

Научная статья
УДК 598.813, 591.582.2
doi: 10.17223/19988591/65/6

Песенные репертуары мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* томской популяции: сравнительный аспект рекламной песни в городской и естественной среде

**Анастасия Евгеньевна Бастрикова¹, Сергей Иванович Гашков²,
Нина Сергеевна Москвитина³**

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

¹ bastrikova_a_e@mail.ru

² parusmajor1@rambler.ru

³ mns_k@mail.ru

Аннотация. На основе анализа спектрограмм самцов *Ficedula hypoleuca*, населяющих парки г. Томска (n = 48), и птиц из естественных местообитаний (n = 34) изучены песенные репертуары томской популяции. Выявлены 173 типа песенных фигур, из которых 156 отмечены в «лесной» группировке, 147 – в «городской». Величины индивидуальных репертуаров схожи в обеих группах и в среднем составляют 35,5 типа фигур. В городской среде самцы исполняют более короткие и менее разнообразные песни. Основу группового репертуара исследуемой популяции составляют 13 типов фигур. Наиболее распространёнными являются фигуры, выполняющие функцию связок, бимотивов и стартового элемента. Для каждой из группировок характерен свой набор предпочитаемых песенных фигур и конструкций. В урбанизированной среде процесс распространения новых типов фигур происходит медленнее, чем выпадение «лесных» фигур. «Городские» самцы компенсируют выпадение «лесных» типов фигур более частым включением в песни широко распространённых в популяции типов фигур. Формирования различий между группировками, вероятно, связаны с высокой степенью верности самцов прежним местам гнездования на фоне относительной изоляции «городской» группировки как «островного», мозаичного местообитания.

Ключевые слова: *Ficedula hypoleuca*, песня, песенный репертуар, типы фигур, городская и естественная среда

Источник финансирования: исследование выполнено при поддержке РНФ в рамках научного проекта № 22-24-00468.

Для цитирования: Бастрикова А.Е., Гашков С.И., Москвитина Н.С. Песенные репертуары мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* томской популяции: сравнительный аспект рекламной песни в городской и естественной среде // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 65. С. 111–129. doi: 10.17223/19988591/65/6

Song repertoires of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* of the Tomsk population: a comparative aspect of the advertising song in the urban and natural environment

Anastasia E. Bastrikova¹, Sergey I. Gashkov², Nina S. Moskvitina³

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

¹ bastrikova_a_e@mail.ru

² parusmajor1@rambler.ru

³ mns_k@mail.ru

Summary. Animals have just recently begun to inhabit cities which differ from natural ecosystems in a number of key ways. Wild birds' diverse behaviors, including communication, shift in urban settings. The structure of songs and its frequency-temporal features are vulnerable to change. However, little is known about how urban environments impact the song repertoires of birds. The purpose of this research was to compare and contrast the key elements of the pied flycatcher's song repertoire in urban and natural settings.

The study was carried out between 2014 and 2022. The study focused on two Pied Flycatcher populations, "forest" and "urban," which reside in regions with different levels of anthropogenic impact. Data for the "forest" group were gathered 13 kilometers from Tomsk in the natural habitat of the species (56°20'56"N, 84°57'06"E). Two parks in Tomsk - "Camp Garden" (56°27'15"N, 84°57'00"E) and "University Grove" (56°28'08"N, 84°56'55"E) - were used to gather information on the "urban" group. The singing logs of 82 male pied flycatchers were examined ("forest": $n = 34$; "urban": $n = 48$). For each male, 75 song sequences were examined for each male. 6150 songs (60556 figures) in total were examined. The quantity of figures and the variety of figures were counted for each song. A unique number was given to each type of figure.

The Pied Flycatcher's song is shorter and less diverse in urban settings (See Table 1). The reduced population density in the city can presumably be linked to the simplicity of songs in 'urban' birds. Males had repertoires with anywhere from 11 to 71 different types of figures. Both groups' repertoires had similar average sizes. In the population repertoire of birds, 173 different song figure types were found in the population repertoire of birds, with 156 types in the "forest" group and 147 types in the "urban" group. According to the Jaccard index ($KJ = 0.75$), the song repertoires of the birds in the analyzed groups showed a relatively high degree of similarity.

The 13 figure types that make up the song base of the Pied Flycatcher population under study can be found in the repertoires of at least 50% of the males in each group. These 13 categories of figures represent the basic, conservative portion of the male repertoire. (See Fig. 2) We looked at the figures included in the repertoires of at least 50% of the males in any of the groups under study to evaluate the more variable part of the repertoires of the groups under study (See Fig. 3).

The most common in both groups (for 70% of males or more) were figures that acted as connectors, starting elements, and as part of common motifs. A total of 17 figures were used similarly in the studied groups. For nine types of figures, a higher incidence ($p < 0.05$) of their inclusion was noted in the repertoire of males of the "forest" group and, for four, by those of the "urban" group was noted. This imbalance can be considered a consequence of the different rate of spread of certain "urban" figures in the repertoires of males and the loss of some "forest" figures. This is facilitated by the isolation of the 'urban' group due to its insular nature and high fidelity to former nesting

places of the Pied Flycatcher. Similar patterns were revealed when analyzing the prevalence of different song constructions based on the figures considered in the male repertoires (See Fig. 4).

Comparing how often a figure is used in a group song sequence, we found that only 4 figures were used equally by males in the studied groups ($p > 0.05$), which is 4 times less than when comparing repertoires (See Fig. 5). Eleven "forest" figures and fifteen "urban" figures are identified. The most frequent figures in the song sequence are those that are part of the bimotives, the basic structural components of the song of the Pied Flycatcher. In the forest, males more frequently incorporate figures forming the bimotif 21→22 into their songs, while in the city they incorporate 24→62 ($p < 0.001$). Figures of these motifs contribute the most to the song sequences of the groups under consideration, ranging from 6.8 to 9.1%. In addition to the figures of these bimotives in the forest, four types of figures (with a share of more than 1%) – No. 1, 102, 109, and 17 – are used more frequently. In the city, the number of such figures was five (No. 72, 73, 103, 5, and 94).

Overall, it is conceivable to discuss the presence of 6-7 figures within a diversity of motives (with one bimotif predominating), which determine the key elements of pied flycatcher vocalization at the researched sites. Bimotives, the starting elements, and other figures with ambiguous functional roles all contribute to a lesser extent to establishing the distinctiveness of song sequence of the contrasted groups. Being a "technical" element of the song, the connectors have essentially no impact on the song specificity of the groups.

The discrepancies that arise between the groups are likely influenced by the great level of nest site fidelity that male pied flycatchers have to past breeding locations. As "islands" or mosaic habitats, urban parks support the preservation of segregation between the study groups. Therefore, there is a requirement for maintaining the development of "song culture" in the city.

The article contains 6 Figures, 1 Tables, 32 References.

Keywords: *Ficedula hypoleuca*, song, song repertoire, types of figures, urban environment

Funding: The research was funded by the Russian Science Foundation (project No 22-24-00468).

