

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.288.7:591.582.2

doi: 10.17223/19988591/57/3

Структура песенных репертуаров томской популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) и их возрастная изменчивость

Сергей Иванович Гашков¹, Анастасия Евгеньевна Бастрикова²,
Нина Сергеевна Москвитина³

^{1, 2, 3} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

¹ parusmajor1@rambler.ru

² bastrikova_a_e@mail.ru

³ mns_k@mail.ru

Аннотация. Впервые детально изучены характеристики песенного репертуара самцов «томской» популяции мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* – одного из популярных модельных видов птиц. Исследование проведено на основе анализа звукозаписей пения 26 самцов с точно определённым возрастом. В исследуемой группировке выявлено 132 типа песенных фигур, 34 из которых составляют основу группового репертуара. Показано наличие разнокачественности особей по размерам репертуара, наиболее выраженное в группе годовалых самцов. Выделены основные структурные элементы песни, показано отсутствие специализированных финишных элементов. Основу песни составляют мотивы, состоящие из двух типов песенных фигур. Выявлено увеличение размера репертуара и разнообразия песни с возрастом, осуществляемых путём освоения самцами сложных конструкций и избавления от избыточной информации.

Ключевые слова: *Ficedula hypoleuca*, песенный репертуар, типы фигур, структура песни, возрастная изменчивость

Источник финансирования: исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-34-90080.

Для цитирования: 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. doi: 10.17223/19988591/57/3

The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability

Sergey I. Gashkov¹, Anastasia E. Bastrikova², Nina S. Moskvitina³

^{1, 2, 3} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ parusmajor1@rambler.ru

² bastrikova_a_e@mail.ru

³ mns_k@mail.ru

Summary. Bird songs are one of the most difficult acoustic signals in wildlife, the main functions of which are to attract a sexual partner and protect the territory. The size of the song repertoire and the structure of the song are important indicators reflecting the "quality" of the male. They are related to its size, coloration, immune status, and attractiveness to females. At the same time, the variability of the repertoire with age remains an insufficiently studied aspect. The aim of this work was to study the main parameters of the repertoire, the structural elements of songs and their age-related changes in the "Tomsk" population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*).

We collected materials in the period from 2014 to 2020, in the area of natural habitat of the pied flycatcher, located 12 km from the city of Tomsk (56°20'56.1"N, 84°57'06"E). The study included individuals with precisely known ages. The recordings of singing of 26 males were analyzed, divided into three age groups: I - one-year-olds (n = 10); II - biennial (n = 11); III - males aged three years and older (n = 5). None of the birds in the study was harmed.

Sequences of 75 songs were analyzed for all males. The number of figures and their types were counted in the song (see Fig. 1). At the first meeting, each type of figure was assigned an individual number and entered into the working directory. Song diversity was the ratio of the number of types of figures in a song to the total number of figures in it, expressed as a percentage.

In the study group, 132 types of song figures were identified. The size of the individual repertoire ranged from 17 to 64 types of figures. The basis of the song repertoire can be considered 34 types of figures, the total share of which in the song sequences was 72.8%. They are noted in the repertoire of 88.5–42.3% of males. In our study, we relied on 12 types of figures, which are represented in each age group in 61.5–88.5% of males. With age, the pied flycatcher shows an increase in the size of the repertoire, the variety of songs (See Fig. 3), as well as a significant reduction in the number of figures in a song from the third year of life (See Table 1).

The analysis of the general song sequence made it possible to distinguish the following stable structural components of the song: "bimotive", "monomotive", "trill", and "connector" starting element (See Fig. 5). The main element of the pied flycatcher's song is the bimotive - a construction consisting of two types of figures. The most common were bimoives 21→22, 24→62, 1→2, which account for 23.6% of the total song sequence. An analysis of the frequency of using these bimoives by birds of different ages showed that the figures in the bimotive 21→22 are similarly represented in all age groups (See Table 2). With age, the use of bimotive 24→62 significantly increases, while the use of bimotive 1→2 is steadily decreasing. The patterns of using bimoives with age are based on differences in the frequency of their repetition in a song. Thus, the male can repeat three popular bimoives (21→22; 24→62; 1→2) 5–7 times in a row (see Fig. 6). For bimotive 21→22, cases with a 2-fold execution of it (29.14%) dominated in young birds, whereas in adults these were cases with a 3-fold execution (38.82%). Bimotive 24→62, young individuals more often per-

formed in double (44.4%) and single (41.97%) variants, while adults - in 3 (32.09%) and 4-fold (24.62%). For bimotive 1→2, no differences were observed between juveniles and adults. Monomotives, repetition of figures of the same type, are a common technique in the songs of the pied flycatcher. The most stable are 10 variants of monomotives, for which their repetition is the most frequent event observed with a probability of 0.37–0.59. Young birds use monomotives consisting of 1-7 figures, adults - up to 4 (see Fig. 7). Most often, there is a double execution of monomotives. The most complex song structure, which increases the variety of the song of males, is trills, consisting of 3-5 figures. The most common variant turned out to be the sequence 100→39→63→156 ($n = 46$). With age, the proportion of birds using such constructions increases (I - 36.6%; II - 60%; III - 100%). Between the above-described constructions, the pied flycatcher often inserts single high-frequency figures - connectors. Adult singing uses more connector types than juveniles, which also contributes to increased song diversity with age. In the songs of the pied flycatcher, the function of the specialized starting element is performed to a greater extent by figure №77. The song began with her 8.3% of the time. At the beginning of the song, it appears 7.2 times more often than in its subsequent positions. With age, males reduce the use of specialized starting elements, starting the song immediately from its main variation part. No specialized finishing elements have been identified.

Thus, the development of the song with age occurs in the direction of increasing the size of the repertoire and its diversity due to the development of complex structures by males and getting rid of redundant information.

The paper contains 7 Figures, 2 Tables, and 29 References.

Keywords: *Ficedula hypoleuca*, song repertoire, types of figures, song structure, age variability.

Funding: The reported study was funded by the Russian Foundation for Basic Research (Project No 20-34-90080).

For citation: Gashkov SI, Bastrikova AE, Moskvitina NS. The structure of song repertoires of the Tomsk population of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and their age-related variability. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:46-66. doi: 10.17223/19988591/57/3

Введение

Песни птиц – одни из самых сложных акустических сигналов в живой природе. Песня обладает сложной структурой и состоит из набора песенных фигур, где каждая фигура является либо непрерывным звуком, либо же состоит из нескольких элементов, паузы между которыми значительно меньше, чем паузы между фигурами [1, 2]. У некоторых видов выделяют типы песен – одинаковые или незначительно отличающиеся по своей структуре песни. Совокупность типов песен, используемых птицей, образует её индивидуальный песенный репертуар. В тех случаях, когда затруднительно выделить типы песен, для оценки индивидуального репертуара оперируют типами песенных фигур.

Размер репертуара весьма различен у разных видов. Так, одни виды, например, болотный воробей *Melospiza Georgiana* (Latham, 1790), зяблик *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758, большая синица *Parus major* Linnaeus, 1758, обладают маленькими репертуарами, состоящими не более чем из десяти типов песен [3]. У других – западного соловья *Luscinia megarhynchos* Brehm, CL,

1831 [4], домового крапивника *Troglodytes aedon chilensis* Lesson, 1830 [5] – репертуар может насчитывать сотни типов песен. Размер песенного репертуара может быть важной характеристикой самца. В экспериментальных исследованиях на ряде видов показано, что самки предпочитают самцов с большим размером репертуара [6–8]. У чёрного чекана *Saxicola caprata* (Linnaeus, 1766) размер репертуара самца положительно связан с успехом размножения [9]. У социально моногамных камышовых овсянок *Emberiza schoeniclus* (Linnaeus, 1758) самцы с большими репертуарами чаще заводили внебрачное потомство [10]. Размер репертуара также имеет взаимосвязь с другими показателями, отражающими «качество» самца, – его иммунным статусом [11], размерными характеристиками, окраской оперения [12, 13].

