

Минобрнауки России
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»
(КарНЦ РАН)

На правах рукописи

Кретьева Анна Юрьевна

НАУЧНЫЙ ДОКЛАД

об основных результатах научно-квалификационной работы (диссертации)
на тему: «**Демонстративная видовая песня птиц как носитель социальной информации при выборе гнездовой территории и стратегии размножения на примере представителей рода Пеночки *Phylloscopus***»,
подготовленной в соответствии с требованиями
Федерального государственного образовательного стандарта
высшего образования по направлению
06.06.01. Биологические науки
(уровень подготовки кадров высшей квалификации)

Научный руководитель:
вед.н.с., д.б.н., доцент Н.В. Лапшин

Петрозаводск 2024

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Демонстративная песня – важный элемент социальной жизни птиц, играющий исключительную роль при встрече полов и защите гнездовой территории (Collins, 2004; Catchpole, Slate, 2008). Однако песня также является источником информации о качестве поющей особи и занимаемой этой особью территории (Lampe, Espmark, 1994; Garamszegi et al., 2004; Van Duyse et al., 2002; Brumm, Ritschard, 2011), что является ключевым моментом при выборе партнера (Nemeth et al., 2012; Cramer, 2013).

Информацию о качестве территории птицы могут получать из личного опыта, приобретенного в предыдущие годы (Kelly, Schmidt, 2017; Tolvanen et al. 2020). Однако у мелких видов трансконтинентальных мигрантов с короткой средней продолжительностью жизни часто есть лишь один сезон для воспроизведения потомства (Tarwater, Arcese, 2017). Именно выживаемость первогодков – решающий фактор в поддержании стабильной численности таких видов. Когда качество среды обитания меняется во времени и пространстве, ожидается, что подражание территориальному выбору более опытных птиц (обычно старшего возраста) молодыми птицами будет способствовать их репродуктивному успеху (Valone, 2007; Mountjoy, Lemon, 1991; Hahn, Silverman, 2006; Szymkowiak et al., 2016 и др.).

Большинство исследований по этому вопросу было проведено в центральных районах видовых ареала, где местные популяции находились в условиях благоприятных для поддержания численности условиях. В таких условиях затраты на межвидовую конкуренцию оказывались значительно выше, чем выгоды от заселения конкретного участка (Mountjoy, Lemon, 1991; Szymkowiak et al., 2016). Однако в условиях пессимума и в субоптимальных условиях – на периферии ареала вида, где доступность качественного местообитания является лимитирующим фактором, это соотношение должно быть обратным. В частности это отражается в снижении уровня межвидовой агрессии в периферийных популяциях птиц, что позволяет особям более эффективно использовать ресурсы занимаемого биотопа (Лапшин, 2023; Matantseva et al., 2015; Matantseva, Simonov, 2023). В высоких широтах, где короткий благоприятный период заставляет птиц сокращать затраты на все этапы жизненного цикла, в том числе – на поиск территории (Лапшин 1979, Matantseva et al. 2015) мы ожидаем, что сильное давление отбора будет способствовать развитию поведенческих стратегий, позволяющих птицам оптимизировать решения о выборе среды обитания на основе социальных сигналов, получаемых от местных птиц (Danchin et al., 2004).

Цель исследования заключалась в изучении влияния акустических маркеров социального окружения птиц на выбор гнездового участка и стратегии размножения в условиях экологического центра (оптимума) и периферии (субоптимума) гнездового ареала на примере модельного вида - пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix*. При этом решались следующие задачи:

1) выделить зоны субоптимума условий обитания для птиц модельного вида путем оценки численности и успешности их размножения в разных географических регионах (на основании собственных данных и данных научной литературы);

2) подготовить аудиозаписи демонстративной видовой песни от разных самцов в районе исследований для дальнейшего использования в эксперименте акустического привлечения с целью имитации присутствия особей определенного качества (сформировавшие пару/холостые, высококонкурентные/низкоконкурентные);

3) определить демографические показатели (численность, соотношение полов) и их варьирование на контрольных и экспериментальных площадках в зависимости от типа песни, использованной для акустического привлечения;

4) определить репродуктивную стратегию холостых блуждающих самцов путем их учета и кольцевания на контрольных и экспериментальных площадках, а также путем наблюдения за их перемещениями и возвратом птиц в последующие годы.

Научная новизна работы. Влияние социальной информации на выбор места обитания и стратегии размножения птиц в пессимальных и субоптимальных условиях до настоящего момента не было изучено. Тем не менее, исследование социальных взаимодействий может помочь выявить механизмы поддержания периферических популяций птиц в условиях Севера. Приемы акустического привлечения птиц на гнездование, недавно получившие распространение за рубежом (Ward, Schlossberg, 2004; Andrews et al., 2015; Valente et al., 2021), в России не разрабатывались.

Теоретическая и практическая значимость работы.

Воссоздание сигнального окружения путем метода акустического привлечения является удобным инструментом для изучения механизмов формирования популяционной структуры вида и его динамики, а также может помочь в регулировании численности и распределения по территории популяций диких птиц. Предположительно, этот метод может быть использован в природоохранных мероприятиях по сохранению исчезающих видов путем их возвращения в границы прежнего ареала или по привлечению на охраняемые территории с целью увеличения их репродуктивного успеха.

Метод акустического привлечения, разработанный по результатам настоящего исследования, может быть использован для восстановления и обогащения орнитофауны на нарушенных в результате хозяйственной деятельности территориях. Привлечение птиц может способствовать более эффективному и быстрому восстановлению экосистем субарктического и арктического регионов, так как птицы являются средообразующими организмами, и играют значительную роль в почвообразовании и динамике биогенных веществ в наземных и водных экосистемах. Таким образом, этот метод заслуживает дальнейшего развития, и могут иметь широкое практическое применение при формировании комфортной городской среды, а также при восстановлении разрушенных местообитаний для птиц, в том числе и в результате хозяйственной деятельности человека.

Личное участие автора. Автор лично проанализировал литературные данные по всем направлениям исследований, организовал и провел сбор и обработку материала, в том числе отлов, кольцевание птиц и наблюдение за их перемещениями, обобщил и интерпретировал полученные результаты. Автор лично принял участие в подготовке материалов для научных публикаций, основанных на результатах исследования, а также представил их на научных докладах на международных и российских конференциях. Научно-квалификационная работа (диссертация) написана автором самостоятельно.