For citation: Bastrikova AE., Gashkov SI., Moskvitina NS. Song repertoires of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* of the Tomsk population: a comparative aspect of the advertising song in the urban and natural environment. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;65:111-129. doi: 10.17223/19988591/65/6

Введение

Города для животных являются сравнительно новым типом местообитаний, которые отличаются рядом специфических черт, таких как фрагментарность ландшафта [1], иной световой и температурный режимы, различный уровень беспокойства, конкуренции и хищничества [2]. Для успешного существования в урбанизированной среде птицы нередко формируют устойчивые во времени гнездовые группировки. В новых условиях преобразуются различные аспекты жизнедеятельности диких птиц: сдвигаются сроки прилёта и начала гнездования [3], изменяется выбор места для гнезда [4]. Птицы осваивают новые стратегии кормодобывания, меняется спектр их кормов [5]. Для некоторых видов городская среда становится основным местом жизни или предпочтительным местом зимовки [6, 7].

Изменяется в городах и коммуникация птиц, касающаяся как частотно-временных характеристик песни, так и их структуры. В настоящее время известно множество работ, в которых у ряда видов отмечается сдвиг минимальной и / или доминирующей частоты песни в высокочастотную область спектра, что связывают с избеганием перекрытия песни низкочастотными городскими шумами [8–13]. Есть данные, что виды, заселяющие города, имеют акустическую «преадаптацию» к городским условиям за счёт исполнения песен на более высоких частотах, чем близкие к ним виды, которые не стремятся занимать городскую среду [14]. В исследованиях на мухоловке-пеструшке *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) нами показано, что в городской группировке возрастные изменения частотно-временных характеристик песни у самцов начинаются на год раньше, чем в естественных местообитаниях, а минимальная частота песни в городе увеличивалась линейно с возрастом, тогда как в естественных местообитаниях оставалась неизменной и была изначально ниже [13].

Для структурных и временных характеристик песни птиц показаны различные тенденции их преобразования в городской среде. Так, у зарянки *Erithacus rubecula* Linnaeus, 1758 экспериментально выявлено исполнение более коротких и менее сложных песен. Отмечено также, что на воздействие генерируемых шумов птицы реагировали ситуативным повышением минимальной частоты песни [15]. Подобные изменения отмечены и в популяциях большой синицы *Parus major* Linnaeus, 1758 от Лондона до Праги, где наблюдались однотипные изменения песни: самцы в городах исполняли более короткие песни и пели их быстрее [16]. По мнению авторов, изменения песни могут быть следствием поведенческой пластичности видов.

Для ряда видов в городской среде описаны иные закономерности изменения песни. Так, для восточной синицы *Parus minor* Temminck & Schlegel, 1848 (до недавнего времени она рассматривалась как подвид *P. major*) в Японии отмечено исполнение более длинных песен с большим повторением фраз (мотивов) [17]. Сорочий шама *Copsychus saularis* (Linnaeus, 1758) исполнял в городах более длинные и медленные песни, что, по мнению исследователей, ведёт к увеличению избыточности сигнала и может повышать эффективность его передачи в условиях зашумления [18]. У красных кардиналов *Cardinalis cardinalis* (Linnaeus, 1758) по мере урбанизации ландшафтов происходит повышение длины песни и скорости пения, что связывают прежде всего с более высокой плотностью исследуемой городской популяции и, как следствие, большим числом контактов с конспецификами, а не с шумовым загрязнением [19].

Исследований, затрагивающих изменчивость песенных репертуаров птиц, сравнительно немного. Так, при многолетнем изучении репертуара белоголовой зонотрихии *Zonotrichia leucophrys* (Forster, 1772) установлено, что по мере застройки городского участка и роста его шумового загрязнения диалект с высокой минимальной частотой песни вытеснил старый низкочастотный диалект [20]. За почти полувековой период у самцов исследуемой городской группировки произошло значительное увеличение сложности песни [21].

Все представленные примеры хорошо иллюстрируют коммуникативную адаптивность птиц в ответ на меняющиеся условия среды обитания. Предполагается, что в урбанизированной среде на пение могут оказывать влияние не только уровень фонового шума, но и специфические условия обитания городских группировок птиц.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение основных параметров рекламной песни и песенного репертуара мухоловки-пеструшки в условиях городской и естественной среды обитания.

Материалы и методики исследования

Работа выполнена в 2014–2022 гг. в период с первой по третью декаду мая. Исследовали две группировки мухоловки-пеструшки – «лесную» и «городскую». Сбор данных в «лесной» группировке осуществляли в окрестностях учебно-научной станции Томского государственного университета «Полигон Коларово» (56°20'56"N, 84°57'06"E) в Томском районе Томской области. Исследуемый участок расположен на третьей террасе р. Томи в смешанном разреженном лесу с преобладанием осины. Данные в «городской» группировке собраны на территории двух старых парков г. Томска: Университетская роща (56°28'08"N, 84°56'55"E) и Лагерный сад (56°27'15"N, 84°57'00"E). Ландшафт обоих парков фрагментарен: участки леса чередуются с открытыми пространствами и постройками. На всех исследуемых участках для привлечения мухоловки-пеструшки на гнездование развешаны искусственные гнездовья. Плотность гнездования мухоловки-пеструшки в годы исследований в среднем составила 8 пар/га на Полигоне Коларово, 1,3 пары/га в парке Университетская роща [22], до 2,5 пар/га в парке Лагерный сад (наши данные).

Запись пения производили с 7:00 до 14:00 ч. Использовали записи самцов, которые ещё не образовали пару; такие особи хорошо выявлялись по отсутствию строительного материала в рекламируемом гнездовье. Для записи использован диктофон Olympus LS-12 (Olympus Corp., Япония) с выносным параболическим микрофоном PRO-5 PIP (Telinga Microphones, Швеция). Длительность сеанса записи пения одного самца составляла не менее 15 мин.

Визуализацию и анализ записей осуществляли с использованием редактора Cool Edit Pro, версия 2.1 (Adobe, США). Для статистической обработки данных использовали электронные таблицы Microsoft Excel 2010 (Microsoft, США) и программный пакет Statistica, версия 10.0 (Stat soft, США). Проанализированы записи 82 самцов (34 особи из «лесной» группировки, 48 – из «городской»).

Пение самцов мухоловки-пеструшки состоит из отдельных единичных песен, разделенных паузами продолжительностью более 1 с. Каждая рекламная песня представляет собой набор фигур, являющихся либо одним непрерывным звуком, либо несколькими звуками с паузами менее 0,02 с [23] (рис. 1). Фигуры, в свою очередь, могут объединяться в мотивы (фразы)

– последовательности из устойчиво повторяющихся фигур одного или нескольких типов. У мухоловки-пеструшки самцы формируют песни, комбинируя в разных сочетаниях известные им типы фигур, что создаёт практически бесконечное число вариантов типов песен [24]. Поэтому под «индивидуальным репертуаром» мы понимали набор типов песенных фигур, исполняемый особью в песнях.

В настоящей работе для описания компонентов песни использована расширенная их классификация, предложенная нами ранее [25] (см. рис. 1):

- 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 – специализированные фигуры, исполняемые в начале песни.

