

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Краткое сообщение

УДК 591.582.2:598.842.3

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-361-369>

НАСКОЛЬКО ДЛИННЫЕ ВОКАЛЬНЫЕ КОМПОЗИЦИИ МОГУТ ЗАПОМИНАТЬ ПТИЦЫ? ОБЩИЕ ПЕСЕННЫЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ У САМЦОВ ГОЛОСИСТОЙ ПЕНОЧКИ (*PHYLLOSCOPUS SCHWARZI*) (PASSERIFORMES, AVES)

А. С. Опаев

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

Поступила в редакцию 20.08.2022 г., после доработки 19.09.2022 г., принята 20.09.2022 г.

Аннотация. Пение многих воробьиных птиц состоит из стереотипных типов песен, которые могут чередоваться при пении не случайно. Поэтому в пении ряда видов имеются стереотипные последовательности из нескольких типов песен или даже десятков типов. Для развития песни необходимо вокальное обучение: молодые особи копируют взрослых птиц. Это приводит к наличию общих песен у разных самцов – идентичных по структуре. Судя по всему, молодые птиц могут перенимать также последовательности песен. Но не ясно, насколько сложные и протяженные последовательности могут передаваться в череде поколений. Мы изучали этот вопрос на примере голосистой пеночки. Пение многих самцов упорядочено – данная песня определяет ту, что будет исполнена следующей. Каждая песня состоит из десятка звуков и длится около 1 с. Мы показали, что самцы способны выучивать короткие песенные последовательности. Однако эта способность ограничена не более, чем 5 типами песен. При этом индивидуальные репертуары включают до 40 и более типов.

Ключевые слова: песня птиц, общие песни, обучение песне, пеночки

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 20-14-00058).

Для цитирования. Опаев А. С. Насколько длинные вокальные композиции могут запоминать птицы? Общие песенные последовательности у самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) (Passeriformes, Aves) // Поволжский экологический журнал. 2022. № 3. С. 361 – 369. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-361-369>

✉ *Для корреспонденции.* Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации 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.

Пение воробьиных птиц (подотряд Passeri отряда Passeriformes) может быть организовано довольно сложно. У многих видов оно состоит из десятков или даже сотен стереотипных акустических конструкций (например, типов песен), которые птица помнит и периодически воспроизводит в неизменном виде (Иваницкий, Марова, 2021). Соседние конспецифичные самцы могут иметь в своих репертуарах идентичные или очень похожие песни. Это явление получило название «общие песни» (shared song types), оно связано с вокальным научением (Slater, 1989; Beecher, Brenowitz, 2005). Молодой птице для развития вокализации необходимо слышать пение других особей, которое она может довольно точно копировать и запоминать (Catchpole, Slater, 2008).

Имея в своем арсенале набор выученных типов песен, самцы певчих птиц могут чередовать их при пении не случайно. Например, за типом песни А может следовать тип песни Б достоверно чаще, чем песни В и Г. В максимальном выражении такая тенденция приводит к линейному синтаксису. В этом случае самец исполняет все типы песен из своего репертуара в определенной последовательности, а затем начинает сначала, т.е. организация его пения циклична. Удивляет способность некоторых видов помнить последовательности из нескольких десятков типов песен длительностью 1–2 с каждая (Иваницкий, Марова, 2021).

Приведенные данные позволяют предполагать, что молодые самцы могут перенимать у более взрослых птиц не только отдельные песни, но также их последовательности. Такие данные действительно есть, хотя их очень мало. В лаборатории молодых самцов южного соловья *Luscinia megarhynchos* (Brehm, 1831) обучали, проигрывая конспецифичное пение через магнитофон. Оказалось, что, прослушав пение, организованное по принципу линейного синтаксиса, птицы «делили» его на фрагменты из нескольких типов песен. Такие короткие последовательности они запоминали, воспроизводя затем в неизменном виде (Todt, Hultsch, 1998). Таким образом, в данном случае «учитель» (магнитофон) и «ученик» (самец соловья) имели общие песенные последовательности. Общие песенные последовательности известны и для самцов из природных популяций. Например, для обыкновенного соловья *Luscinia luscinia* (Linnaeus, 1758) (Grießmann, Naguib, 2002; Ivanitskii et al., 2017), сероголовой расписной пеночки *Phylloscopus tephrocephalus* (Anderson, 1871) (Опаев, Kolesnikova, 2022), виреона Кассина *Vireo cassinii* Xántus, 1858 (Hedley et al., 2018) и малой птицы-лиры *Menura alberti* Bonaparte, 1850 (Backhouse et al., 2022). Однако реальные возможности птиц к копированию песенных последовательностей понятны мало. Насколько длинные и сложные акустические секвенции молодые особи способны перенимать у своих учителей? Такие данные расширили бы наши представления о механизмах вокального научения у птиц, которое в этой связи, а также своей сложностью напоминает речь человека. Перспективными для такого исследования являются те виды птицы, которые при пении придерживаются линейного синтаксиса. В этом случае исследователь потенциально может выявить наиболее длительные общие последовательности.