Апробация работы. Результаты научных исследований представлены на международных и российских конференциях в виде устных докладов на английском и русском языке, в т.ч. на: 25th Anniversary Kaamos Symposium (SaalastiHall, Linnanmaa Campus, University of Oulu, December 8–10, 2021, устный доклад), Всероссийской конференции молодых ученых "Экология: факты, гипотезы, модели", посвященной Международному году фундаментальных наук, (г. Екатеринбург, 18 – 22 апреля 2022 г., устный доклад), Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели» (г. Екатеринбург, 17 – 21 апреля 2023 г., устный доклад), а также на Втором всероссийском орнитологическом конгрессе (г. Санкт-Петербург, 30 января – 4 февраля, 2023 г., устный доклад).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ, из них 2 статьи – в рецензируемых журналах, входящих в перечень изданий, рекомендованных ВАК.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объекты исследования. Объектами данного исследования были выбраны представители рода Пеночки *Phylloscopus*, семейства Пеночковые (*Phylloscopidae*), принадлежащие Отряду Воробьинообразных птиц (*Passeriformes*). Это мелкие трансконтинентальные мигранты с короткой средней продолжительностью жизни, поэтому ожидается, что для них выбор территории для размножения в текущий гнездовой сезон будет играть решающую роль для увеличения репродуктивного успеха. Все европейские виды пеночек имеют обширные гнездовые ареалы, и способны населять регионы, значительно различающиеся по условиям обитания, в связи с чем их можно считать подходящими и удобными модельными видами для изучения разных стратегий территориального и репродуктивного поведения в разнообразных условиях среды.

В качестве объекта для детального изучения была выбрана пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix*, для которой характерен тип миграционной активности, описанный в литературе как частичный номадизм (Teitelbaum, Mueller, 2019). В отличие от других представителей рода, самцы трещоток часто оставляют свой участок во время сезона размножения и не возвращаются на место гнездования на следующий год, даже если гнездование было успешным. Для данного вида также характерны значительные колебания численности локальных популяций, что делает их многолетнюю динамику практически непредсказуемой (Лапшин, 2020; Herremans, 1993; Wesołowski et al., 2009).

Принято считать, что пеночка-трещотка проявляет слабый гнездовой консерватизм (Herremans, 1993), так как уровень филопатрии у данного вида крайне низкий и может значительно отличаться в разных частях ареала. Максимальное количество повторных встреч отмечено в Западной Европе – от 6,5 до 28%, но уже в Центральной Европе количество возвратов резко снижается до 5-7 %, а в восточной части ареала возвращаются единичные особи (рис. 1) (Herremans, 1993; Norman, 1994; Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020). Причина невозвращения большинства взрослых птиц на территорию гнездования прошлого года остается неизвестной и широко обсуждается в литературе (Herremans, 1993; Wesołowski et al., 2009; Szymkowiak, Kuczynski, 2015).

Ежегодные колебания численности пеночки-трещотки, вероятно, является результатом не только ежегодной смены мест размножения, но и неравномерного поселения самцов группами вследствие явления названного «конспецифичным привлечением» (*conspecific attraction*) (Danchin et al., 2004; Nocera, Betts, 2010; Buxton et al., 2015). Данный вид проявляет территориальное поведение, тем не менее, было показано, что после прилета самцы предпочитают поселяться поблизости от других самцов своего вида (конспецификов), тем самым образуя локальные скопления.

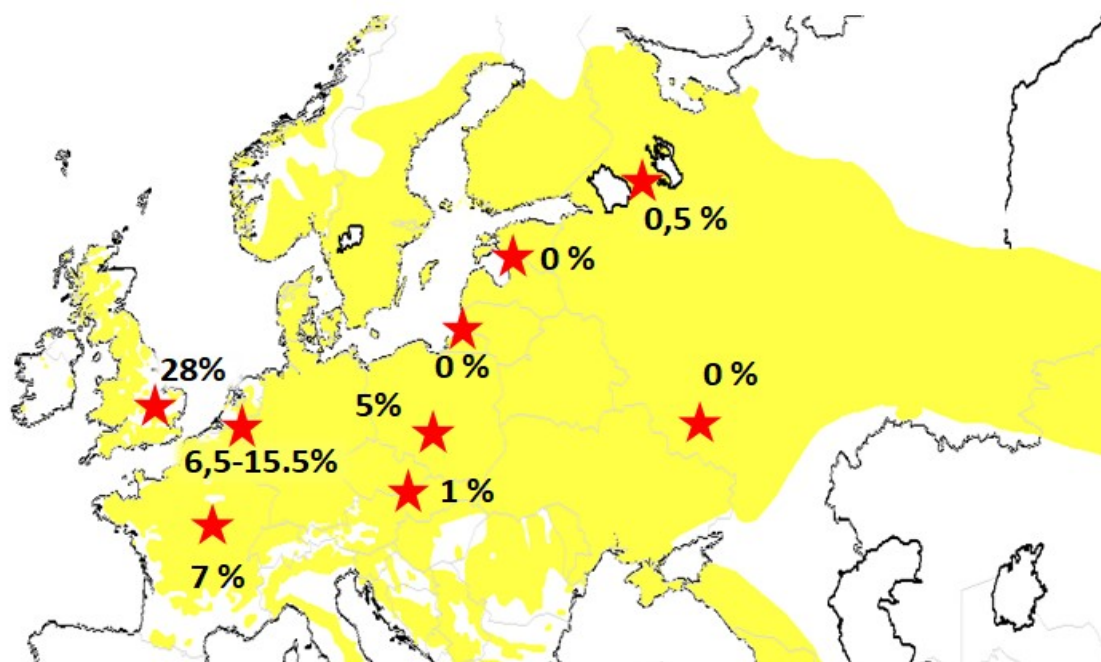


Рисунок 1. Карта ареала пеночки-трещотки (выделено желтым) и процент возвратов окольцованных взрослых птиц на участки размножения прошлых лет (красные звездочки) в разных частях ареала (Herremans, 1993; Norman, 1994; Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020).

