

Оригинальная статья

УДК 591.582.2:598.842.3

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-2-131-147>

## ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕНИЯ ЖЕЛТОСПИННОЙ МУХОЛОВКИ (*FICEDULA ZANTHOPYGIA*, MUSCICAPIDAE, AVES)

Я. В. Домбровская ✉, А. С. Опаев

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

Поступила в редакцию 30.03.2023 г., после доработки 26.04.2023 г., принята 26.04.2023 г., опубликована 21.06.2023 г.

**Аннотация.** Пение птиц состоит из стереотипных акустических единиц (например, типов песен), которые чередуются по определенным правилам. Выделяют линейный и комбинаторный синтаксисы. В первом случае птица циклически повторяет все песни из своего репертуара в линейной последовательности. Комбинаторный синтаксис подразумевает наличие нескольких кластеров взаимно-ассоциированных типов песен, внутри которых возможны изменения порядка их исполнения. Структура и организация пения описаны для многих видов птиц, но всё ещё остаются неизученными для большинства из них. В настоящей работе впервые описали структуру и организацию пения, а также паттерны использования общих песен в популяции желтоспинной мухоловки *Ficedula zanthopygia* (Hay, 1845). Для изучения структуры пения каждого самца составляли каталоги типов песен. Организацию пения анализировали с применением методов теории информации и теории графов. Для анализа общих песен (идентичных или очень сходных у разных самцов) сравнивали попарно все типы песен всех самцов. Индивидуальные репертуары включали 8 – 31 типов песен. При пении самцы мухоловки избегают повторять один и тот же тип песни два и более раз подряд (непрерывная вариативность). При этом разные типы песен чередуются со значительной степенью свободы: в организации пения желтоспинной мухоловки не выявлено закономерностей, которые могли бы говорить о приверженности ее линейному либо комбинаторному синтаксису. Выяснилось, что сходство репертуаров двух наугад взятых самцов обычно невелико (мало общих песен). Самцы при пении не использовали предпочтительно общие либо индивидуальные типы песен, а близость территорий не предполагала наличия большего количества общих песен. Полученные результаты сопоставлены с материалом по трем другим видам того же рода *Ficedula*.

**Ключевые слова:** песня птиц, общие песни, организация пения, мухоловки

**Финансирование.** Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00001).

**Для цитирования.** Домбровская Я. В., Опаев А. С. Организация пения желтоспинной мухоловки (*Ficedula zanthopygia*, Muscicapidae, Aves) // Поволжский экологический журнал. 2023. № 2. С. 131 – 147. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-2-131-147>

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

ORCID и e-mail адреса: Домбровская Яна Вячеславовна: <https://orcid.org/0009-0003-8587-294X>, [dombrovskayaya@mail.ru](mailto:dombrovskayaya@mail.ru); Опаев Алексей Сергеевич: <https://orcid.org/0000-0002-4594-1459>, [aleksei.opaev@gmail.com](mailto:aleksei.opaev@gmail.com).

## ВВЕДЕНИЕ

Пение птиц – это полифункциональный сигнал, служащий в основном для привлечения брачного партнёра, а также обозначения и охраны территории (Catchpole, Slater, 2008). Пение состоит из стереотипных акустических единиц (например, типов песен или типов звуков), которые обычно чередуются по определенным правилам (Опаев, 2021; Kershenbaum et al., 2016). Поэтому пение птиц имеет синтаксис, т.е. набор правил, описывающий чередование акустических единиц при пении. Синтаксис, или, по-другому, организация пения, подробно описан для ряда видов птиц (обзоры см.: Иваницкий, 2015; Иваницкий, Марова, 2021). При описании исследователи часто используют марковские цепи первого (влияние данного типа песни/звука только на следующий за ним) или более высоких порядков (влияние данного типа песни/звука на несколько последующих). Выделяют линейный и комбинаторный синтаксисы. Линейный выражен, например, у сероголовой очковой пеночки *Phylloscopus tephrocephalus* (Anderson, 1871). Многие самцы этого вида циклически повторяют все песни из своего репертуара в жесткой линейной последовательности (Опаев, 2016). Комбинаторный синтаксис подразумевает наличие нескольких кластеров взаимно-ассоциированных типов песен, внутри которых возможны изменения порядка их исполнения. Такой тип синтаксиса выявлен, например, у калифорнийского кривоклювого пересмешника *Toxostoma redivivum* (Gambel, 1845) (Cody et al., 2016).

Для развития песни в онтогенезе важно вокальное обучение: молодые самцы копируют пение взрослых птиц (Catchpole, Slater, 2008). Это приводит к тому, что разные самцы одной популяции могут иметь в своих репертуарах идентичные или очень похожие песни. Это явление получило название «общие песни» (shared song types) (Slater, 1989; Beecher, Brenowitz, 2005). Считается, что наличие общих песен играет роль в территориальных взаимодействиях между самцами (Beecher, Brenowitz, 2005). Однако функциональные преимущества использования таких песен у многих видов остаются неясными (Beecher et al., 1997; Catchpole, Slater, 2008). Кроме того, доля общих песен в репертуарах существенно варьирует от вида к виду, а иногда – даже между разными популяциями одного вида (Hill et al., 1999; Kroodsma et al., 1999). Один из возможных детерминантов этих различий – степень оседлости. Имеются данные, что общие песни более свойственны оседлым видам, нежели мигрирующим (Ewert, Kroodsma, 1994; Kroodsma et al., 1999). Однако из этой возможной закономерности есть много исключений (например: Hill et al., 1999).

Не исключено, что особенности синтаксиса пения также могут влиять на паттерны распространения и использования общих песен. Ранее было показано, что самцы пеночек сероголовой очковой и голосистой *Phylloscopus schwarzi* (Radde, 1863), пение которых характеризуется линейным синтаксисом, имеют общие песенные последовательности из нескольких песен, т.е., предположительно, молодые самцы этих видов могут перенимать у более взрослых птиц не только отдельные песни, но также их последовательности (Опаев, 2022; Опаев, Kolesnikova, 2022).

