

УДК 591.582.2:598.842.3

ВОКАЛИЗАЦИЯ ЧЕРНОГОЛОВОЙ ИВОЛГИ (*ORIOLOUS XANTHORUS*, ORIOLOIDAE, PASSERIFORMES): ПЕНИЕ САМОК И ДУЭТЫ

© 2023 г. Ю. А. Колесникова^{a, b, *}, Нгуен Ван Линь^b

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^bСовместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
и технологический центр, Южное Отделение, Хошимин, 70000 Вьетнам

*e-mail: j.kolesnikova@list.ru

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 07.04.2023 г.

Принята к публикации 20.04.2023 г.

Пение играет важную роль в коммуникации певчих воробьиных птиц. Долгое время считалось, что пение — это атрибут самцов, а редкие эпизоды пения самок рассматривались как отклонение. Однако в последнее время появляется все больше исследований пения самок, в связи с чем можно предположить, что это отнюдь не редкое явление. В данной работе изучали вокализацию черноголовой иволги (*Oriolus xanthornus*) в национальном парке Каттхен (Вьетнам). Выявили два варианта пения, достоверно различающихся по максимальной частоте и ширине частотного диапазона (у варианта 2 эти параметры выше). Вариант 1 птицы использовали чаще и в разных ситуациях: при спонтанном пении, в территориальных взаимодействиях, в дуэтах. Вариант 2 можно было услышать только в дуэтах либо при территориальных взаимодействиях, когда фокальная пара птиц также пела дуэтом. В разных вариантах пения не удалось выявить различий в синтаксисе и прочих параметрах песенных последовательностей. Также не выявили различий в синтаксисе варианта 1 при пении в разных ситуациях (спонтанное пение и дуэты). В одном случае удалось достоверно установить, что вариант 1 использует самец, а вариант 2 — самка. Предположительно, вариант 1 в целом свойствен самцам, а вариант 2 — самкам. Помимо этого, выявили 2 типа позывок данного вида.

Ключевые слова: иволги, *Oriolus*, дуэты, пение самок

DOI: 10.31857/S004451342307005X, **EDN:** SSLOIY

Акустическая сигнализация играет важнейшую роль в коммуникации птиц. Наибольшей сложности и разнообразия вокализация достигает у певчих воробьиных птиц (подотряд Passeri). Пение является многофункциональным сигналом, используемым для саморекламирования, привлечения партнера, территориальных взаимодействий и т.д. (Todt, Naguib, 2000; Forstmeier et al., 2001; Forstmeier, Balsby, 2002). Репертуары многих видов птиц содержат более одного типа песен (Krebs et al., 1981; Kramer et al., 1985; Иваницкий и др., 2011). Песни разных типов отличаются друг от друга набором вокальных элементов (нот, слогов, фраз и т.д.) (Catchpole, Slater, 2008). При этом границы между названными категориями могут быть условными (Podos et al., 1992). Пение традиционно считали атрибутом самцов и рассматривали с эволюционной точки зрения как проявление полового отбора (Andersson, 1994; Tobias et al., 2011). Способность самцов к пению считалось обусловленным, в числе прочего, неврологическими различиями между самцами и самками (Catchpole, Slater, 2008). Пение же самок счита-

лось редким явлением, причинами которого назывались гормональные нарушения (Byers, King, 2000; Catchpole, Slater, 2008).

Однако современные исследования показали, что пение распространено гораздо шире, чем считалось ранее, и, по всей видимости, поющие самки были у общего предка современных певчих птиц (Odom et al., 2014). Более того, пение самок известно не только у певчих, но также и у кричащих воробьиных (подотряд Tyranni) (Беме, Горещкая, 2016). В настоящий момент известно пение самок у таких видов, как: акациевый кустарниковый крапивник (*Thryophilus pleurostictus*) (Hall et al., 2015), кипрская каменка (*Oenanthe cypriaca*) (Patchett et al., 2021), обыкновенная лазоревка (*Cyanistes caeruleus*) (Sierro et al., 2021), садовый цветной трупиял (*Icterus spurius*) (Moyer et al., 2022) и т.д. Растущее количество исследований говорит о том, что ранние предположения об отсутствии пения у самок могли возникнуть из-за невозможности обнаружить этот паттерн (Riebel, 2003; Odom et al., 2014).

При этом особенности организации пения самок и его функциональное значение различаются от вида к виду. Пение самок обыкновенной лазоревки по акустической структуре очень похоже на пение самцов, но при этом у самок меньше размер репертуара и меньше длительность песен (Sierro et al., 2021). Репертуар самок восточной сialis (*Sialia sialis*) шире и преимущественно состоит из песен, общих с песнями партнеров этих самок (Sikora et al., 2020). Песенная вокализация самок акациевого крапивника, так же как и у самок лазоревки, отличается меньшим репертуаром и более короткими песнями (Hall et al., 2015). Кроме того, доля видов, у которых поют самки, широко варьирует от семейства к семейству: от 3% у славковых (Sylviidae) до 73% у кустарниковых сорокопутов (Malaconotidae) и 100% у птиц-лир (Menuridae) (Беме, Горещкая, 2016).

Таким образом, дальнейшее изучение пения самок важно для полного понимания роли вокализации в поведении и эволюции певчих воробьиных птиц. В качестве модельного вида для данного исследования выбрали представителя семейства иволговых.

Иволговые (Oriolidae) — монофилетичное семейство певчих воробьиных (Oscines) (Jonsson et al., 2010). Они распространены в восточном полушарии, преимущественно в Африке, тропической Южной Азии и Австралии (del Hoyo et al., 2016). Многие виды этого семейства имеют яркую окраску, обусловленную каротиноидами (LaFountain et al., 2013). Авторам не удалось найти литературных данных, которые бы детально описывали пение птиц данного семейства. Известно только, что эволюция пения и эволюция окраски иволг, по-видимому, шли независимо друг от друга (Matysioková et al., 2017). Поэтому целью данной работы является изучение вокального репертуара черноголовой иволги (*Oriolus xanthornus*) и, в частности, вокализации самок этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые исследования

Черноголовая иволга (*Oriolus xanthornus*) обитает в Индии, Южной и Юго-Восточной Азии, на Суматре и Борнео (Robson, 2005). В некоторых частях ареала этот вид мигрирует на зиму, но в Юго-Восточной Азии живет оседло (Wells, 2010). Гнездится с февраля по август (Wells, 2010). Самки и самцы этого вида окрашены сходно: самки имеют чуть меньшую по размеру черную “мантию” и легкий оливковый оттенок в оперении (Robson, 2005; Wells, 2010). Вид населяет мангры и леса, а также прилегающие к ним полуоткрытые биотопы и сады (Wells, 2010).