Одним из аспектов, представляющих особый интерес, являются возрастные изменения репертуара. Он тесно связан с вопросом о способности птиц к вокальному обучению, поскольку известно, что не все виды способны запоминать новые песни во взрослом состоянии. Период, во время которого птицы могут пополнять свой песенный репертуар, различен и видоспецифичен. У одних видов он может длиться от нескольких месяцев с момента рождения до конца первого года жизни. Им присущ закрытый тип обучения пению (close-ended learners), когда способность выучивать новые песни ограничена определёнными сроками. У других видов способность изучать новые песни сохраняется в течение всей жизни. Для них характерен открытый тип обучения пению (open-ended learners) [3]. Для ряда видов, таких как скворец *Sturnus vulgaris* [14], мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis* (Temminck, 1815) [15], западный соловей *L. megarhynchos* (Linnaeus, 1758) [16], луговой чекан *Saxicola rubetra* (Linnaeus, 1758) [17], отмечена тенденция увеличения размера репертуара с возрастом. У части видов репертуар увеличивается с первого по второй год жизни [18], а у других показано изменение и после второго года жизни [19–20]. Исследования, где группа взрослых анализируется подробней, единичны, что во многом связано с методическими трудностями, в частности, с точностью установления возраста птицы.

Для мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764), вероятно, характерен открытый тип обучения пению: в условиях эксперимента некоторые взрослые самцы выучивали новые, неизвестные им типы песенных фигур [21]. В исследованиях, проведённых на европейских популяциях *F. hypoleuca*, отмечается увеличение размера песенного репертуара с возрастом [22–23], его связь с опытом размножения самца [24] и его окрасочным морфотипом [13].

Для томской популяции мухоловки-пеструшки к настоящему времени изучены частотные и временные характеристики песни и их возрастная изменчивость в условиях различных местообитаний [25]. Структура репертуара и закономерности его изменений с возрастом у данного вида изучены недостаточно.

Цель данного исследования – изучение основных параметров репертуара, структурных элементов песен и их возрастных изменений в «томской» популяции мухоловки-пеструшки.

Материалы и методики исследования

Объект исследования – песенный репертуар мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*).

Сбор полевых материалов.

Сбор звукозаписей проведён с 2014 по 2020 г. в период с первой по третью декаду мая. Материалы собраны на участке естественного местообитания мухоловки-пеструшки, расположенном в 12 км от г. Томска в окрестностях территории учебно-научной станции «Полигон Коларово» Томского государственного университета (56°20'56,1"N, 84°57'06"E), Томский район, Томская область. Исследуемый участок расположен на третьей террасе р. Томи в смешанном разреженном лесу с преобладанием осины. На данной территории с 2001 г. существует развеска искусственных гнездовых типа «малый синичник» ($n = 310$). Плотность гнездования *F. hypoleuca* в период проведения исследований в среднем составила 8 пар/га.

Звукозаписи проведены в сухую безветренную погоду, в первой половине дня (с 7:00 до 14:00), когда песенная активность птиц максимальна, с помощью диктофона Olympus LS-12 (Olympus Corp., Япония) с использованием выносного параболического микрофона PRO-5 PIP (Telinga Microphones, Швеция). Продолжительность записи одного самца не менее 15 мин.

Для получения данных о возрасте птиц самцов сразу по окончании записи отлавливали ловушками типов «боек», «клапан» либо паутинными сетями. В исследование включены только те особи, которых с уверенностью можно было отнести к определенной возрастной группе по данным кольцевания. Всего проанализированы записи пения 26 самцов, разделённых на три возрастные группы: I – годовалые ($n = 10$); II – двухлетние ($n = 11$); III – самцы в возрасте от трех лет и старше ($n = 5$). Для 25 особей известен абсолютный возраст – они были окольцованы птенцами в гнёздах, 1 самец включен в третью группу в возрасте 3+.

Работа с аудиозаписями.

Визуализация и анализ записей проведены с использованием редактора Cool Edit Pro, версия 2.1 (Adobe, США). Пение самцов мухоловки-пеструшки состоит из отдельных единичных песен, разделённых паузами продолжительностью не менее 1 с. Каждая рекламная песня представляет собой набор фигур, являющихся либо одним непрерывным звуком, либо несколькими звуками с паузами менее 0,02 с [26] (рис. 1). Для каждого самца выбирали период с хорошим качеством записи и непрерываемым пением. Анализировали 75 песен, достаточных для анализа репертуара данного вида [27]. Из анализа исключали усечённые песни, состоящие из 1–2 фигур, а также демонстрационные, исполняемые самцом при появлении самки у синичника.

Типы фигур выявляли визуально по их форме на сонограммах. Каждому новому типу фигуры при первой встрече в процессе анализа присваивали индивидуальный номер. Перечень типов фигур составил рабочий каталог, состоящий из цифровых наименований типов фигур ($n = 172$). В ис-

следуемой группировке отмечена только часть из выявленных типов фигур. Проанализировано 1 950 песен (19 396 фигур). Каждую песню отображали в виде числовой последовательности, соответствующей номерам составляющих её типов фигур (см. рис. 1).

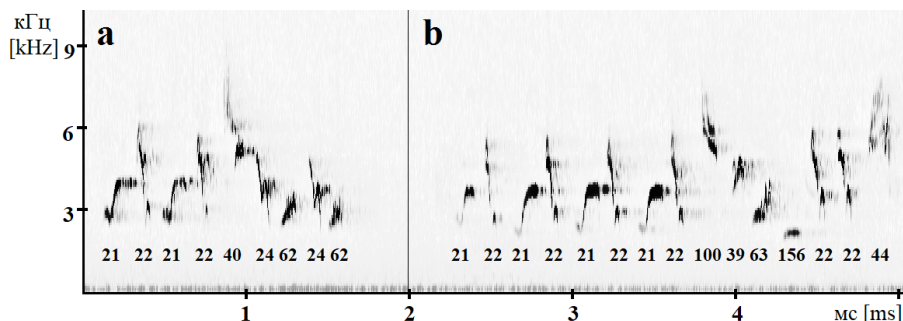


Рис. 1. Сонограмма песен *Ficedula hypoleuca*. Цифрами отмечены типы песенных фигур: *a* – песня самца «а»; *b* – песня самца «б». По оси абсцисс – время, мс; по оси ординат – частота, кГц

[Fig. 1. Spectrogram of *Ficedula hypoleuca* songs. The numbers indicate the types of song figures. On the X-axis - Time, ms; on the Y-axis - Frequency, kHz]

Для каждой песни подсчитывали число входящих в неё фигур и их типов. Разнообразие песни называли отношение количества типов фигур в песне к общему количеству фигур в ней, выраженное в процентах. Разнообразие песен также оценивали с применением индексов, используемых в практике оценки биоразнообразия: полидоминантности (S) и Шеннона (H'). Расчёт индекса полидоминантности производили по формуле $S = 1/(\sum p_i^2)$, где p_i – доля фигуры типа i в песенной последовательности. Расчёт индекса Шеннона производили по формуле $H' = -\sum p_i \ln p_i$. Оба индекса максимальны при равной представленности фигур разного типа в песенных последовательностях, при этом в расчёт индекса полидоминантности больший вклад вносят доминирующие типы фигур, тогда как в индекс Шеннона – редкие.

Для создания архивов, а также статистической обработки данных использованы Microsoft Excel 2010 (Microsoft, США) и StatSoft STATISTICA 10.0 (США). При попарных сравнениях возрастных групп использовали U-критерий Манна–Уитни (U-test). Для сравнения встречаемости (%) типов фигур и других структурных элементов песни использовали критерий Фишера (F). Для оценки статистической значимости различий между распределениями по частоте проявления признака использовали критерий согласия Пирсона (χ^2). Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Основные параметры репертуара и его возрастные изменения. В исследуемой выборке проанализированы песенные последовательности

26 самцов (1 950 песен; 19 396 фигур). Длительность песни в среднем составила $2,15 \pm 0,03$ с, паузы – около $6,61 \pm 0,2$ с.

Одним из базовых показателей песни мухоловки-пеструшки является количество фигур в ней. В среднем песня включала около 10 фигур при значительном разбросе её длины у разных особей (табл. 1). У самцов первого (I) и второго (II) года жизни средняя длина песни близка по значению и статистически не различается, тогда как у особей с 3-го года жизни наблюдается снижение длины песни более чем на 2 фигуры (U-test, $p < 0,001$). Уменьшение количества фигур в песне с возрастом показано и для европейских популяций мухоловки-пеструшки [24, 28].