Голосистая пеночка *Phylloscopus schwarzi* (Radde, 1863) – мелкая (13 – 15 г) певчая птица, гнездящаяся в умеренных широтах Азии. При пении многие самцы тяготеют к линейному синтаксису, а индивидуальные репертуары включают до 40 и более типов песен (Иваницкий и др., 2011; Опаев, Колесникова, 2019; Шишкина,

Опаев, 2020). Каждый тип песни уникален по составу звуков, длится около 1 с и представляет собой трель – последовательность из примерно десятка одинаковых коротких звуков. Возникает вопрос: насколько продолжительны и сложны те вокальные композиции, которые одинаковы у разных самцов, т.е., вероятно, выучены?

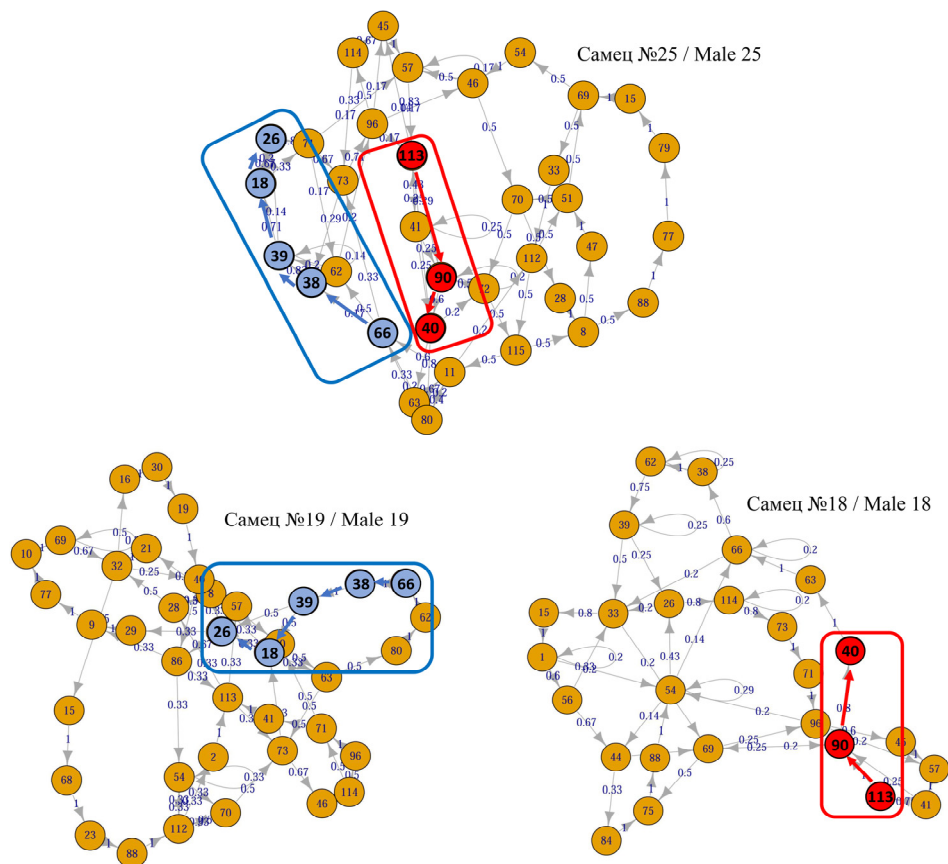
Материал по голосистой пеночке для настоящего сообщения собран в мае–июне 2017 г. в Хинганском заповеднике (Амурская область). В работе мы использовали записи экспериментов с трансляцией самцам конспецифичной песни, проанализированные с другими целями ранее (Опаев, Колесникова, 2019). Каждый эксперимент состоял из трех частей: запись спонтанного пения до трансляции (5 мин), во время трансляции (5 мин) и сразу после (5 мин). Трансляция видеового пения, помимо прочих параметров, незначительно влияет на организацию пения (Опаев, Колесникова, 2019). Однако, мы считаем, что в контексте данной работы этим влиянием можно пренебречь – тем более, что пилотный анализ записей только спонтанного пения показал принципиальное соответствие результатов с теми, что рассмотрены ниже. Всего проведены эксперименты с 19 самцами. Запись каждого самца (суммарно 3 этапа эксперимента) длилась около 15 мин и включала 114 ± 31 песен. Ранее были составлены каталоги типов песен каждого самца, каждый тип песни был обозначен цифрой, а последовательность пения представлена в виде последовательности цифр (Опаев, Колесникова, 2019). В данной работе мы анализировали общие песни. Для их выявления попарно сравнивали все песни из репертуаров всех самцов, выявляя идентичные. Далее был составлен популяционный каталог, типы песен в котором были заново пронумерованы. Последовательность песен каждого самца была представлена в виде последовательности цифр, соответствующих номеру данного типа песни в популяционном каталоге. Последующая обработка проведена в среде программирования R 3.6.1 с использованием пакетов «factorextra» (Kassambara, Mundt, 2017), «kmer» (Wilkinson, 2018) и «markovchain» (Spedicato, 2017).