Полевые исследования проводили в национальном парке Каттхен (провинция Донгнай, Вьетнам). Даты проведения наблюдений: 13.01–18.03, 30.03–19.05.2022. Наблюдения проводили утром, в период с 6.00 до 11:00.

Местоположение каждой особи отмечали на навигаторе Garmin 66s. Всего было отмечено 23 точки. Расстояния между точками варьировали от 350 до 3000 м (среднее 1000, медиана 800, $n = 21$ (исключены крайние точки маршрутов)). В 10 точках были замечены только одиночные птицы, в остальных 13 были отмечены пары. Расстояние между точками позволяет сделать предположение о том, что в разных точках были записаны разные особи.

При каждой встрече отмечали количество одновременно наблюдаемых птиц, их возраст и пол (по возможности), тип вокализации (если птицы издавали какие-либо звуки). Вокализацию птиц записывали одновременно с визуальными наблюдениями с помощью магнитофона Marantz PMD-660 и микрофона Sennheiser ME66-K6. Суммарная длительность записей составила 4 ч 30 мин. При записи совместного пения вокализацию каждой особи комментировали голосом, для того чтобы при последующей обработке определять на записи, где чья вокализация.

Акустическая обработка

Акустический анализ записей голосов птиц проводили в ПО Raven Light 2.0.4 (Cornell Lab of Ornithology). При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье равную 256 точек.

Для анализа синтаксиса песенных последовательностей спонтанного пения использовали только те записи, которые содержали не менее 10 песен. Записи совместного пения брали с любым количеством песен по причине небольшого количества материала. Длительности записей спонтанного пения, включенных в анализ: 45–458 с (среднее 244 с, медиана 230 с, $n = 15$). Длительности записей совместного пения, включенных в анализ: 21–773 с (среднее 359 с, медиана 312 с, $n = 11$).

Первоначально для каждой фонограммы составляли каталог типов песен. Суммарно проанализировали 1286 песен. Тип песни у данного вида — это стереотипная комбинация звуков (нот) длительностью около 1–2 с, практически в неизменном виде повторяемая птицей по ходу пения. Количество типов песен — это (1) наблюдаемый размер репертуара (показатель структурной сложности пения).

Каждый тип песни был обозначен цифрой, а пение было суммарно представлено в виде последовательности цифр. Для дальнейшего анализа мы написали скрипт на языке Python 3 (Van Rossum, Drake, 2009), автоматически рассчитывающий следующие параметры песенных последовательностей и синтаксиса: (2) индекс линейности (S_{LIN}), (3) индекс постоянства (S_{CONS}) (Scharff, Nottebohm, 1991), (4) относительную энтропию первого порядка RE_1 (Briefer et al., 2010), (5) разнообразие пения (медианное количество разных типов песен на каждом отрезке из 10 песен),

(6) частоту смены напева (отношение переходов между песнями разных типов к общему числу переходов), (7) частоту пения (количество песен в минуту), (8) медианную длительность песен и (9) медианную длительность пауз между песнями.

На слух пение черноголовых иволг довольно отчетливо разделялось на 2 разных варианта, один из которых обладал более высокими частотами по сравнению с другим. Кроме того, эти 2 варианта использовались в разных ситуациях: вариант 1 можно было услышать как от одиночно поющей птицы, так и при различных вокальных взаимодействиях, в то время как вариант 2 исполнялся только при совместном пении пары птиц или при более сложных взаимодействиях. Чтобы выяснить, действительно ли пение распадается на 2 кластера по частотно-временным параметрам, мы проводили следующий анализ. Первоначально составили 2 общих популяционных каталога всех типов песен: один каталог содержал песни, относящиеся к варианту пения 1, а второй каталог — песни, относящиеся к варианту пения 2. Пение классифицировали на слух. Всего проанализировано 50 песен варианта 1 и 30 песен варианта 2. Далее измеряли параметры каждой отдельной песни (длительность, минимальную частоту, максимальную частоту, ширину частотного диапазона (т.е. глубину частотной модуляции), количество слогов, наличие/отсутствие вступления) и проводили статистическую обработку.

Статистическая обработка

Статистическую обработку осуществляли с помощью языка программирования Python 3.9.12 (Van Rossum, Drake, 2009) в среде разработки Jupyter notebook (Kluyver et al., 2016) с использованием библиотек Pandas 1.4.4 (McKinney et al., 2010), NumPy (Harris et al., 2020), Pingouin 0.5.3 (Vallat, 2018), Statsmodels (Seabold, Perktold, 2010), Scikit-learn (Pedregosa et al., 2011).

Для того чтобы выяснить, действительно ли пение черноголовых иволг распадается на несколько вариантов, проводили кластерный анализ (K-means, количество анализируемых кластеров: 1–10) с использованием библиотеки Scikit-learn. Выбор оптимального количества кластеров осуществляли методом локтя (elbow method).

Для анализа частотно-временных параметров песен, относящихся к двум разным вариантам пения, использовали метод логистической регрессии библиотеки Statsmodels. В данной модели вариант пения выступал бинарной зависимой переменной, а параметры отдельных песен — количественными предикторами. При построении модели в качестве зависимой переменной использовали только номер варианта, определенный на слух. Номер кластера для данной модели не использовали, т.к. подобный анализ фактически привел бы к дубликации результатов кластерного анализа. Первоначально провели тест на

мультиколлинеарность, по итогам которого максимальная частота оказалась в значительной степени скоррелирована с шириной частотного диапазона (корреляция Пирсона, $r = 0.69$, $p < 0.001$). Поэтому в дальнейшем при построении моделей одновременно использовали только один из этих параметров. В качестве пост-хок теста для значимых переменных использовали критерии Стьюдента и Манн–Уитни.