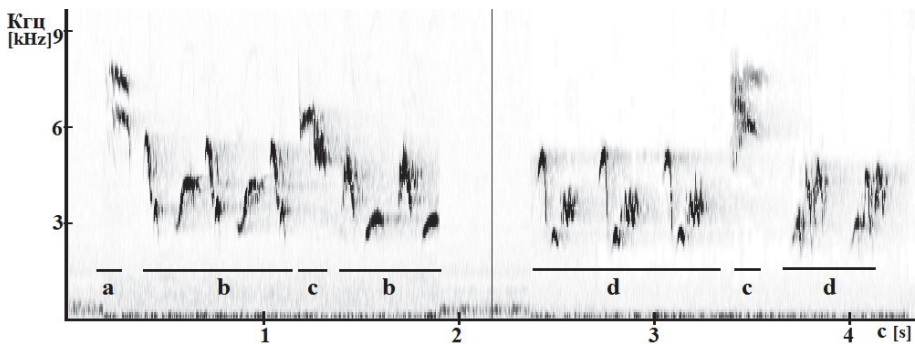


Рис. 1. Сонограмма песен самцов мухоловки-пеструшки: *a* – стартовый элемент; *b* – бимотив; *c* – связка; *d* – мономотив. По оси абсцисс – время, мс; по оси ординат – частота, кГц

[Fig. 1. Sonogram of male pied flycatcher songs: *a* - starting element, *b* - bimotive, *c* - connector, *d* - monomotive. On the X-axis - Time, ms; on the Y-axis - Frequency, kHz]

При анализе на звукозаписи выбирали фрагмент с хорошим качеством записи и, по возможности, непрерываемым пением. Для каждого самца проанализированы 75 песен, что является достаточным количеством для анализа репертуара данного вида [26; наши данные]. Из анализа исключали укороченные песни, состоящие менее чем из трёх фигур, а также демонстрационные песни – сигналы, исполняемые самцом при появлении самки у искусственного гнездовья.

Проанализировано 6 150 песен (60 556 фигур). Типы фигур в песнях 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 ($n = 173$). При анализе песни отображали

в виде числовой последовательности, соответствующей номерам составляющих её типов фигур. Для каждой песни подсчитывали её длину, число входящих в неё фигур и их типов. Разнообразием песни называли отношение количества типов фигур в песне к общему количеству фигур в ней, выраженное в процентах.

В работе придерживались следующих трактовок терминов и определений. Групповой репертуар – перечень фигур, зарегистрированных в той, или иной группе самцов. Групповая песенная последовательность – совокупность фигур в проанализированных песнях самцов той или иной группы. Частоту использования каждого типа фигуры в песенной последовательности представляли его долей от совокупности всех проанализированных фигур.

При сравнениях параметров песни самцов из «городских» и «лесных» группировок использовали U-критерий Манна–Уитни (U-test). Для сравнения встречаемости (%) в группировках типов фигур и других структурных элементов песни использовали критерий Фишера (F). Для оценки сходств групповых репертуаров использовали индекс Жаккара (K_j). Для оценки связи между двумя показателями использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_s). Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Базовые параметры песни. Песня мухоловки-пеструшки имеет продолжительность около 2 с и включает в себя около 10 песенных фигур. Сравнение данных параметров песни в естественных местообитаниях и в городе показало, что в городской среде мухоловка-пеструшка исполняет более короткие песни ($p < 0,001$) за счёт сокращения в них количества фигур ($p = 0,002$) (табл. 1). Наряду с этим «городские» самцы включают в песни и меньшее число типов фигур ($p < 0,001$), что снижает показатель общего разнообразия песни ($p < 0,001$). Упрощение песен у «городских» птиц, вероятно, может быть связано с более низкой плотностью поселения. На городских площадках гнездовая плотность уступала в 3,2–6,2 раза таковой на естественном участке [22]. Наши результаты хорошо согласуются с исследованиями, проведёнными на ряде видов воробьиных птиц, где показано, что в условиях низкой плотности поселения и, как следствие, меньшего контакта с конспецификами самцы исполняли более короткие и менее сложные песни [27, 28]. Обеднению песен могут способствовать и условия обитания птиц в городе. Наличие дополнительных барьеров из зданий, дорог, фрагментарность древесной растительности усиливают акустическую и визуальную изоляцию, что уменьшает число контактов.

Размеры индивидуальных репертуаров самцов варьируют в широких пределах от 14 до 64 типов фигур в лесу и от 11 до 71 – в городе. При этом средняя их величина составила 35,6 типа фигур и не различалась в обеих группах ($p > 0,05$).

Групповые песенные репертуары. В целом групповой репертуар исследуемой популяции мухоловки-пеструшки весьма обширен и включает 173 типа песенных фигур. Из них 156 ($n = 34 \text{ ♂}$) типов отмечены в репертуарах самцов из «лесной» группировки и 147 ($n = 48 \text{ ♂}$) – «городской». Степень сходства исследуемых группировок по индексу Жаккара оказалась достаточно высокой – $K_J = 0,75$. При этом 26 типов фигур отмечены только в «лесной» группировке, 17 – в «городской».

Параметры песни *Ficedula hypoleuca* в различных местообитаниях
[Song parameters of *Ficedula hypoleuca* in various habitats]

Параметры [Parameters]	Группировка [Group]		Всего [Total] $n = 82 \text{ ♂}$
	«лесная» ["Forest"] $n = 34 \text{ ♂}$	«городская» ["Urban"] $n = 48 \text{ ♂}$	
Длина песни, с ($M \pm m_m$; lim) [Song length, s ($M \pm m_m$; lim)]	$2,11 \pm 0,02$ (0,39–5,19)	$1,99 \pm 0,02$ (0,53–5,10)	$2,03 \pm 0,01$ (0,39–5,10)
Число фигур в песне ($M \pm m_m$; lim) [Number of figures per song ($M \pm m_m$; lim)]	$10,04 \pm 0,08$ (3–28)	$9,71 \pm 0,07$ (3–29)	$9,85 \pm 0,05$ (3–29)
Число типов фигур в песне ($M \pm m_m$; lim) [Number of figure types in a song ($M \pm m_m$; lim)]	$4,77 \pm 0,04$ (1–16)	$4,54 \pm 0,04$ (1–14)	$4,64 \pm 0,03$ (1–16)
Разнообразие песни, % ($M \pm m_m$; lim) [Song variety, % ($M \pm m_m$; lim)]	$48,55 \pm 0,27$ (14,29–100)	$46,97 \pm 0,23$ (10,53–100)	$47,62 \pm 0,17$ (10,53–100)
Размер репертуара ($M \pm m_m$; lim) [Repertoire size ($M \pm m_m$; lim)]	$37,03 \pm 2,34$ (14–64)	$34,58 \pm 2,11$ (11–71)	$35,6 \pm 1,57$ (11–71)

Примечание. M – среднее арифметическое; m_m – стандартная ошибка среднего; lim – пределы изменения величины.

[Note. M - arithmetic mean; m_m - standard error of the mean; lim - limits of change of the value].