В экспериментах (Szymkowiak et al., 2016; Grendelmeier et al., 2016; Luepold et al., 2023) еще до прилета первых птиц присутствие трещоток на площадках имитировалось акустически. Таким образом, вновь прилетающие птицы значительно чаще поселялись на экспериментальных площадках по сравнению с контрольными, где акустическое привлечение не использовалось (Grendelmeier et al., 2016; Luepold et al., 2023).

Присутствие конспецификов на территории может говорить как о наличии здесь подходящих условий для поселения, так и нести дополнительную информацию о качестве данного участка, например о неявных рисках и выгодах при поселении здесь (частоту посещения территории хищниками, количество укрытий и др.). Таким образом, птицы могут снизить вероятность собственной ошибки при оценке качества участка, если поселятся рядом с другими особями, у которых было больше времени на обследование данной территории (Nocera et al., 2010; Kelly, Schmidt, 2017; Kelly, Ward, 2017).

Трещотки могут оценивать сородичей и принимать решение о поселении в зависимости от того, какие соседи их будут окружать. Так, было показано, что частота исполнения песни пеночкой-трещоткой возрастает при агрессивных взаимодействиях между самцами (Szymkowiak, Kuczyński, 2017). Более того, чем активнее поет холостой самец, тем выше вероятность, что он сможет привлечь самку и образовать с ней пару (Szymkowiak et al., 2016). Используя активность пения как сигнал качества самца (Szymkowiak et al., 2016), исследователи имитировали присутствие на экспериментальных площадках самцов

«хорошего» (6 трелей/мин) или «плохого» качества (2 трелей/мин). При отсутствии различий между участками, трещотки предпочитали поселяться рядом с самцами «плохого» качества. На площадки, где имитировалось присутствие самцов «хорошего качества», самцы также прилетали, но большинство из них покидало эту территорию в течение 7 дней. Было выдвинуто предположение, что они таким образом избегали конкуренции с наиболее успешными самцами. Самцы, которые не задерживались дольше недели, были названы исследователями «блуждающими» (Szymkowiak et al. 2016). К сожалению, проследить куда улетали «блуждающие» самцы, и не поселялись ли они на соседних площадках, было невозможно, так как птиц в указанном исследовании не кольцевали.

Концепция конспецифичного привлечения предполагает, что животные могут также получать преимущества при достижении определенного размера группы или от близкого соседства с сородичами (Hammer et al., 2023; Kramer et al., 2009). Так гипотеза «скрытого тока» («hidden leks hypothesis») гласит, что кластеризация участков территориальных животных увеличивает шансы на успешное привлечение партнера для размножения и/или на внебрачные копуляции для всех или некоторых самцов в данном скоплении (Fletcher, Miller, 2006). Однако для пеночки-трещотки данная гипотеза пока не была подтверждена, так как в локальных группировках успех привлечения самки для каждого конкретного самца был не выше, чем при одиночном поселении (Grendelmeier et al., 2016; Luepold et al., 2023). Количество обнаруженных внебрачных потомков также сильно различается в разных исследованиях, что затрудняет интерпретацию результатов (Gyllensten et al., 1990; Grendelmeier et al., 2016; Goretskaia et al., 2024; Лапшин и др., 2023).

В нашей работе мы также решили проверить гипотезу «скрытого тока» для пеночки-трещотки. Мы выдвинули предположение, что у самцов данного вида могут существовать две разные репродуктивные стратегии: консервативная и лабильная. Консервативная стратегия подразумевает, что самец выбирает постоянный участок, на который он привлекает самку и образует с ней постоянную пару. Самец с лабильной стратегией размножения регулярно меняет участок обитания. На каждой территории такой самец поселяется лишь временно, обычно рядом с уже сформировавшейся парой. От политерриториального самца его отличает то, что он стремится не привлечь дополнительную холостую самку, а спариться с чужой самкой.

Активность пения и структура песни самца пеночки-трещотки после образования пары с самкой меняется (Temrin, 1986). Эти изменения могут являться сигналом присутствия самки на территории для других самцов. На основании этого мы предполагаем, что самцы с лабильной стратегией размножения могут намеренно поселяться рядом с самцами образовавшими пару с самками, которых они нашли по характерному пению, чтобы

спариться с его самкой. В этом случае момент появления таких самцов на территории также должен быть связан с определенной стадией репродуктивного цикла самки, на которой возможно спаривание и оплодотворение яиц.

Чтобы доказать, могут ли самцы иметь две разные стратегии размножения, мы поставили перед собой следующие вопросы:

1) Если блуждающие самцы прилетают на площадки, где имитировалось присутствие активно поющих самцов «хорошего качества» (в соответствии с Szymkowiak et al., 2016), но бросают их через несколько дней, могут ли они затем поселиться на других участках? В частности, если блуждающие самцы избегают высокой конкуренции с самцами «хорошего качества», будут ли эти же самцы поселяться на площадках, где имитировалось присутствие самцов «плохого качества»?

2) Если блуждающие самцы ищут возможность для внебрачных копуляций, будет ли их численность выше на участках, где имитировалось присутствие самцов образовавших пару с самками?

3) Связаны ли сроки прибытия и исчезновения самцов на территории с присутствием на ней самки, готовой к спариванию?

4) Являются ли блуждающие самцы политерриториальными самцами с других площадок, или самцами, чьи гнезда были разорены ранее?

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор данных. Сбор материала проводили в 2021–2024 гг. на территории Нижне-Свирского государственного природного заповедника, расположенного в юго-восточном Приладожье (60°34' с.ш., 33°00' в.д.). Плотность гнездования пеночки-трещотки здесь относительно низкая, так как в Приладожье проходит северная периферия ее регулярного гнездового ареала. По многолетним данным численность в разные годы колебалась здесь от 0 до 60–70 пар/км², а процент особей, возвращающихся на места предыдущего гнездования повторно, был крайне мал (Лапшин, 2020).

На основании обследований, проведенных в предыдущие годы, нами были выбраны территории, где трещотки отмечались регулярно последние несколько лет – это сосняк-зеленомошник (СЗ) и лиственно-еловый лес (ЛЕ).