Анализ песенных последовательностей разных вариантов пения в дуэтах также проводили методом логистической регрессии. В этом анализе вариант пения выступал зависимой переменной, а вышеперечисленные параметры (индексы, энтропия, частота смены напева и т.д.) — предикторами. При построении моделей также сначала провели тест на корреляцию предикторов между собой, после чего из анализа удалили переменные, чей модуль коэффициента корреляции (корреляция Пирсона) составил 0.7 и более. Таким образом, остался следующий набор переменных: размер репертуара, медианная длительность песен, частота пения, частота смены напева, S_{LIN} , RE_1 . Для сравнения варианта пения 1 в условиях спонтанного и совместного пения провели аналогичный анализ.

Визуализацию результатов осуществляли с помощью библиотеки Matplotlib (Hunter, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Птицы пели на протяжении всего периода наблюдений, без заметной привязки к гнездовому сезону. Это касается и спонтанного, и совместного пения. 15.04.2022 была замечена пара из взрослой и молодой птиц, 22.04.2022 — семья из двух взрослых птиц и одной молодой, при этом одна из взрослых птиц пела вариантом пения 1.

Вокальный репертуар черноголовой иволги включает 2 типа позывок и пение, которое, в свою очередь, можно разделить на 2 варианта.

Первый тип позывок (“кошачьи крики”, рис. 1А) — резкий, “скрипучий” крик, напоминающий “кошачьи крики” обыкновенной иволги (*O. oriolus*) (Опаев, 2021). Птицы издают этот крик, как правило, отдельно от пения, без заметного внешнего воздействия.

Второй тип позывок (“свисты”, рис. 1В) представляет собой однообразные свисты с нисходящей частотной модуляцией, на слух похожий на “пиу”. Данный тип сигналов птицы издают одиночными криками либо довольно длительными сериями по несколько десятков звуков. Кроме того, этот тип криков может вклиниваться в песенную последовательность. У особи 1 в спонтанном пении были одиночные свисты, в то время как у особи 6 спонтанное пение закончилось последовательностью из более чем 20 свистов. Также этот тип криков птицы могут издавать во время дуэтов.

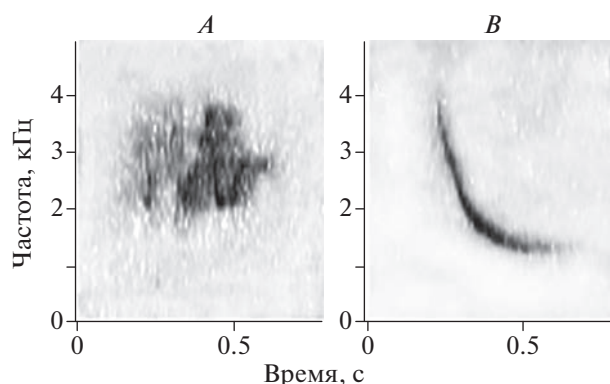


Рис. 1. Два типа позывок черноголовой иволги: *A* — тип 1 (“кошачьи крики”), *B* — тип 2 (“свисты”).

Пение черноголовых иволг представлено двумя вариантами, довольно легко различающимися на слух. Вариант 1 (“обычное” пение, рис. 2) используется птицами в разнообразных ситуациях: в спонтанном и совместном пении и во взаимодействиях с соседями. Данное пение зарегистрировано для 23 особей. Репертуары изученных особей включают от 1 до 14 типов песен пения данного варианта (среднее 3.9, медиана 3, $n = 23$). Каждая песня состоит из 1–4 слогов, в некоторых песнях может присутствовать вступление — короткий слог, отличающийся по структуре от остальных слогов. Как правило, вступление выше по частоте, чем остальная песня, и в нем может присутствовать зашумленность. Расстояние между вступлением и остальной песней больше, чем между остальными слогами песни. Большинство слогов в песнях не имеет заметной частотной модуляции, однако встречаются также слоги с восходящим, нисходящим и V-образным рисунком частотной модуляции.

Для спонтанного пения характерен режим редкой вариативности, о чем говорит низкие значения частоты смены напева и разнообразия. Всего было проанализировано 15 записей спонтанного пения от 10 разных особей. В 5 записях (4 разных особи) птицы использовали только 1 тип песни. В такой ситуации RE_1 стремится к нулю.

Метод логистической регрессии не позволил разделить вариант пения 1 в условиях спонтанного и совместного пения. Синтаксис и прочие параметры песенной последовательности этого варианта пения не меняются в зависимости от данного контекста.

Вариант 2 можно было услышать только в совместном пении либо при множественном взаимодействии (см. ниже). Иными словами, вариант 2 нельзя было услышать отдельно от варианта 1. Этот вариант пения в составе совместного пения удалось записать у 10 пар. Структурно он похож на вариант 1 (рис. 3). Репертуары каждой записанной особи включают 1–14 песен варианта 2 (среднее 2.3, медиана 2, $n = 10$). По рисунку частотной модуляции можно выделить восходящие, нисходящие, V-образные и П-образные слоги.

Частотно-временные параметры обоих вариантов пения приведены в табл. 1. На рис. 4 приведен график результатов кластерного анализа (график локтя). Внутрикластерная сумма квадратов сильнее всего понижается при переходе от одного к двум кластерам. На основании этого можно сделать вывод, что пение черноголовой иволги действительно распадается на 2 кластера. Центроиды для обоих кластеров приведены в табл. 2. При этом соотношение количества песен, отнесенных к одному и тому же кластеру на слух и с помощью K-means, и общего количества песен составило 0.86. Иными словами, в 86% случаев результаты машинного и ручного разделения совпадают.

Для того чтобы определить, какие из акустических параметров, перечисленных в методах, позволяют разделить отдельные песни на 2 разных варианта, применяли логистическую регрессию. По итогам регрессионного анализа была выбрана наилучшая (с максимальным параметром Pseudo R-square) модель, включающая 5 переменных, одна из которых (ширина частотного диапазона) статистически значимо ($p < 0.01$) влияет на классификацию песен к одному из двух вариантов (табл. 3). Иными словами, на основании значения ширины частотного диапазона можно с определенной уверенностью отнести конкретную песню к тому или иному варианту. Ширина частотного диапазона имеет нормальное распреде-