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

Параметры репертуара *Ficedula hypoleuca* в разных возрастных группах
[Parameters of the *Ficedula hypoleuca* repertoire in different age groups]

Параметры [Parameters]	Возрастная группа, год [Age group, year]			Всего [Total] $n = 26 \text{ ♂}$
	I	II	III	
	1, $n = 11 \text{ ♂}$	2, $n = 10 \text{ ♂}$	3+, $n = 5 \text{ ♂}$	
Количество фигур в песне ($M \pm m_M$; lim) [Number of figures per song ($M \pm m_M$; lim)]	$10,31 \pm 0,13$ (3–28)	$10,57 \pm 0,15$ (3–27)	$7,89 \pm 0,16$ (3–22)	$9,95 \pm 0,09$ (3–28)
Количество типов фигур в песне ($M \pm m_M$; lim) [Number of figure types in a song ($M \pm m_M$; lim)]	$4,73 \pm 0,07$ (1–14)	$5,08 \pm 0,08$ (1–16)	$4,03 \pm 0,1$ (1–11)	$4,73 \pm 0,05$ (1–16)
Размер репертуара ($M \pm m_M$; lim) [Repertoire size ($M \pm m_M$; lim)]	$31,18 \pm 3,97$ (17–50)	$43,2 \pm 2,62$ (33–57)	$45,2 \pm 7,65$ (25–64)	$38,5 \pm 2,65$ (17–64)
Разнообразие песни, % ($M \pm m_M$; lim) [Song variety, % ($M \pm m_M$; lim)]	$46,96 \pm 0,48$ (16,7–100)	$49,37 \pm 0,48$ (14,9–88,9)	$51,49 \pm 0,83$ (22,2–100)	$48,76 \pm 0,31$ (14,9–100)
Индекс Шеннона, H' ($M \pm m_M$; lim) [Shannon index, H' ($M \pm m_M$; lim)]	$2,58 \pm 0,10$ (2,04–3,01)	$2,94 \pm 0,10$ (2,36–3,46)	$2,98 \pm 0,29$ (2,18–3,56)	$2,79 \pm 0,08$ (2,04–3,56)
Индекс полидоминантности, S ($M \pm m_M$; lim) [Inverse Simpson index, S ($M \pm m_M$; lim)]	$9,77 \pm 1,02$ (5,16–17,98)	$13,57 \pm 1,59$ (6,95–21,64)	$15,64 \pm 3,90$ (5,41–24,09)	$12,36 \pm 1,10$ (5,16–24,09)

Примечание. M – среднее арифметическое; m_M – стандартная ошибка средней арифметической; lim – пределы изменения величины.

[Note. M - Arithmetic mean; m_M - Standard error of the mean; lim - Limits of change of the value].

Количество в песне типов фигур у птиц всех возрастных групп варьирует в широких пределах, несколько сокращаясь в возрастной группе III. Средние значения максимальны в группе II, и, несмотря на близкие значения в разных группах, различия между ними значимы (U-test I-II, $p < 0,05$; U-test II-III, $p < 0,001$; U-test I-III, $p < 0,05$). Таким образом, число типов фигур в песне и её длина хорошо согласуются между собой.

Песенный репертуар мухоловки-пеструшки отличается высоким разнообразием: в исследуемой группе выявлено 132 типа песенных фигур. Размер репертуара самцов изменяется в широких пределах: от 17 до 64 типов фигур, при этом в разных возрастных группах этот диапазон различен. Так, наиболее вариабелен он у молодых птиц (I) и старших (III), однако в пределах диапазона у первой группы он сдвинут к его началу, в то время как у третьей – к максимальным значениям. Вместе с тем в каждой возрастной группе отмечается внутrigрупповая дифференциация по размерам репертуара, особенно заметная у молодых птиц (рис. 2). Среди них можно выделить две категории самцов: с минимальным репертуаром (17–28 типов фигур) и с размером репертуаров (36–50 типов фигур), не уступающим взрослым птицам. Вероятно, это отражает генетическую разнокачественность группы, в основе которой лежит представление, что не все особи в одинаковой степени способны к вокальному обучению.

При оценке усреднённых значений размера репертуара для каждой возрастной группы наблюдается отчётливая тенденция увеличения его с возрастом (см. табл. 1). Между годовалыми (I) и двухлетними (II) птицами эти различия лежат на пороге значимости (U-test I-II, $p = 0,053$; U-test II-III, $p = 0,1$). Наиболее заметны различия (U-test I-(II+III), $p = 0,03$) между объединённой группой взрослых (II+III) и молодых птиц (I), что логично связано с рассматриваемым ниже ростом разнообразия отдельной песни. Подобное показано в работе Д.В. Поповой с соавт. для звенигородской популяции [22], где отмечен рост размера репертуара с 1-го по 3-й год жизни с дальнейшим его снижением.

Среднее разнообразие песни (отношение количества типов песенных фигур в песне к общему числу фигур в ней) составляет около 50%, т.е. один тип фигуры используется в песне в среднем 2 раза. Характерен линейный рост разнообразия песни от первого к третьему году жизни (рис. 3). Ко второму году происходит увеличение количества типов фигур (U-test I-II, $p < 0,001$) в песне при сохранении общего числа фигур в ней (U-test I-II, $p = 0,32$). В третьей возрастной группе разнообразие продолжает расти (U-test II-III; $p < 0,001$), несмотря на снижение как числа типов фигур, так и общего их числа в песне (см. табл. 1). Это обеспечивается непропорциональным сокращением числа типов фигур относительно общего числа фигур в песне. Таким образом, разнообразие песни с возрастом увеличивается разными способами: увеличением числа используемых фигур и их типов и непропорциональным сокращением этих компонентов в песне. Разнообразие песен взрослых самцов является важным показателем при выборе партнёра самкой [6].

Оценка общего разнообразия песен с помощью индекса Шеннона (см. табл. 1), чувствительного к присутствию редких типов фигур в них, показала значимое увеличение разнообразия песенных последовательностей при переходе от годовалого (I) к двухлетнему (II) возрасту (U-test I-II, $p = 0,02$), а также между годовалыми самцами и объединённой группой взрослых (II+III) – (U-test I-(II+III), $p = 0,02$). Таким образом, наблюдаемое с возрастом увеличение разнообразия песенной последовательности у мухо-

ловки-пеструшки связано с более равномерным использованием в индивидуальных репертуарах популяционного набора типов фигур.

При сравнении исследуемых групп по индексу полидоминантности значимых различий не выявлено (U-test I-II, $p = 0,1$; U-test II-III, $p = 0,58$; U-test I-III, $p = 0,37$). В работе А.П. Вабищевич при анализе данного индекса показано, что взрослые самцы отличаются более высоким песенным разнообразием в сравнении с годовалыми [27].

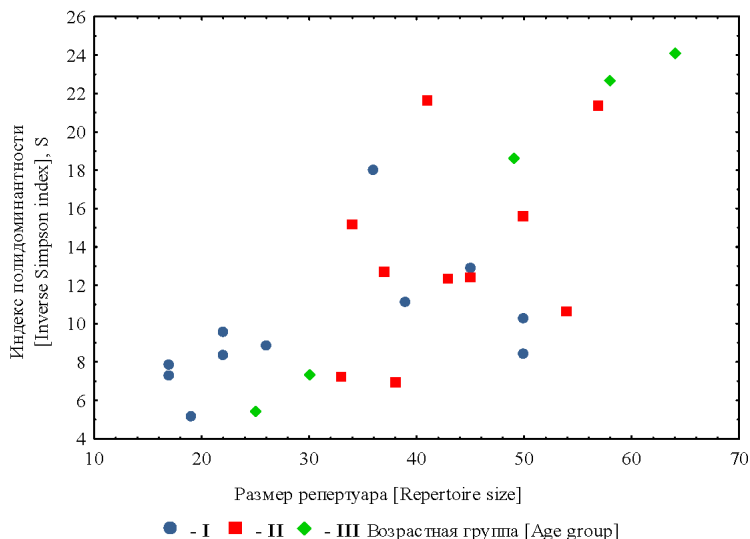


Рис. 2. Распределение самцов *Ficedula hypoleuca* по размеру репертуара и разнообразию песен