Суммарно мы записали 2160 песен от 19 самцов. Они были классифицированы на 116 типов песен (популяционный каталог). Из них 20 типов были индивидуальными (встречены только у одного самца), а остальные – общими (встречены у 2–17 самцов, в среднем 6.6 ± 3.8 , $n = 96$). Индивидуальные репертуары самцов варьировали от 18 до 42 типов песен (в среднем 34 ± 7 , $n = 19$). При этом каждые два самца в нашей выборке имели от 3 до 28 общих песен (в среднем 14 ± 6 , $n = 171$), что в ряде случаев составляло значительную часть репертуара.

Перед дальнейшей статистической обработкой мы провели кластерный анализ (пакет «factorextra» в среде R) и разделили всех самцов на 4 группы в зависимости от наличия / отсутствия у них тех или иных типов песен. В трех группах было по 5 самцов, а в одной – 4. Далее самцов каждой группы мы анализировали отдельно.

Для каждой группы самцов составили единую песенную последовательность (т.е. последовательность цифр, соответствующих номеру типа песни в популяционном каталоге). Затем при помощи пакета «kmer» в среде R рассчитали частоту всех возможных типов димеров. Димер – это последовательность из двух типов песен, следующих друг за другом (например, 45→53, см. также рисунок). Из дальнейшего анализа были исключены повторы одного и того же типа песни (напри-

мер, 45→45). Кроме того, мы не учитывали типы димеров, которые были (1) встречены всего 1 раз, (2) встречены только у одного самца и (3) встречены у двух самцов только по одному разу (т.е. всего 2 раза во всей выборке самцов данной группы). Мы считали, что все эти димеры не участвовали в формировании общих песенных последовательностей у разных самцов (таблица).



Структура песенных последовательностей трех самцов голосистой пеночки. Каждый тип песни показан кружком, в котором приведен номер данного типа в популяционном каталоге. Стрелки показывают все наблюдаемые переходы между песнями разных типов, а цифры у стрелок – частоту этих переходов. Рамками выделены последовательности из 3 и 5 типов песен, общие у двух самцов. Для построения рисунка использован пакет «markovchain» в среде R

Figure. All transition types between song types in three Radde's warbler males. Numbers in circles show the different song types of each male; these numbers correspond to the numbers in the catalogue of the population repertoire. Each arrow represents observed transitions between song types, and number at the arrow shows transition probability. The frames highlight shared sequences of 3 and 5 song types. "Markovchain" package in R was used to construct the figure

НАСКОЛЬКО ДЛИННЫЕ ВОКАЛЬНЫЕ КОМПОЗИЦИИ

Характеристика общих песенных последовательностей в вокализации четырех групп самцов голосистой пеночки. Пояснения в тексте

Table. Characteristics of the shared song sequences in four groups of Radde's warbler males. See the text for details