Несмотря на то что как синтаксис пения, так и явление общих песен описаны для многих воробьиных птиц, большее количество видов всё ещё остаётся неизу-

ченным в этом плане. Это, очевидно, затрудняет проведение каких-либо обобщений. В данной работе изучали желтоспинную мухоловку *Ficedula zanthopygia* (Нау, 1845). Эта небольшая певчая птица обитает в лиственных, преимущественно пойменных лесах Восточной Азии. Самцы ярко окрашены в чёрный и жёлтый цвета с вкраплением белого. Самки оливково-серые, но, как и самцы, имеют жёлтое надхвостье (Пекло, 1987). Полученные материалы сравнили с данными по трём другим видам того же рода – это мухоловка-пеструшка *F. hypoleuca* (Pallas, 1764) (Вабищевич, Формозов, 2008; Горещкая и др., 2014; Гашков и др., 2022; Espmark, Lampe, 1993), мухоловка-белошейка *F. albicollis* (Temminck, 1815) (Garamszegi et al., 2012; Zsebők et al., 2021) и таяжная мухоловка *F. mugimaki* (Temminck, 1815) (Терешкина, 2018; Терешкина, Саловаров, 2018).

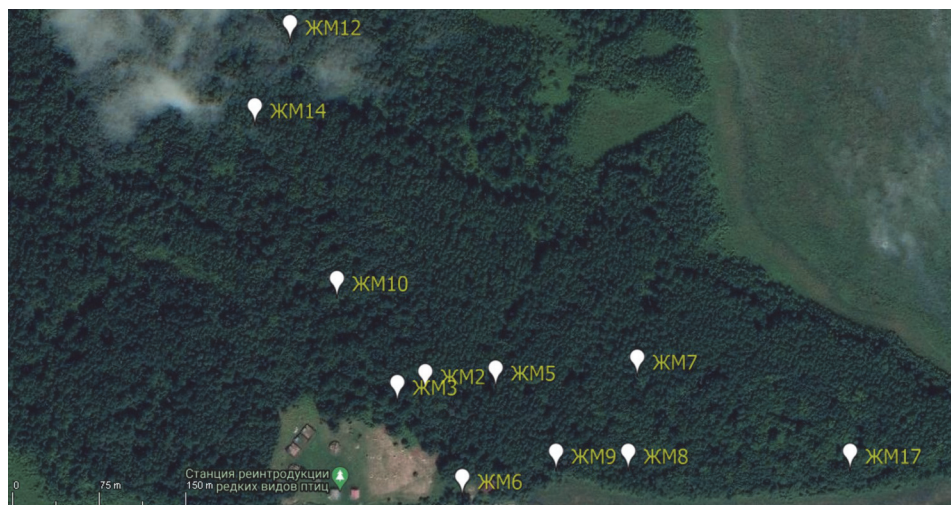
Цель настоящего исследования – описать структуру и организацию пения, а также паттерны использования общих песен в популяции желтоспинной мухоловки Хинганского заповедника.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Полевые исследования.** Материал собран в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника (Амурская область; 49°24' с.ш., 129°43' в.д.) в период с 27 мая по 6 июня 2021 г. Мухоловки прилетают в район исследования в середине мая или немного позже (А. И. Антонов, личн. сообщ.; см. также: Пекло, 1987; Глушенко и др., 2016). Во время проведения наших работ многие самцы активно пели. Наша контрольная площадка (6 га) располагалась на берегу озера Клёшенского – в рёлке, образованной в основном различными видами берез (*Betula* spp.) и монгольским дубом (*Quercus mongolica*, Fisch. ex Ledeb). Визуализацию распределения самцов желтоспинной мухоловки по площадке (рис. 1) и подсчёт расстояний между ними осуществляли в программе SAS.Планета ([www.sasgis.ru](http://www.sasgis.ru)).

Пение самцов записывали на профессиональный магнитофон Marantz PMD-660 (Marantz, Япония), оснащенный микрофоном Sennheiser ME66 с предусилителем K6 (Sennheiser, Германия). Для анализа были выбраны записи пения 11 самцов, предположительно – разных. В пользу того, что анализировали вокализацию разных особей, говорят существенные различия между ними в структуре репертуаров (наборов типов песен; см. ниже в разделе «Общие песни»). Для 8 самцов из 11 проанализировали по одной непрерывной записи, а для 3 птиц – по 2–3 разные записи. Для двух самцов они были сделаны в один день, но с коротким интервалом в несколько минут, а для третьего – в два разных дня (29 мая и 2 июня) в одной и той же точке.

Изученные птицы населяли контрольную площадку довольно плотно: расстояние между точками записи ближайших самцов варьировало от 26 м до 191 м (среднее  $77 \pm 44$  м,  $n = 11$ ). При этом, скорее всего, записали не всех самцов, так что реальная плотность населения могла быть еще больше. Общая длительность изученных записей – 77 мин, для каждого самца 3 – 17 мин (в среднем  $7 \pm 4$  мин,  $n = 11$ ). Суммарно на всех записях было 1009 песен, по 57 – 180 для каждого самца (в среднем  $92 \pm 40$ ,  $n = 11$ ).



**Рис. 1.** Карта контрольной площадки, на которой показаны точки записи самцов («ЖМ»)  
**Fig. 1.** Map of the study plot to show recording points (“ЖМ”)

**Акустический анализ.** Визуализацию фонограмм пения проводили в программе Syrinx 2.5 (Burt, 2001). При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье, равную 1024 точкам. Пение желтоспинной мухоловки дискретное, т.е. состоит из отдельных песен, разделенных выраженными паузами. Непосредственно на спектрограммах измеряли длительности каждой песни (с) и паузы между последовательными песнями (с).

Все песни данного самца мухоловки делятся на отдельные типы песен. Тип песни – это стереотипная акустическая конструкция, в которой различные типы звуков исполняются в определённом порядке. На первом этапе анализа составили каталог типов песен каждого самца. Каждый тип был обозначен цифрой, а последовательность пения представлена в виде последовательности цифр.

**Анализ организации пения.** На следующем этапе анализировали последовательности цифр (т.е. типов песен), работая в программе Past 3 (Hammer et al., 2001) и среде программирования R 3.6.3 (R Core Team, 2020).

В работе последовательность пения рассматривали как марковскую цепь первого порядка, т.е. такую, где событие  $n+1$  зависит только от события  $n$ . Известно, что марковская цепь первого порядка адекватно описывает организацию последовательности песен у ряда видов певчих птиц (Иваницкий, 2015; Иваницкий, Марова, 2021; Gill, Slater, 2000; Briefer et al., 2010; Ivanitskii et al., 2012; Okanoya, 2013; Опаев, 2016), хотя и не у всех (Markowitz et al., 2013). Для анализа закономерностей в чередовании разных типов песен при пении в программе PAST 3 строили матрицы наблюдаемых переходов и переходных вероятностей. По матрицам рассчитывали индекс линейности ( $S_{LIN}$ ) и относительную энтропию первого порядка ( $RE_1$ ) для каждого самца. Эти показатели характеризуют степень предсказуемости в следовании друг за другом песен разных типов.