В совокупности эти 43 фигуры составили менее 0,1% от всех проанализированных фигур групповой песенной последовательности ($n = 60\,556$). Каждая из фигур данных наборов встречена в репертуарах малого числа особей: у 1–4 самцов в «городской» группировке и 1–5 в «лесной». В случае с 28 типами редких фигур (19 – в «лесной» у 3 особей; 9 – в «городской» группировке у 7 самцов) можно говорить либо об индивидуальных особенностях пения отдельных особей, либо об «ошибках» произношения фигур. Типы фигур, отнесённые нами к индивидуальным особенностям пения особи ($n = 14$), устойчиво встречались во многих песнях одного самца и не встречались у других. Если фигура отмечена однократно в одной песне у одной особи, то её, вероятно, можно считать «ошибкой» пения ($n = 14$). Примечательно, что иногда самец формировал редкую фигуру путём слияния фигур двух распространённых типов. В целом наличие уникальных для каждой группировки фигур практически не влияет на особенности репертуара каждой из группировок.

Наиболее распространёнными в исследуемой популяции оказались 13 типов фигур (№ 4, 21, 22, 24, 40, 44, 46, 49, 62, 73, 77, 100, 102) (рис. 2), которые отмечены в репертуарах минимум у 50% самцов в каждой группировке. На эти фигуры приходится 36,8% ($n = 25\,605$) от всех проанализированных фигур в «лесной» группировке и 35,5% ($n = 34\,951$) – в «городской».

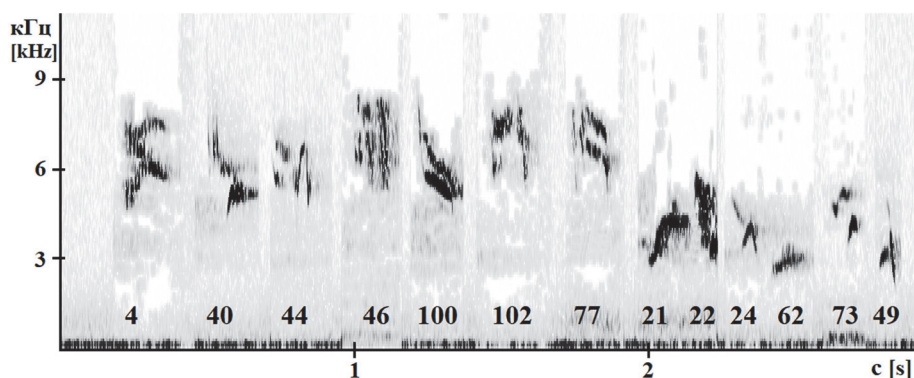


Рис. 2. Типы фигур, наиболее распространённые в «томской» популяции мухоловки-пеструшки. По оси абсцисс – время, мс; по оси ординат – частота, кГц
[Fig. 2. Types of figures are the most common in the "Tomsk" population of the pied flycatcher.
 On the X-axis - Time, ms; on the Y-axis - Frequency, kHz]

Эти 13 типов фигур отражают базовую общепопуляционную часть репертуара самцов и являются наиболее консервативной его составляющей. Для оценки более вариабельной части репертуара исследуемых группировок мы рассмотрели фигуры, присутствующие в репертуарах как минимум 50% самцов какой-либо из группировок. При таком подходе число фигур для сравнения увеличилось до 30 (рис. 3). На фигуры данных типов приходится более половины от всех проанализированных фигур групповой песенной последовательности (58,8% в «лесной» и 60,9% в «городской»).

Более половины из рассматриваемых фигур (17 типов) одинаково распространены в репертуарах самцов обеих групп ($p > 0,05$), при этом большая часть из них (10 типов) относится к числу наиболее распространённых в популяции. Функционально они входят в состав разных компонентов песен, выделенных нами ранее [25]: бимотивы (24→62); фигуры, образующие мономотивы (72→72); связки (№ 4, 40, 44, 46); стартовый элемент (№ 77). Обращает на себя внимание, что в репертуарах наибольшего числа самцов отмечено присутствие фигур, выполняющих функцию связок (№ 4, 40). Следующими по распространённости являлись фигуры, образующие мотив 24→62 и стартовый элемент (№ 77). Так, связку № 4 использовали 82,6% самцов в «лесной» группировке и 83,3% в «городской», связку № 40 – 77,1 и 73,5%; фигуры № 24 – 70,6 и 72,9%, № 62 – 73,5 и 70,8%; стартовый элемент № 77 – 67,7 и 64,6% соответственно.

Наибольший интерес представляют крайние части анализируемого распределения, отражающие различия между группировками. Для 9 типов фигур отмечено более частое ($p < 0,05$) включение их в репертуар самцами «лесной» группировки, а для 4 – «городской». Наибольшие различия между группировками проявились в использовании «лесной» фигуры № 1 (на 39,3%) и «городской» фигуры № 119 (на 31,6%) (см. рис. 3).

Выявленные различия можно рассматривать как сложившиеся особенности «городской» группировки. Период её активного формирования продол-

жается около 30 лет, начальный этап которого связан с развеской искусственных гнездовий в городских парках с 1987 г. с их последующим содержанием и увеличением числа [3, 22], что обеспечило привлечение на гнездование большого количества птиц и поддержание здесь устойчивой группировки исследуемого вида. Следует сказать, что период обитания мухоловки-пеструшки у г. Томска длится немногим более века – с 1906 г., когда её впервые отметили на гнездовании в его окрестностях [29]. Таким образом, формирование «городской» группировки является последовательным событием после успешного закрепления вида в регионе.

Сформировавшиеся особенности репертуаров «городских» самцов могут быть следствием изоляции данной группировки за счёт её островного характера и высоких показателей верности местам прежнего гнездования. В этих условиях в репертуарах самцов распространение получило вдвое меньшее число фигур (4 типа), чем их выпадало (9 типов). Данный дисбаланс можно считать следствием разной скорости процессов распространения новых «городских» фигур в репертуарах самцов и выпадения имевшихся «лесных» фигур. Наблюдаемое обеднение репертуаров самцов мухоловки-пеструшки можно связать со снижением числа контакта с конспецификами в условиях меньшей плотности гнездования и дополнительных изоляционных барьеров (здания, улицы, антропогенный шумовой фон) в городских условиях.

