

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДВУХ ТИПОВ ПЕСНИ У *PHYLLOSCOPUS HUMEI* (PHYLLOSCOPIDAE)

С. Г. Мещерягина¹ , А. С. Опаев² 

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия

e-mail: meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Россия

e-mail: aleksei.opaev@gmail.com

Поступила: 03.08.2022. Исправлена: 19.11.2022. Принята к опубликованию: 21.11.2022.

Среди певчих птиц у нескольких видов в виде исключения известно два функционально различных режима пения. Предполагается, что один из них преимущественно используется в начале периода гнездования для привлечения самки, а другой воспроизводится позже и в территориальном контексте. Разные режимы пения были описаны для некоторых видов семейства Parulidae, распространенных в Северной Америке. Первый режим пения представляет собой последовательное повторение одного и того же типа песни (песня типа I). Второй режим включает несколько типов песен (песни типа II), чередующихся при пении. В Евразии подобное акустическое поведение было обнаружено у нескольких видов *Phylloscopus*, но они практически не изучены в этом плане. Кроме того, до сих пор остается спорным, какой параметр (структура отдельных песен или организация пения в целом) играет превалирующую роль в коммуникации. В этом смысле особое значение приобретает изучение *Phylloscopus humei*, вокальный репертуар которой включает всего два типа песен (песни типа I и типа II), различающихся по структуре и, вероятно, функционально. В данном исследовании мы имитировали территориальное вторжение, транслируя видовую песню через динамик и отмечая ответную реакцию самца. Исследования проводились в Республике Хакасия на территории государственного природного заказника федерального значения «Позарым» в 2019–2021 гг. в начале периода гнездования. Эксперименты были направлены на то, чтобы выяснить, имеются ли функциональные различия между двумя типами песен. В начале периода гнездования самцы предпочитают исполнять песни типа I, а песни типа II – существенно реже. Показано, что сразу после трансляции видовой песни самцы начинают использовать песни типа II чаще. При этом непосредственно во время трансляции выявлено увеличение числа позывок двух типов. Не исключено, что именно позывки являются непосредственными маркерами территориальной агрессии. Таким образом, наше исследование показало, что два контрастных по структуре типа песен *Phylloscopus humei* в определенной степени различны и по характеру использования. Песни типа I чаще всего используются при саморекламировании, т.е. опевании своего участка с целью обозначения его занятости и привлечения самки. В то же время песни типа II могут быть задействованы в коммуникации соседних самцов вне ситуации явного конфликта. В этой связи интересны особенности песен типа II у разных самцов. Мы показали, что некоторые самцы имели идентичные или очень похожие вокализации этого типа. Следовательно, в данном случае мы имеем дело с общими песнями (shared song types) у разных самцов – явлением, довольно широко известном у воробьиных птиц и связанным с вокальным научением. Предполагается, что общие песни играют важную роль в вокальных взаимодействиях соседних самцов.

Ключевые слова: коммуникация, общие песни, пеночка, песня птиц, эксперимент с трансляцией

Введение

Акустическая сигнализация у птиц разнообразна и развита на высоком уровне, выступая наряду со зрительными стимулами одним из важнейших средств обмена информацией между разными особями (Catchpole & Slater, 2008). У певчих воробьиных (подотряд Passeri) песня служит важнейшим инструментом коммуникации и свойственна в умеренных широтах в основном самцам. Пение – многофункциональный сигнал. Это один из самых сложных сигналов в мире животных. Дело в том, что у многих видов пение состоит из десятков или даже сотен стереотипных акустических конструкций (например, типов песен), которые птица помнит и периодически вос-

производит в неизменном виде (Иваницкий, Марова, 2021). Такая сложность используется при взаимодействиях с конспецификами – как своего (Catchpole & Slater, 2008), так и противоположного пола (Byers & Kroodsma, 2009).

Тип песни – это конструкция из одного или нескольких типов звуков, периодически воспроизводимая по ходу пения в неизменном виде (Catchpole & Slater, 2008). В большинстве случаев разные типы песен функционально равнозначны. Считается, что большие репертуары (наборы типов песен) ряда видов используются, главным образом, для увеличения разнообразия (Beecher, 2021). Разнообразие пения, в свою очередь, может играть роль в коммуникации (Опаев, 2021). Нюансы мотивационного

состояния и/или специфики ситуации передаются в этом случае не использованием каких-либо определенных типов песен, а особенностями организации пения.

В связи с этим особый интерес вызывает акустическое поведение тех видов птиц, у которых в виде исключения было обнаружено две группы функционально различных типов песен (Опаев, 2012). Эти типы могут использоваться в разных ситуациях, и зачастую не смешиваются, что позволяет говорить также о разных режимах пения. Каждый режим включает песни определенных типов. Такая вокализация описана для некоторых видов *Setophaga* (Parulidae), распространенных в Северной Америке (Spector, 1992). Первый режим пения представляет собой последовательное повторение одного и того же типа песни (песня типа I: всего один тип у каждого самца). Второй режим включает несколько типов песен (песни типа II: их несколько в репертуаре каждого самца), чередующихся при пении (Spector, 1992). У некоторых, но не всех, видов *Setophaga* (Spector, 1991) песни типа I и типа II отличаются также по структуре. Например, у *Setophaga ruticilla* (Linnaeus, 1758) песни типа I представляют собой повторение одной ноты (гомотипическую серию звуков), за которым следует терминальный звук. Песни типа II отличаются отсутствием терминального звука (Lemon et al., 1985).

Два режима пения известны также у некоторых видов пеночек: *Phylloscopus fuscatus* (Blyth, 1842) (Forstmeier & Balsby, 2002), *P. humei* (W.E. Brooks, 1878) (Price & Jamdar, 1991; Irwin et al., 2001; Martens, 2010), *P. coronatus* (Temminck & Schlegel, 1845) (Опаев и др., 2019). Среди них особенности пения наиболее изучены у первого вида, воспроизводящего S-песни и V-песни (Forstmeier & Balsby, 2002). S-песен в репертуаре каждого самца всего 1–3 типа, а число типов V-песен может достигать 60–70 (Ivanitskii et al., 2011; Опаев и др., 2019). S-песни и V-песни слабо различаются по структуре (Forstmeier & Balsby, 2002); поэтому любую песню, взятую наугад, крайне затруднительно классифицировать. Однако, при пении эти группы песен не смешиваются между собой. Поэтому применительно к этому виду также можно говорить о режимах пения. Отметим, что самцы *Phylloscopus fuscatus* могут экстренно, не делая перерывов в пении, менять режим, переключаясь с одного на другой (Опаев и др., 2019).

Предполагается, что разные типы песен и/или разные режимы пения функционально различны. Так, у видов *Setophaga* одни из них (песни типа I) преимущественно используются при саморекламирании для привлечения самки, а другие (песни типа II) – в территориальном контексте. По этой причине в начале периода гнездования (когда обычно наблюдаются брачные взаимодействия) преобладают песни типа I, а позже чаще удается услышать песни типа II (Ficken & Ficken, 1965). Использование песен разных типов зависит и от ситуации. Например, у *Setophaga petechia* (Linnaeus, 1766) при взаимодействиях самцов с самками песни типа I использовались в 77% случаев, а при конфронтации самцов соответствующее значение для песен типа II – 78% (Spector, 1991). Аналогичная, преимущественно территориальная, функция отводится S-песням у *Phylloscopus fuscatus* (Forstmeier & Balsby, 2002).