Индекс линейности рассчитывался по формуле (Scharff, Nottebohm, 1991):  $S_{LIN}$  = размер репертуара / количество типов переходов между песнями разных типов. Этот индекс описывает количество наблюдаемых переходов. В линейной последовательности после каждого типа песни будет всегда следовать другой строго определенный тип ( $A \rightarrow B \rightarrow C \rightarrow D \dots$ ). В этом случае  $S_{LIN} = 1$ . Если типов переходов больше, то  $S_{LIN}$  сокращается, стремясь к нулю.

Относительную энтропию первого порядка  $RE_1$  рассчитывали по формуле:  $RE_1 = E_1 / E_0$  (Briefer et al., 2010). Для расчета  $E_1$  (энтропия первого порядка) и  $E_0$  (энтропия нулевого порядка) использовали формулу Шеннона:

$$E_0 = -\sum 1 / K \log_2(1/K),$$

где  $K$  – размер репертуара (количество типов песен);  $E_1 = -\sum P_i \log_2 P_i$ , где  $P_i$  – наблюдаемая вероятность каждого типа перехода между песнями разных типов.

Таким образом,  $E_0$  описывает гипотетическую последовательность, где все переходы равновероятны, и зависит только от размера репертуара.  $E_1$  описывает наблюдаемые переходы. А отношение этих двух переменных ( $RE_1$ ) можно использовать как показатель «свободы выбора» самцом каждого следующего типа песни. Например, в случае, если  $RE_1 = 0.70$ , можно считать, что самец имеет 70% «свободы» выбора (Briefer et al., 2010), или последовательность песен на 70% случайна.

Переходы между разными типами песен при пении визуализировали с помощью пакета “markovchain” в среде R (Spedicato, 2017).

Можно сказать, что  $S_{LIN}$  и  $RE_1$  характеризуют соответствие песенной последовательности линейному синтаксису. Чтобы охарактеризовать комбинаторный синтаксис, использовали методы теории графов (Sasahara et al., 2012; Weiss et al., 2014). В пакете “igraph” в среде R (Csárdi, 2018), во-первых, визуализировали кластеры взаимно-ассоциированных типов песен и, во-вторых, рассчитали индексы модулярности  $Q$ . Индекс модулярности изменяется от 0 до 1 и показывает силу связи между песнями внутри кластера по сравнению со связями песен из разных кластеров. Таким образом, индекс модулярности в известной степени характеризует комбинаторный синтаксис. О последнем свидетельствуют значения  $Q > 0.3 - 0.4$ : считается, что в этом случае уже можно говорить о наличии кластерной структуры (Newman, 2004).

По матрице наблюдаемых переходов для каждого самца рассчитали также частоту смены напева – отношение суммы переходов к песне другого типа к сумме всех переходов.

**Общие песни.** Общими песнями (shared song types) называют такие, которые полностью или почти идентичны по структуре в репертуарах разных самцов (Бёме, Горещкая, 2013; Catchpole, Slater, 2008). Для выявления общих песен в изученной популяции сравнивали попарно все типы песен всех самцов. Далее составили популяционный каталог уникальных типов песен, каждый из которых был обозначен цифрой. Популяционный каталог включал как общие (встречены у двух и более самцов), так и индивидуальные (обнаружены только у одного самца) типы песен.

**Статистический анализ.** Анализ проведен в среде программирования R 3.5.2. Так как во многих случаях распределение изученных переменных не отли-

чалось от нормального (критерий Шапиро – Уилка,  $p > 0.05$ ), для характеристики вариационных рядов использовали среднее и стандартное отклонения.

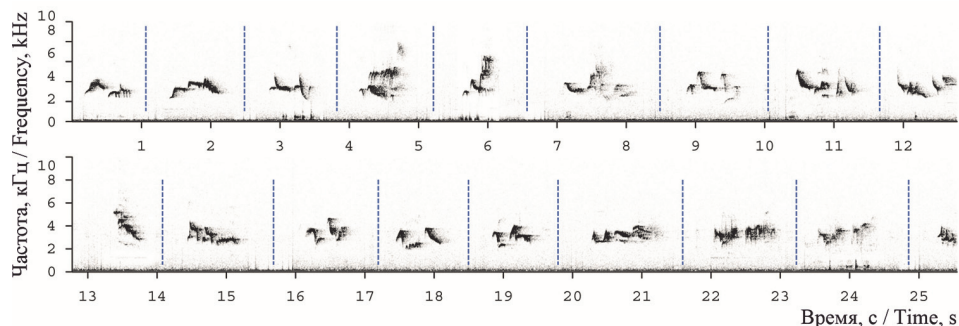
Чтобы оценить сходство репертуаров двух данных самцов, использовали коэффициент Жаккарда. Его рассчитывали при помощи пакета “betapart” в среде R (Baselga et al., 2018). Значения коэффициента варьируют от 0 (у двух самцов нет общих песен) до 1 (репертуары полностью совпадают). Для выявления потенциальной связи между коэффициентом Жаккарда и расстоянием между точками записи самцов использовали тест Мантел. Расчёт проводили в среде R с помощью пакета “ecodist” (Goslee, Urban, 2007). Уровень значимости теста оценивали на основе 1000 пермутаций (случайных перестановок).

Далее проанализировали, распределены ли общие песни между разными самцами случайно, или нет. Для этого анализа отмечали, сколько самцов имеет в своих репертуарах каждый тип песни. Если распределение этой выборки соответствует степенному распределению, то, как считается, распространение песен разных типов в популяции обусловлено случайными процессами, например культурным дрейфом (Byers et al., 2010). Иными словами, самцы не копируют друг у друга какие-то определенные типы песен или группы песен чаще, чем другие. Для оценки соответствия распределения по самцам разных типов песен степенному использовали пакет “powerlaw” в среде R (Gillespie, 2015).

Также в работе использовали корреляцию Пирсона и критерий Манна – Уитни.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Структура и организация песни.** Желтоспинная мухоловка обладает дискретной манерой пения. Имеются чётко выраженные песни, средняя длительность которых у разных самцов составила 0.61 – 0.89 с (среднее  $0.72 \pm 0.08$  с,  $n = 11$ ). Последовательные песни разделены паузой, средняя длительность которой у разных самцов 2.06 – 4.57 с (среднее  $3.37 \pm 0.76$  с,  $n = 11$ ). Сама песня довольно громкая, она состоит из 3 – 5 звуков, преимущественно тоновых, многие из которых модулированы по частоте (рис. 2).