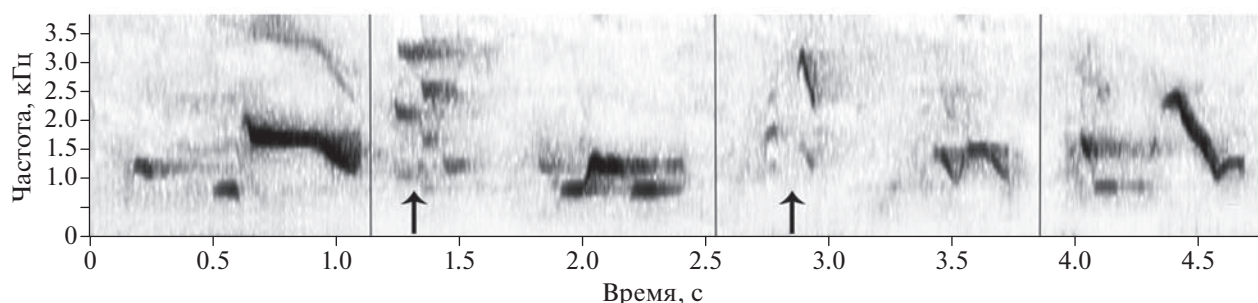


Рис. 2. Пение черноголовой иволги: 4 песни варианта 1. Стрелками указано вступление.

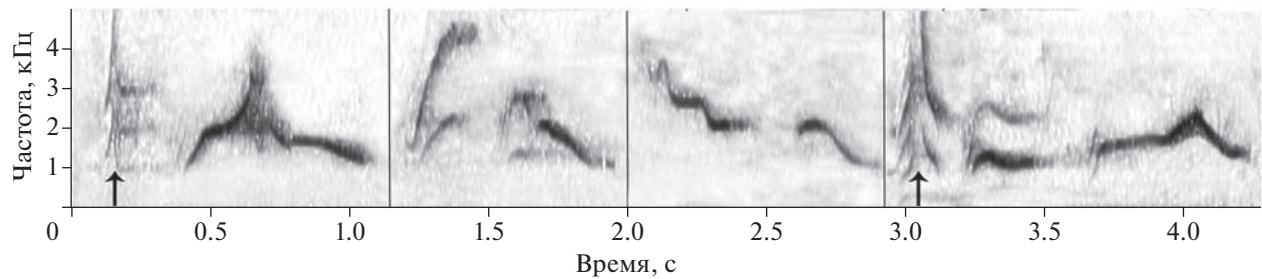


Рис. 3. Пение черноголовой иволги: 4 песни варианта 2. Стрелками указано вступление.

ление (тест Шапиро-Уилкса, $p = 0.23$), и критерий Стьюдента выявил различие между песнями разных вариантов в этом параметре ($t = -8.05$, $p < 0.001$). Аналогичные результаты получены для скоррелированного параметра максимальной частоты (тест Шапиро-Уилкса: $p = 0.45$, тест Стьюдента: $t = -9.06$, $p < 0.001$) (рис. 5). Однако для минимальной частоты достоверные различия (с учетом поправки Бонферрони на множественное сравнение) не выявлены (тест Манна-Уитни, $U = 549.5$, $p = 0.047$).

Совместное пение (в дальнейшем тексте для удобства мы называем этот тип взаимодействия дуэтом) было отмечено у 12 пар иволг (из них записаны дуэты у 10 пар). Во время дуэтов птицы могут находиться как в непосредственной близости одна от другой, так и на расстоянии нескольких десятков метров (например, с разных сторон дороги, проходящей через лес). Птицы также могут перемещаться, перекликаясь с помощью дуэтов. При этом птицы четко разделяются по вариантам пения: одна из них издает вариант пения 1, а вторая – вариант 2 (рис. 6). Однако установить, птицы какого пола используют каждый из вариантов, в большинстве случаев не представлялось возможным (кроме одного случая, см. ниже), т.к., во-первых, птицы чаще всего были скрыты лист-

вой, а во-вторых, половой диморфизм у данного вида выражен весьма слабо (Wells, 2010).

В табл. 4 приведены параметры песенных последовательностей обоих вариантов пения, а в табл. 5 – результаты логистической регрессии (лучшая модель не включает S_{lin}). Обнаружены различия только в RE_1 (тест Манна-Уитни, $U = 24$, $p = 0.01$). Общее количество песен разных вариантов в записях дуэтов было различным: песен варианта 1 было 5–97 штук на запись (среднее 29.9, медиана 17, $n = 10$), а песен варианта было 2–71 штук на запись (среднее 13.1, медиана 4.5, $n = 10$). Между этими значениями есть статистическая разница (тест Манна-Уитни, $U = 22$, $p = 0.02$). При этом частота пения в разных вариантах не различалась (тест Манна-Уитни, $U = 46$, $p = 0.4$).

Восемь дуэтных записей начинались песней варианта 1. Из них в шести записях первоначальная последовательность песен варианта 1 составила 1–5 песен (среднее 3.2, медиана 3). Две записи начинались последовательностями из 14 и 21 песни варианта 1 соответственно, прежде чем появилась первая песня варианта 2. В оставшихся двух записях, начинавшихся с песен варианта 2, первоначальные последовательности состояли из одной и четырех песен этого варианта, после чего появилась песня варианта 1. Из всех записей только одна окончилась одной песней варианта 2;

Таблица 1. Частотно-временные параметры песен, относящихся к двум вариантам пения

Вариант пения	Описательная статистика	Частота, Гц		Длительность, с	Ширина частотного диапазона, Гц
		минимальная	максимальная		
1	min	423.53	1212.18	0.20	570.44
	max	1340.53	2944.54	1.11	2339.50
	mean	722.01	1963.04	0.57	1241.04
	std	168.15	424.35	0.23	429.61
	median	670.27	1882.45	0.57	1155.14
2	min	504.20	2218.49	0.29	1371.43
	max	1875.63	5122.69	1.38	4598.32
	mean	877.31	3396.30	0.66	2518.99
	std	350.55	801.80	0.23	804.41
	median	806.72	3378.15	0.65	2480.67

Примечание. Параметр “наличие вступления” опущен, т.к. является категориальным.