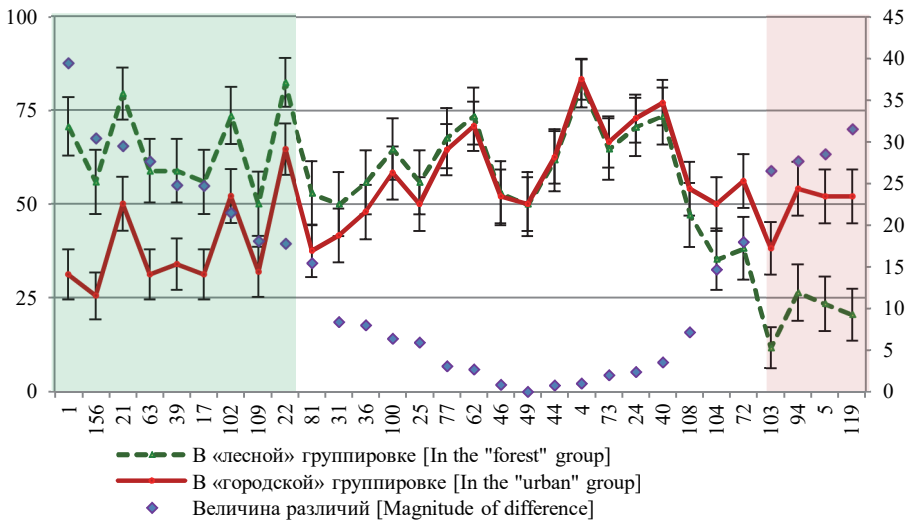


Рис. 3. Представленность в репертуарах самцов распространённых песенных фигур в «лесной» и «городской» группировках мухоловки-пеструшки. Ось X – типы песенных фигур; левая ось Y – процент самцов в группировке, в репертуар которых включена данная фигура; правая ось Y – величина различий в использовании фигур в группировках. Зоны статистически значимых различий (F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом [Fig. 3. Representation in the repertoires of males of common song figures in the "forest" and "urban" groups of the pied flycatcher. On the X-axis - Types of song figures; on the left Y-axis - The percentage of males in the group whose repertoire includes this figure; on the right Y-axis - The magnitude of differences in the use of figures in groupings. Zones of statistically significant differences (F-test, $p < 0.05$) are highlighted in color]

Схожие закономерности проявились при анализе распространённости в репертуарах самцов разных песенных конструкций, основанных на базе рассмотренных фигур (рис. 4). Ряд песенных конструкций чаще присутствует в репертуаре самцов какой-либо из группировок. Так, в лесу у большего числа самцов, чем в городе, в репертуаре имеются бимотивы 21→22, 1→102, 1→2, 109→110, фигура 17, входящая в момотив 17→17, а также комплекс фигуры 63 в виде устойчивой конструкции из 4 элементов, именуемой трелью: 100→39→63→156 (F-критерий, $p < 0,05$). В «городской» группировке большее распространение получают бимотив 94→117, момотивы 5→5, 72→72 (F-критерий, $p < 0,05$). Максимальная разница в распространении бимотива в репертуарах самцов находится на том же уровне, как и в случае с отдельными фигурами (см. рис. 3), достигая 40% в лесу (1→102) и 31% в городе (94→117). Процессы распространения «городских» устойчивых песенных конструкций повторяют выявленные закономерности, характерные для составляющих их частей. В городе получили распространение 3 варианта песенных конструкций, а 5 «лесных» начинают выпадать из репертуаров самцов.

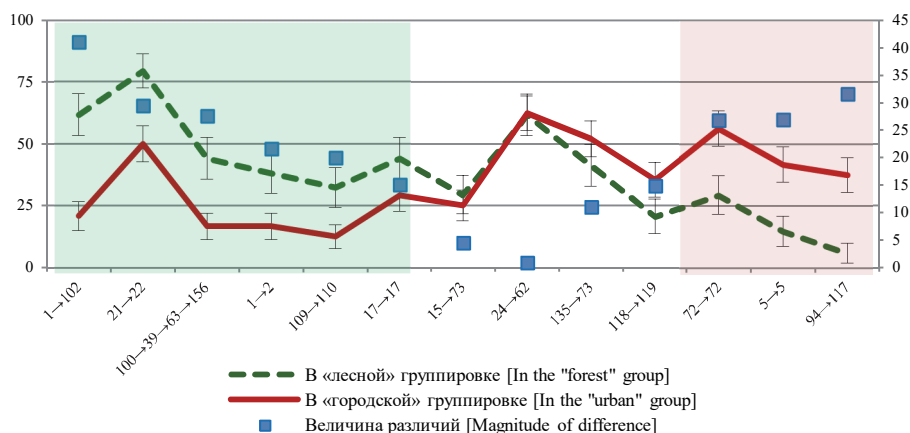


Рис. 4. Представленность распространённых песенных конструкций в «лесной» и «городской» группировках мухоловки-пеструшки. Ось X – варианты песенных конструкций; левая ось Y – процент особей в группировке, в репертуар которых включена данная конструкция; правая ось Y – величина различий в использовании песенных конструкций в группировках. Зоны статистически значимых различий (F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом

[Fig. 4. Representation of common song constructions in the "forest" and "urban" groups of the pied flycatcher. On the X-axis - Types of song constructions; on the left Y-axis - Percentage of individuals in the group whose repertoire includes this construct; on the right Y-axis - The magnitude of differences in the use of song constructions in groupings. Zones of statistically significant differences (F-test, $p < 0.05$) are highlighted in color]

Наличие фигуры в репертуаре самца не предполагает автоматически активного её использования в песенной последовательности. Вероятной причиной может выступать, с одной стороны, функциональная специализация «связок» и «стартового элемента», которая определяет количественные ограничения их использования при формировании каждой отдельной песни.

С другой стороны, наличие в репертуаре нескольких вариантов «связок», «бимотивов», «мономотивов» и других песенных конструкций позволяет чередовать и варьировать их использование. При этом в целом корреляционные связи между показателями присутствия распространённых типов фигур ($n = 30$) в репертуарах самцов и в групповой песенной последовательности оказались выражены на уровне сильной и средней по силе связи ($R_s = 0,74$ в лесу и $0,56$ в городе; $p < 0,01$). Поэтому складывающиеся репертуары отражают потенциал возможного использования фигур, который реализуется самцами индивидуально, формируя при этом групповую песенную последовательность.

Групповая песенная последовательность. При рассмотрении того, как часто та или иная фигура звучит в групповой песенной последовательности, можно оценить вклад каждой из них в общий акустический ансамбль исследуемой группировки. В результате анализа 60 556 фигур выявлены всего 4, одинаково использующиеся ($p > 0,05$) в обеих группировках (рис. 5). Это в 4 раза меньше, чем при сравнении репертуаров, – 17 фигур (см. рис. 4). Зона различий включает 11 «лесных» фигур и несколько больше «городских» – 15. Наиболее часто в песенной последовательности звучат фигуры, входящие в состав бимотивов – базовых структурных компонентов песни мухоловки-пеструшки [25]. При этом в лесу самцы заметно чаще включают в песни фигуры, образующие бимотив $21 \rightarrow 22$, а в городе – $24 \rightarrow 62$ ($p < 0,001$). Фигуры данных мотивов вносят максимальный вклад в песенные последовательности рассматриваемых группировок: в «лесной» – 16,8% (№ 21 – 7,7%; № 22 – 9,1%), в «городской» – 14,2% (№ 24 – 7,3%; № 62 – 6,8%). Из других фигур, входящих в состав различных бимотивов и мономотивов с долей в песенной последовательности более 1%, в лесу кратно чаще используются 4 типа: № 1, 102, 109 и 17. В городе число типов подобных фигур составило 5 (№ 72, 73, 103, 5, 94). Таким образом, можно говорить о наличии 6–7 фигур в составе нескольких бимотивов, мономотивов, которые и определяют основные черты акустической вокализации мухоловки-пеструшки на исследуемых участках.