Режимы пения некоторых видов *Setophaga* и *Phylloscopus fuscatus* отличаются не только структурой составляющих их песен, но и организацией пения (монотонного повторения одного или нескольких типов песен против более разнообразного пения). Имеются данные, подтверждающие роль именно структуры песен в коммуникации. Было показано, что самцы *Setophaga ruticilla* реагируют одинаково на трансляцию им монотонного (один тип песни) или более разнообразного (несколько типов песен) пения. Отсюда следует, что организация пения в данном случае не имеет функционального значения. При этом была выявлена дифференцированная реакция на песни разной структуры – типа I (с терминальным звуком) и типа II (без терминального звука) (Weary et al., 1994; Nagle & Couroux, 2000). Однако в более раннем исследовании этого же вида различий в реакции на записи разных режимов пения не было выявлено (MacNally & Lemon, 1985).

Таким образом, в случае наличия двух режимов пения не до конца ясно, какой параметр, структура песен или организация пения, играет (и играет ли вообще) преобладающую роль в коммуникации. В этом смысле полезным может быть изучение тех видов, вокальные репертуары которых включают всего два типа песен, различающихся как по структуре, так и функционально. В этом случае режимы пения отличаются, по сути, только типом песен, но не организацией их в последовательность. Таких видов известно немного, и они

практически не изучены в этом плане. Один из них, *Phylloscopus humei*, – небольшая птица семейства Phylloscopidae, населяющая горные леса Центральной и Восточной Азии и формирующая при размножении пространственные группировки – плотные гнездовые поселения (Ковшарь и др., 1974; Марова, 1990; Price & Jamdar, 1991).

У *Phylloscopus humei* репертуары самцов состоят из двух структурно различных типов песни (Price & Jamdar, 1991; Irwin et al., 2001; Martens, 2010; Lyu et al., 2016). Первый тип представляет собой удлинённый звук «тсиии». Второй тип звучит как «тсип-тсип». Он более низкочастотный и состоит из двух звуков. На слух эти два типа песни очень разные. Вероятно, имеются и функциональные различия (Price & Jamdar, 1991). О такой возможности говорит сезонная динамика их использования. Так, в начале сезона гнездования преобладают песни первого типа («тсиии»), а позже чаще можно услышать второй тип (Bergmann, 2008). Как можно заметить, это очень похоже на динамику использования песен разных типов у некоторых видов *Setophaga* (см. выше).

Цель нашего исследования состояла в том, чтобы выяснить, имеются ли функциональные различия между двумя типами песен *Phylloscopus humei*. Для достижения этой цели мы имитировали территориальное вторжение, транслируя видовую песню через динамик и отмечая затем реакцию территориального самца. Мы подробно описали все вокализации *Phylloscopus humei*, зафиксированные в экспериментах. Мы также рассмотрели индивидуальную изменчивость разных типов песен, поскольку ее особенности могут играть роль в коммуникации.

Материал и методы

Полевые исследования

Исследование проведено в Таштыпском районе Республики Хакасия в пределах Государственного природного заказника федерального значения «Позарым» (рис. 1). Полевые работы включали два этапа: (1) в конце мая – начале июня 2019–2020 гг.: регистрация спонтанного пения самцов для создания тестовых записей; (2) 14–21 мая 2021 г.: проведение экспериментов в начале периода гнездования.

В общей совокупности эксперименты были проведены с 39 самцами *Phylloscopus humei*, но в анализ были включены только 20

особей, которые демонстрировали ответную реакцию во время и после проведения акустической провокации. Эти самцы населяли горно-таежный участок (800–970 м н.у.м.) в нижнем течении р. Карасума (рис. 1). В большинстве (1) это вторичный березовый с примесью пихты, ели и кедра лес, сформировавшийся на месте 30-летней вырубki (n = 12); реже (2) – это пограничный участок долинно-лиственнично-елового с примесью кедра травяно-кустарничкового леса (n = 5) или (3) – склоновый лиственнично-кедрово-пихтовый с елью и березой мелкотравно-кустарничково-зеленомошный лес (n = 3). На исследуемой территории вид распределен неравномерно и формирует гнездовые поселения с плотностью 310–380 пар/км² (неопубликованные данные первого автора).

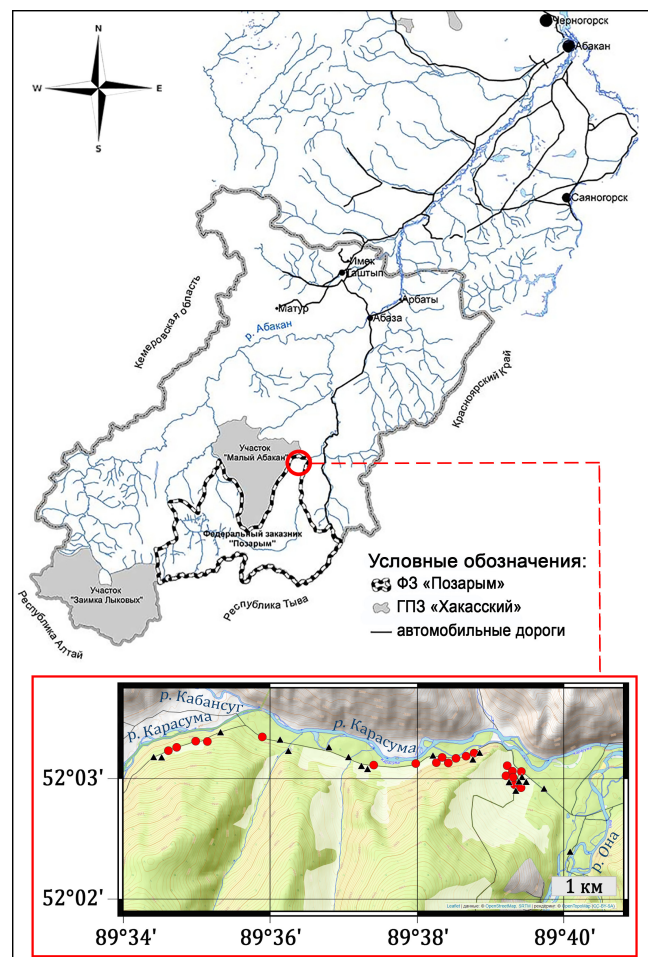


Рис. 1. Район исследования и распределение самцов *Phylloscopus humei*, участвующих в экспериментах. Условные обозначения: красные круги – особи, включенные в анализ; черные треугольники – особи, не вошедшие в анализ.

Fig. 1. Map of the study area, where territorial males of *Phylloscopus humei* were used in playback experiments. Designations: Red dots – males used in the statistical analysis, black triangles – other males.

Для эксперимента выбирались холостые территориальные самцы. Исключение составляли два случая, когда на участке фокального самца также присутствовала кормящаяся самка. Однако мы предполагаем, что акустическая провокация была проведена до начала строительства гнезда, так как откладка первого яйца у этих пар произошла в первом случае спустя 13 дней, а во втором – через 10 дней после эксперимента. В целом, в год проведения исследований первое яйцо в наиболее ранних гнездах было отложено 19 и 20 мая (оба дня по $n = 2$), тогда как в большинстве гнезд откладка началась в период с 22 мая по 01 июня ($n = 44$). В поздних и возобновляемых кладках появление первого яйца регистрировали с 03 по 30 июня ($n = 7$).