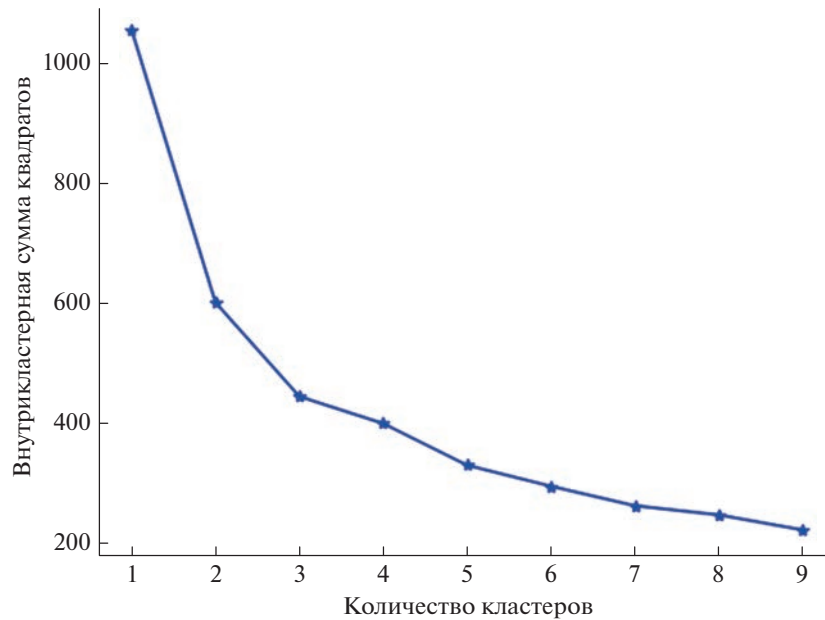


Рис. 4. График локтя для K-means кластеризации песен черноголовой иволги.

это была одна из записей, начавшихся с песни этого варианта пения. Остальные 9 завершились песней варианта 1. При этом в семи песнях длина завершающих последовательностей песен варианта 1 была 1–5 песен (среднее 2.4, медиана 2), а две оставшиеся песни закончились длительными последовательностями из варианта 1 (13 и 28 песен соответственно). При этом записи, которые начинались с длительных последовательностей песен варианта 1, и записи, которые оканчивались длительными последовательностями, — разные.

В восьми случаях были замечены вокальные взаимодействия между птицами с соседних участков. В трех случаях это были взаимодействия, напоминающие песенные дуэты (Searcy, Beecher, 2009): птицы (вероятно, самцы) находились на расстоянии примерно 50–100 м друг от друга и по очереди исполняли вариант пения 1. Еще в одном случае во взаимодействии принимали участие три соседние птицы. Такие взаимодействия длились несколько минут, после чего одна из птиц удалялась в глубь леса и постепенно пропадала из зоны слышимости.

Остальные пять случаев были более интересными, т.к. они, по-видимому, включали вокали-

зацию самок. В четырех ситуациях фокальные птицы пели дуэтом, а соседняя птица отвечала им 1 вариантом пения. Взаимодействие также длилось несколько минут, после чего одиночная птица удалялась и замолкала, а фокальная пара продолжала петь некоторое время. Еще в одной ситуации отмечено взаимодействие “пара на пару”: в каждой паре одна птица пела вариантом 1, а вторая — вариантом 2; изначальное расстояние между парами было около 100 м. В данной ситуации удалось установить пол птиц из фокальной пары. Пары постепенно сближались, продолжая петь, пока между ними не осталось около 30 м. После этого одна из пар замолчала, а фокальная пара продолжила петь какое-то время: при этом сначала с одного дерева пел самец вариантом 1, после чего самка с другого дерева ответила вариантом пения 2, и далее самец перелетел на дерево к самке и продолжил петь вариантом 1, в то время как самка замолчала.

ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе впервые детально описаны вокальный репертуар и акустическое поведение

Таблица 2. Параметры центроидов для двух кластеров песен, полученных в результате K-means

Кластер	Частота, Гц		Длительность, с	Ширина частотного диапазона, Гц
	минимальная	максимальная		
1	732.19	2033.11	0.59	1300.92
2	915.25	3813.69	0.64	2898.44

Примечание. Параметр “наличие вступления” опущен, т.к. является категориальным.

черноголовой иволги. Нам удалось выявить 2 варианта пения этого вида, используемых в разных ситуациях. Мы предполагаем, что данные варианты используют птицы разных полов, а именно вариант 1 поют самцы, а вариант 2 – самки. Обоснования этого вывода (помимо имеющегося единичного наблюдения) следующие. Вариант 1 используется птицами заметно чаще и в большем количестве ситуаций. Именно этот вариант пения более всего похож на классическое пение территориальных видов, когда самец поет в одиночестве и без заметных внешних воздействий (спонтанное пение) для обозначения территории и саморекламирования (Catchpole, Slater, 2008). Поскольку такое вокальное поведение, согласно ранее накопленным данным, свойственно именно самцам (по крайней мере, в сложившейся парадигме пения птиц, Catchpole, Slater, 2008), то и мы делаем вывод, что вариант 1, вероятнее всего, исполняют самцы черноголовой иволги.

Вариант 2 можно было услышать только вместе с вариантом 1 (в дуэте либо при более сложном взаимодействии). При этом птицы, исполняющие дуэт, держались вместе (перемещались совместно, находились неподалеку друг от друга) и при этом не демонстрировали заметной агрессии друг к другу. На основании этого мы сделали вывод, что птицы, исполняющие дуэт, являются парой. При этом, если предположить, что вариант 1 поют самцы, то, вероятно, вариант 2 исполняют самки. Однако, в силу растущего количества информации об акустическом поведении самок самых разных видов певчих воробьиных птиц, мы не отрицаем обратной ситуации, когда более активная акустическая роль (т.е. вариант 1) на са-

Таблица 3. Параметры наилучшей модели логистической регрессии, описывающей различие песен в вариантах пения 1 и 2

Параметр	coef	z	p
Количество слогов	−1.18	−1.54	0.12
Ширина частотного диапазона, Гц	0.00	3.51	0.00
Длительность, с	3.76	1.55	0.12
Минимальная частота, Гц	0.00	1.63	0.10
Вступление	−1.87	−1.36	0.17
Pseudo R-square	0.63		
LLR p-value	0.00		

Примечания. Вступление – категориальный предиктор (уровни фактора: 0 и 1). coef – значения коэффициентов, z – значение Z-статистики, p – уровень значимости.

мом деле принадлежит самкам, а вариант 2 – самцам. Тем не менее для более удобного восприятия текста в дальнейшем мы будем называть вариант 1 пением самцов, а вариант 2 – пением самок.