В этих двух типах леса мы заложили 13 (СЗ, 2021-2023) и 17 (ЛЕ, 2023) пробных площадок, на части которых установили станции акустического привлечения (табл. 1). Установленные станции в период весеннего пролета и в гнездовой период ежедневно с определенной частотой (см. далее) проигрывали видовую песню, имитируя близкую к естественной вокальную суточную активность птиц. На контрольных площадках станции

акустического привлечения не были установлены, и звуковое привлечение не использовалось. В 2024 году мы не устанавливали станции акустического привлечения на площадках, а только собирали данные о численности пеночек-трещоток и возвратах окольцованных птиц.

Таблица 1. Описание экспериментов по акустическому привлечению в 2021-2023 гг. Экспериментальные площадки – площадки со звуковым привлечением, на которых имитировалось присутствие пеночек-трещоток: ХК, ПК – участки, на которых имитировалось присутствие самцов «хорошего» или «плохого» качества, П, Х – участки, на которых имитировалось присутствие самцов, образовавших пару с самкой, или холостых самцов; контрольные площадки – площадки без звукового привлечения; СЗ – сосняк-зеленомошник, ЛЕ – лиственный-еловый лес.

Год	Экспериментальные площадки, шт.			Количество записей уникальных песен, использованных на площадках, шт.	Акустическое привлечение, место проведения
	ХК	ПК	Без привлечения		
2021	4	4	5	2	Эксперимент, СЗ
2022	-	-	14	-	Контроль, ЛЕ
2023	5	6	6	8	Эксперимент, ЛЕ
	П	Х	Без привлечения		
2022	4	4	5	2	Эксперимент, СЗ
2023	-	-	13	-	Контроль, СЗ

Пробные площадки, площадью по 9 га каждая, были расположены последовательно, поскольку подходящие биотопы протянулись линейно вдоль побережья Ладожского озера и рек. Примыкающие к территории исследования участки были представлены болотами и сильно-заболоченным лесом. Конфигурация всех площадок была прямоугольной, самая отдаленная точка площадки находилась на расстоянии не более 300 м от станции акустического привлечения. Расстояние между станциями, расположенными в центре площадок, было не менее 600 м.

Воспроизведение песни начиналось в период с 28 апреля по 2 мая, до прилета первых пеночек-трещоток на данную территорию. Песня для акустического привлечения транслировалась автоматически каждый день до момента вылета последних птенцов в сезоне (4 августа). Поскольку пеночка-трещотка является ночным мигрантом, воспроизведение песни начиналось за 1-1,5 часа до восхода солнца и продолжалось до 8 или 9 часов вечера каждый день. Каждая станция акустического привлечения проигрывала 15-минутную MP3-запись с видовой песней, после которой следовала 5 минутная запись “тишины” (пустая звуковая дорожка). Также были добавлены дополнительные 3–4 часа записи “тишины” с 1 до

5 часов дня и 6 часов “тишины” - ночью с 8 часов вечера до 2 утра, чтобы иммитировать естественную активность птиц на севере.

Пеночки-трещотки при рекламировании территории используют два типа песни: трель и свистовую песню («тю-тю-тю»). Известно, что частота исполнения трели самцами пеночки-трещотки отражает их последующий успех в привлечении самки (Szymkowiak et al. 2016) и в тоже время является сигналом агрессии при взаимодействиях между самцами (Szymkowiak and Kuczynski 2017). Основываясь на результатах предыдущих исследований (Szymkowiak et al., 2016), мы использовали для акустического привлечения песню с высокой частотой исполнения трели (6 трелей и 1 свистовая песня в минуту) и песню с низкой частотой исполнения (2 трели и 1 свистовая песня в минуту) (рис. 2). Таким образом, мы имитировали присутствие на территории самцов «хорошего качества» (ХК) или «плохого качества» (ПК), предполагая, что частота пения является честным сигналом о качестве самца. Мы повторили эксперимент дважды - в 2021 и 2023 годах – в разных местообитаниях (СЗ и ЛЕ, табл.1), чтобы проверить повторяемость результатов и исключить влияние неоднородности качества площадок, которые могли быть упущены из виду. Площадки были распределены на три группы (табл. 1):

1) контрольные площадки без воспроизведения звука (контроль: 2021 г., n = 5 площадок; 2023 г., n = 6);

2) экспериментальные площадки, где проигрывали песню с частотой исполнения 6 трелей/мин, имитирующей присутствие самцов «хорошего качества» (ХК: 2021 г., n = 4 площадки; 2023 г., n = 5);

3) экспериментальные площадки, где проигрывалась песня с частотой исполнения 2 трелей/мин, имитирующей присутствие самцов «плохого качества» (ПК: 2021 г., n = 4 площадки; 2023 г., n = 6).

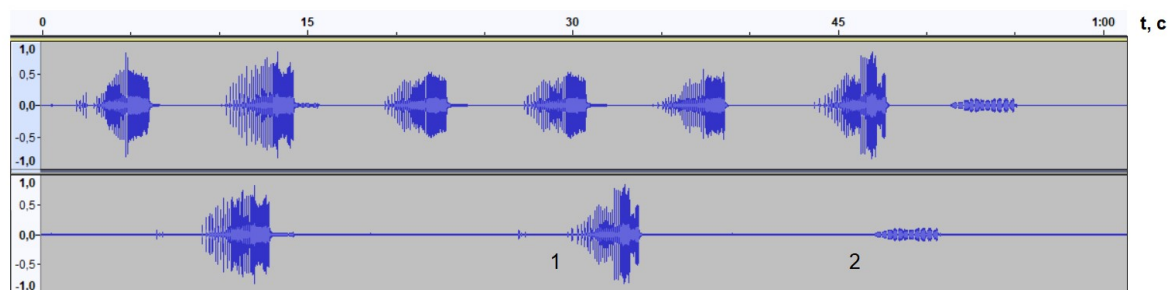


Рисунок 2. Образцы сонограмм записей, использованных в эксперименте по привлечению пеночки-трещотки, с частотой исполнения песни 6 трелей/мин, имитирующей присутствие самца «хорошего качества» (вверху), и 2 трели/мин, имитирующей присутствие самца «плохого качества» самцов (внизу): 1 – сонограмма трели; 2 – сонограмма свистовой песни.