Подготовка тестовой записи

Для экспериментов синтезировали типичное спонтанное пение *Phylloscopus humei*, включающее только один I тип песни «тсиии». Именно такое пение преобладает в начале периода гнездования (Bergmann, 2008), когда мы проводили исследование. Для подготовки тестовой записи обработаны фонограммы четырех самцов, полученные нами в конце мая – начале июня 2019–2020 гг. в той же локации, где проводили описываемые в настоящей работе эксперименты. Всего были подготовлены четыре тестовые записи, каждая имела длительность 5 мин и включала 35 песен, воспроизводившихся через равные промежутки времени. Отдельная запись составлена из случайно выбранной и 35 раз повторенной песни одного самца.

Полевые эксперименты

Каждый эксперимент включал три стадии: до, во время и после трансляции тестовой записи конспецифичного пения. При обнаружении активно поющего самца в течение 5–12 мин (в среднем 7.7 ± 1.9 мин) записывали его пение (до трансляции). Затем мы включали тестовую запись и регистрировали «ответную» вокализацию фокального самца. Далее, после окончания трансляции, звуки данной особи записывали на протяжении следующих 5 мин. Для трансляции каждый раз случайно выбирали одну из четырех тестовых записей.

При проведении эксперимента мы устанавливали беспроводной динамик Sony SRS-XB41 с Bluetooth-приемником в 7–10 м от поющего самца, т.е. с наибольшей вероятностью внутри его участка. Помимо трансляции конспецифичного

пения, рядом с динамиком укрепляли на ветке модель *Phylloscopus humei* в натуральную величину, выполненную из полимерной глины и окрашенную акрилом. Нападение самца на модель говорило о его агрессивной мотивации (рис. 2). Для включения/выключения тестовой записи и передачи ее на динамик использовали плеер Sony NW-A55. Наблюдатель (первый автор) находился в 10–15 м от динамика и во время трансляции, который, помимо записи вокализации фокального самца, фиксировал (1) количество перелетов самца длиной более 1 м в радиусе 10 м от динамика, (2) минимальное приближение к источнику звука (этот параметр удалось оценить только для 17 из 20 самцов) и (3) наличие / отсутствие атак (физических касаний) самцом модели и их количество. Эти параметры служили показателем реакции особей. Для записи пения использовали рекордер Zoom H6 с микрофоном Zoom SGH-6.

Акустический анализ

Общая длительность проанализированных записей экспериментов с 20 самцами составила 356.2 мин (в среднем 17.8 ± 1.9 мин для каждого самца). Визуализацию и обработку записей проводили в программе Syrinx. При построении спектрограмм использовали окно Блэкмана и длину быстрого преобразования Фурье, равную 512 точкам.

У самцов *Phylloscopus humei* в начале периода гнездования мы выделили всего четыре типа вокализаций: песня типа I, песня типа II, тревожная позывка и дребезжащая позывка. В данном случае мы относили разные звуки к песням или позывкам, придерживаясь классификации вокализаций, предложенной для изучаемого вида предшествующими исследователями (Price & Jamdar, 1991; Irwin et al., 2001). Основанием для деления послужили особенности их использования: песни воспроизводит только самец, тогда как позывки издают оба партнера. Наш опыт многолетних наблюдений за поведением *P. humei* в период гнездования показал, что песни – это вокализации, которые наиболее часто можно услышать от самца при спонтанном пении, т.е. когда влияние внешней ситуации на его поведение минимально. Позывки, напротив, чаще приурочены к определенным контекстам. Например, сигналы тревоги издаются в момент присутствия вблизи гнезда хищника или наблюдателя, а дребезжащие позывки – при погоне за конспецифичной особью (вторгнувшимся на участок конкурентным самцом или самкой, продолжительное время не залетающей в гнездо для насиживания).

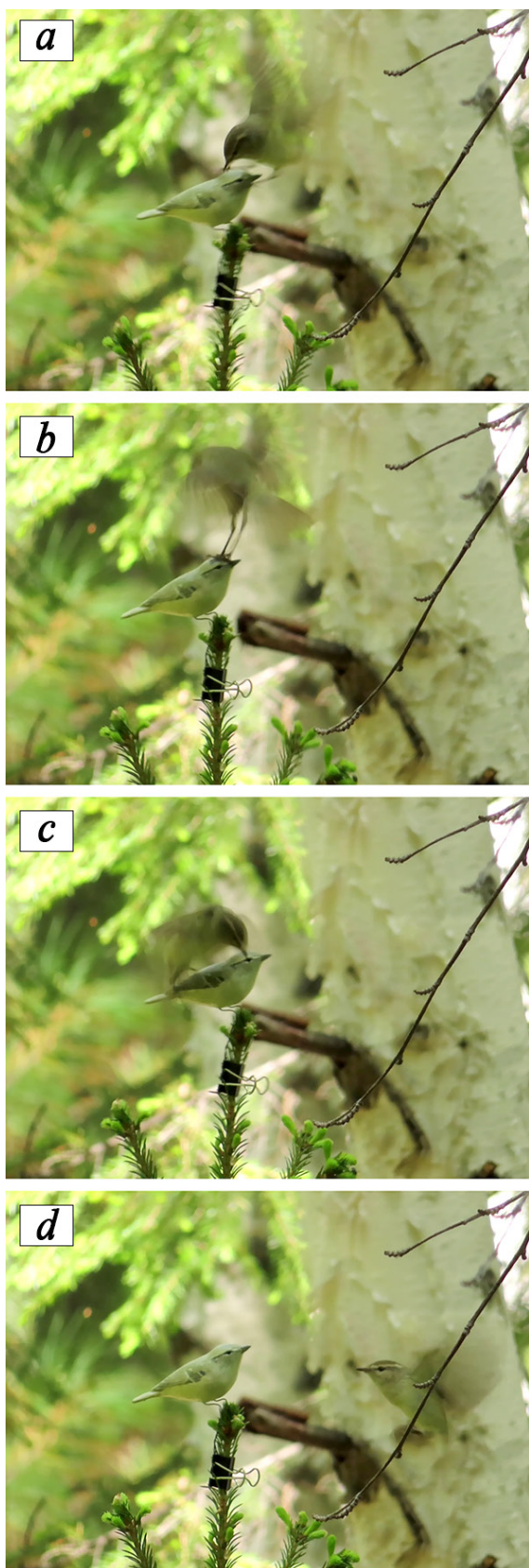


Рис. 2. Самец *Phylloscopus humei*, атакующий и рассматривающий во время эксперимента модель конспецифика. Условные обозначения: удары в голову клювом (а) и лапами (б), удар клювом в глаз (с), зависание в воздухе напротив модели (д).

Fig. 2. A *Phylloscopus humei* male interacting with conspecific dummy in playback experiment. Designations: the blow to the head of the dummy with the beak (a) and legs (b), the blow by the beak in eye (c); a male hovering in front of the dummy (d).