[Fig. 2. Distribution of male *Ficedula hypoleuca* by repertoire size and versatility of songs]

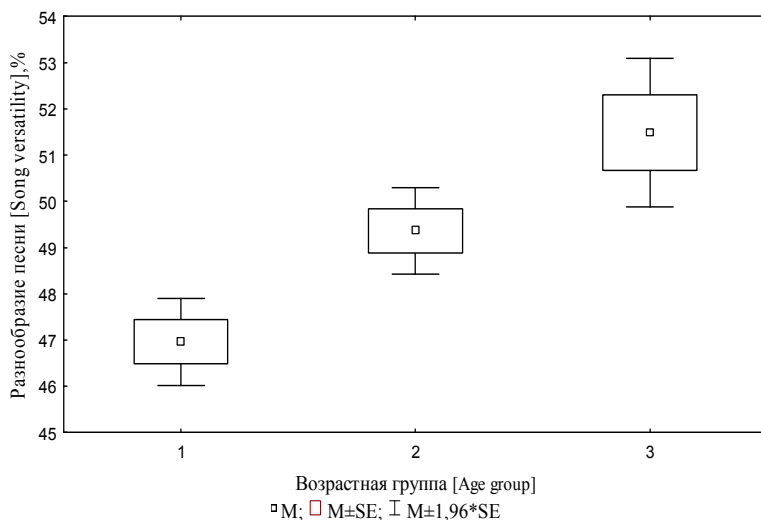


Рис. 3. Разнообразие песен самцов *Ficedula hypoleuca* разных возрастных групп

[Fig. 3. Versatility of songs of male *Ficedula hypoleuca* from different age groups]

Основные типы фигур песенного репертуара. Из 132 выделенных типов песенных фигур в исследуемой популяции основной группового песенного репертуара можно считать 34 типа, суммарная доля которых в песенных последовательностях составила 72,8% от проанализированных фигур. Использование каждой из данных фигур составило от 8,1 до 1,01%. Эти фигуры отмечены в репертуаре 88,5–42,3% самцов ($n = 26$). Для 98 типов фигур отмечено крайне редкое (0,98–0,01%) включение их в пение, при этом их используют в репертуаре не более 42,3% самцов. Обращает на себя внимание, что из 34 типов выделяются 12 типов фигур (№ 22, 21, 24, 1, 62, 17, 102, 39, 77, 100, 4, 46), которые встречаются у 61,5–88,5% самцов. Именно эти фигуры наиболее представлены в песнях половины и более самцов разных возрастных групп. Анализ их использования позволил выделить 3 устойчивых варианта стратегий их употребления (рис. 4, А–С). Наиболее представленные в песенной последовательности четыре типа фигур (№ 22, 21, 24, 1) используются птицами разного возраста относительно стабильно, несмотря на то, что только использование фигуры № 22 строго не значимо между всеми возрастными группами. Тогда как для фигур № 21 ($F_{II-III} = 2,51$; $p < 0,01$), № 24 ($F_{II-III} = 2,51$; $p < 0,01$), № 1 ($F_{I-II} = 2,03$; $p < 0,05$) различия достигают порога значимости при больших выборках сравниваемых фигур в группах (I – 8 509, II – 7 930, III – 2 957). Для фигур № 62, 17, 102 наблюдается выраженное увеличение их использования с возрастом. Выявленные различия высоко значимы (F -критерий; $p < 0,01$). Отчётливым снижением доли использования в разных возрастных группах выделяются фигуры № 39, 77, 100 (F -критерий; $p < 0,01$). Особый интерес может представлять изучение особенностей использования птицами этих фигур как структурных элементов песенных последовательностей.

Структурные элементы песен и их возрастные изменения.

Важнейшим элементом разнообразия песни является объединение фигур в более сложные песенные конструкции и их комбинаторика. Анализ общей песенной последовательности позволил выделить следующие устойчивые структурные компоненты песни (рис. 5):

- 1) «бимотив» – песенная конструкция, состоящая из двух типов фигур;
- 2) «мономотив» – повторение фигуры одного типа;
- 3) «трель» – сложная песенная конструкция из 3 и более типов песенных фигур;
- 4) «связка» – типы фигур, вставляемые между различными песенными конструкциями;
- 5) стартовый элемент – бимотив, мономотив, отдельные типы фигур, исполняемые в начале песни.

Выделенные структурные элементы песни являются теми блоками, комбинирование которых формирует «акустический портрет» самца, т.е. комбинирование осуществляется не на уровне отдельных фигур, а целых конструкций. Далее вариабельность песен самцов и их возрастную изменчивость рассматривали на примере самых популярных вариантов таких структурных элементов. Такой подход позволяет рассматривать в песнях

данного вида как «инерционные» (стереотипные), так и «инновационные» (вариабельные) её компоненты [29].

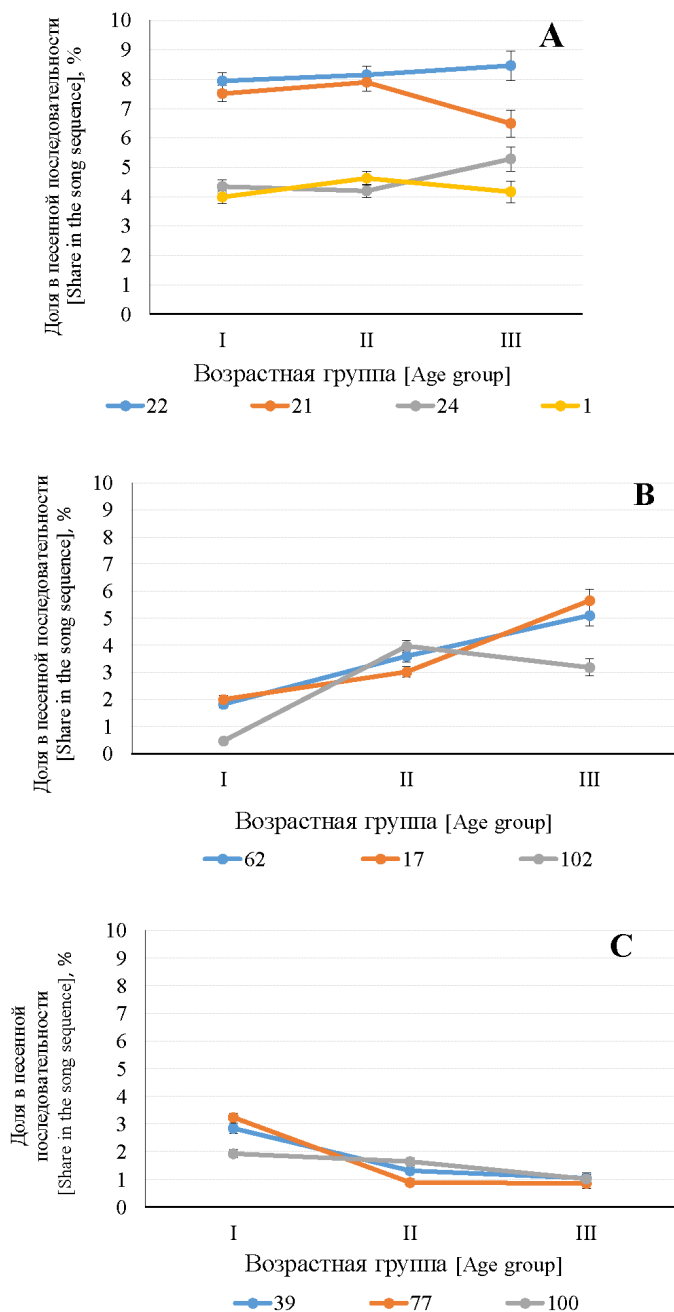


Рис. 4. Стратегии использования массовых типов фигур мухоловкой-пеструшкой с возрастом: *А* – стабильность; *В* – рост; *С* – сокращение
[Fig. 4. Strategies for using mass types of figures by the pied flycatcher as they age:
A - Stability; *B* - Growth; *C* - Contraction]