Песня самца существенно меняется после образования пары с самкой (Temrin, 1986): свистовая песня практически не используется самцом в этот период, а длительность трели значительно сокращается в 1,5-2 раза. Таким образом, в 2022 году мы имитировали присутствие самки на территории, проигрывая песни самцов, образовавших пару с самкой (2 трели в минуту и 1 свистовая песня раз в 5 минут), на других площадках проигрывались песни холостых самцов (5 трелей в минуту и 1 свистовая песня в минуту). Площадки также были распределены на три группы (табл. 1):

- 1) контрольные участки без воспроизведения звука (контроль: n=5 площадок);
- 2) экспериментальные участки, где проигрывалась песня самцов, после образования пары с самкой (П: n=4 площадки);
- 3) экспериментальные участки, где проигрывалась песня холостого самца (Х: n=4 площадки).

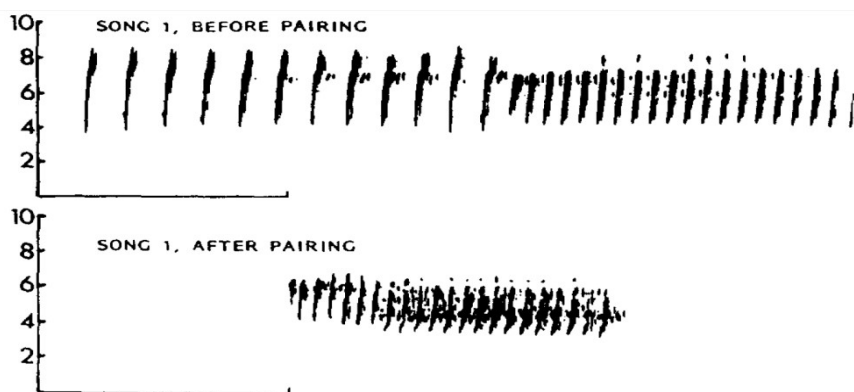


Рисунок 3. Спектрограмма трели самца пеночки-трещотки и ее длительность до (вверху) и после (внизу) образования пары с самкой (Temrin, 1986).

На каждой из площадок мы имитировали присутствие одного (2023 г.) или двух самцов (2021, 2022 гг.) на расстоянии 30 м друг от друга. В 2021 и 2022 гг. использовали записи песен двух разных самцов, которые повторялись на всех экспериментальных площадках. В 2023 г. было решено изменить ход эксперимента предыдущего исследования и проигрывать на каждой площадке одну из восьми уникальных песен трещотки, записанных от местных самцов или взятых с сайта xeno-canto.org (табл. 1). Как утверждалось ранее (Szymkowiak et al., 2016; Grendelmeier et al., 2016; Stelbrink et al., 2019; Luerold et al., 2023), это должно было помочь избежать эффекта псевдорепликации, когда одинаковая песня на разных участках могла восприниматься птицами как один самец с очень большой территорией. В ходе эксперимента не меняли, поскольку эффект был направлен только на привлечение новых самцов, в то время как уже поселившиеся птицы должны были воспринимать запись как птицу-соседа.

Еще одним важным аспектом, который необходимо было учитывать в работе, было присутствие других видов птиц на площадках. Согласно некоторым исследованиям (Szymkowiak et. al. 2017), присутствие пеночки-теньковки *Phylloscopus colybita* на территории привлекает трещоток поселяться поблизости. Напротив, на площадках, где ранее в экспериментах имитировали присутствие черноголовых славок *Sylvia atricapilla*, число пеночек-трещоток было значимо меньше, чем на контрольных площадках (Szymkowiak et. al., 2017). По этой причине в 2022–2023 гг. мы также оценивали численность данных видов на участках.

Мы проводили подсчет всех увиденных или услышанных птиц на площадках методом абсолютного учета с 3 часов (после рассвета) до 9 часов утра при отсутствии неблагоприятных погодных явлений, таких как сильный ветер, дождь или туман. Таким образом, каждую площадку посещали не реже 1 раза в 3 дня в утренние часы с 25 апреля по 15 августа. За сезон размножения каждую площадку посещали не менее 47 раз. Отдельно для каждого самца пеночки-трещотки подсчитывали число дней, которые самец находился на участке.

Все поющие птицы, которые задерживались на площадках на период более 7 дней, считались «резидентными» самцами, и были отловлены и окольцованы индивидуальной комбинацией из алюминиевого и цветных колец. Самцы, которые появлялись и находились на участке временно (не более 7 дней) и затем улетали, учитывались отдельно как «блуждающие». Каждого самца мы старались окольцевать в первые несколько дней после его появления. Для отлова птиц мы использовали паутинные сети и метод «звуковой ловушки», когда на территории птиц проигрывается песня незнакомого самца, что, как правило, побуждает их к защите своей территории. Подлетая к месту, где проигрывает песня, птица попадает в рядом установленную паутинную сеть.

Передвижения окольцованных самцов по площадкам и прилегающей территории (общая площадь 5,4 км²) отслеживали на протяжении всего сезона размножения. Помимо наших личных наблюдений, для отслеживания перемещений пеночек-трещоток мы использовали данные Ладожской орнитологической станции, расположенной в районе нашего исследования на территории заповедника. Определение пола у отловленных пеночек-трещоток, не имеющих полового диморфизма, осуществлялось по клоакальному выступу и наседному пятну в период размножения, также мы измеряли длину крыла и хвоста отловленных птиц.

В 2021–2023 гг. мы определили дату откладки первого яйца в 71 гнезде, найденных на площадках. Для каждого гнезда рассчитывали сроки появления первого яйца, оценивая

возраст птенцов и количество яиц. Период готовности самки к спариванию был определен по следующей схеме:

Начало период спаривания = Дата обнаружения гнезда – Возраст птенцов – Инкубационный период (13 дней, инкубация начинается в день откладки последнего яйца или ранее) – Число яиц (самки откладывают 1 яйцо в день) – 3 дня на постройку гнезда

Период готовности к спариванию был принят за 10 дней и начинался за 3 дня до откладки яиц, подразумевая, что самка должна была уже находиться на участке как минимум 3 дня, которые требуется для постройки гнезда (Лапшин, 2020). Самка заметна в период строительства гнезда, что позволяет предположить, что самцы, ищущие возможность для внебрачных копуляций, могут обнаружить ее заранее и дожидаться, пока она будет готова к спариванию. Для птиц, гнездо которых было разорено до вылупления птенцов (в 19 случаях), мы учитывали 10-дневный период готовности к спариванию с момента первой регистрации самки, так как на севере самки трещотки приступают к строительству гнезда вскоре после образования пары с самцом (Лапшин, 2009). Затем мы подсчитывали число самцов, обитающих в радиусе 300 м от каждого гнезда, в течение 10-дневного периода, когда самка была готова к спариванию (период откладки яиц), в течение 10 дней до этого периода и 10 дней после окончания откладки яиц.