Для визуализации характера использования типов фигур в групповой песенной последовательности относительно их присутствия в репертуарах самцов мы сравнили, насколько менялось их положение (ранг) в градиенте шкалы «лес – город». Для этого из ранга фигуры, полученного на основе песенной последовательности (см. рис. 5), вычли её ранг по графику распространённости в репертуарах самцов (см. рис. 3). Получившаяся разница рангов отражает, насколько соотносится распространённость фигуры в репертуаре самцов относительно её использования в групповой песенной последовательности (рис. 6).

Наиболее выраженные изменения коснулись нескольких «городских» фигур (№ 62, 36, 24, 73, 81), использование которых возросло на величину 14–6 в относительных ранговых единицах. Данные фигуры чаще всего используются в составе бимотивов $24 \rightarrow 62$, $106 \rightarrow 62$, $73 \rightarrow 15$, $135 \rightarrow 73$, $36 \rightarrow (29, 49, 94)$, мономотива $81 \rightarrow 81$. Заметное сокращение использования отмечено только для одной «городской» фигуры: № 119 на 9 ранговых единиц. Данная

фигура чаще используется в составе мономотива 119→119, а также в сцепке двух мономотивов 118→118→119→119.

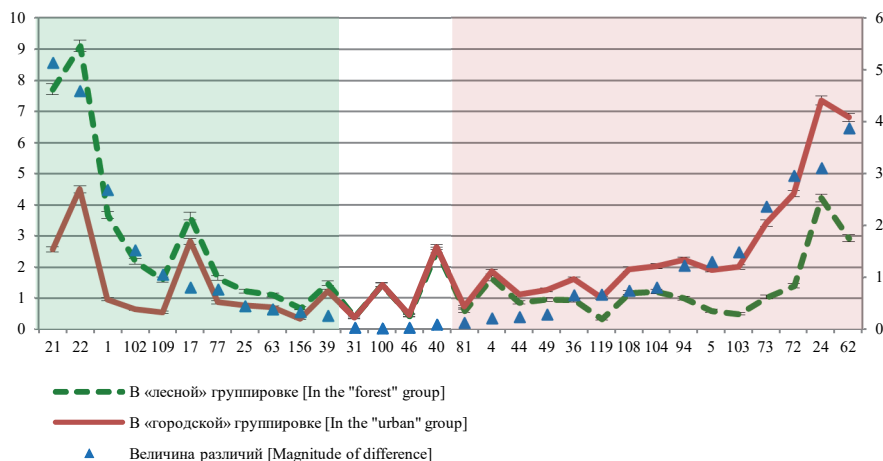


Рис. 5. Встречаемость «популярных» песенных фигур в групповой песенной последовательности «лесной» и «городской» группировок мухоловки-пеструшки. Ось X – типы песенных фигур; левая ось Y – доля фигуры в групповой песенной последовательности; правая ось Y – величина различий в использовании фигур в групповых песенных последовательностях. Зоны статистически значимых различий

(F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом

[Fig. 5. Occurrence of "popular" song figures in the group song sequence of the «forest» and «urban» groups of the pied flycatcher. On the X-axis - Types of song figures; on the left Y-axis - Share of a figure in a group song sequence; on the right Y-axis - The magnitude of the differences in the use of figures in group song sequences. Zones of statistically significant differences (F-test, $p < 0.05$) are highlighted in color]

Среди «лесных» фигур отмечены 3 типа, использование которых заметно возросло (№ 77, 22, 25 – на 6–8 ранговых шагов) или снизилось (№ 156, 39, 63 – на 5–8 ранговых шагов). В первую группу входят стартовый элемент № 77, популярный бимотив 22→22, а также связка № 25. Вторая группа входит в комплекс фигуры № 63, где часто используются в составе устойчивой 4-фигурной конструкции – трели (100→39→63→156). Не изменили свой ранг фигуры № 17, 100.

Обращает на себя внимание, что в городе большинство весомых изменений рангов произошло среди самых исполняемых в групповой песенной последовательности фигур. Следовательно, «акустический портрет» «городской» группы формировался на базе нескольких широко распространённых фигур, ставших при этом и самыми исполняемыми. Такие изменения сложились примерно за 30-летний период существования «городской» группировки в условиях островного местообитания и пониженной относительно «лесной» группировки плотности популяции.

Таким образом, наибольший вклад в формирование специфики песенной последовательности сравниваемых группировок вносят бимотивы, в несколько меньшей степени – мономотивы, стартовый элемент и другие фигуры с невыясненной функциональностью. Практически не задействованы

в этом фигуры-связки, что подчёркивает их универсальность для особей больше как «технического» компонента песни. Наиболее включаемым в песни в сравниваемых местообитаниях становится один, в каждом свой биомотив, который становится основным маркером группировки в сочетании с другими биомотивами и мономотивами.

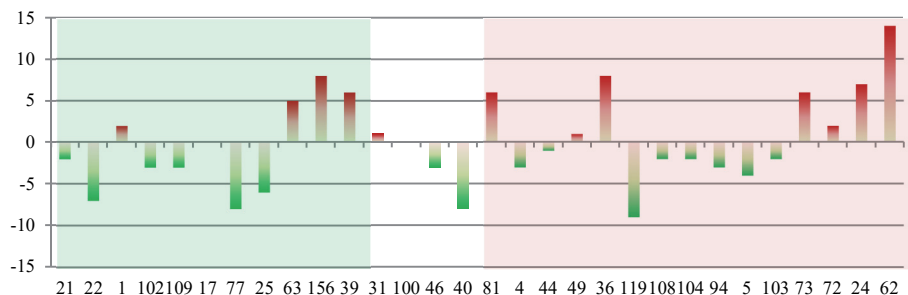


Рис. 6. Характер отклонений ранговых значений фигур по шкале изменчивости «лес – город». Ось X – положение типов фигур в градиенте шкалы «лес – город»; ось Y – сдвиг ранга фигур между групповой песенной последовательностью и представленностью в репертуарах самцов. Зоны статистически значимых различий (F-критерий, $p < 0,05$) выделены цветом

[Fig. 6. The nature of deviations of the rank values of figures on the scale of variability "forest - city". On the X-axis - The position of the types of figures in the gradient of the scale "forest - city"; on the Y-axis - The shift in the rank of figures between the group song sequence and representation in the repertoires of males]

Поддержанию формирующихся между группировками различий, вероятно, способствует высокая степень верности самцов мухоловки-пеструшки прежним местам гнездования [30, 31]. Выбранное место первого гнездования самцы в дальнейшем, как правило, не меняют. Для исследуемых участков показано, что возврат на место прежнего гнездования составляет 36,5–43%, что близко к максимальным значениям, выявленным для популяции данного вида [31, 32]. Известно, что для самок при неудачном размножении более характерна смена участка, тогда как самцы более консервативны. Кроме того, городские парки как «островные», мозаичные местообитания также способствуют поддержанию изоляции между исследуемыми группировками. Таким образом, существует предпосылка для сохранения складывающейся в городе «песенной культуры».

