slabbekoorn H., Fuchs R. The communicative significance of song frequency and song length in territorial chiffchaffs. *Behavioral Ecology*, 2012, vol. 23, iss. 6, pp. 1338–1347.

Linhart P., Jaška P., Petrusková T., Petrusek A., Fuchs R. Being angry, singing fast? Signalling of aggressive motivation by syllable rate in a songbird with slow song. *Behavioural Processes*, 2013, vol. 100, pp. 139–145.

Liu I. A., Soha J. A., Nowicki S. Song type matching and vocal performance in territorial signaling by male swamp sparrows. *Animal Behaviour*, 2018, vol. 139, pp. 117–125.

McGregor P. K., Horn A. D. Strophe length and response to playback in great tit. *Animal Behaviour*, 1992, vol. 43, iss. 4, pp. 667–676.

Moseley D. L., Lahti D. C., Podos J. Responses to playback vary with the vocal performance of both signal senders and receiver. *Proceedings of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 2013, vol. 280, iss. 1768, article number 20131401.

Nelson D. A. Feature weighting in species song recognition by the field sparrow (*Spizella pusilla*). *Behaviour*, 1988, vol. 106, no. 1–2, pp. 158–181.

Odum K. J., Hall M. L., Riebel K., Omland K. E., Langmore N. E. Female song is widespread and ancestral in songbirds. *Nature Communication*, 2014, vol. 5, article number 3379.

Opaev A. Relationships between repertoire size and organization of song bouts in the Grey-crowned Warbler (*Seicercus tephrocephalus*). *Journal of Ornithology*, 2016, vol. 157, iss. 4, pp. 949–960.

Opaev A. Vocal performance and the usage of song types in pale-legged leaf-warbler *Phylloscopus tenellipes* – a contradictory study. *Ethology Ecology & Evolution*, 2021, vol. 33. https://doi.org/10.1080/03949370.2021.1949752

Opaev A., Kolesnikova Y. Lack of habitat segregation and no interspecific territoriality in three syntopic cryptic species of the Golden-spectacled Warblers *Phylloscopus* (*Seicercus*) *burkii* complex. *Journal of Avian Biology*, 2019, vol. 50, iss. 11, pp. 1–9.

Opaev A., Kolesnikova Yu., Liu M., Kang Z. Singing of Claudia's Leaf-warbler (*Phylloscopus claudiae*) in aggressive contexts: Role of song rate, song type diversity and song type transition pattern. *Journal of Ornithology*, 2019, vol. 160, iss. 2, pp. 297–304.

Payne R. B. Song structure, behaviour, and sequence of song types in a population of village indigobirds, *Vidua chalybeata*. *Animal Behaviour*, 1979, vol. 27, iss. 4, pp. 997–1013.

Petrusková T., Osiejuk T. S., Linhart P., Petrusek A. Structure and complexity of perched and flight song of the tree pipit (*Anthus trivialis*). *Annales Zoologici Fennici*, 2008, vol. 45, no. 2, pp. 135–148.

Petrusková T., Kinštová A., Pišvejcová I., Laguna J. M., Cortezón A., Brinke T., Petrusek A. Variation in trill characteristics in tree pipit songs: Different trills for different use? *Ethology*, 2014, vol. 120, iss. 6, pp. 586–597.

Pitt S. M. G. *Why sing so many songs*? *Testing the function of song type repertoires in rock wrens using playback experiments and behavioral observations*. Master of Science Thesis. Greeley, 2018. 116 p.

Podos J. A performance constraint on the evolution of trilled vocalizations in a songbird family (Passeriformes: Emberizidae). *Evolution*, 1997, vol. 51, pp. 537–551.

Podos J. Correlated evolution of morphology and vocal signal structure in Darwin's finches. *Nature*, 2001, vol. 409, pp. 185–188.

Podos J., Sung H.-C. Vocal performance in songbirds: From mechanisms to evolution. In: J. T. Sakata, S. C. Woolley, R. R. Fay, A. N. Popper, eds. *The Neuroethology of Birdsong*. Cham, Springer International Publ., 2020, pp. 245–268.

Riebel K., Slater P. J. B. Song type switching in the chaffinch: Timing or counting? *Animal Behaviour*, 1999, vol. 57, iss. 3, pp. 655–661.