Пение, записанное для каждой особи до, во время и после трансляции видовой песни, было проанализировано отдельно. Прежде всего, мы измерили длительность паузы между двумя последовательными песнями независимо от их типа, и в анализе использовали медиану этого параметра. Затем для каждой записи рассчитали частоту песен типа I: количество песен / длительность записи (с). Прочие три типа вокализаций исполнялись не всеми самцами. Поэтому мы ограничились анализом того, исполняет ли данный самец данную вокализацию в том или ином контексте (т.е. до, во время и после трансляции) или нет.

Отдельно проанализировали частотно-временные параметры различных типов вокализаций у разных самцов. Длительность была измерена для всех без исключения песен: всего 1035 песен типа I и 640 песен типа II. При описании использовали медианы этих параметров для каждой особи. Для характеристики прочих параметров измерено по одной вокализации определенного типа (хорошего качества) от каждой особи. Таким образом оценена минимальная и максимальная основная частота и частотный диапазон (кГц, с точностью до 0.1 кГц), а также длительность позывок (с точностью до 10 мс).

Статистический анализ

Статистическая обработка проведена в среде программирования R v. 3.6.1 (R Core Team, 2019). Для характеристики вариационных рядов использовали медиану и разброс значений.

Влияние контекста (три уровня: до, во время и после трансляции) на медианную длительность паузы между песнями и частоту песен типа I анализировали при помощи линейных моделей со смешанными эффектами, используя команду «lmer» в пакете «lme4» (Bates et al., 2015). Эти переменные имели нормальное распределение (тест Шапиро-Уилка, $p > 0.05$). Для анализа наличия / отсутствия песен типа II и позывок обоих типов в данном контексте использовали обобщенные линейные модели со смешанными эффектами с биномиальным распределением зависимой переменной (функция «glmer»). Во всех этих моделях искомый акустический параметр был зависимой переменной, контекст – фиксированным эффектом, а номер самца – случайным фактором. При помощи аналогичных моделей мы анализировали зависимость акустических параметров во время трансляции от (1) количества перелетов и (2) минимального

расстояния до источника звука. Мы анализировали одну запись от каждого самца. Поэтому в данном случае случайным фактором был номер тестовой записи, а не номер самца.

Результаты

Вокальный репертуар

На основе записей, полученных в ходе экспериментов, выделили всего четыре типа вокализаций: два типа песен (песни типа I и песни типа II) и два типа позывок (тревожная позывка и дребезжащая позывка). Таким образом, как индивидуальный, так и видовой репертуары включали четыре типа вокализаций. Хотя полные индивидуальные репертуары записаны не от всех самцов нашей выборки. Как песни, так и позывки имели довольно простую структуру (см. ниже).

Песня типа I состоит из одного звука. Звучит он очень характерно – как звук «тсиии», несколько напоминающий самый распространенный элемент песни *Chloris chloris* (Linnaeus, 1758). Благодаря этой вокализации пение *Phylloscopus humei* весьма узнаваемо. Песня типа I – удлинненная посылка с преимущественно шу-

мовым спектром заполнения, в котором обычно просматривается гармоническая структура (рис. 3а). Медианная длительность песни у разных самцов варьирует в пределах 1.12–1.49 с (медиана: 1.25 с). Это довольно высокочастотные звуки. Минимальная основная частота у разных самцов составляет 5.3–6.2 кГц (медиана этой выборки: 5.9 кГц), а максимальная – 8.0–9.5 кГц (медиана: 8.7 кГц). От начала к концу песни имеет место плавное понижение основной частоты на 1.5–3.2 кГц (медиана: 2.2 кГц): с 7.8–9.5 кГц (медиана: 8.7 кГц) в начале до 5.8–6.9 кГц (медиана: 6.4 кГц) в конце. Кроме того, также плавно происходит расширение частотного диапазона звука, достигающего 1.0–1.5 кГц в конце сигнала. В репертуаре каждого самца – только один тип этой вокализации. В минуту самцы исполняют не более 4–6 песен, но этот показатель широко варьирует, в том числе – в зависимости от контекста (см. ниже). Песни типа I записаны у всех изученных самцов. Визуальный анализ спектрограмм показал, что у разных самцов эти вокализации, хотя бы минимально, но отличаются друг от друга, т.е. они индивидуальны.

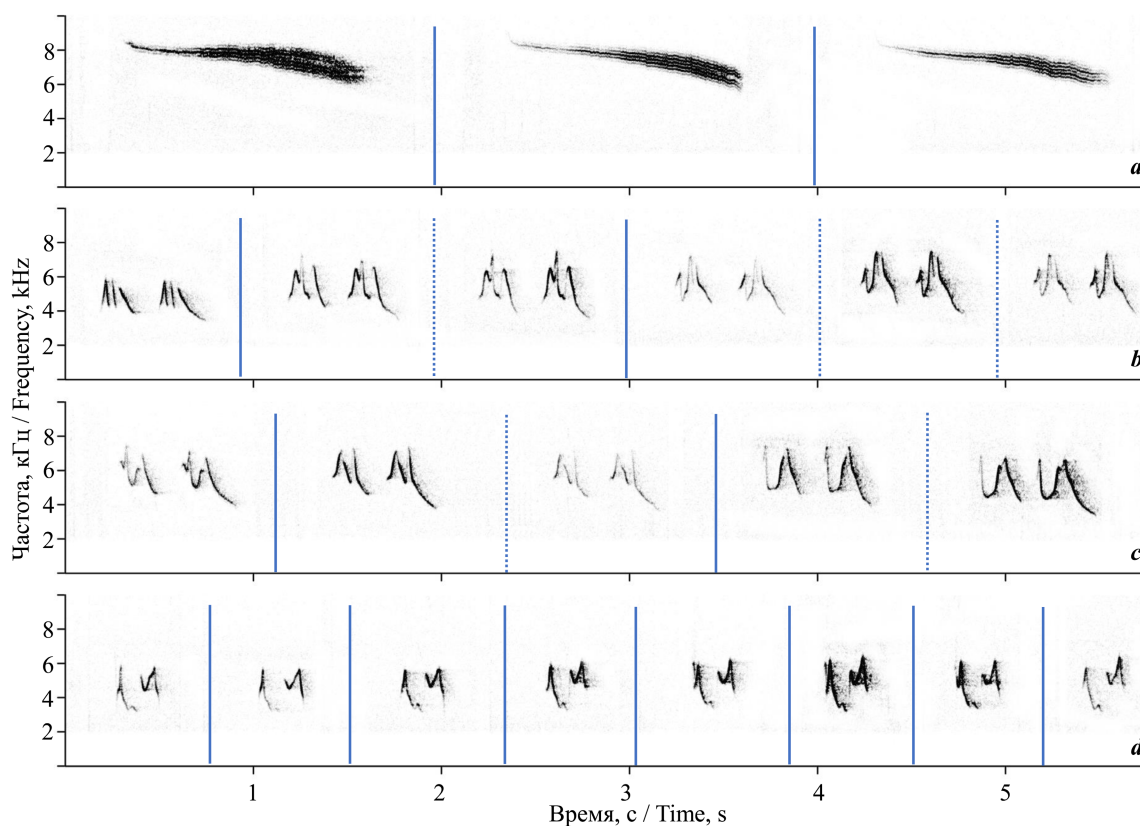


Рис. 3. Песни типа I (а), песни типа II (b, c) и тревожные позывки (d) *Phylloscopus humei*. Все примеры вокализаций каждого типа взяты от разных самцов. Пунктирные линии разделяют песни типа II, сходные у разных особей (т.е. относящиеся к одной группе песен).