Заключение

Размер группового песенного репертуара мухоловки-пеструшки в исследуемой популяции составил 173 типа песенных фигур при сходном числе в 156 типов для «лесной» группировки и в 147 – для «городской». Индивидуальные репертуары самцов включали от 11 до 71 типа фигур при средней величине в 35,5 фигуры и не различались в группировках. В условиях городской среды самцы мухоловки-пеструшки исполняли более короткие и менее разнообразные песни. Наиболее консервативную основу группового

репертуара исследуемой популяции составили 13 типов фигур. В городской среде процесс распространения новых типов фигур протекает вдвое медленнее, чем утрата «лесных» типов фигур. В лесных и городских условиях выявляется свой набор предпочитаемых песенных конструкций из нескольких разных бимотивов (с доминированием одного), отдельных мономотивов, которые и определяют специфику группировки, поддержанию которой способствуют высокие показатели верности самцов местам прежнего гнездования.

Список источников

1. Liu Z., He C., Wu J. The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: an empirical evaluation from 16 world cities // PLoS One. 2016. Vol. 11, № 4. PP. e0154613. doi: 10.1371/journal.pone.0154613
2. Seress G., Líker A. Habitat urbanization and its effects on birds // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2015. Vol. 61, № 4. PP. 373–408. doi: 10.17109/AZH.61.4.373.2015
3. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированной популяции мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 297. С. 192–200.
4. Reynolds S.J., Ibáñez-Álamo J.D., Sumasgutner P., Mainwaring M.C. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities // Journal of Ornithology. 2019. Vol. 160, № 3. PP. 841–860. doi: 10.1007/s10336-019-01657-8
5. Palacio F.X. Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders // Ibis. 2020. Vol. 162, № 1. PP. 42–49. doi: 10.1111/ibi.12732
6. Luniak. M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development // In Proceedings 4th international urban wildlife symposium. Tucson : University of Arizona, 2004. PP. 50–55.
7. Caula S., de Villalobos A.E., Marty P. Seasonal dynamics of bird communities in urban forests of a Mediterranean city (Montpellier, Southern France) // Urban ecosystems. 2014. Vol. 17. PP. 11–26. doi: 10.1007/s11252-013-0295-2
8. Slabbekoorn H., Peet M. Birds sing at a higher pitch in urban noise // Nature. 2003. Vol. 424. PP. 267–267. doi: 10.1038/424267a
9. Mendes S., Colino-Rabanal V.J., Peris S.J. Diferencias en el canto de la ratona común (*Troglodytes musculus*) en ambientes con distintos niveles de influencia humana // El hornero. 2011. Vol. 26, № 2. PP. 85–93.
10. Nemeth E., Pieretti N., Zollinger S.A., Geberzahn N., Partecke J., Miranda A.C., Brumm, H. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2013. Vol. 280, № 1754. PP. 20122798. doi: 10.1098/rspb.2012.2798
11. Иваницкий В.В., Антипов В.А., Марова И.М. Восточный соловей (*lusciniа lusciniа*) в Москве и Подмоскowie: городской шум влияет на частотные параметры песни // Зоологический журнал. 2014. Т. 93, № 9. С. 1123–1130. doi: 10.7868/S0044513414090062
12. de Magalhães Tolentino V.C., Baesse C.Q., de Melo C. Dominant frequency of songs in tropical bird species is higher in sites with high noise pollution // Environmental Pollution. 2018. Vol. 235. PP. 983–992. doi: 10.1016/j.envpol.2018.01.045
13. 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
14. Hu Y.Y., Cardoso G.C. Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? // Behavioral Ecology. 2009. Vol. 20. PP. 1268–1273. doi: 10.1093/beheco/arp131

15. Montague M.J., Danek-Gontard M., Kunc H.P. Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise // Behavioral Ecology. 2013. Vol. 24, № 2. PP. 343–348. doi: 10.1093/beheco/ars169
16. Slabbekoorn H., den Boer-Visser A. Cities change the songs of birds // Current biology. 2006. Vol. 16, № 23. PP. 2326–2331. doi: 10.1016/j.cub.2006.10.008
17. Hamao S., Watanabe M., Mori Y. Urban noise and male density affect songs in the great tit *Parus major* // Ethology Ecology & Evolution. 2011. Vol. 23, № 2. PP. 111–119. doi: 10.1080/03949370.2011.554881
18. Hill S.D., Aryal A., Pawley M.D., Ji W. So much for the city: Urban–rural song variation in a widespread Asiatic songbird // Integrative zoology. 2018. Vol. 13, № 2. PP. 194–205. doi: 10.1111/1749-4877.12284
19. Narango D.L., Rodewald A.D. Urban-associated drivers of song variation along a rural–urban gradient // Behavioral ecology. 2016. Vol. 27, № 2. PP. 608–616. doi: 10.1093/beheco/arv197
20. Luther D.A., Baptista L. Does urban noise influence the cultural evolution of bird songs? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2010. Vol. 277, № 1680. PP. 469–473. doi: 10.1098/rspb.2009.1571
21. Moseley D.L., Phillips J.N., Derryberry E.P., Luther D.A. Evidence for differing trajectories of songs in urban and rural populations // Behavioral Ecology. 2019. Vol. 30, № 6. PP. 1734–1742. doi: 10.1093/beheco/arz142
22. Grinkov V.G., Bauer A., Gashkov S.I., Sternberg H., Wink M. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia // PeerJ. 2018. Vol. 6. e6059. doi: 10.7717/peerj.6059
23. 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
24. Lundberg A., Alatalo R.V. The pied flycatcher. London : Poyser, 1992. 267 p.
25. 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
26. Вабищевич А.П. Межпопуляционная и индивидуальная изменчивость песни мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* : дис. ... канд. биол. наук. М. : МГУ им. Ломоносова, 2011. 209 с.
27. Горещкая М.Я. Изменчивость тонкой структуры песни у воробьиных птиц: случайные вариации или направленные изменения, несущие информацию // Зоологический журнал. 2013. Т. 92, № 6. С. 718–718. doi:10.7868/S0044513413060056
28. Ораев А.С. The communicative value of complex singing in passerine birds // Biology Bulletin. 2022. Vol. 49, № 10. PP. 1750–1768. doi: 10.1134/S1062359022100168
29. Иоганзен Г.Э. Материалы для орнитофауны степей Томского края. Томск : Типо-литография Сибирского товарищества печатного дела, 1907. 240 с.
30. Артемьев А.В. Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала / под ред. В.Б. Зиминой. М. : Наука, 2008. 267 с.
31. Куранов Б.Д. Сохраняемость мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* у восточной границы распространения // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26, № 1425. С. 1291–1300.
32. Гашков С.И. Связь с территорией рождения и размножения мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) на восточной периферии ареала // Вестник Томского государственного университета. Приложение. 2003. № 8. С. 34–39.