**Рис. 2.** Фрагмент каталога типов песен самца № 3 желтоспинной мухоловки

**Fig. 2.** A fragment of the song type catalog of male no. 3 of the Yellow-rumped flycatcher

Индивидуальные репертуары включали 8 – 31 типов песен, в среднем  $17 \pm 6$  ( $n = 11$ ). Не выявлено связи между размером репертуара данного самца и количеством записанных песен (корреляция Пирсона:  $p > 0.05$ ). Таким образом, наша выборка позволила адекватно оценить репертуары разных птиц.

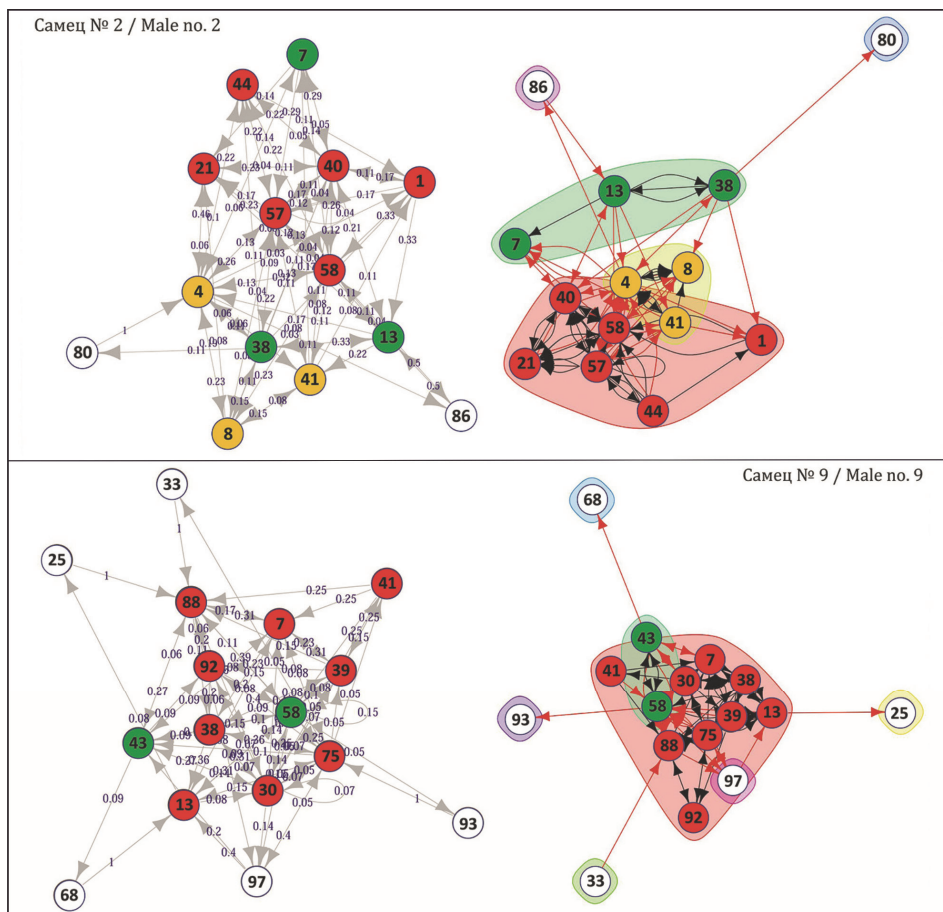
В процессе пения желтоспинная мухоловка обычно не использует один и тот же тип песни два или более раза подряд. Частота смены напева у разных самцов составила в среднем  $0.98 \pm 0.03$  ( $n = 11$ ). В то же время самцы имели существенную свободу выбора каждой следующей песни (рис. 3). Об этом говорят низкие значения индекса линейности и высокие – относительной энтропии. В нашей выборке  $S_{LIN}$  в среднем равнялся  $0.28 \pm 0.06$  (разброс  $0.16 - 0.35$ ,  $n = 11$ ), а  $RE_1 - 0.40 \pm 0.12$  (разброс  $0.27 - 0.64$ ,  $n = 11$ ). Значения индекса модулярности также были невелики и меньше 0.3, что указывает на отсутствие кластерной структуры: в среднем  $0.16 \pm 0.08$  (разброс  $0.05 - 0.32$ ,  $n = 11$ ). Таким образом, в организации пения желтоспинной мухоловки не выявлено закономерностей, которые могли бы говорить о приверженности её линейному либо комбинаторному синтаксису. Однако в пении ряда особей можно обнаружить короткие последовательности из 2–3 типов песен, исполняемых самцом в ассоциации друг с другом. Таковы, например, обозначенные зеленым кластеры на рис. 3: они включают типы песен 7, 13 и 38 у самца № 2, и типы песен 43 и 58 у самца № 9. Однако, как видно из рис. 3, даже названные типы могут нередко исполняться в других комбинациях.

**Общие песни.** Проанализировав 1008 песен 11 самцов, составили общий (популяционный) каталог. В нем было 108 типов песен. Из них 65 типов оказались индивидуальными, т.е. использовались только одним самцом. Остальные 43 типа – это общие песни (рис. 4). Каждая из них была выявлена в репертуарах 2 – 8 особей (среднее  $2.9 \pm 1.4$ ,  $n = 43$ ). Индекс Жаккарда в среднем составил  $0.09 \pm 0.08$  (разброс  $0 - 0.43$ ,  $n = 55$ ). Таким образом, у самцов желтоспинной мухоловки в целом довольно много индивидуальных песен, а сходство репертуаров двух наугад взятых самцов обычно невелико. Тем не менее, доля общих песен в индивидуальных репертуарах может быть высока – в среднем  $65.6 \pm 21.0\%$  (разброс  $16.6 - 91.7\%$ ,  $n = 11$ ).

Тест Мантела показал, что коэффициент Жаккарда не связан с расстоянием между точками записи двух данных самцов ( $p > 0.05$ ), т.е. близость территорий не предполагает наличия большого количества общих песен. Затем посмотрели, соответствует ли распределение общих песен между разными самцами степенному закону. Уровень значимости в этом анализе составил  $p = 0.49$ . Следовательно, мы не можем на уровне значимости 5% отвергнуть нулевую гипотезу о том, что данное распределение соответствует степенному.