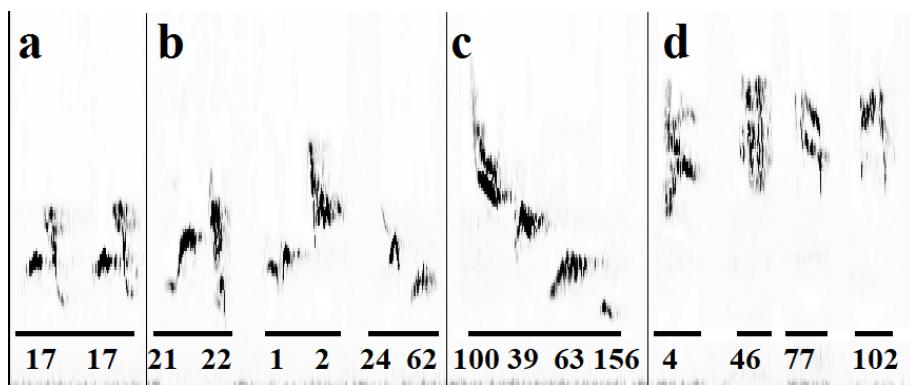


Рис. 5. Распространённые структурные компоненты песен *Ficedula hypoleuca*:
 а – мономотив; б – бимотивы; с – трель; d – отдельные фигуры
 (связки, стартовые элементы)

[Fig. 5. Common structural components of *Ficedula hypoleuca* songs:

a - Monomotive, b - Bimotives, c - Trill, d - Individual figures (ligaments, starting elements)]

Комбинация фигур двух типов (бимотив). Чередование в нём фигур разной частоты – «низкой» (примерно в диапазоне 3–4 кГц) и «высокой» (4–6 кГц) (см. рис. 1) обеспечивает то самое узнаваемое человеком пение мухоловки-пеструшки, интерпретируемое как «клю-ЧИК, клю-ЧИК, кру-ТИ, вер-ТИ...», несмотря на разнообразие сочетаемых в песнях типов фигур, выявляемых при зрительном анализе их спектрограмм.

Самые распространённые бимотивы в песенной последовательности образованы сочетанием типов фигур из числа наиболее часто используемых самцами всех возрастных групп: 21→22; 24→62, 1→2. Самым популярным оказался бимотив 21→22, отмеченный в репертуаре 20 (77%) самцов. Бимотив 24→62 использовали 17 (65,4%) самцов, а бимотив 1→2 – 11 самцов (42,3%). На долю этих конструкций приходится 23,6% общей песенной последовательности.

Анализ частоты использования данных бимотивов птицами разного возраста показал, что фигуры в составе бимотива 21→22 сходно представлены во всех возрастных группах (табл. 2), относительно среднепопуляционного уровня (14,66%). Его использование молодыми птицами (I) не отличается от популяционного (F -критерий, $p > 0,05$), птицы двухлетнего возраста (II) используют данный бимотив несколько чаще ($F = 1,88$; $p < 0,05$), а самцы старшей группы (III) – на 1,5% реже ($F = 2,46$; $p < 0,01$). С возрастом значимо увеличивается ($F_{I-II} = 9,76$, $p < 0,01$; $F_{II-III} = 0,05$, $p > 0,05$; $F_{I-III} = 7,19$, $p < 0,01$) использование бимотива 24→62, в то время как употребление бимотива 1→2 устойчиво снижается ($F_{I-II} = 5,12$, $p < 0,01$; $F_{II-III} = 15,06$, $p < 0,01$; $F_{I-III} = 18,95$, $p < 0,01$). Интересно, что данные конструктивные элементы бимотивов используются птицами разного возраста с теми же закономерностями, что и типы фигур в структуре репертуаров. Это обстоятельство подчёркивает важность бимотивов как базовых компонентов песни мухоловки-пеструшки.

Таблица 2 [Table 2]

Использование бимотивов в песенных последовательностях *Ficedula hypoleuca*
[Use of bimotives in *Ficedula hypoleuca* song sequences]

Мотив из двух типов фигур [Motif of two types of figures]	Возрастная группа, количество фигур в песенной последовательности [Age group, number of figures in song sequence]			Всего фигур [Total figures] <i>n</i> = 19 396
	I	II	III	
	1, <i>n</i> = 8509	2, <i>n</i> = 7930	3+, <i>n</i> = 2957	
21→22 <i>n</i> = 20 ♂	1 226 14,4%	1 234 15,6%	384 13,0%	2 844 14,66%
24→62 <i>n</i> = 17 ♂	292 3,43%	534 6,73%	200 6,76%	1026 5,28%
1→2 <i>n</i> = 11 ♂	426 5,12%	278 3,51%	2 0,07%	716 3,69%

Бимотив, являясь базовым компонентом песни, используется чаще всего с разной кратностью повторения. Так, три популярных бимотива (21→22; 24→62; 1→2) самец может повторять 5–7 раз подряд (рис. 6). Значимые различия ($\chi^2_{(0,01; df=6)} = 23,11$) между распределениями отмечены для бимотива 21→22, где у молодых птиц доминировали случаи с 2-кратным его исполнением (29,14%), тогда как у взрослых – с 3-кратным (38,82%). Максимальные различия между возрастными группами наблюдались при исполнении бимотива 24→62 ($\chi^2_{(0,01; df=6)} = 45,45$, $p < 0,01$), который молодые особи исполняли чаще всего в удвоенном (44,4%) и одинарном (41,97%) вариантах, тогда как взрослые – в 3-кратном (32,09%) и 4-кратном (24,62%). Для бимотива 1→2 различий между молодыми (I) и суммарной группой взрослых (II+III) особей не наблюдалось ($\chi^2_{(0,05; df=6)} = 4,35$; $p > 0,05$). Таким образом, в основе закономерностей использования бимотивов с возрастом лежат различия в кратности их повторения в песне.

Повторение фигур одного типа (мономотив), является распространённым приёмом в песнях мухоловки-пеструшки. Такие повторы отмечены для 64,4% типов фигур ($n = 85$). Однако устойчиво выделяются варианты повторного исполнения 10 типов фигур (№ 17, 116, 40, 65, 3, 19, 72, 108, 107, 49), для которых их повторение является самым частым событием, наблюдавшимся с вероятностью 0,37–0,59. Анализ их включения в песню показал, что они могут исполняться от 1 до 7 раз молодыми птицами и до 4 раз – взрослыми, при этом чаще всего у всех птиц отмечается двукратное исполнение мономотивов (рис. 7). Сравнение распределений кратности исполнения данных мономотивов в песне показало, что различия между возрастными группами значимы ($\chi^2_{(0,01; df=5)} = 32,15$; $p < 0,01$) и связаны с ограничением частоты исполнения мономотивов двухлетними (II) и старшими (III) самцами.

Трель. Кроме бимотивов и мономотивов, достаточно устойчиво в песне мухоловки-пеструшки представлены последовательности из 3–5 фигур, именуемые нами трелями. Такая конструкция состоит из разных по частоте фигур. Самым распространённым вариантом трели ($n = 46$) оказалась конструкция, состоящая из 4 фигур (100→39→63→156). В различных комби-

нациях данных типов фигур выявлено 20 вариантов их использования в песнях. Ядром данных вариантов является тип фигуры № 63 ($n = 266$).