По структуре отдельных песен (количество слогов, длительность, наличие вступления) пение самцов и пение самок очень похожи. Однако песни самок имеют в целом более высокую максимальную частоту, что, в свою очередь, приводит к более широкому частотному диапазону. За счет этой частотной разницы пение самцов и самок достаточно легко идентифицируется на слух после некоторой тренировки. Нам удалось выявить различия между параметрами песенных последовательностей в совместном пении самцов и самок. Модель показывает достоверное различие

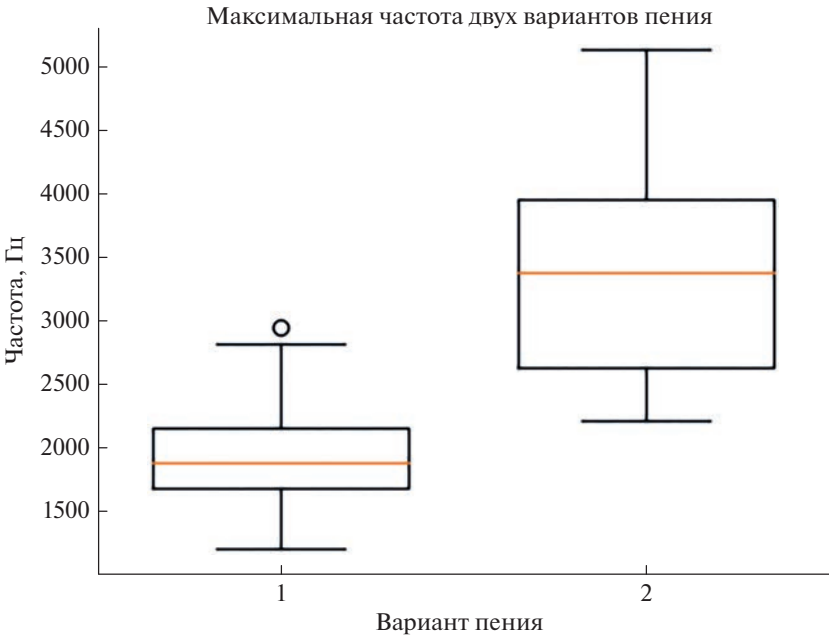


Рис. 5. Сравнение максимальных частот песен, относящихся к разным вариантам пения.

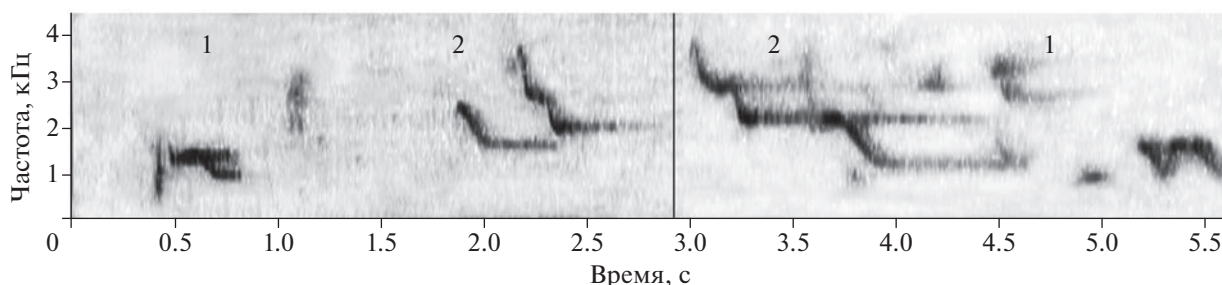


Рис. 6. Два примера совместного пения черноголовой иволги. 1, 2 — варианты пения.

двух вариантов пения, но при этом объясняет всего 52% дисперсии. При этом единственный параметр, который достоверно различается для двух вариантов пения, это относительная энтропия (RE_1). Однако различие в энтропии может быть следствием того, что песен самок в дуэтных записях достоверно меньше, чем песен самцов. Поскольку в нашем случае выборка недостаточно большая, такое различие в количестве песен самцов и самок на записях при недостаточной длительности каждой отдельной последовательности может сильно повлиять на значение энтропии. Поэтому данный результат мы склонны считать артефактом. При этом частота пения у самцов и самок не различается. Поскольку при расчете частоты пения учитывается длительность от первой до последней вокализации, а не полная длительность записи, то выходит, что самки поют более короткими по времени последовательностями, чем самцы. Мы также не выявили ситуативной изменчивости в синтаксисе и прочих параметрах песенных последовательностей у самцов (при спонтанном и совместном пении). Но, возможно, эту изменчивость не удалось обнаружить по причине маленькой выборки.

Большинство дуэтных записей начиналось и оканчивалось пением самцов, в т.ч. длительными последовательностями их песен. Учитывая этот

факт, а также изложенное в предыдущем абзаце, можно сделать следующее предположение. Вероятно, у самцов черноголовой иволги нет разделения пения по режимам (спонтанное и совместное), и дуэты формируются как “наложение” пения самок на спонтанное пение самцов. Иными словами, самец поет в обычном для него режиме, и периодически к его пению подключается самка, результатом чего становится совместное пение.

Самцы черноголовой иволги демонстрируют вполне типичную картину использования пения при территориальных взаимодействиях (Catchpole, Slater, 2008; Searcy, Beecher, 2009). К сожалению, удалось записать всего три межсамцовых взаимодействия, и поэтому статистический анализ в настоящее время невозможен.

Дуэтное пение известно для многих видов птиц (Hall, 2004). Согласно одной из гипотез, дуэт может выполнять функцию синхронизации и взаимной стимуляции партнеров перед размножением (Kunkel, 1974; Опаев и др., 2017). Однако гнездовой сезон у тропических птиц растянут (Kunkel, 1974), поэтому мы не можем четко установить приуроченность дуэтов к гнездованию. Тем более что дуэты фиксировались с самого начала наблюдений (т.е. с января), а гнездовой сезон, согласно литературным данным, начинается в феврале (Wells, 2010). К тому же у одной из пар