Самцы при пении не использовали предпочтительно общие либо индивидуальные типы песен. У 10 самцов из 11 частота использования тех и других не отличалась (критерий Манна – Уитни,  $W = 5.5 - 110$ ,  $p > 0.05$  для каждого из 10 самцов). Лишь одна особь использовала общие песни достоверно чаще, чем индивидуальные (критерий Манна – Уитни,  $W = 10$ ,  $p = 0.03$ ).



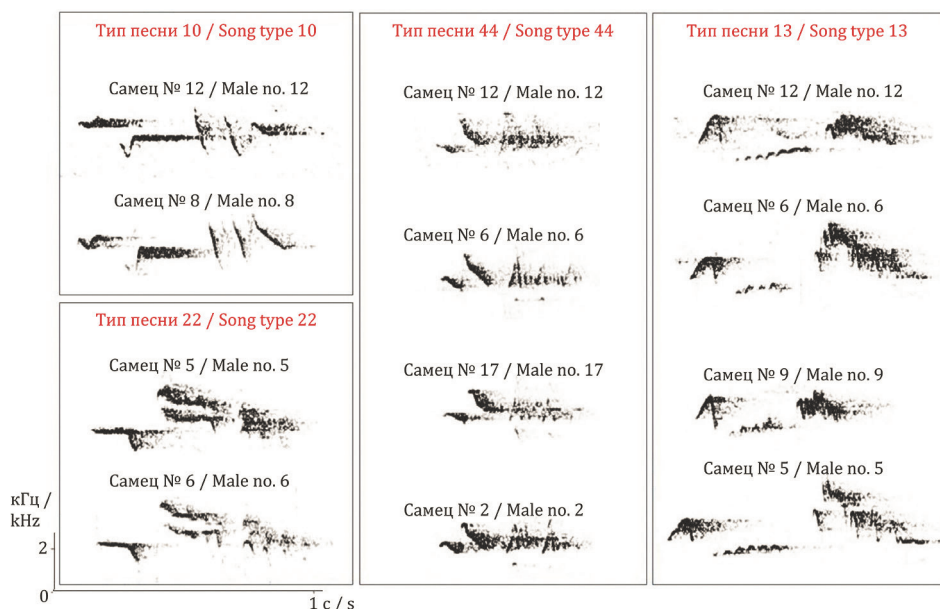


**Рис. 3.** Организация пения двух самцов желтоспинной мухоловки, показанная в виде марковской цепи первого порядка (слева) и выявленная методами теории графов (справа). Круги соответствуют отдельным типам песен, цифры в них – номера этих типов в популяционном каталоге. На рисунках слева показаны все наблюдаемые переходы между разными типами песен при пении и приведены наблюдаемые вероятности этих переходов. Справа разными цветами выделены песни разных кластеров (на рисунке слева для наглядности приведены те же цвета); стрелки показывают наиболее частые переходы: черные внутри кластеров, а красные – между кластерами. Белые кружки – песни, не отнесенные ни к одному из кластеров

**Fig. 3.** All transition types between song types in two Yellow-rumped flycatcher males illustrated using the first-order Markov chain approach (left) and network analysis (right). Numbers in circles show the individual song types of each male; these numbers correspond to the numbers in the catalog of the population repertoire. On the left figure, each arrow represents the observed transitions between song types, and the number at the arrow shows transition probability. On the right figure, different clusters of song types are highlighted in different colors (the same colors are shown in the left figure for clarity); arrows show the most frequent transitions: black arrows show transitions within one cluster, and red arrows – between song types from different clusters. White circles are song types which were not assigned to any cluster



## ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕНИЯ ЖЕЛТОСПИННОЙ МУХОЛОВКИ



**Рис. 4.** Примеры общих типов песен у разных самцов желтоспинной мухоловки. Приведены номер типов песни в популяционном каталоге и номер самца, от которого данная песня была записана

**Fig. 4.** Spectrograms of shared song types of the Yellow-rumped flycatchers. The song type number and the individual which the song was recorded from are shown for each spectrogram

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В данной работе впервые аналитически описали основные особенности пения желтоспинной мухоловки. Репертуары самцов этого вида состоят из стереотипных типов песен. При пении самцы чередуют разные типы с высокой степенью свободы, но избегают повторять один и тот же тип песни два (или более) раза подряд. Пение других видов мухоловок рода *Ficedula* может быть организовано по-иному.

Особенно хорошо изучена вокализация двух близких видов – мухоловки-пеструшки и мухоловки-белошейки. Манера пения этих видов дискретная, однако стереотипные типы песен отсутствуют. Индивидуальные репертуары включают несколько десятков типов звуков – до 64 у мухоловки-пеструшки (Гашков и др., 2022) и около 50 – у мухоловки-белошейки (Zsebők et al., 2021). При пении самцы составляют из этих звуков песни, в той или иной степени импровизируя. Однако разные типы звуков чередуются всё же не случайно. Так, у мухоловки-белошейки за некоторыми из типов звуков всегда следует другие, строго определённые типы (Zsebők et al., 2021).

Пение таежной мухоловки описано Ю. Д. Терешкиной и В. О. Саловаровым (Терешкина, 2018; Терешкина, Саловаров, 2018). Репертуар этого вида, как и мухоловки желтоспинной, состоит из отдельных типов песен длительностью около

1.8 – 3.3 с каждая. Каждая песня состоит из трелевого вступления (продолжительность которого особенно вариабельна) и основной части. Судя по просмотренным нами нескольким фонограммам, любезно предоставленным Ю. Д. Терешкиной, разные типы песен одного самца часто (или даже всегда) имеют одинаковое вступление, но различаются основной частью. Индивидуальные репертуары, судя по всему, существенно меньше таковых у желтоспинной мухоловки и включают всего несколько типов песен. Но вот сама песня намного сложнее песни желтоспинной мухоловки. Она может состоять из более, чем десятка разных коротких тоновых звуков. Большинство их имеет резкую восходящую или нисходящую частотную модуляцию.

Таким образом, в пределах рода *Ficedula* выражена дивергенция в структуре и организации пения. Она проявляется и при сравнении близких видов. Желтоспинная мухоловка относится к комплексу видов японская мухоловка *F. narcissina* (Temminck, 1836) – желтоспинная мухоловка. Сюда относятся мухоловки желтоспинная, японская, китайская *F. elisae* (Weigold, 1922) и рюкюская *F. owstoni* (Bangs, 1901) (Dong et al., 2015). Организация пения последних трех видов в деталях не описана. Но известно, что структура отдельных песен мухоловок названного комплекса существенно различна, что легко детектируется и на слух (Dong et al., 2015; Chen et al., 2020).