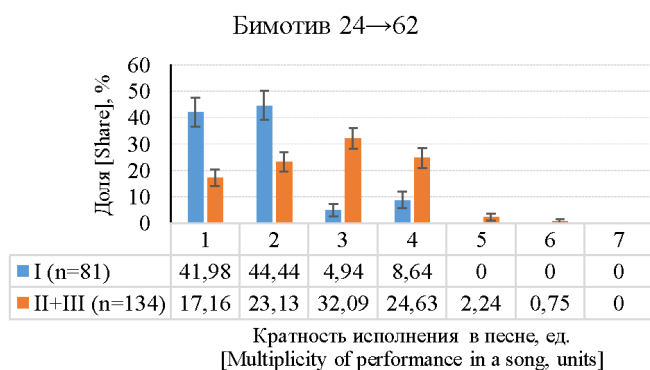
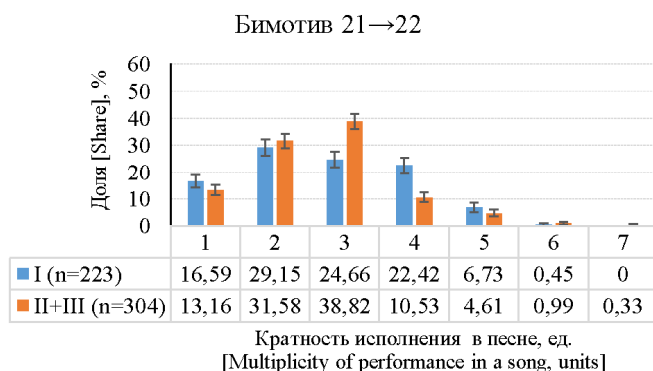
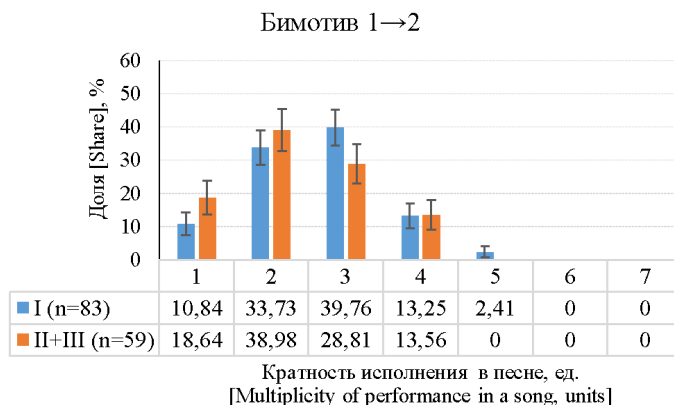


Рис. 6. Кратность исполнения популярных бимотивов в песнях *Ficedula hypoleuca* разного возраста
[Fig. 6. The multiplicity of performance of popular bimotives in the songs of the *Ficedula hypoleuca* of different ages]

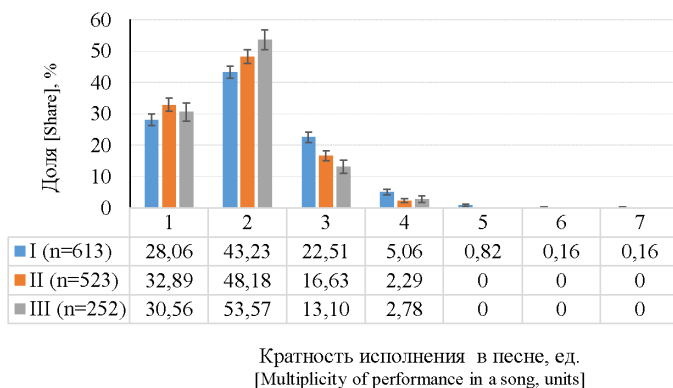


Рис. 7. Распределение количества повторов фигур в песнях *Ficedula hypoleuca* разного возраста
[Fig. 7. Distribution of the number of repetitions of figures in the songs of the *Ficedula hypoleuca* of different ages]

Интересно проследить использование трелей птицами разного возраста. Минимальное использование трели отмечается у самцов в группе I (36,6%). С возрастом доля птиц, использующих такие конструкции, увеличивается (II – 60%; III – 100%). Различия между молодыми и группой взрослых (II+III) статистически значимые ($F = 1,91$; $p < 0,05$). Таким образом, можно полагать, что такие конструкции являются «инновационным» компонентом [29], значительно разнообразящим пение самцов, столь привлекательное для самок [6].

Связка. Выделение ещё одного типа элементов песни – связки обосновано тем, что между выявленными бимотивами, мономотивами и трелями мухоловка-пеструшка часто вставляет одиночные фигуры (№ 4, 120, 46, 44, 16, 33). Отличительной их чертой является то, что они относятся к высокочастотным типам песенных фигур мухоловки-пеструшки и, как правило, используются как вставки между различными конструктивными элементами песни. Их доля в общей песенной последовательности в целом низка (1,61–0,17%). Вероятно, они участвуют в обеспечении «принципа контрастности», согласно которому самец стремится чередовать резко отличающиеся по своим физическим параметрам конструктивные элементы песни [29]. Поскольку обычно би- и мономотивы лежат в сходном частотном диапазоне, связки также выступают в роли «разделителя», обеспечивающего смену частот в песне.

Использование связок в песенной последовательности самцов разного возраста различается: молодые особи (I) используют их в 8,45% случаев, в группе двухлетних (II) их доля возрастает до 9,33% ($F = 1,98$; $p < 0,05$), а в группе старших (III), напротив, снижается до 6,39% ($F = 1,98$; $p < 0,01$). Учитывая, что аналогичным образом изменяется количество фигур в песне, можно предполагать, что использование связок как разделительного компонента в ней оказывается зависимым и от её длины. Вместе с тем в пении взрослых птиц (II+III) чаще ($F = 2,2$; $p < 0,05$) задействовано боль-

шее число их типов, чем у молодых, что также способствует увеличению разнообразия песни.

Стартовый элемент. По каждой фигуре произведена оценка частоты её нахождения в стартовой позиции. Из 1 950 проанализированных песен в 15,8% их начало связано с фигурой 21. Учитывая, что фигура № 21 является частью самого популярного бимотива в популяции – 21→22, можно говорить, что во многих случаях песня начинается без специализированного начала сразу с основного элемента – бимотива. Из 1 422 случаев его наличия в общей песенной последовательности в начале песни он отмечается в 21,73% случаев. С другого популярного момотива – 17→17 песня начинается в 6,5% случаев. Из 212 случаев его присутствия в песенной последовательности в 56,13% он находится в начале песни, что говорит о более выраженной его специализации как стартового элемента песни.

Функцию специализированного стартового элемента в большей степени выполняет фигура № 77. С данной фигуры песня начиналась в 8,3% случаев. В начале песни она встречается в 7,2 раза чаще (F -критерий; $p < 0,01$), чем в последующих её позициях (в среднем – 1,1%). Из 370 случаев присутствия её в групповой песенной последовательности в 43% случаев она находилась в начале песни. Интересно, что фигура № 77 иногда используется самцами в период длительных пауз между песнями, исполняя её как однократно, так и несколько раз подряд. По всей вероятности, этот звук в данном случае выполняет иные функции в коммуникации птиц. Не случайно чаще ($F = 4,5$; $p < 0,01$) в начале песни с частотой 3,2% встречается также фигура № 100. Её исполнение в начале песни наблюдается в 19,14% из 324 случаев её использования в песенной последовательности.

С возрастом использование стартовых элементов заметно меняется. Для двухфигурных конструкций выявлено отчётливое увеличение их доли в начале песни: для бимотива 21→22 оно оказалось двукратным (I – 14,85%; II – 25,45%; III – 31,47%) и значимым (F -критерий, $p < 0,05$). Для момотива 17→17 увеличение ещё более выражено – в 4,6 раза (F_{I-III} ; $p < 0,01$) между группой молодых (I – 0,1%) и взрослых (II – 7,9%; III – 14,1%) самцов. В отношении монофигурных конструкций (№ 77, 100), напротив, выявлено устойчивое снижение ($F_{№ 77, I-III} = 5,7$; $F_{№ 100, I-III} = 4,8$; $p < 0,01$) их участия в этой роли в 3,5–7 раз от I к III возрастной группе (№ 77: I – 13,9%; II – 5,2%; III – 4,0%. № 100: I – 5,7%; II – 1,9%; III – 0,8%). Таким образом, с возрастом самцы чаще начинают песню сразу с основной вариационной её части, что в целом не сказывается на её разнообразии.

Финишный элемент. На основе проведённого анализа можно утверждать, что у мухоловки-пеструшки, в отличие от некоторых видов, нет выраженного заключительного элемента песни. Самцы этого вида могут легко прерывать песню в любой её части и начинать исполнять следующую.