Таблица 4. Параметры песенных последовательностей для двух вариантов пения

Вариант пения	Описательная статистика	Размер репертуара	Длительность песен (median), с	Длительность пауз (median), с	Частота пения	Частота смены напева	S_{LIN}	S_{CONS}	RE_1	Разнообразие пения
1	min	1.00	0.29	0.29	2.27	0.00	0.43	0.57	0.00	1.00
	max	6.00	1.17	1.17	14.26	0.43	1.00	1.00	0.22	3.00
	mean	2.70	0.74	0.74	6.04	0.17	0.66	0.86	0.08	1.80
	std	1.64	0.30	0.30	3.59	0.16	0.24	0.14	0.09	0.67
	median	2.50	0.80	0.80	5.01	0.17	0.55	0.88	0.04	2.00
2	min	1.00	0.58	0.58	0.72	0.00	0.40	0.54	0.00	1.00
	max	4.00	0.98	0.98	23.08	0.54	1.00	1.00	0.06	3.00
	mean	1.90	0.80	0.80	6.46	0.18	0.87	0.92	0.01	1.65
	std	1.20	0.13	0.13	6.40	0.21	0.22	0.15	0.02	0.75
	median	1.50	0.82	0.82	4.94	0.16	1.00	1.00	0.00	1.50

Таблица 5. Параметры наилучшей модели логистической регрессии, описывающей различие в синтаксисе и прочих параметрах песенных последовательностей в вариантах пения 1 и 2

Параметр	coef	z	p
Размер репертуара	−4.15	−0.72	0.47
Длительность песен (median), с	−1.95	−0.63	0.53
Частота пения	0.03	0.21	0.83
Частота смены напева	40.54	0.77	0.44
RE ₁	−101.74	−0.78	0.43
Pseudo R-square	0.52		
LLR p-value	0.01		

Примечания. coef — значения коэффициентов, z — значение Z-статистики, p — уровень значимости.

иволг 22.04.2022 был замечен слеток, и у этой же пары 17.05 было отмечено вокальное взаимодействие дуэт + самец с соседнего участка, т.е. совместное пение в конкретном данном случае явно не было связано с копуляцией.

Отдельный интерес представляет роль совместного пения в территориальных взаимодействиях черноголовых иволг. По всей видимости, самки принимают активное участие в территориальных конфликтах, используя пение наравне с самцами. Согласно одной из гипотез, дуэты служат для совместной демонстрации в защиту какого-либо ресурса (Hall, 2004). Для тропических птиц, с их большой продолжительностью жизни, гнездовые участки зачастую являются дефицитным ресурсом (Stutchbury, Morton, 2001). Птицы могут защищать свою территорию дуэтом, потому что совместная защита является более эффективной, чем защита в одиночку, или потому что каждый член пары защищает территорию от соперников своего пола (Langmore, 1998). Птица любого пола, в случае гибели партнера, может сохранить свой участок и привлечь сюда нового партнера. Следовательно, самцы и самки одинаково заинтересованы в защите своих гнездовых участков (Stutchbury, Morton, 2001). Это положение вполне согласуется с наблюдаемой у черноголовых иволг ситуацией, когда самки не только поют совместно с самцами, но и принимают участие во взаимодействиях с соседними птицами. По всей видимости, вокализация обоих полов играет важную роль в коммуникации и территориальном поведении данного вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарим администрацию и персонал национального парка Каттген за поддержку и возможность проведения данной работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беме И.Р., Горещкая М.Я., 2016. Пение самок воробьинообразных птиц: исключение или закономерность? // Журнал общей биологии. Т. 77 (3). С. 239–246.
- Иваницкий В.В., Марова И.М., Малых И.М., 2011. Кон-трасты синтаксиса в рекламном пении близких видов пеночек (*Phylloscopus*, Sylviidae) // Докл. Акад. наук. Т. 438. С. 570–573.
- Онаев А.С., 2021. Пение певчих воробьиных птиц (Passeri): структура, эволюция и роль в коммуникации. Дис. ... докт. биол. наук. М.: ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. 337 с.
- Онаев А.С., Лю М., Кан Д., 2017. Поведенческая экология желтокрылой кустарницы (*Trochalopteron* (*Garrulax*) *elliottii*, Timaliidae, Aves). 2. Вокальный репертуар // Зоологический журнал. Т. 96 (7). С. 805–817.
- Andersson M., 1994. Sexual Selection. Princeton: Princeton University Press. 624 p.
- Briefer E., Osiejuk T., Rybak F., Aubin T., 2010. Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach // J. Theor. Biol. V. 262. P. 151–164.
- Byers B.E., King D.I., 2000. Singing by female Chestnut-sided Warblers // Wilson Bulletin. V. 112. P. 547–550.
- Catchpole C.K., Slater P.J.B., 2008. Bird song. Cambridge: Cambridge University Press. 2nd ed.
- del Hoyo J., Collar N.J., Christie D.A., Elliott A., Fishpool L.D.C., Boesman P., et al., 2016. HBW and BirdLife International Illustrated Checklist of the Birds of the World. V. 2: Passerines. Barcelona: Lynx Edicions and Cambridge: BirdLife International. 904 p.
- Forstmeier W., Balsby T.J.S., 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement // Behaviour. V. 139. P. 89–111.
- Forstmeier W., Kuijper D.P.J., Leisler B., 2001. Polygyny in the dusky warbler, *Phylloscopus fuscaus*: the importance of female qualities // Anim. Behav. V. 62. P. 1097–1108.
- Hall M.L., 2004. A review of hypothesis for the function of avian duetting // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 55. P. 415–430.
- Hall M.L., Rittenbach M.R.D., Vehrencamp S.L., 2015. Female song and vocal interactions with males in a neotropical wren // Front. Ecol. Evol. V. 3. P. 1–13.
- Harris C.R., Millman K.J., van der Walt S.J., et al., 2020. Array programming with NumPy // Nature. V. 585. P. 357–362.
- Hunter J.D., 2007. Matplotlib: A 2D Graphics Environment // Comput. in Science & Engin. V. 9. I. 3. P. 90–95.
- Jönsson K.A., Bowie R.C.K., Moyle R.G., Irestedt M., Christidis L., Norman J.A., et al., 2010. Phylogeny and biogeography of Oriolidae (Aves: Passeriformes) // Ecography. V. 33. P. 232–241.
- Kluyver T., Ragan-Kelley B., Pérez F., Granger B.E., Bussonnier M., Frederic J., et al., 2016. Jupyter Notebooks — a publishing format for reproducible computational workflows // International Conference on Electronic Publishing.
- Kramer H.G., Lemon R.E., Morris M.J., 1985. Song switching and agonistic stimulation in the song sparrow (*Melospiza melodia*): five tests // Anim. Behav. V. 33. P. 135–149.
- Krebs J.R., Ashcroft R., Orsdol K.V., 1981. Song matching in the great tit *Parus major* L. // Anim. Behav. V. 29. P. 918–923.
- Kunkel P., 1974. Mating systems of tropical birds: the effects of weakness or absence of external reproduction-timing