Статистический анализ данных. Для статистического анализа и визуализации данных использовалось статистическое программное обеспечение R 4.3.1 (R Core Team 2014) и RStudio-2023.12.1-402 (Arel-Bundock, 2022). Для проверки выборок данных на нормальность был использован тест Шапиро-Уилка. Наличие корреляции между рядами данных анализировались методом ранговой корреляции Спирмена. Для проверки наличия совместной корреляции между несколькими параметрами и выборками затем использовались обобщенные линейные модели (generalized linear models, GLM) и обобщенные смешанные линейные модели (generalized linear mixed models, GLMM). Для GLM и GLMM мы использовали пакеты glm и lme4 (Bates et al., 2014). Для всех моделей мы также применяли пакет «DHARMA» (версия 0.4.6) в качестве подхода, основанного на моделировании и создании легко интерпретируемых масштабированных (квантильных) остатков для проверки правильности предположений о распределении подобранных моделей (Hartig, 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты отловов и кольцевания птиц. В 2021–2022 гг. на 13 пробных площадках мы отловили и окольцевали цветными кольцами всех резидентных самцов: в 2021 г. – 23 самца, в 2022 г. – 20 самцов. В 2023 году на 30 площадках нами было окольцовано 79 самцов в этом году (табл. 4). В 2021–2023 гг. мы зарегистрировали присутствие на площадках 104 самок (2021 г. – 29; 2022 г. – 22; 2023 г. – 53) и обнаружили 71 гнездо (табл. 4)..

Таблица 4. Число зарегистрированных и окольцованных пеночек-трещоток на площадках исследований и число обнаруженных гнезд в ходе экспериментов 2021–2023 гг. N – общее число самцов; ХК♂/ПК♂/Контроль – участки, на которых имитировали присутствие самцов «хорошего» или «плохого» качества или без звукового привлечения; П♂/Х♂/Контроль – участки, на которых имитировали присутствие самцов, образовавших пару с самкой, и холостых самцов или без звукового привлечения; СЗ – сосняк-зеленомошник, ЛЕ – лиственнично-еловый лес.

Год	Типы площадок в зоне исследований	Кол-во резидентных самцов		Кол-во резидентных самцов		Кол-во гнезд	Тип леса
		N	%	N	%		
2021	ХК♂/ПК♂/Контроль	49	47,1	55	52,9	15	СЗ
2022	П♂/Х♂/Контроль	36	48,0	39	52,0	15	
2023	Контроль	27	47,4	30	52,6	20	
2022	Контроль	-	-	-	-	-	ЛЕ
2023	ХК♂/ПК♂/Контроль	25	33,0	50	66,7	21	

В 2021–2023 гг. число блуждающих самцов составляло от 52 до 66,7% (табл. 4). В 2023 г. 42 из 79 окольцованных самцов оставили свой участок после непродолжительного пения. Тем не менее, вновь обнаружить удалось только двух самцов. Первоначально поселившись на контрольных площадках, они затем переселились на другую контрольную площадку в 1,5 и 2 км от их первых участков. Мы не обнаружили различий в длинах крыла (среднее=76.42, 95%CI: -0.96 – 0.47, t=-0.669, p=0.50, n1=33, n2=40) и хвоста (среднее=50.89, 95%CI: -1.05 – 0.63, t=-0.496, p=0.62, n1=33, n2=40) между резидентными и блуждающими самцами.

Все зарегистрированные перемещения резидентных самцов были ограничены их участком и обычно не превышали 100 м от места, где самец был зарегистрирован впервые, за исключение 1-3 ежегодно отмечаемых политерриториальных самцов. Их вторая территория находилась на расстоянии не более 300 м от первой.

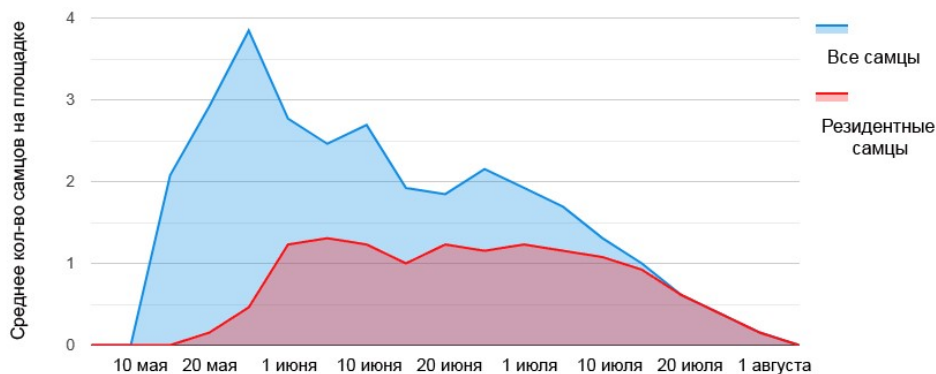


Рисунок 4. Среднее количество самцов на площадках с мая по август на примере сезона 2021 г. Синей линией показано среднее количество самцов на площадку (резидентных и блуждающих) в каждую пентаду месяца, красной линией – среднее количество резидентных самцов на площадке в каждую пентаду месяца.