Ritchison G. Song repertoires and the singing behavior of male northern cardinals. *Wilson Bulletin*, 1988, vol. 100, no. 4, pp. 583–603.

Ryan M. J. Sexual selection, receiver biases, and the evolution of sex differences. *Science*, 1998, vol. 281, pp. 1999–2003.

Searcy W. A. Response to multiple song types in male song sparrows and field sparrows. *Animal Behaviour*, 1983, vol. 31, iss. 3, pp. 948–949.

Searcy W. A. Dual intersexual and intrasexual functions of song in the red-winged blackbirds. *Proceedings of the XIX International Congress of Ornithology*. Ottawa, 1988, pp. 1373–1381.

Searcy W. A., Beecher M. D. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour*, 2009, vol. 78, iss. 6, pp. 1281–1292.

Searcy W. A., Marler P. Interspecific differences in the response of female birds to song repertoires. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 1984, Bd. 66, H. 2, S. 128–142.

Searcy W. A., Yasukawa K. Use of the song repertoire in intersexual and intrasexual context by male red-winged blackbirds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1990, vol. 27, no. 2, pp. 123–128.

Searcy W. A., Nowicki S., Hogan C. Song type variants and aggressive context. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2000, vol. 48, no. 5, pp. 358–363.

Scott-Phillips T. C. Defining biological communication. *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, vol. 21, iss. 2, pp. 387–395.

Sierro J., Sierro J., Slabbekoorn H. Experimental test of the communicative value of syllable diversity and syllable switching in the common chiffchaff. *Animal Behaviour*, 2020, vol. 165, pp. 11–21.

Stoddard P. K., Beecher M. D., Willis M. S. Response of territorial male song sparrows to song types and variations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1988, vol. 22, no. 2, pp. 125–130.

Szymkowiak J., Kuczyński L. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial context in the wood warbler. *Journal of Avian Biology*, 2017, vol. 48, iss. 2, pp. 275–283.

Taylor C. E., Brumley J. T., Hedley R. W., Cody M. L. Sensitivity of California thrashers (*Toxostoma redivivum*) to song syntax. *Bioacoustics*, 2017, vol. 26, iss. 3, pp. 259–270.

Todt D., Naguib M. Vocal interactions in birds: The use of song as a model in communication. *Advances in the Study of Behavior*, 2000, vol. 29, pp. 247–296.

Vaytina T. M., Shitikov D. A. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra*. *Bioacoustics*, 2019, vol. 28, iss. 2, pp. 140–154.

Vehrencamp S. L. Handicap, index, and conventional signal elements of bird song. In: Y. Espmark, T. Amundsen, G. Rosenqvist, eds. *Animal Signals*: *Signalling and Signal Design in Animal Communication*. Trondheim, Tapir Publ., 2000, pp. 277–300.

Vehrencamp S. L., Hall M. L., Bohman E. R., Depeine C. D., Dalziell A. H. Song matching, overlapping, and switching in the banded wren: The sender's perspective. *Behavioral Ecology*, 2007, vol. 18, iss. 4, pp. 849–859.

Vehrencamp S. L., Yantachka J., Hall M. L., de Kort S. R. Trill performance components vary with age, season, and motivation in the banded wren. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2013, vol. 67, no. 3, pp. 409–419.

Weiss M., Hultsch H., Adam I., Scharff C., Kipper S. The use of network analysis to study complex animal communication systems: A study on nightingale song. *Proceedings of the Royal Society B*: *Biological Sciences*, 2014, vol. 281, article number 20140460.

Wilson D. R., Bitton P.-P., Podos J., Mennill D. J. Uneven sampling and the analysis of vocal performance constraints. *American Naturalist*, 2014, vol. 183, no. 2, pp. 214–228.

Yasukawa K. Song and territory defense in the Red-Winged Blackbird. *Auk*, 1981, vol. 98, no. 1, pp. 185–187.

Zsebők S., Herczeg G., Laczi M., Nagy G., Vaskuti E., Hargitai R., Hegyi G., Herényi M., Markó G., Rosivall B., Szász E., Szöllősi E., Török J., Garamszegi L. Z. Sequential organization of birdsong: Relationships with individual quality and fitness. *Behavioral Ecology*, 2021, vol. 32, iss. 1, pp. 82–93.