References

1. Liu Z, He C, Wu J. The relationship between habitat loss and fragmentation during urbanization: an empirical evaluation from 16 world cities. *PLoS One*. 2016;11(4):e0154613. doi: 10.1371/journal.pone.0154613

2. Seress G, Liker A. Habitat urbanization and its effects on birds. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2015;61(4):373-408. doi: 10.17109/AZH.61.4.373.2015
3. Kuranov BD. Gnezdovalaya biologiya urbanizirovannoy populyatsii mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Nest biology in urban population of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)]. *Tomsk State University Journal*. 2007;297:192-200. In Russian
4. Reynolds SJ, Ibáñez-Álamo JD, Sumasgutner P, Mainwaring MC. Urbanisation and nest building in birds: a review of threats and opportunities. *Journal of Ornithology*. 2019;160(3):841-860. doi: 10.1007/s10336-019-01657-8
5. Palacio FX. Urban exploiters have broader dietary niches than urban avoiders. *Ibis*. 2020;162(1):42-49. doi: 10.1111/ibi.12732
6. Luniak. M. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. In Proceedings 4th international urban wildlife symposium. Tucson : University of Arizona, 2004. pp. 50-55.
7. Caula S, de Villalobos AE, Marty P. Seasonal dynamics of bird communities in urban forests of a Mediterranean city (Montpellier, Southern France). *Urban ecosystems*. 2014;17:11-26. doi: 10.1007/s11252-013-0295-2
8. Slabbekoorn H, Peet M. Birds sing at a higher pitch in urban noise. *Nature*. 2003;424:267-267. doi: 10.1038/424267a
9. Mendes S, Colino-Rabanal VJ, Peris SJ. Diferencias en el canto de la ratona común (*Troglodytes musculus*) en ambientes con distintos niveles de influencia humana. *El hornero*. 2011;26(2):85-93.
10. Nemeth E, Pieretti N, Zollinger SA, Geberzahn N, Partecke J, Miranda AC, Brumm, H. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013;280(1754): 20122798. doi: 10.1098/rspb.2012.2798
11. Ivanitskiy VV, Antipov VA, Marova IM. Vostochnyy solovey (*Luscinia luscinia*) v Moskve i Podmoskov'e: gorodskoy shum vliyaet na chastotnye parametry pesni [The thrush nightingale (*Luscinia luscinia*) in Moscow and Moscow suburbs: City noise influences the frequency parameters of its song]. *Zoologicheskii zhurnal*. 2014;93(9):1123-1130. doi: 10.7868/S0044513414090062. In Russian
12. de Magalhães Tolentino VC, Baesse CQ, de Melo C. Dominant frequency of songs in tropical bird species is higher in sites with high noise pollution. *Environmental Pollution*. 2018;235:983-992. doi: 10.1016/j.envpol.2018.01.045
13. 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
14. Hu YY, Cardoso GC. Are bird species that vocalize at higher frequencies preadapted to inhabit noisy urban areas? *Behavioral Ecology*. 2009;20:1268-1273. doi: 10.1093/beheco/arp131
15. Montague MJ, Danek-Gontard M, Kunc HP. Phenotypic plasticity affects the response of a sexually selected trait to anthropogenic noise. *Behavioral Ecology*. 2013;24(2):343-348. doi: 10.1093/beheco/ars169
16. Slabbekoorn H., den Boer-Visser A. Cities change the songs of birds. *Current biology*. 2006;16(23):2326-2331. doi: 10.1016/j.cub.2006.10.008
17. Hamao S, Watanabe M, Mori Y. Urban noise and male density affect songs in the great tit *Parus major*. *Ethology Ecology & Evolution*. 2011;23(2):111-119. doi: 10.1080/03949370.2011.554881
18. Hill SD, Aryal A, Pawley MD, Ji W. So much for the city: Urban–rural song variation in a widespread Asiatic songbird. *Integrative zoology*. 2018;13(2):194-205. doi: 10.1111/1749-4877.12284
19. Narango DL, Rodewald AD. Urban-associated drivers of song variation along a rural–urban gradient. *Behavioral ecology*. 2016;27(2):608-616. doi: 10.1093/beheco/arv197
20. Luther DA, Baptista L. Does urban noise influence the cultural evolution of bird songs? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2010;277(1680):469-473. doi: 10.1098/rspb.2009.1571

21. Moseley DL, Phillips JN, Derryberry EP, Luther DA. Evidence for differing trajectories of songs in urban and rural populations. *Behavioral Ecology*. 2019;30(6):1734-1742. doi: 10.1093/beheco/arz142
22. Grinkov VG, Bauer A, Gashkov SI, Sternberg H, Wink M. Diversity of social-genetic relationships in the socially monogamous pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) breeding in Western Siberia. *PeerJ*. 2018;6:e6059. doi: 10.7717/peerj.6059
23. 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
24. Lundberg, A, Alatalo RV. The pied flycatcher London : Poyser, 1992. 267 p.
25. 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. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2022;57:46-66. doi: 10.17223/19988591/57/3. In Russian, English summary
26. Vabishchevich AP. Mezhpopyulyatsionnaya 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
27. Goretskaya MYa. Izmenchivost' tonkoy struktury pesni u vorob'inykh ptits: sluchaynye variatsii ili napravlennye izmeneniya, nesushchie informatsiyu [Song structure variability in passerine birds: Random variation or direct informative changes]. *Zoologicheskii zhurnal*. 2013;92(6):718-718. doi:10.7868/S0044513413060056. In Russian
28. Opaev AS. The communicative value of complex singing in passerine birds. *Biology Bulletin*. 2022;49(10):1750-1768. doi: 10.1134/S1062359022100168
29. Ioganzen GE. Materialy dlya ornitofauny stepey Tomskogo kraia [Materials on the avifauna of the steppes of Tomsk krai]. Tomsk : Tipo-litografiya Sibirskogo tovarishchestva pechatnogo dela, 1907. 240 p. In Russian
30. Artem'ev AV. Popyulyatsionnaya ekologiya mukholovki-pestrushki v severnoy zone areala [Population ecology of the pied flycatcher in the northern zone of its natural habitat]. Zimina VB, editor. Moscow: Nauka Publ; 2008. 267 p. In Russian
31. Kuranov BD. Sokhranyaemost' mukholovki-pestrushki *Ficedula hypoleuca* u vostochnoy granitsy rasprostraneniya [Local survival rates of the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* at the eastern boundary of the range]. *The russian journal of ornithology*. 2017;26(1425):1291-1300. In Russian
32. Gashkov SI. Svyaz' s territoriei rozhdeniya i razmnozheniya mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca* Pall.) na vostochnoy periferii areala [Relationship with the territory of birth and reproduction of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca* Pall.) on the eastern periphery of the range]. *Tomsk State University Journal*. 2003;8:34-39. In Russian

Информация об авторах:

Бастрикова Анастасия Евгеньевна – м.н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Москвитина Нина Сергеевна – д-р биол. наук, профессор, в.н.с. лаборатории биологии и почвоведения Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: mns_k@mail.ru.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Anastasia E. Bastrikova, Research Assistant of the biodiversity monitoring laboratory, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: bastrikova_a_e@mail.ru

Sergey I. Gashkov, Cand. Sci. (Biol.), senior research officer of the biodiversity monitoring laboratory, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: parusmajorl@rambler.ru

Nina S. Moskvitina, Dr. Sci. (Biol.), leading researcher of the biology and soil science laboratories, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: mns_k@mail.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 04.09.2023;
одобрена после рецензирования 25.12.2023; принята к публикации 18.03.2024.*

*The article was submitted 04.09.2023;
approved after reviewing 25.12.2023; accepted for publication 18.03.2024.*