Наше исследование показало, что индивидуальность репертуаров самцов желтоспинной мухоловки высока. В популяционном каталоге большую часть (58%) составляли индивидуальные типы песен (выявлены только у одного самца), а сходство репертуаров двух данных самцов обычно невелико. Сопоставить эти данные с другими мигрирующими воробьиными трудно. Дело в том, что среди них известны как виды, вообще не имеющие общих песен (например, дрозд-отшельник *Catharus guttatus* (Pallas, 1811): Roach et al., 2012), так и те, в репертуарах которых общие вокальные структуры составляют большинство (дроздовидная камышевка *Acrocephalus arundinaceus* (Linnaeus, 1758): Węgrzyn, Leniowski, 2010). Причины таких различий не ясны. Аналогично, мы не можем указать на факторы, влияющие на относительно небольшую долю общих песен в изученной популяции желтоспинной мухоловки.

Выскажем одно соображение по этому поводу. Ранее было предположено, что упорядоченная организация пения может способствовать распространению в популяции общих типов песен (Опаев, 2022). В качестве примеров можно привести два вида пеночек – голосистую *Phylloscopus schwarzi* (Radde, 1863) и сероголовую очковую (Опаев, 2022; Опаев, Kolesnikova, 2022). Пение многих самцов обоих видов упорядочено – данная песня определяет ту, что будет исполнена следующей (линейный синтаксис). Индивидуальные репертуары голосистой пеночки включали 18 – 42 типов песен, а сероголовой расписной – 29 – 42. Оказалось, что в популяциях этих видов общие песни распространены существенно шире, чем у желтоспинной мухоловки. Так, у сероголовой расписной пеночки общими были 93 типа из 118, составляющих популяционный каталог, а у голосистой – 96 из 116. Скорее, дело в том, что линейный синтаксис даёт возможность самцам перенимать друг у друга не только отдельные песни, но и короткие (до 5 типов песен) песенные по-

## ОРГАНИЗАЦИЯ ПЕНИЯ ЖЕЛТОСПИННОЙ МУХОЛОВКИ

следовательности (Опаев, 2022). А это, при прочих равных условиях, увеличивает число типов песен, выученных данным самцом у одной конкретной особи-учителя. В конечном итоге это может приводить к широкому распространению общих песен в популяции. Таким образом, линейный синтаксис и обилие общих песен могут быть связаны. Если это так, то справедливо и обратное. У видов с неупорядоченной организацией пения доля общих песен в среднем должна быть меньше, что и наблюдается у желтоспинной мухоловки. Косвенно эту идею подтверждает также то, что распределение общих песен в изученной популяции мухоловки соответствует степенному: как считается, это говорит о влиянии случайных факторов. Таким образом, приведённые в работе данные не противоречат ранее высказанной идее о том, что распространение в популяции общих типов песен зависит в том числе от особенностей организации пения.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Вабищевич А. П., Формозов Н. А. Изменчивость песни мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в зоне симпатрии с мухоловкой-белошейкой (*Ficedula albicollis*) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87, № 7. С. 830 – 840.

Гашков С. И., Бастрикова А. Е., Москвитина Н. С. Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и их возрастная изменчивость // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2022. № 57. С. 46 – 66.

Горещкая М. Я., Ильина Т. А., Попова Д. В. Песня мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*): гипотезы и факты // Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем экологии и эволюции: материалы международной конференции. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 88 – 91.

Глушенко Ю. Н., Нечаев В. А., Редькин Я. А. Птицы Приморского края: краткий фаунистический обзор. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2016. 523 с.

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

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>

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. 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>

Пекло А. М. Мухоловки фауны СССР. Киев : Наук. думка, 1987. 180 с.

Терешкина Ю. Д. Общая характеристика песни таежной мухоловки (*Ficedula mugimaki* Temminck, 1836) // Научные исследования студентов в решении актуальных проблем АПК: материалы Всероссийской научно-практической конференции. Иркутск: Изд-во Иркутского государственного аграрного университета, 2018. С. 320 – 325.

Терешкина Ю. Д., Саловаров В. О. Общая характеристика вариантов песни таежной мухоловки *Ficedula mugimaki* (Temminck, 1836) // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: материалы VII Международной научно-практической конференции. Иркутск: Иркутский государственный аграрный университет, 2018. С. 185 – 190.

Baselga A., Orme D., Villeger S., De Bartoli J., Leprieux F. Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.5.1. 2018. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=betapart> (accessed 15 September 2020).

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>

Beecher M. D., Nordby J. C., Campbell S. E., Burt J. M., Hill C. E., O’Loghlen A. L. What is the function of song learning in songbirds? // Communication. Perspective in Ethology. Vol. 12 / eds. D. H. Owings, M. D. Beecher, N. S. Thompson. Boston: Springer, 1997. P. 77 – 97.

Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // Journal of Theoretical Biology. 2010. Vol. 262, iss. 1. P. 151 – 164.

Burt J. Syrinx: Real time spectrographic recording, analysis, and playback of sounds. Seattle: Department of Psychology, University of Washington, 2001. Available at: <http://www.syrinxpc.com> (accessed 1 March 2006).

Byers B. E., Belinsky K. L., Bentley R. A. Independent cultural evolution of two song traditions in the chestnut-sided warbler // American Naturalist. 2010. Vol. 176, no. 4. P. 476 – 489.

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

Chen G., Xia C., Zhang Y. Individual identification of birds with complex songs: The case of green-backed flycatchers *Ficedula elisae* // Behavioral Processes. 2020. Vol. 173. Article number 104063.

Cody M. L., Stabler E., Castellanos H. M. S., Taylor C. E. Structure, syntax and «small-world» organization in the complex songs of California Thrashers (*Toxostoma redivivum*) // Bioacoustics. 2016. Vol. 25, iss. 1. P. 41 – 54.

Csárdi G. Package ‘igraph’. R package. 2018. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/igraph> (accessed 1 October 2018).

Dong L., Wei M., Alström P., Huang X., Olsson U., Shigeta Y., Zhang Y., Zheng G. Taxonomy of the Narcissus Flycatcher *Ficedula narcissina* complex: An integrative approach using morphological, bioacoustic and multilocus DNA data // Ibis. 2015. Vol. 157, iss. 2. P. 312 – 325.

Espmark Y. O., Lampe H. M. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons // Bioacoustics. 1993. Vol. 5, iss. 1–2. P. 33 – 65.