- factors with special reference to prolonged pair bonds // *Zeitsch. für Tierpsych.* V. 34. P. 265–307.
- LaFountain A.M., Frank H.A., Prum R.O., 2013. Carotenoids from the crimson and maroon plumages of Old World orioles (Oriolidae) // *Arch. Biochem. Bioph.* V. 539 (2). P. 126–132.
- Langmore N.E., 1998. Functions of duet and solo songs of female birds // *Trends in Ecol. and Evol.* V. 13. P. 136–140.
- Matysioková B., Friedman N., Turčoková L., Remeš V., 2017. The evolution of feather coloration and song in Old World orioles (genus *Oriolus*) // *Journal of Avian Biology*. V. 48, P. 1015–1024.
- McKinney et al., 2010. Data Structures for Statistical Computing in Python // *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*. V. 445. P. 56–61.
- Moyer M.J., Rose E.M., Moreland D.J.A., Raza A., Brown S.M., Scarselletta A.L., et al., 2022. Female song is structurally different from male song in Orchard Orioles, a temperate-breeding songbird with delayed plumage maturation // *Journ. Field Ornith.* V. 93 (1). A. 3. <https://doi.org/10.5751/JFO-00073-930103>
- Odom K.J., Hall M.L., Riebel K., Omland K.E., Langmore N.E., 2014. Female song is widespread and ancestral in songbirds // *Nature Commun.* V. 5 (3379).
- Patchett R., Kirschel A.N.G., Robins King J., Styles P., Cresswell W., 2021. Female song in the Cyprus Wheatear *Oenanthe cyprica* // *Journ. of Ornith.* V. 162. P. 1199–1204.
- Pedregosa F., Varoquaux G., Gramfort A., Michel V., Thirion B., Grisel O., et al., 2011. Scikit-learn: Machine learning in Python // *Journ. of Mach. Learn. Research*. V. 12 (Oct). P. 2825–2830.
- Podos J., Peters S., Rudnicki T., Marler P., Nowicki S., 1992. The organization of song repertoire in song sparrows: themes and variation // *Ethology*. V. 90. P. 89–106.
- Riebel K., 2003. The “mute” sex revisited: vocal production and perception learning in female songbirds // *Advan. in the Study of Behav.* V. 33. P. 49–86.
- Robson C., 2005. Field Guide to the Birds of South-East Asia // Auckland: New Holland. Concise Ed. Edition. 544 p.
- Scharff C., Nottebohm F., 1991. A comparative study of the behavioral deficits following lesions of various parts of the Zebra Finch song system: implication for vocal learning // *J. Neurosci.* V. 11 (9). P. 2896–2913.
- Seabold S., Perktold J., 2010. Statsmodels: Econometric and statistical modeling with python. // *Proceedings of the 9th Python in Science Conference*. P. 92–96.
- Searcy W.A., Beecher M.D., 2009. Song as an aggressive signal in songbirds // *Anim. Behav.* V. 78. P. 1281–1292.
- Sierro J., de Kort S.R., Riebel K., Hartley I.R., 2021. Frequent female song in blue tits: behavioural context suggests a role in intrasexual competition // *Behav. Ecol.* <https://doi.org/10.1093/beheco/arak044>
- Sikora J.G., Moyer M.J., Omland K.E., Rose E.M., 2020. Large female song repertoires and within-pair song type sharing in a temperate breeding songbird // *Ethology*. V. 127. P. 166–175.
- Stutchbury B.J.M., Morton E.S., 2001. Behavioral Ecology of Tropical Birds. Cambridge: Academic Press. 165 p.
- Tobias J.A., Gamarra-Toledo V., García-Olaechea D., Pulgarín P.C., Seddon N., 2011. Year-round resource defence and the evolution of male and female song in suboscine birds: social armaments are mutual ornaments // *Journ. of Evolut. Biol.* V. 24. P. 2118–2138.
- Todt D., Naguib M., 2000. Vocal interactions in birds: the use of song as a model in communication // *Advances in the Study of Behavior*. V. 29. P. 247–296.
- Vallat R., 2018. Pingouin: statistics in Python // *Journal of Open Source Software*. V. 3 (31). P. 1026.
- Van Rossum G., Drake F.L., 2009. Python 3 Reference Manual. South Carolina: CreateSpace Independent Publishing Platform. 242 p.
- Wells D.R., 2010. The Birds of the Thai-Malay Peninsula. V. 2: Passerines. London: Christopher Helm. 1st edition. 848 p.

VOCALIZATION OF BLACK-HOODED ORIOLE (*ORIOULUS XANTHORUS*, ORIOULIDAE, PASSERIFORMES, AVES): FEMALE SINGING AND DUETTING

Y. A. Kolesnikova^{1, 2, *}, Nguyen Van Linh²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninsky Prospekt, 33, Moscow, 119071 Russia

²Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, South Branch, № 3, Street 3/2, Ward 11, District 10,
Ho Chi Minh City, 70000 Viet Nam

*e-mail: j.kolesnikova@list.ru

Singing is known to play significant roles in songbird communication. For a long time, singing was believed to be a male attribute, whereas rare episodes of female singing were seen as deviations. However, there has been more and more research on female vocals in recent times, suggesting this in no way to be a rare event. In this study, we investigated the vocalization of the Black-hooded oriole (*Oriolus xanthornus*) in the Nam Cat Tien National Park, southern Vietnam. We identified two singing variants significantly differing in both maximum frequency and frequency range, these parameters being higher in variant 2. Variant 1 appeared to be more often, being performed in various situations: spontaneous singing, territorial interactions, and duets. Variant 2 occurred only in duets or in territorial interactions where the bird focal pair also performed in duets. No syntax variation was found between the different singing variants. In addition, no variation was revealed in the syntax of variant 1 in the different situations (spontaneous singing and duets). In one observation, we reliably discovered that the male used variant 1, vs the female that used variant 2. Variant 1 is likely to usually be used by males, vs variant 2 usually being used by females. We also identified two types of calls for this species.

Keywords: orioles, *Oriolus*, duetting, female singing