Fig. 3. Song type I (a) and song type II (b, c), and alarm calls (d) of *Phylloscopus humei*. All vocalisations of each song type are received from different males. Songs of type II are separated by dotted lines; they are similar for different males (i.e. associated with the same song type).

В типичном случае песня типа II состоит из двух слогов (рис. 3b,c). Иногда самец исполняет только один первый слог. Каждый слог состоит из 2–3 тоновых звуков, модулированных по частоте. Модуляция может быть простой (восходящей или нисходящей), либо иметь V- или W-образную форму. Первый и второй слоги в песне, в целом, одинаковы по структуре. Однако второй слог обычно незначительно отличается за счет удлиненного заключительного звука. Медианная длительность песни типа II у разных самцов ($n = 11$) варьирует от 590 мс до 730 мс (медиана: 640 мс). Первый слог имеет длительность 180–230 мс (медиана: 200 мс), второй несколько длиннее: 230–310 мс (медиана: 250 мс). Минимальная и максимальная основная частота и частотный диапазон первого слога составляют 3.9–4.6 кГц (медиана: 4.4 кГц), 6.1–7.6 кГц (медиана: 7.4 кГц) и 2.2–3.6 кГц (медиана: 2.9 кГц), соответственно. Частотный диапазон второго слога несколько шире, и смещен в более низкочастотную область. Названные параметры для второго слога составляют 3.4–4.1 кГц (медиана: 3.8 кГц), 5.9–7.7 кГц (медиана: 7.3 кГц) и 2.4–4.0 кГц (медиана: 3.4 кГц), соответственно.

Песни типа II мы записали от 11 из 20 самцов. В репертуаре каждого из них имеется только один тип этой вокализации. Однако песни типа II разных самцов могут быть очень схожи. Как видно из рис. 3b,c, все записанные нами от разных особей 11 песен типа II довольно четко распадаются на шесть групп; в каждой группе 1–3 песни. Таким образом, некоторые самцы нашей выборки имели фактически идентичные песни типа II. Для песен типа I подобного нами не подмечено.

Тревожные позывки записаны для всех самцов нашей выборки, и они довольно однотипны (рис. 3d). Каждая позывка состоит из двух разных тоновых звуков, сильно модулированных по частоте. Длительность позывки составляет 220–270 мс (медиана: 240 мс, $n = 20$), минимальное значение основной частоты – 2.7–3.5 кГц (медиана: 3.2 кГц, $n = 20$), а максимальное – 5.5–6.7 кГц (медиана: 6.3 кГц, $n = 20$). Чаще всего самцы исполняют однократные позывки. Однако нередки случаи сдвоенного либо строенного исполнения, когда две или три позывки следуют друг за другом практически без паузы. Иногда птицы могут испускать и более протяженные серии, в которых до десяти позывок следуют друг за другом без паузы. По нашим наблюдениям, тревожные позывки характерны как для самцов, так и для самок.

Дребезжащие позывки отмечены у 12 из 20 самцов, но исполняются они довольно редко. Мы

зафиксировали лишь по 1–17 (медиана: 6.5, $n = 12$) позывок этого типа от каждой особи. Дребезжащие позывки исполняются тихо: качественно записать их не удалось; поэтому спектрограммы не приводим. Каждая позывка представляет собой серию очень коротких (не более 10–30 мс) широкополосных звуков, расположенных в области около 2–6 кГц. Длительность паузы между последовательными звуками – порядка 40–60 мс, а длительность самой позывки – до 1–2 с.

Изменчивость вокализации в зависимости от контекста

В нашей выборке все самцы реагировали на трансляцию, подлетая к колонке и перелетая вокруг нее. Минимальное расстояние, на которое самец приближался к источнику звука, варьировало от 0 м до 5 м (медиана: 0.5 м, $n = 17$). За время 5-минутной трансляции самец совершал 6–44 перелетов в радиусе 10 м от колонки (медиана: 27.5 перелетов, $n = 20$). Только два самца из двадцати атаковали модель конспецифика (рис. 2).

Самая частая вокализация во время эксперимента – это песни типа I. Их исполняли все самцы. Во время спонтанного пения (до трансляции) *Phylloscopus humei* использовали преимущественно именно этот тип вокализации. Лишь некоторые особи воспроизводили тот или другой из трех других типов вокализаций (рис. 4). Во время трансляции наблюдалось сокращение частоты исполнения песен типа I (рис. 4a). После трансляции частота пения снова увеличилась (сократились паузы между песнями: табл. 1), главным образом, за счет более частого исполнения песен типа I (рис. 4a). При этом их частота была даже выше, чем при спонтанном пении (табл. 1).

Во время трансляции более обычными, по сравнению со спонтанным пением, стали позывки обоих типов (рис. 4c,d). Количество самцов, издававших тревожные позывки, достоверно возросло во время и после трансляции по сравнению с контрольным периодом до нее (рис. 4c; табл. 1). Дребезжащие позывки чаще можно было услышать непосредственно во время трансляции (рис. 4d), тогда как сразу после трансляции самцы реже использовали эту вокализацию (рис. 4d); так, не было выявлено различий в количестве самцов, исполнявших дребезжащую позывку до и после трансляции (табл. 1). Частота исполнения тревожных и дребезжащих позывок во время трансляции составила 0.4–21.7 позывок/мин (медиана: 5.1 позывок/мин, $n = 19$ самцов) и 0.2–3.4 позывок/мин (медиана: 1.1 позывок/мин, $n = 11$ самцов), соответственно.

Таблица 1. Результаты линейных моделей со смешанными эффектами (переменные №1, №2) и обобщенных линейных моделей со смешанными эффектами (переменные №3, №4, №5), тестирующих влияние контекста (до, во время и после трансляции) на переменные, описывающие акустическое поведение самцов *Phylloscopus humei* в эксперименте

Table 1. Results of the linear mixed-effects models (variables 1 and 2) and generalised linear mixed-effects model (variables 3 to 5) testing the effects of the experimental stage (before, during, and after playback presentation) on acoustic variables of *Phylloscopus humei* males

Переменные	Во время трансляции		После трансляции	
	Оценка ± SE	2.5–97.5%-ные границы доверительного интервала оценки	Оценка ± SE	2.5–97.5%-ные границы доверительного интервала оценки
1. Медианная пауза между песнями типов I и II, с.	2.21 ± 1.28	-0.28–4.72	-3.23 ± 1.24	-5.65– -0.81
2. Частота песен типа I, песен/мин.	-0.99 ± 0.31	-1.61– -0.37	1.01 ± 0.32	0.40–1.63
3. Наличие/отсутствие песен типа II	3.83 ± 1.75	1.08–8.28	4.01 ± 1.72	1.33–8.42
4. Наличие/отсутствие тревожных позывок	3.86 ± 1.36	1.76–7.54	2.24 ± 0.95	0.68–4.57
5. Наличие/отсутствие дребезжащих позывок	3.27 ± 1.29	1.21–6.88	0.57 ± 1.08	-1.54–2.99

Примечание: Достоверные результаты показаны полужирным шрифтом. Достоверными считались те оценки, 2.5–97.5%-ный доверительный интервал которых не включает ноль. SE – стандартная ошибка.