Ewert D. N., Kroodsma D. E. Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees // Condor. 1994. Vol. 96, iss. 1. P. 190 – 196.

Garamszegi L. Z., Zsebok S., Török J. The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song // Journal of Theoretical Biology. 2012. Vol. 295. P. 68 – 76.

Gil D., Slater P. J. B. Song organization and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus* // Behaviour. 2000. Vol. 137, iss. 6. P. 759 – 782.

Gillespie C. S. Fitting Heavy Tailed Distributions: The powerLaw Package // Journal of Statistical Software. 2015. Vol. 64, iss. 2. P. 1 – 16. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i02>

Goslee S. C., Urban D. L. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data // Journal of Statistical Software. 2007. Vol. 22, iss. 7. P. 1 – 19.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis // Paleontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. P. 1 – 9.

Hill C. E., Campbell S. E., Nordby J. C., Burt J. M., Beecher M. D. Song sharing in two populations of song sparrows (*Melospiza melodia*) // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1999. Vol. 46, iss. 5. P. 341 – 349.

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.

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.

Kroodsma D. E., Sanchez J., Stemple D. W., Goodwin E., Silva M. L. D., Vielliard J. M. E. Sedentary life style of Neotropical Sedge Wrens promotes song imitation // Animal Behaviour. 1999. Vol. 7, iss. 4. P. 855 – 863.

Markowitz J. E., Ivie E., Kligler L., Gardner T. J. Long-range order in canary song // PLoS Computational Biology. 2013. Vol. 9. Article number e1003052.

Newman M. E. J. Fast algorithm for detecting community structure in network // Physical Review. 2004. Vol. 69. Article number 066133.

Okanoya K. Finite-state song syntax in Bengalese finches: Sensorimotor evidence, developmental processes, and formal procedures for syntax extraction // Birdsong, Speech, and Language. Exploring the Evolution of Mind and Brain / eds. J. Bolhuis, M. Everaert. London: MIT Press, 2013. P. 229 – 242.

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

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (accessed 17 December 2020).

Roach S. P., Johnson L., Phillimore L. S. Repertoire composition and singing behaviour in two eastern populations of the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*) // Bioacoustics. 2012. Vol. 21, iss. 3. P. 239 – 252.

Sasahara K., Cody M. L., Cohen D., Taylor C. E. Structural design principles of complex bird songs: A network-based approach // PLoS ONE. 2012. Vol. 7, iss. 9. Article number e44446.

Scharff C., Nottebohm F. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the zebra finch song system: Implications for vocal learning // Journal of Neuroscience. 1991. Vol. 11, iss. 9. P. 2896 – 2913.

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.

Węgrzyn E., Leniowski K. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus* // Journal of Ornithology. 2010. Vol. 151, iss. 2. P. 255 – 267.

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.

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.

## Organization of song of the Yellow-rumped flycatcher (*Ficedula zanthopygia*, Muscicapidae, Aves)

Y. V. Dombrovskaya ✉, A. S. Opaev

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

Received: 30 March 2023 / revised: 26 April 2023 / accepted: 26 April 2023 / published: 21 June 2023

**Abstract.** Birdsong consists of stereotypical song types or syllables which follow each other according to certain rules. Based on these rules, linear and combinatorial syntaxes are identified. The former one implies a fixed sequence of song types repeated cyclically. In the combinatorial syntax, there are clusters of song types, within which song types may be performed in a varying sequence. The structure and organization of birdsong have been described for many species, but still remain unexplored for most of them. We studied for the first time the song structure and organization, as well as song sharing for the Yellow-rumped flycatcher *Ficedula zanthopygia* (Hay, 1845). First of all, we determined the repertoire of song types in each male. Then, the organization of singing was analyzed using methods of information theory and network analysis. To analyze the patterns of song sharing, we compared all song types of all males. Individual repertoires consisted from 8–31 song types. While singing, male flycatchers avoid repeating the same song type two or more times in a row (continuous variety). At the same time, different song types alternate with a much degree of freedom: we did not reveal any patterns which could indicate the presence of either linear or combinatorial syntax. Males generally shared few song types, and the similarity of the repertoires of any two males was small. Besides, males did not preferably use shared or individual (i.e., found in the only one male) song types. Song sharing was not related to the distance between males. The results were compared to what is known about the song structure and organization of the other three *Ficedula* species studied to date.

**Keywords:** bird song, song sharing, song organization, flycatchers

**Funding.** This work was supported financially by the Russian Science Foundation (project No. 22-24-00001).

**For citation:** Dombrovskaya Y. V., Opaev A. S. Organization of song of the Yellow-rumped flycatcher (*Ficedula zanthopygia*, Muscicapidae, Aves). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 2, pp. 131–147 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-2-131-147>

## 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)
- Vabishchevich A. P., Formozov N. A. Variability of the Pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in the zone of sympatry with the Collared flycatcher (*Ficedula albicollis*). *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 7, pp. 830–840 (in Russian).

---

✉ *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 addresses: Yana V. Dombrovskaya: <https://orcid.org/0009-0003-8587-294X>, [dombrovskayaya@mail.ru](mailto:dombrovskayaya@mail.ru); Alexey S. Opaev: <https://orcid.org/0000-0002-4594-1459>, [aleksei.opaev@gmail.com](mailto:aleksei.opaev@gmail.com).