Группа / Group	Общее число песен / Total number of songs recorded	Общее число типов песен / Total number of song types	Общее количество типов димеров / Total number of dimer types	Количество типов димеров, предположительно не участвующих в формировании общих песенных последовательностей / Number of dimer types that apparently did not form the shared song sequences	Количество типов димеров, встреченных три и более раз и отмеченных у двух и более самцов / Number of dimer types that have encountered at least three times, and in at least two males	Количество типов тримеров, отмеченных у двух и более самцов / Number of trimer types that have encountered in at least two males	Количество типов тетрамеров, отмеченных у двух и более самцов / Number of tetramer types that have encountered in at least two males	Количество типов пентамеров, отмеченных у двух и более самцов / Number of pentamer types that have encountered in at least two males
I (4 самца) / I (4 males)	484	63	264	256	8	0	0	0
II (5 самцов) / II (5 males)	521	73	294	270	24	7	3	1
III (5 самцов) / III (5 males)	507	69	285	257	28	5	2	1
IV (5 самцов) / IV (5 males)	648	69	446	420	26	2	0	0

На следующем этапе, на основе данных по димерам, мы, уже вручную, выявляли более длинные последовательности в вокализации разных самцов. В трех группах самцов нам удалось выявить тримеры (последовательности из трех песен), а в двух из них – также тетрамеры (4 песни) и пентамеры (5 песен) (см. таблицу). Более длинные последовательности не обнаружены. Примеры общих последовательностей из 3 и из 5 песен приведены на рисунке.

Голосистые пеночки, судя по всему, обладают способностью копировать друг у друга последовательности длиной до 5 типов песен. Эта не так уж мало для такой мелкой птицы. Ведь каждая песня состоит из десятка звуков, длится около 1 с, а в минуту самец исполняет в норме около 5–6 песен (Опаев, Колесникова, 2019). Ранее было показано, что молодые южные соловьи заучивают несколько (2 – 4) типов песен в ассоциативной связи друг с другом: такие ассоциированные песни формируют в репертуаре особи так называемые «упаковки» (packages) (Toldt, Hultsch, 1998). Нечто подобное может иметь место и у голосистой пеночки. Интересно, что размер таких «упаковок» схож у двух этих видов.

Таким образом, самцы как голосистой пеночки, так и южного соловья способны запоминать не только отдельные песни, но также короткие песенные после-

довательности. Однако способность к запоминанию последних ограничена. Это, вероятно, не более 5 типов песен, исполняемых в определенном порядке. При этом объемы репертуаров, которые самцы запоминают в ходе вокального обучения, существенно больше: до 40 и более типов у голосистой пеночки, и до 200 типов – у южного соловья (Kipper et al., 2004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иваницкий В. В., Марова И. М. Синтаксическая организация песни птиц // Зоологический журнал. 2021. Т. 100, № 10. С. 1145 – 1158. <https://doi.org/10.31857/S0044513421100068>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0012496611030094>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0044513419030115>
- Шишук Е. М., Опаев А. С. Изменчивость пения самцов голосистой пеночки (*Phylloscopus schwarzi*) в разные дни // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 4. С. 450 – 458. <https://doi.org/10.31857/S004451342004011X>
- Backhouse F., Dalziel A. H., Magrath R. D., Welbergen J. A. Higher-order sequences of vocal mimicry performed by male Albert's lyrebirds are socially transmitted and enhance acoustic contrast // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 2022. Vol. 289. Article number 20212498. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2498>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.004>
- Catchpole C. K., Slater P. J. B. Bird Song : Biological Themes and Variations. 2nd ed. Cambridge : Cambridge University Press, 2008. 335 p.
- Griefmann 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. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00781.x>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.008>
- 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.
- Kassambara A., Mundt F. Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.5. 2017. Available at: <https://cran.r-project.org/package=factoextra> (accessed 30 May 2022).
- 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. <https://doi.org/10.1163/156853904322981914>
- Опаев А. С., Колесникова Ю. А. Song theme sharing in the Grey-crowned Warbler *Phylloscopus tephrocephalus* // Bioacoustics. 2022. Vol. 31, iss. 2. P. 191 – 207.
- Slater P. J. B. Bird song learning: Causes and consequences // Ethology, Ecology and Evolution. 1989. Vol. 1, iss. 1. P. 19 – 46. <https://doi.org/10.1080/08927014.1989.9525529>
- Spedicato G. A. Discrete time Markov chains with R // The R Journal. 2017. Vol. 9, iss. 2. P. 84 – 104.