Note: Significant results are in bold. The significant models are those, which confidence interval does not include zero. SE – standard error.

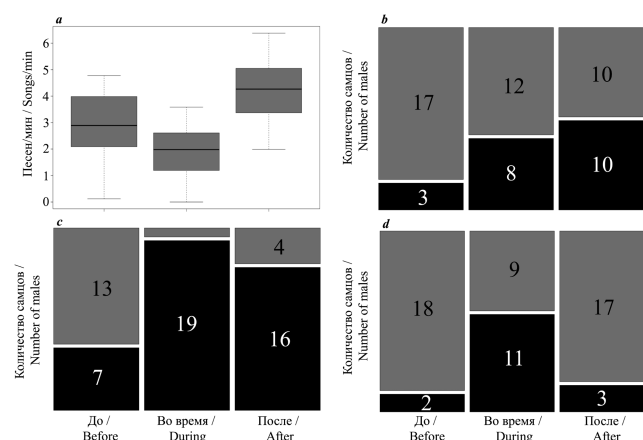


Рис. 4. Влияние контекста (до, во время и после трансляции видовой песни) на частоту исполнения песен типа I (a), а также количество самцов *Phylloscopus humei*, которые не использовали (светло-серая заливка) либо использовали (черная заливка) песни типа II (b), тревожные позывки (c) и дребезжащие позывки (d) на разных стадиях эксперимента (до, во время и после трансляции видовой песни).

Fig. 4. Influence of the context (before, during or after playback presentation) to the rate of song type I (a), and the number of *Phylloscopus humei* males, which either used (black colour) or did not use (light-grey colour) song type II (b), alarm call (c) and rattle call (d) at three experimental stages.

Лишь чуть более половины самцов (11 из 20) исполняли песни типа II в эксперименте. Их частота во время трансляции варьировала в пределах 0.6–6.0 песен/мин (медиана: 0.9 песен/мин, n = 8 самцов), а после трансляции составляла 0.2–10.0 песен/мин (медиана: 2.3 песен/мин, n = 10). Мы проверили, зависит ли наличие/отсутствие песен типа II от контекста. Оказалось, что достоверно зависит (табл. 1). До трансляции этот тип вокализации использовали только 15% самцов, во время – 40% самцов, а после трансляции – 50% самцов (рис. 4b). Таким образом, в ответ на трансляцию видовой песни вероятность исполнения песни типа II была выше, чем при спонтанном пении.

Анализ показал, что ни частота перелетов, ни минимальное расстояние до источника звука не были связаны с рассмотренными выше акустическими параметрами. Единственное исключение состояло в том, что чаще перелетали вокруг колонки те самцы, которые издавали дребезжащие позывки. Эти позывки часто издаются в полете, поэтому закономерность ожидаемая. Однако даже несмотря на это, зависимость была слабая: оценка бета-коэффициента: 0.18 ± 0.10 , а ее доверительный (2.5–97.5%) интервал: 0.03–0.46.

Обсуждение

В данной работе мы выявили два типа изменений в пении *Phylloscopus humei* в территориальном контексте по сравнению со спонтанным пением. Это (1) увеличение числа позывок двух типов и (2) более частое использование песен типа II. Интересно, что дребезжащие позывки были наиболее характерны для вокального поведения непосредственно во время трансляции, а после трансляции частота их исполнения возвращалась к исходному уровню. Поэтому не исключено, что именно эти позывки являются непосредственными маркерами территориальной агрессии. Действительно, обнаружена слабая зависимость между частотой дребезжащих позывок и количеством перелетов самца в радиусе 10 м от динамика (показатель территориальной агрессии). Тревожные позывки и песни типа II можно было услышать как во время, так и сразу после трансляции. Кроме того, наличие или отсутствие этих вокализаций не было связано с поведением самца во время эксперимента.

Ранее было предложено три взаимодополняющих критерия, полное или частичное выполнение которых позволяет говорить о сигнале как

об агрессивном (Searcy & Beecher, 2009). Первый критерий: сигнал должен проявляться или меняться в агрессивном контексте; например, при территориальной конфронтации, имитируемой в эксперименте с трансляцией (критерий контекста). Второй критерий: сигнал должен предсказывать дальнейшую эскалацию конфликта; например, чем чаще наблюдается данный сигнал, тем более склонна птица напасть на оппонента (критерий прогноза). Третий критерий: сигнал должен быть «понятен» оппоненту, дифференцировано реагирующего на разные его категории (критерий ответа). Наши результаты показывают, что позывки (особенно дребезжащие позывки) вполне могут быть агрессивным сигналом. Действительно, в нашем случае полностью выполняется критерий контекста и частично – критерий прогноза (при допущении, что активно летающие самцы действительно настроены наиболее агрессивно). Критерий ответа в данной работе не был проверен.

Роль позывок в территориальном поведении известна для ряда воробьиных птиц, в том числе видов *Phylloscopus*. Например, самцы *Phylloscopus fuscatus* при пении иногда издают щелчки – очень короткие шумовые звуки, вставляемые между песнями. Количество щелчков в несколько раз увеличивается во время трансляции концепцифичной песни (Опаев и др., 2019). При этом на запись пения «с щелчками» самцы реагировали активнее, чем на пение «без щелчков» (неопубликованные данные второго автора). Самцы *Poecile atricapillus* (Linnaeus, 1766) при ответе на запись пения издают, помимо песен, «булькающие» позывки. Количество и частота этих позывок были больше у тех птиц, которые атаковали предъявляемую одновременно с записью модель концепцифика (Baker et al., 2012).

Характер использования двух контрастных по структуре типов песен также зависел от контекста в нашем исследовании. *Phylloscopus humei* обычно использовали исключительно песни типа I при спонтанном пении. Это характерно для начала периода гнездования (Bergmann, 2008), когда мы проводили свое исследование. В ответ на трансляцию видовой песни можно было чаще, чем при спонтанном пении, услышать песни типа II. Однако воспроизводили их далеко не все, а примерно половина самцов. Кроме того, песни типа II были характерны для вокализации как непосредственно во время экспериментальной трансляции, так и после нее. Поэтому не исключено, что песни типа II, играя роль в территориальном

поведении самцов, не являются непосредственным маркером агрессивной мотивации. Возможно, они используются в дальне-дистантной коммуникации между самцами. Например, это может быть песенная «дуэль» соседних самцов близ общей границы их участка, когда птицы физически друг с другом не взаимодействуют.

В этой связи интересны особенности песен типа II у разных самцов. Ранее отмечалось, что песни типа II индивидуальны, т.е. каждый самец имеет оригинальный вариант этой вокализации (Martens, 2010). Мы показали, что это неверно. В нашей выборке некоторые самцы имели фактически идентичные песни типа II. Это значит, что применительно к ним мы можем говорить о таком явлении, как наличие у разных самцов общих песен (song sharing), практически идентичных по структуре. Это явление довольно широко известно у воробьиных птиц и связано с вокальным научением (Slater, 1989). **Возможный функциональный смысл** наличия общих песен до конца не ясен (Beecher & Brenowitz, 2005). Любопытно, что у некоторых видов *Setophaga* общие песни более характерны для песен типа II, по сравнению с песнями типа I (Beebe, 2002). Песни типа II, так же, как и у *Phylloscopus humei*, используются несколькими видами *Setophaga* в территориальном контексте. Пока не ясно, почему встречаемость общих песен различается между песнями разных типов. Однако интересно, что паттерн выглядит одинаковым у таких неродственных друг другу видов, как некоторые американские *Setophaga* и азиатский *Phylloscopus humei*.