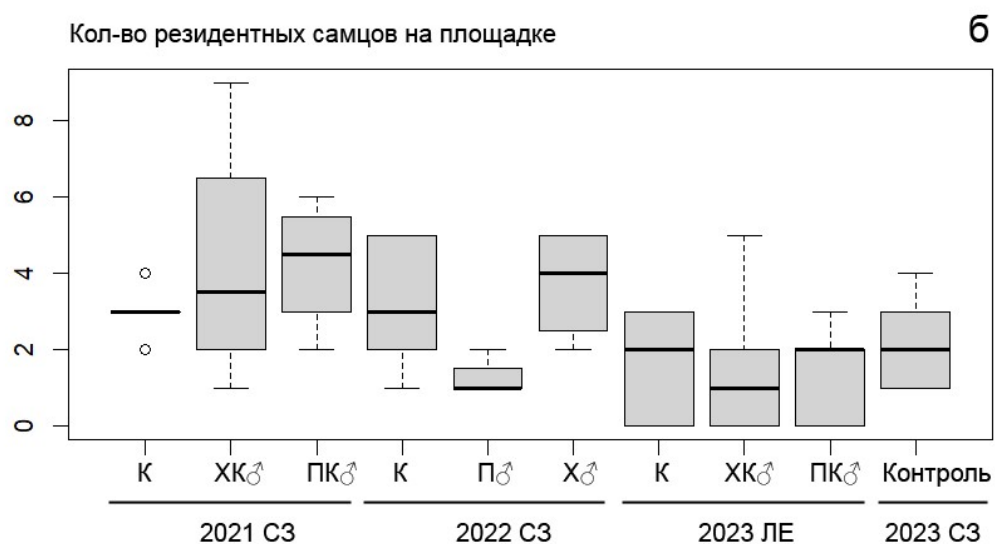
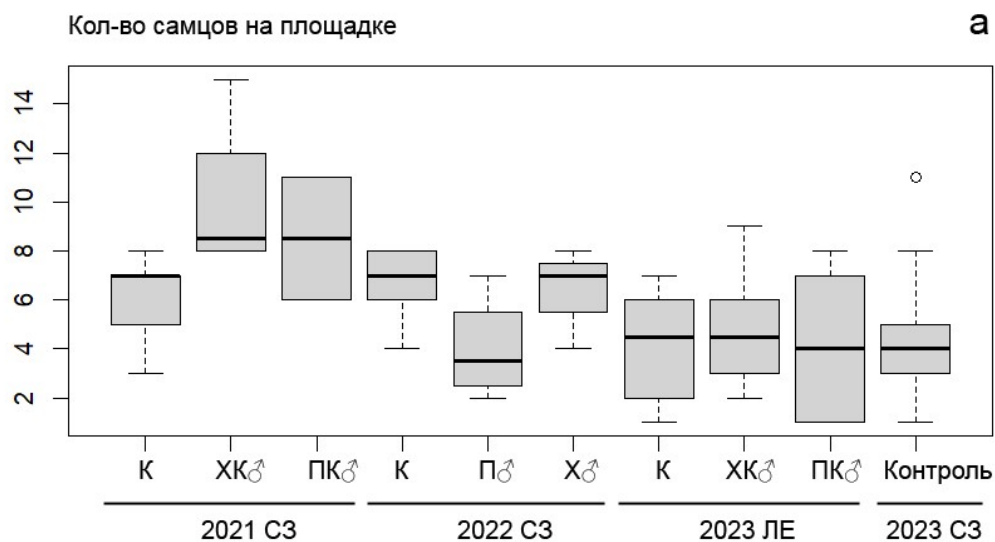
Возвраты пеночек-трещоток. В 2022 г. вернулся один самец (3%) из 32 окольцованных в 2021 г. птиц (23 самцов и 9 самок). В 2023 г. из 20 самцов и одной самки, окольцованных в 2022 г., ни одна трещотка не вернулась в район исследования. В мае – июне 2024 г. нам также не удалось обнаружить окольцованных ранее птиц. Таким образом, в 2021–2024 гг. возврат взрослых самцов пеночек-трещоток составил 0,8% (один самец из 125 окольцованных самцов) или всего 0,7% с учетом 11 окольцованных самок.

Фенология и локальная плотность населения. Прилет пеночек-трещоток в район исследований в 2021–2023 гг. начинался не ранее 2 мая. Первые яйца в кладках появлялись не ранее 22 мая и не позднее 13 июля. К 1 июня трещотки поселились на всех площадках в сосняке-зеленомошнике в 2021–2023 гг., в 2023 г. в лиственно-еловом лесу только 76,5% площадок было заселено. Локальная плотность населения в 2021, 2022 и 2023 гг. составляла 8, 6 и 4 самца на площадку.

Результаты акустического привлечения. Заселение площадок на территории, где проигрывали песню трещоток, в первые две декады мая происходило значительно быстрее (в 2022 76,9% площадок было заселено в сосняке-зеленомошнике, в 2023 – 82,4% в ЛЕ), чем на территориях, где песню не проигрывали (в 2022 г. – 15% в ЛЕ, в 2023 г. – 61,5% в СЗ).

В 2021 г. число самцов на площадках, где имитировали присутствие самцов «хорошего качества», достоверно увеличилось по сравнению с контрольными площадками (без акустического привлечения) (табл. 2, модель 1; рис. 5а). Количество блуждающих самцов также было значительно выше на площадках самцов «хорошего качества» в 2021 г., однако, мы не получили похожий результат в аналогичном эксперименте 2023 г. (рис. 5б).

В 2021 и 2023 гг. существенной разницы в численности резидентных самцов между разными типами площадок также не наблюдали (табл. 2, модели 1 и 3; рис. 5б). Однако в 2022 г. их количество было значимо ниже на площадках, где имитировали присутствие самцов образовавших пару с самкой, чем на контрольных площадках (табл. 2, модель 2; рис. 5б).