НАСКОЛЬКО ДЛИННЫЕ ВОКАЛЬНЫЕ КОМПОЗИЦИИ

Todt D., Hultsch H. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical memory // *Biological Cybernetics*. 1998. Vol. 79, iss. 6. P. 487 – 500. <https://doi.org/10.1007/s004220050498>

Wilkinson S. P. Kmer: an R package for fast alignment-free clustering of biological sequences. R package version 1.0.0. 2018. Available at: <https://cran.r-project.org/package=kmer> (accessed 30 May 2022).

**How long are the vocal sequences a passerine bird can memorize?
Common song sequences of Radde's warbler males
(*Phylloscopus schwarzi*) (Passeriformes, Aves)**

A. S. Opaev

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

Received: 20 August 2022 / revised: 19 September 2022 / accepted: 20 September 2022

Abstract. In most passerine species, an individual bird sings multiple song types to be combined into non-random song sequences. Because of this non-randomness, stereotype sequences of several or even dozens of song types appear in the vocalization of some species. Passerine birds acquire songs through some learning process while imitating other individuals. Song sharing is well known in songbirds and is a consequence of the song learning. Apparently, above the song type level, transitions between song types may be also shared. However, we still do not know exactly, how long are those song sequences a bird can memorize? We analyze song sequence sharing in Radde's warbler. Each song of this species consists of a dozen of short notes and lasts 1 s. In many males, the identity of the next song type in a sequence can be predicted on the basis of the previous song type (linear syntax). We found that males can share (i.e. memorize) song sequences from no more than 5 song types. Individual repertoires included up to 40 song types. Therefore, the ability of memorizing song sequences are rather limited in Radde's warbler, as shared song sequences were rather short in comparison with the total size of the repertoire.

Keywords: bird singing, common songs, learning songs, Radde's warbler

Funding. This work was supported financially by the Russian Science Foundation (project No. 20-14-00058).

For citation: Opaev A. S. How long are the vocal sequences a passerine bird can memorize? Common song sequences of Radde's warbler males (*Phylloscopus schwarzi*) (Passeriformes, Aves). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2022, no. 3, pp. 361–369 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2022-3-361-369>

REFERENCES

- Ivanitskii V. V., Marova I. M. The syntactic organization of a bird song. *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, vol. 100, no. 10, pp. 1145–1158 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044513421100068>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0012496611030094>
- Opaev A. S., Kolesnikova Yu. A. The role of song rate and song bout's complexity in the territorial behavior of radde's warbler (*Phylloscopus schwarzi*). *Zoologicheskii zhurnal*, 2019, vol. 98, no. 3, pp. 319–331 (in Russian). <https://doi.org/10.1134/S0044513419030115>

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

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

Shishkina E. M., Opaev A. S. Changes in radde's warbler (*Phylloscopus schwarzi*) male vocalizations during several days. *Zoologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 99, no. 4, pp. 450–458 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S004451342004011X>

Backhouse F., Dalziell A. H., Magrath R. D., Welbergen J. A. Higher-order sequences of vocal mimicry performed by male Albert's lyrebirds are socially transmitted and enhance acoustic contrast. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2022, vol. 289, article number 20212498. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.2498>

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. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.004>

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

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, pp. 377–388. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00781.x>

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. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.008>

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.

Kassambara A., Mundt F. *Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.5*. 2017. Available at: <https://cran.r-project.org/package=factoextra> (accessed 30 May 2022).

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. <https://doi.org/10.1163/156853904322981914>

Opaev A. S., Kolesnikova Y. A. Song theme sharing in the Grey-crowned Warbler *Phylloscopus tephrocephalus*. *Bioacoustics*, 2022, vol. 31, iss. 2, pp. 191–207.

Slater P. J. B. Bird song learning: Causes and consequences. *Ethology, Ecology and Evolution*, 1989, vol. 1, iss. 1, pp. 19–46. <https://doi.org/10.1080/08927014.1989.9525529>

Spedicato G. A. Discrete time Markov chains with R. *The R Journal*, 2017, vol. 9, iss. 2, pp. 84–104.

Todt D., Hultsch H. How songbirds deal with large amounts of serial information: retrieval rules suggest a hierarchical memory. *Biological Cybernetics*, 1998, vol. 79, iss. 6, pp. 487–500. <https://doi.org/10.1007/s004220050498>

Wilkinson S. P. *Kmer: an R package for fast alignment-free clustering of biological sequences. R package version 1.0.0*. 2018. Available at: <https://cran.r-project.org/package=kmer> (accessed 30 May 2022).