Подводя общий итог, можно сказать, что развитие песни мухоловки-пеструшки с возрастом проходит поэтапно. Вокализация годовалых самцов (I) характеризуется меньшим размером репертуара, низким разнообразием песен и средней её длиной. Они часто начинают песню со специализиро-

ванных монофигурных стартовых элементов. Используют длинные мономотивы с кратностью повторения 3 раза и более. Задействуют минимальное число типов связок в репертуаре. На втором году жизни (II) у самцов происходит увеличение размера репертуара и разнообразия песни за счёт освоения сложных песенных конструкций (трелей) при сохранении общей длины песни. В отношении использования популярных бимотивов наблюдаются разнонаправленные закономерности их использования (стабильность, рост, сокращение), которые продолжаются с возрастом. С третьего года жизни (III) у самцов происходит значимое сокращение длины песни, но при этом продолжается увеличение размера репертуара и за счёт этого – рост разнообразия песни. Таким образом, с возрастом самцы усложняют песню, а также стремятся сократить число избыточной информации в ней.

Заключение

Размер группового песенного репертуара мухоловки-пеструшки составил 132 типа песенных фигур, индивидуального – от 17 до 64. Основу репертуара составляют 34 типа фигур, на которые приходится 72,8% случаев их использования в песенной последовательности, только 12 из них встречаются у половины и более самцов в каждой возрастной группе. Выявлена дифференциация птиц по размерам репертуара, максимально выраженная в группе молодых самцов, обусловленная, по всей вероятности, генетически.

Выделены устойчивые компоненты в структуре песни: бимотивы, мономотивы, трели, связки, стартовые элементы. Базовыми элементами песни являются бимотивы, которые лежат в основе видоспецифичности и узнаваемости песни вида. Развитие песни с возрастом происходит в направлении увеличения размера репертуара и её разнообразия за счёт освоения самцами сложных конструкций и избавления от избыточной информации.

Список источников

1. Baker M.C. Bird song research: the past 100 years // *Bird Behavior*. 2001. Vol. 14, № 1. PP. 3–50.
2. Catchpole C.K. Bird song: biological themes and variations / C.K. Catchpole, P.J.B. Slater. New York : Cambridge University Press, 2008. 335 p.
3. Beecher M.D., Brenowitz E.A. Functional aspects of song learning in songbirds // *Trends in ecology & evolution*. 2005. Vol. 20, № 3. PP. 143–149. doi: 10.1016/j.tree.2005.01.004
4. Kipper S., Mundry R., Hultsch H., Todt D. Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition // *Behaviour*. 2004. Vol. 141, № 3. PP. 371–390. doi: 10.1163/156853904322981914
5. dos Santos E.B., Llambias P.E., Rendall D. The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*) // *Journal of Ornithology*. 2016. Vol. 157, № 1. PP. 289–301. doi: 10.1007/s10336-015-1277-3
6. Lampe H.M., Saetre G.-P. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires // *Proc. Roy. Soc. London. B*. 1995. Vol. 262, № 1364. PP. 163–167. doi: 10.1098/rspb.1995.0191
7. Catchpole C.K. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in Acrocephalus warblers // *Advances in the Study of Behavior*. 2000. Vol. 29. PP. 45–97. doi: 10.1016/S0065-3454(08)60103-5

8. Reid J.M., Arcese P., Cassidy A.L., Hiebert S.M., Smith J.N., Stoddard P.K., Marr A.B., Keller, L.F. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia* // Animal behavior. 2004. Vol. 68 (5). PP. 1055–1063. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.07.003
9. Dadwal N., Bhatt D. Relationship between song repertoire size with nesting success, territory size, and territorial conflict in pied bush chat (*saxicola caprata*) // The Wilson Journal of Ornithology. 2017. Vol. 129, № 4. PP. 701–712. doi: 10.1676/16-124.1
10. Suter S.M., Ermacora D., Rieille N., Meyer, D.R. A distinct reed bunting dawn song and its relation to extrapair paternity // Animal Behaviour. 2009. Vol. 77 (2). PP. 473–480. doi: 10.1016/j.anbehav.2008.11.002
11. Dreiss A.N., Navarro C., De Lope F., Möller A.P. Effects of an immune challenge on multiple components of song display in barn swallows *Hirundo rustica*: implications for sexual selection // Ethology. 2008. № 114(10). PP. 955–964. doi: 10.1111/j.1439-0310.2008.01546.x
12. Lampe H.M., Espmark Y.O. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca* // Animal Behaviour. 1994. Vol. 47, № 4. PP. 869–876. doi: 10.1006/anbe.1994.1118
13. Vabishchevich A.P. Two strategies of between-season changes in the song composition of the pied flycatcher // Annales Zoologici Fennici. 2012. Vol. 49, № 4. PP. 219–230. doi: 10.5735/086.049.0402
14. Eens M., Pinxten R., Verheyen R.F. Song learning in captive European starlings, *Sturnus vulgaris* // Animal Behaviour. 1992. Vol. 44, № 6. PP. 1131–1143. doi: 10.1016/S0003-3472(05)80325-2
15. Garamszegi L.Z., Török J., Hegyi G., Szöllösi E., Rosivall B., Eens M. Age - dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis* // Ethology. 2007. Vol. 113, № 3. PP. 246–256. doi: 10.1111/j.1439-0310.2007.01337.x
16. Kiefer S., Sommer C., Scharff C., Mundry R. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season // J. Avian Biol. 2009. Vol. 40. PP. 231–236. doi: 10.1111/j.1600-048X.2009.04500.x
17. 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, № 2. PP. 140–154. doi: 10.1080/09524622.2017.1408495
18. Balsby T.J.S., Hansen P. Element repertoire: change and development with age in White-throat *Sylvia communis* song // Journal of Ornithology. 2010. Vol. 151, № 2. PP. 469–476. doi: 10.1007/s10336-009-0481-4
19. Adret-Hausberger M., Güttinger H.R., Merkel F.W. Individual life history and song repertoire changes in a colony of starlings (*Sturnus vulgaris*) // Ethology. 1990. Vol. 84, № 4. PP. 265–280. doi: 10.1111/j.1439-0310.1990.tb00802.x
20. Forstmeier W., Hasselquist D., Bensch S., Leisler B. Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 2006. Vol. 59, № 5. PP. 634–643. doi: 10.1007/s00265-005-0090-z
21. Eriksen A., Slagsvold T., Lampe H.M. Vocal plasticity – are pied flycatchers, *Ficedula Hypoleuca*, open-ended learners? // Ethology. 2011. Vol. 117, № 3. PP. 188–198. doi: 10.1111/j.1439-0310.2010.01864.x
22. Попова Д.В., Горещая М.Я., Ильина Т.А. Возрастные особенности песни мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Экология, эволюция и систематика животных : материалы международной научно-практической конференции. Рязань : НП Голос губернии, 2012. С. 357–358.
23. Горещая М.Я. Песня птиц как интегральный показатель состояния особи и её взаимодействий с окружающей средой // Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.) : тезисы докладов. Тверь, 2018. С. 82.

24. Motes-Rodrigo A., Labra A., Lampe H.M. Breeding experience and not age modulates the song development of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) // *Ethology*. 2017. Vol. 123, № 3. PP. 197–204. doi: 10.1111/eth.12589
25. Bastrikova A.E., Gashkov S.I., Moskvitina N.S. Age-related variability of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in natural and urban environments // *Biology Bulletin*. 2021. Vol. 48, № 5. PP. 607–615. doi: 10.1134/S1062359021050046
26. Espmark Y.O., Lampe H.M. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons // *Bioacoustics*. 1993. Vol. 5, № 1–2. PP. 33–65. doi: 10.1080/09524622.1993.9753229
27. Вабишевич А.П. Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* : дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ им. Ломоносова, 2011. 209 с.
28. Иванова М.Н. Взаимозависимость типа окраски, возраста и акустических характеристик песни у самцов мухоловки-пеструшки // *Орнитология*. 1998. Т. 28. № 1–2. С. 126–135.
29. Панов Е.Н. Избранные труды. Этология и эволюционная биология. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2012. 595 с.