Заключение

Таким образом, наше исследование показало, что два контрастных по структуре типа песен *Phylloscopus humei* в определенной степени различны и по характеру использования. Песни типа I чаще всего используются при саморекламиривании, т.е. опевании своего участка с целью обозначения его занятости и привлечения самки. В то же время, песни типа II могут быть задействованы в коммуникации соседних самцов вне ситуации явного конфликта.

Благодарности

Авторы искренне признательны за содействие в организации и проведении полевых работ В.В. Непомнящему (директор Хакасского заповедника, Россия) и С.В. Шулгину, Е.Г. Борчеву и А.В. Пермякову (сотрудники стационара «Карасума», Россия). Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда №22-24-00001.

Литература

- Иваницкий В.В., Марова И.М. 2021. Синтаксическая организация песни птиц // Зоологический журнал. Т. 100(10). С. 1145–1158. DOI: 10.31857/S0044513421100068
- Ковшарь А.Ф., Гаврилов Э.И., Родионов Э.Ф. 1974. О биологии тусклой зарнички *Phylloscopus inornatus humei* // Орнитология. Вып. 11. С. 253–267.
- Марова И.М. 1990. Биология размножения и пространственная структура поселений тусклых зарничек в Западном Танну-Ола // Орнитология. Вып. 24. С. 128–130.
- Опаев А.С. 2012. Пение птиц: всегда ли изменение структуры «сигнала» влечет за собой смену его функции? // Этология и зоопсихология. Т. 2(6). С. 1–14.
- Опаев А.С. 2021. Коммуникативное значение сложного пения воробьиных птиц // Поволжский экологический журнал. №2. С. 191–229. DOI: 10.35885/1684-7318-2021-2-191-229
- Опаев А.С., Колесникова Ю.А., Антонов А.И. 2019. Выражение территориальной агрессии в пении пеночек (*Phylloscopus*) // Вестник Тверского государственного университета. Серия Биология и экология. №1(53). С. 133–147. DOI: 10.26456/vtbio57
- Baker T., Wilson D., Mennill D. 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees // Animal Behaviour. Vol. 84(4). P. 965–974. DOI: 10.1016/j.anbehav.2012.07.022
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4 // Journal of Statistical Software. Vol. 67(1). P. 1–48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01
- Beebe M.D. 2002. Song Sharing by Yellow Warblers Differs Between two Modes of Singing: Implications for Song Function // Condor. Vol. 104(1). P. 146–155. DOI: 10.1093/condor/104.1.146
- Beecher M.D. 2021. Why are no animal communication systems simple languages? // Frontiers in Psychology. Vol. 12. Article: 602635. DOI: 10.3389/fpsyg.2021.602635
- Beecher M.D., Brenowitz E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 20(3). P. 143–149. DOI: 10.1016/j.tree.2005.01.004
- Bergmann H.H. 2008. Bioakustik des Tienschan-Laubsängers *Phylloscopus humei* (Brooks) – ein ungewöhnlicher Vogelgesang in sonographischer Analyse // Vogelkundliche Berichte aus Niedersachsen. Vol. 40. P. 149–155.
- Byers B.E., Kroodsma D.E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires // Animal Behaviour. Vol. 77(1). P. 13–22. DOI: 10.1016/j.anbehav.2008.10.003
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. Bird Song: Biological Themes and Variations. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 335 p.
- Ficken M.S., Ficken R.W. 1965. Comparative ethology of the Chestnut-sided Warbler, Yellow Warbler, and American Redstart // Wilson Bulletin. Vol. 77(4). P. 363–375.
- Forstmeier W., Balsby T.J.S. 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement // Behaviour. Vol. 139(1). P. 89–111. DOI: 10.1163/15685390252902300
- Irwin D., Alström P., Olsson U., Benowitz-Fredericks Z.M. 2001. Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers) // Ibis. Vol. 143(2). P. 233–247. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2001.tb04479.x
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M. 2011. Contrasts in syntax of the advertising songs of closely related warbler species (*Phylloscopus*, Sylviidae) // Doklady Biological Sciences. Vol. 438(1). P. 171–174. DOI: 10.1134/S0012496611030094
- Lemon R.E., Cotter R., MacNally R.C., Monette S. 1985. Song repertoires and song sharing by American redstart // Condor. Vol. 87(4). P. 457–470. DOI: 10.2307/1367942
- Lyu N., Li J., Sun Y.H. 2016. Can simple songs express useful signals for mate choice? // Avian Research. Vol. 7(1). Article: 10. DOI: 10.1186/s40657-016-0045-2
- MacNally R.C., Lemon R.E. 1985. Repeat and serial singing modes in American Redstarts (*Setophaga ruticilla*): a test of functional hypotheses // Zeitschrift für Tierpsychologie. Vol. 69(3). P. 191–202. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1985.tb00146.x
- Martens J. 2010. A preliminary review of the leaf warbler genera *Phylloscopus* and *Seicercus* // Bulletin of the British Ornithologists' Club. Vol. 72. P. 41–116.
- Nagle L., Couroux C. 2000. The influence of song mode on responses of male American redstarts // Ethology. Vol. 106(12). P. 1049–1055. DOI: 10.1046/j.1439-0310.2000.00609.x
- Price T., Jamdar N. 1991. Breeding biology of the yellow-browed leaf warbler *Phylloscopus inornatus* in Kashmir // Journal of the Bombay Natural History Society. Vol. 88(1). P. 1–16.
- R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Searcy W.A., Beecher M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds // Animal Behaviour. Vol. 78(6). P. 1281–1292. DOI: 10.1016/j.anbehav.2009.08.011
- Slater P.J.B. 1989. Bird song learning: causes and consequences // Ethology, Ecology and Evolution. Vol. 1(1). P. 19–46. DOI: 10.1080/08927014.1989.9525529
- Spector D.A. 1991. The singing behaviour of yellow warblers // Behaviour. Vol. 117(1/2). P. 23–53. DOI: 10.1163/156853991X00111
- Spector D.A. 1992. Wood-warblers songs systems: a review of paruline singing behaviors // Current Ornithology. Vol. 9. Boston, MA: Springer. P. 199–238. DOI: 10.1007/978-1-4757-9921-7_6
- Weary D.M., Lemon R.E., Perreault S. 1994. Different responses to different song types in American Redstarts // Auk. Vol. 111. P. 730–734.