- Gashkov S. I., Bastrikova A. E., Moskvitina N. S. The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability. *Tomsk State University Journal of Biology*, 2022, no. 57, pp. 46–66 (in Russian).
- Goretskaia M. Ya., Ilyina T. A., Popova D. V. The pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song: Hypothesis and facts. In: *Hole-Nesting Birds as a Model Object in Solving the Problems of Population Ecology and Evolution. Materials of the International Conference*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2014, pp. 88 – 91 (in Russian).
- Gluschenko Yu. N., Nechaev V. A., Red'kin Ya. A. *Birds of Primorsky Krai: Brief Review of the Fauna*. Moscow, KMK Scientific Press, 2016. 523 p. (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., Marova I. M. Syntactic organization of bird song. *Zoologicheskii zhurnal*, 2021, vol. 100, no. 10, pp. 1145–1158 (in Russian). <https://doi.org/10.31857/S0044513421100068>
- 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. 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>
- Peklo A. M. *Mukholovki fauny SSSR* [Fauna of the Flycatchers of the USSR]. Kiev, Naukova dumka, 1987. 180 p. (in Russian).
- Tereshkina Yu. D. General characteristics of the songs of the taiga flycatcher (*Ficedula mugimaki* Temminck, 1836). In: *Nauchnye issledovaniya studentov v reshenii aktual'nykh problem APK: materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Scientific Research of Students in Solving Urgent Problems of the Agroindustrial Complex: Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference]. Irkutsk, Irkutsk State Agrarian University Publ., 2018, pp. 320–325 (in Russian).
- Tereshkina Yu. D., Salovarov V. O. General characteristics of versions of the song taiga flycatcher *Ficedula mugimaki* (Temminck, 1836). *Klimat, ekologiya, sel'skoe khoziaistvo Evrazii: materialy VII Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii* [Climate, Ecology, Agriculture in Eurasia: Proceedings of the VII International Scientific and Practical Conference]. Irkutsk, Irkutsk State Agrarian University Publ., 2018, pp. 185–190 (in Russian).
- Baselga A., Orme D., Villeger S., De Bartoli J., Leprieux F. *betapart: partitioning beta diversity into turnover and nestedness components*. R package version 1.5.1. 2018. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=betapart> (accessed 15 September 2020).
- 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>
- Beecher M. D., Nordby J. C., Campbell S. E., Burt J. M., Hill C. E., O'Loughlin A. L. What is the function of song learning in songbirds? In: D. H. Owings, M. D. Beecher, N. S. Thompson, eds. *Communication. Perspective in Ethology*. Vol. 12. Boston, Springer, 1997, pp. 77–97.
- Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *Journal of Theoretical Biology*, 2010, vol. 262, iss. 1, pp. 151–164.
- Burt J. *Syrinx: Real time spectrographic recording, analysis, and playback of sounds*. Seattle: Department of Psychology, University of Washington, 2001. Available at: <http://www.syrinxpc.com> (accessed 1 March 2006).
- Byers B. E., Belinsky K. L., Bentley R. A. Independent cultural evolution of two song traditions in the chestnut-sided warbler. *American Naturalist*, 2010, vol. 176, no. 4, pp. 476–489.



- Catchpole C. K., Slater P. J. B. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge, Cambridge University Press, 2008. 335 p.
- Chen G., Xia C., Zhang Y. Individual identification of birds with complex songs: The case of green-backed flycatchers *Ficedula elisae*. *Behavioral Processes*, 2020, vol. 173, article number 104063.
- Cody M. L., Stabler E., Castellanos H. M. S., Taylor C. E. Structure, syntax and “small-world” organization in the complex songs of California Thrashers (*Toxostoma redivivum*). *Bioacoustics*, 2016, vol. 25, iss. 1, pp. 41–54.
- Gillespie C. S. Fitting heavy tailed distributions: The powerLaw Package. *Journal of Statistical Software*, 2015, vol. 64, iss. 2, pp. 1–16. <https://doi.org/10.18637/jss.v064.i02>
- Csárdi G. *Package ‘igraph’*. *R package*. 2018. Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/igraph> (accessed 1 October 2018).
- Dong L., Wei M., Alström P., Huang X., Olsson U., Shigeta Y., Zhang Y., Zheng G. Taxonomy of the Narcissus Flycatcher *Ficedula narcissina* complex: An integrative approach using morphological, bioacoustic and multilocus DNA data. *Ibis*, 2015, vol. 157, iss. 2, pp. 312–325.
- Espmark Y. O., Lampe H. M. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*, 1993, vol. 5, iss. 1–2, pp. 33–65.
- Ewert D. N., Kroodsma D. E. Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees. *Condor*, 1994, vol. 96, iss. 1, pp. 190–196.
- Garamszegi L. Z., Zsebok S., Török J. The relationship between syllable repertoire similarity and pairing success in a passerine bird species with complex song. *Journal of Theoretical Biology*, 2012, vol. 295, pp. 68–76.
- Gil D., Slater P. J. B. Song organization and singing patterns of the willow warbler, *Phylloscopus trochilus*. *Behaviour*, 2000, vol. 137, iss. 6, pp. 759–782.
- Goslee S. C., Urban D. L. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of Statistical Software*, 2007, vol. 22, iss. 7, pp. 1–19.
- Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, pp. 1–9.
- Hill C. E., Campbell S. E., Nordby J. C., Burt J. M., Beecher M. D. Song sharing in two populations of song sparrows (*Melospiza melodia*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1999, vol. 46, iss. 5, pp. 341–349.
- 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.
- 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.
- Kroodsma D. E., Sanchez J., Stemple D. W., Goodwin E., Silva M. L. D., Vielliard J. M. E. Sedentary life style of Neotropical Sedge Wrens promotes song imitation. *Animal Behaviour*, 1999, vol. 7, iss. 4, pp. 855–863.
- Markowitz J. E., Ivie E., Kligler L., Gardner T. J. Long-range order in canary song. *PLoS Computational Biology*, 2013, vol. 9, article number e1003052.
- Newman M. E. J. Fast algorithm for detecting community structure in network. *Physical Review*, 2004, vol. 69, article number 066133.

Опаев А. 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.

Опаев А. С., Кolesnikova Y. A. Song theme sharing in the Grey-crowned Warbler *Phylloscopus tephrocephalus*. *Bioacoustics*, 2022, vol. 31, iss. 2, pp. 191–207.

Okanoya K. Finite-state song syntax in Bengalese finches: Sensorimotor evidence, developmental processes, and formal procedures for syntax extraction. In: J. Bolhuis, M. Everaert, eds. *Birdsong, Speech, and Language. Exploring the Evolution of Mind and Brain*. London, MIT Press, 2013, pp. 229–242.

R Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2020. Available at: <http://www.R-project.org> (accessed 17 December 2020).

Roach S. P., Johnson L., Phillmore L. S. Repertoire composition and singing behaviour in two eastern populations of the Hermit Thrush (*Catharus guttatus*). *Bioacoustics*, 2012, vol. 21, iss. 3, pp. 239–252.

Sasahara K., Cody M. L., Cohen D., Taylor C. E. Structural design principles of complex bird songs: A network-based approach. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, iss. 9, article number e44446.

Scharff C., Nottebohm F. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the zebra finch song system: Implications for vocal learning. *Journal of Neuroscience*, 1991, vol. 11, iss. 9, pp. 2896–2913.

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.

Węgrzyn E., Leniowski K. Syllable sharing and changes in syllable repertoire size and composition within and between years in the great reed warbler, *Acrocephalus arundinaceus*. *Journal of Ornithology*, 2010, vol. 151, iss. 2, pp. 255–267.

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.

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.