References

1. Baker MC. Bird song research: the past 100 years. *Bird Behavior*. 2001;14(1):3-50.
2. Catchpole CK. Bird song: biological themes and variations. New York : Cambridge University Press; 2008. 335 p.
3. Beecher MD, Brenowitz EA. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in ecology & evolution*. 2005;20(3):143-149. doi: [10.1016/j.tree.2005.01.004](https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.004)
4. Kipper S, Mundry R, Hultsch H, Todt D. Long-term persistence of song performance rules in nightingales (*Luscinia megarhynchos*): a longitudinal field study on repertoire size and composition. *Behaviour*. 2004;141(3):371-390. doi: [10.1163/156853904322981914](https://doi.org/10.1163/156853904322981914)
5. dos Santos EB, Llambias PE, Rendall D. The structure and organization of song in Southern House Wrens (*Troglodytes aedon chilensis*). *Journal of Ornithology*. 2016;157(1):289-301. doi: [10.1007/s10336-015-1277-3](https://doi.org/10.1007/s10336-015-1277-3)
6. Lampe HM, Saetre G-P. Female pied flycatchers prefer males with larger song repertoires. *Proc. Roy. Soc. London. B*. 1995;262 (1364):163-167. doi: [10.1098/rspb.1995.0191](https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0191)
7. Catchpole CK. Sexual selection and the evolution of song and brain structure in Acrocephalus warblers. *Advances in the Study of Behavior*. 2000;29:45-97. doi: [10.1016/S0065-3454\(08\)60103-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60103-5)
8. Reid JM, Arcese P, Cassidy AL, Hiebert SM, Smith JN, Stoddard PK, Marr AB, Keller LF. Song repertoire size predicts initial mating success in male song sparrows, *Melospiza melodia*. *Animal behavior*. 2004;68(5):1055-1063. doi: [10.1016/j.anbehav.2004.07.003](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.07.003)
9. Dadwal N, Bhatt D. Relationship between song repertoire size with nesting success, territory size, and territorial conflict in pied bush chat (*saxicola caprata*). *The Wilson Journal of Ornithology*. 2017;129(4):701-712. doi: [10.1676/16-124.1](https://doi.org/10.1676/16-124.1)
10. Suter SM, Ermacora D, Rieille N, Meyer DR. A distinct reed bunting dawn song and its relation to extrapair paternity. *Animal Behaviour*. 2009;77(2):473-480. doi: [10.1016/j.anbehav.2008.11.002](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.11.002)
11. Dreiss AN, Navarro C, De Lope F, Møller AP. Effects of an immune challenge on multiple components of song display in barn swallows *Hirundo rustica*: implications for sexual selection. *Ethology*. 2008;114(10):955-964. doi: [10.1111/j.1439-0310.2008.01546.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01546.x)
12. Lampe HM, Espmark YO. Song structure reflects male quality in pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*. *Animal Behaviour*. 1994;47(4):869-876. doi: [10.1006/anbe.1994.1118](https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1118)
13. Vabishchevich AP. Two strategies of between-season changes in the song composition of the pied flycatcher. *Annales Zoologici Fennici*. 2012;49(4):219-230. doi: [10.5735/086.049.0402](https://doi.org/10.5735/086.049.0402)

14. Eens M, Pinxten R, Verheyen RF. Song learning in captive European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Animal Behaviour*. 1992;44(6):1131-1143. doi: [10.1016/S0003-3472\(05\)80325-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80325-2)
15. Garamszegi LZ, Török J, Hegyi G, Szöllösi E, Rosivall B, Eens M. Age-dependent expression of song in the collared flycatcher, *Ficedula albicollis*. *Ethology*. 2007;113(3):246-256. doi: [10.1111/j.1439-0310.2007.01337.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2007.01337.x)
16. Kiefer S, Sommer C, Scharff C, Kipper S, Mundry R. Tuning towards tomorrow? Common nightingales *Luscinia megarhynchos* change and increase their song repertoires from the first to the second breeding season. *J. Avian Biol.* 2009;40:231-236. doi: [10.1111/j.1600-048X.2009.04500.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2009.04500.x)
17. Vaytina TM, Shitikov DA. Age-related changes in song repertoire size and song type sharing in the Whinchat *Saxicola rubetra*. *Bioacoustics*. 2019;28(2):140-154. doi: [10.1080/09524622.2017.1408495](https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1408495)
18. Balsby TJS, Hansen P. Element repertoire: change and development with age in White-throat *Sylvia communis* song. *Journal of Ornithology*. 2010;151(2):469-476. doi: [10.1007/s10336-009-0481-4](https://doi.org/10.1007/s10336-009-0481-4)
19. Adret-Hausberger M, Güttinger HR, Merkel FW. Individual life history and song repertoire changes in a colony of starlings (*Sturnus vulgaris*). *Ethology*. 1990;84(4):265-280. doi: [10.1111/j.1439-0310.1990.tb00802.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00802.x)
20. Forstmeier W, Hasselquist D, Bensch S, Leisler B. Does song reflect age and viability? A comparison between two populations of the great reed warbler *Acrocephalus arundinaceus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2006;59(5):634-643. doi: [10.1007/s00265-005-0090-z](https://doi.org/10.1007/s00265-005-0090-z)
21. Eriksen A, Slagsvold T, Lampe HM. Vocal plasticity - are pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, open-ended learners? *Ethology*. 2011;117(3):188-198. doi: [10.1111/j.1439-0310.2010.01864.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01864.x)
22. Popova DV, Goretzkaya MYa, Il'ina TA. Vozrastnye osobennosti pesni mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Age-dependent characteristics of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) songs] In: *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh*. Mat-ly Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konf. [Ecology, evolution and systematics of animals. Proceedings of the International Scientific-Practical Conference (Ryazan, Russia, 13-16 November, 2012)]. Ryazan: NP Golos gubernii Publ.; 2012. pp. 357-358. In Russian
23. Goretzkaya MYa. Pesnya ptits kak integral'nyy pokazatel' sostoyaniya osobi i ee vzaimodeystviy s okruzhayushchey sredoy [Bird song as an integral indicator of the state of an individual and its interaction with the environment]. In: *Pervyy Vserossiyskiy ornitologicheskii congress*. Tezisy dokladov [First All-Russian Ornithological Congress. Theses of reports (Tver, Russia, 29 January - 4 February, 2018)]. 2018. p. 82. In Russian
24. Motes-Rodrigo A, Labra A, Lampe HM. Breeding experience and not age modulates the song development of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*). *Ethology*. 2017;123(3):197-204. doi: [10.1111/eth.12589](https://doi.org/10.1111/eth.12589)
25. Bastrikova AE, Gashkov SI, Moskvitina NS. Age-related variability of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) song in natural and urban environments. *Biology Bulletin*. 2021;48(5):607-615. doi: [10.1134/S1062359021050046](https://doi.org/10.1134/S1062359021050046)
26. Espmark YO, Lampe HM. Variations in the song of the pied flycatcher within and between breeding seasons. *Bioacoustics*. 1993;5(1-2):33-65. doi: [10.1080/09524622.1993.9753229](https://doi.org/10.1080/09524622.1993.9753229)
27. Vabishchevich AP. *Mezhpopulyatsionnaya i individual'naya izmenchivost' pesni mukholovki-pestrushki Ficedula hypoleuca* [Inter-population and individual variability in the song of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*]. CandSci. Dissertation, Biology. Moscow: Moscow State University; 2011. 209 p. In Russian
28. Ivanova MN. Vzaimozavisimost' tipa okraski, vozrasta i akusticheskikh kharakteristik pesni u samtsov mukholovki-pestrushki [Interdependence of colouring type, age and acoustic song characteristics of the pied flycatcher]. *Ornitologiya*. 1998;28(1-2):126-135. In Russian
29. Panov EN. Izbrannye trudy. Etologiya i evolyutsionnaya biologiya [Selected works. Ethology and Evolutionary Biology]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd.; 2012. 595 p. In Russian

Информация об авторах:

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Бастрикова Анастасия Евгеньевна – аспирант кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Москвитина Нина Сергеевна – д-р биол. наук, профессор, профессор кафедры зоологии позвоночных и экологии Национального исследовательского Томского государственного университета (634050, г. Томск, Россия, пр. Ленина, 36).

E-mail: mns_k@mail.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Gashkov Sergey I, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Bastrikova Anastasia E, Post-Graduate Student, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Moskvitina Nina S, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University, 36 Lenin Ave., Tomsk 634050, Russian Federation.

E-mail: mns_k@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Поступила в редакцию 28.12.2021 г.; повторно 25.04.2022 г.;
принята 27.04.2022 г.; опубликована 20.05.2022 г.*

*Received 28 December 2021; Revised 25 April 2022;
Accepted 27 April 2022; Published 20 May 2022.*