References

- Baker T., Wilson D., Mennill D. 2012. Vocal signals predict attack during aggressive interactions in Black-capped Chickadees. *Animal Behaviour* 84(4): 965–974. DOI: 10.1016/j.anbehav.2012.07.022
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1–48. DOI: 10.18637/jss.v067.i01
- Beebe M.D. 2002. Song Sharing by Yellow Warblers Differs Between two Modes of Singing: Implications for Song Function. *Condor*. 104(1): 146–155. DOI: 10.1093/condor/104.1.146
- Beecher M.D. 2021. Why are no animal communication systems simple languages? *Frontiers in Psychology* 12: 602635. DOI: 10.3389/fpsyg.2021.602635
- Beecher M.D., Brenowitz E.A. 2005. Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in Ecology and Evolution* 20(3): 143–149. DOI: 10.1016/j.tree.2005.01.004
- Bergmann H.H. 2008. Bioakustik des Tienschan-Laubsängers *Phylloscopus humei* (Brooks) – ein ungewöhnlicher Vogelgesang in sonographischer Analyse. *Vogelkundliche Berichte aus Niedersachsen* 40: 149–155.
- Byers B.E., Kroodsma D.E. 2009. Female mate choice and songbird song repertoires. *Animal Behaviour* 77(1): 13–22. DOI: 10.1016/j.anbehav.2008.10.003
- Catchpole C.K., Slater P.J.B. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. 335 p.
- Ficken M.S., Ficken R.W. 1965. Comparative ethology of the Chestnut-sided Warbler, Yellow Warbler, and American Redstart. *Wilson Bulletin* 77(4): 363–375.
- Forstmeier W., Balsby T.J.S. 2002. Why mated dusky warblers sing so much: territory guarding and male quality announcement. *Behaviour* 139(1): 89–111. DOI: 10.1163/15685390252902300
- Irwin D., Alström P., Olsson U., Benowitz-Fredericks Z.M. 2001. Cryptic species in the genus *Phylloscopus* (Old World leaf warblers). *Ibis* 143(2): 233–247. DOI: 10.1111/j.1474-919X.2001.tb04479.x
- Ivanitskii V.V., Marova I.M. 2021. The syntactic organization of a bird song. *Zoologicheskii Zhurnal* 100(10): 1145–1158. DOI: 10.31857/S0044513421100068 [In Russian]
- Ivanitskii V.V., Marova I.M., Malykh I.M. 2011. Contrasts in syntax of the advertising songs of closely related warbler species (*Phylloscopus*, Sylviidae). *Doklady Biological Sciences* 438(1): 171–174. DOI: 10.1134/S0012496611030094
- Kovshar A.F., Gavrilov E.I., Rodionov E.F. 1974. On the biology of Hume's Leaf-Warbler *Phylloscopus inornatus humei*. *Ornithologia* 11: 253–267. [In Russian]
- Lemon R.E., Cotter R., MacNally R.C., Monette S. 1985. Song repertoires and song sharing by American redstart. *Condor* 87(4): 457–470. DOI: 10.2307/1367942
- Lyu N., Li J., Sun Y.H. 2016. Can simple songs express useful signals for mate choice?. *Avian Research* 7(1): 10. DOI: 10.1186/s40657-016-0045-2
- MacNally R.C., Lemon R.E. 1985. Repeat and serial singing modes in American Redstarts (*Setophaga ruticilla*): a test of functional hypotheses. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 69(3): 191–202. DOI: 10.1111/j.1439-0310.1985.tb00146.x
- Marova I.M. 1990. Reproductive biology and spatial structure of Hume's Leaf-Warbler settlements in the West Tannu-Ola. *Ornithologia* 24: 128–130. [In Russian]
- Martens J. 2010. A preliminary review of the leaf warbler genera *Phylloscopus* and *Seicercus*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 72: 41–116.
- Nagle L., Couroux C. 2000. The influence of song mode on responses of male American redstarts. *Ethology* 106(12): 1049–1055. DOI: 10.1046/j.1439-0310.2000.00609.x
- Opaev A.S. 2012. Bird song: if changes in signal structures always results in transformation in their function? *Ethology and Zoopsychology* 2(6): 1–14. [In Russian]
- Opaev A.S. 2021. The communicative value of complex singing in passerine birds. *Povolzhskiy Journal of Ecology* 2: 191–229. DOI: 10.35885/1684-7318-2021-2-191-229 [In Russian]
- Opaev A.S., Kolesnikova Yu.A., Antonov A.I. 2019. Expression of territorial aggression in the singing of leaf warblers (*Phylloscopus*). *Bulletin of Tver State University. Series: Biology and Ecology* 1(53): 133–147. DOI: 10.26456/vtbio57 [In Russian]
- Price T., Jamdar N. 1991. Breeding biology of the yellow-browed leaf warbler *Phylloscopus inornatus* in Kashmir. *Journal of the Bombay Natural History Society* 88(1): 1–16.
- R Core Team. 2019. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/>
- Searcy W.A., Beecher M.D. 2009. Song as an aggressive signal in songbirds. *Animal Behaviour* 78(6): 1281–1292. DOI: 10.1016/j.anbehav.2009.08.011
- Slater P.J.B. 1989. Bird song learning: causes and consequences. *Ethology, Ecology and Evolution* 1(1): 19–46. DOI: 10.1080/08927014.1989.9525529
- Spector D.A. 1991. The singing behaviour of yellow warblers. *Behaviour* 117(1/2): 23–53. DOI: 10.1163/156853991X00111
- Spector D.A. 1992. Wood-warblers songs systems: a review of paruline singing behaviors. In: D.M. Power (Eds.): *Current Ornithology*. Vol. 9. Boston, MA: Springer. P. 199–238. DOI: 10.1007/978-1-4757-9921-7_6
- Weary D.M., Lemon R.E., Perreault S. 1994. Different responses to different song types in American Redstarts. *Auk* 111: 730–734.

STRUCTURAL-FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF TWO SONG TYPES IN *PHYLLOSCOPUS HUMEI* (PHYLLOSCOPIDAE)

Svetlana G. Meshcheryagina¹ , Alexey S. Opaev² 

¹*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of RAS, Russia
e-mail: meshcheryagina_sg@ipae.uran.ru*

²*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the RAS, Russia
e-mail: aleksei.opaev@gmail.com*

Several songbird species use two singing modes, which are functionally different. The first mode is preferentially used at the beginning of the breeding cycle, and serves to attract females, while the second mode is used later in the season as well as during territorial countersigning. The two singing modes are well known in many Parulidae species from North America. The repeat mode (type I songs) comprises repetitions of a single song type. The serial mode (type II songs) consists of several song types sung in a versatile sequence. In Eurasia, a similar acoustic behaviour is known in several *Phylloscopus* species. However, these data are still scarce. Additionally, it is not yet fully understood whether the song structure per se or the song bout organisation (e.g. song-type diversity) plays a primary role in communication of the aforementioned songbirds. In this respect, it could be useful to analyse acoustic behaviour of *Phylloscopus humei* because its males have only two song types, namely song type I and song type II. These song types differ greatly in structure. In this study, we used playback experiments to ask whether these song types differ in their function. The study has been conducted in 2019–2021 in the federal State Nature Sanctuary «Posarym» (Republic of Khakassia, Russia) at the beginning of the breeding cycle of *Phylloscopus humei*. While singing spontaneously, males predominantly use song type I. The use of song type II is increased immediately after playback presentation. In contrast, males did not increase the rate of song type II during the playback. Instead, they produced two call types at that time, which apparently serves as an aggressive signal. Our study has shown that the use of two song types is different. Song type I is predominately used for advertising the territory and attracting a female. In contrast, song type II is more often used in countersigning between neighbouring males, although not at a time of direct aggression, i.e. during the playback. Noteworthy, we also found that males can share song type II but not song type I from their repertoires. In turn, the song sharing is thought to play a role in male-male interaction.

Key words: birdsong, communication, leaf-warbler, playback experiment, song sharing