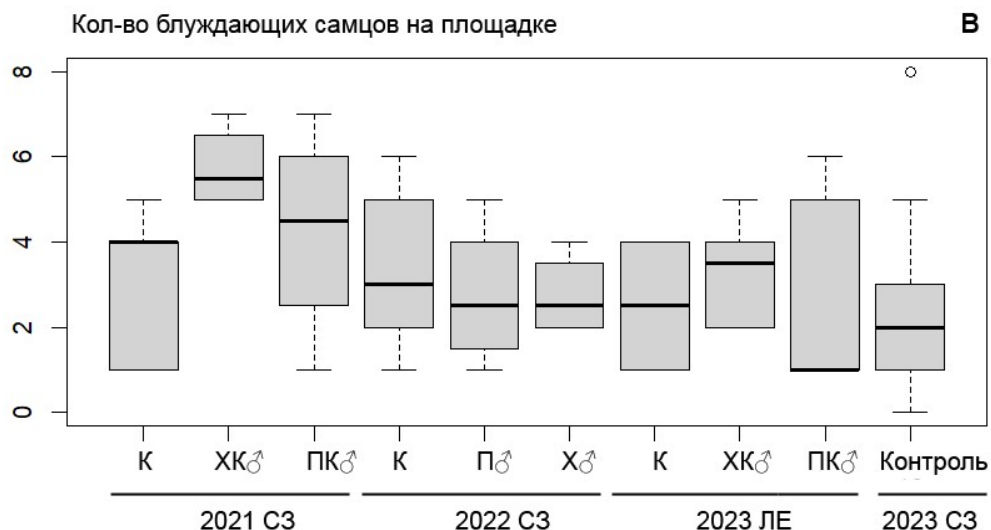


Рисунок 5. Влияние акустического привлечения на численность самцов пеночки-трещотки на площадке в 2021–2023 гг.: а – число всех самцов (резидентных и блуждающих) на площадке; б – число резидентных самцов; с – число блуждающих самцов. ХК – участки, на которых имитировали присутствие самцов «хорошего качества»; ПК – участки, на которых имитировалось присутствие самцов «плохого» качества; П – участки, на которых имитировали присутствие самцов, образовавших пару с самкой; Х – участки, на которых имитировали присутствие холостых самцов; контрольные площадки – площадки без звукового привлечения; контроль – контрольные площадки; СЗ – сосняк-зеленомошник, ЛЕ – лиственнично-еловый лес; контрольный год – 2023 г. в сосняк-зеленомошнике, когда акустическое привлечение не использовали.

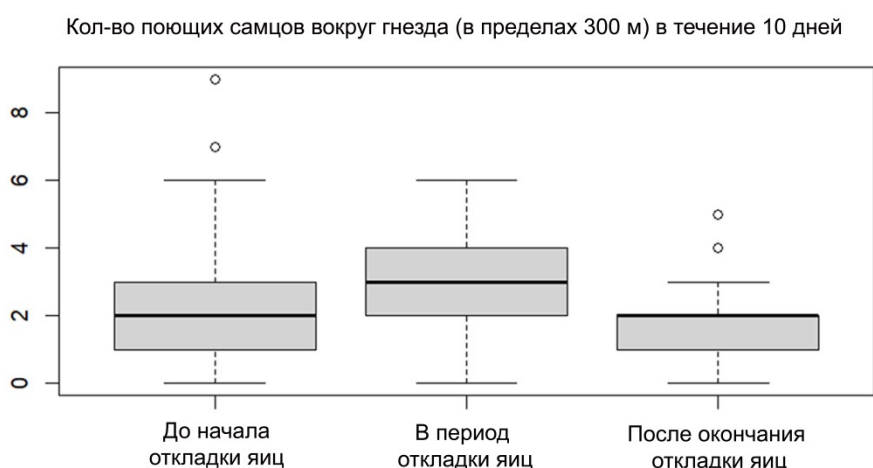


Рисунок 6. Различия в динамике численности самцов вокруг гнезд в 2021–2023 годах в течение 10-дневного периода, когда в гнезде происходила откладка яиц, до начала откладки яиц и после начала инкубации яиц.

Общее число самцов и число резидентных самцов на площадке также положительно коррелировало с числом резидентных самцов в контрольный год (без акустического привлечения) и в год, предшествующий эксперименту (табл. 2, модели 4а и 4б). Кроме того, мы обнаружили положительное влияние численности пеночки-теньковки на численность резидентных самцов на площадке в текущем году (табл. 2, модель 3б). Однако сравнения моделей между собой показало, что наиболее значимый эффект на численность резидентных самцов оказывало то, сколько трещоток поселялось на этих же площадках в другие годы (табл. 3, модели 1–4).

Численность резидентных самцов в текущий год, а также в предыдущий и контрольный годы, не оказывала никакого влияния на число блуждающих самцов на площадке (табл. 2, модель 4в). Кроме того, не было обнаружено никакой корреляции между числом блуждающих самцов и численностью пеночки-теньковки (табл. 2, модель 4в). Однако, результаты нашего исследования показали, что в момент откладки яиц численность самцов значимо увеличивалась, а после откладки яиц – снижалась (табл. 2, модель 5), и эти изменения были больше, чем изменения численности самцов между 3, 4 и 5 декадами месяца (табл. 2, модель 6).

Таблица 2. Краткое описание обобщенных линейных моделей (GLM) и обобщенных смешанных линейных моделей (GLMM), оценивающих взаимосвязь между переменными ответа и предикторами. Estimates – среднее изменение логарифмических шансов переменной ответа; 95%CI – 95% доверительный интервал; n – количество наблюдений; ЖК – участки, на которых имитировали присутствие самцов «хорошего качества»; ПК – участки, на которых имитировалось присутствие самцов «плохого качества»; Парные – участки, на которых имитировали присутствие самцов, образовавших пару с самкой («парных самцов»); Холостые – участки, на которых имитировали присутствие холостых самцов; контрольные площадки – площадки без звукового привлечения; контроль – контрольные площадки; СЗ – сосняк-зеленомошник; ЛЕ – лиственнично-еловый лес. Предикторы, имеющие статистически значимые эффекты на переменную ответа, выделены жирным шрифтом.

Номер модели (год, тип леса)	Переменная ответа	Предиктор	Estimates	95%CI	P value	n
1 (2021, СЗ)	Все самцы	Контроль (Intercept)	6.00	3.60 – 8.40	<0.001	13
		Площадки с ЖК ♂	4.00	0.40 – 7.60	0.029	
		Площадки с ПК ♂	2.50	-1.10 – 6.10	0.174	
	Резиденты	Контроль (Intercept)	3.00	1.13 – 4.87	0.002	
		Площадки с ЖК ♂	1.25	-1.55 – 4.05	0.382	
		Площадки с ПК ♂	1.25	-1.55 – 4.05	0.382	

	Блуждающие	Контроль (Intercept)	3.00	1.35 – 4.65	< 0.001	
		Площадки с ХК ♂	2.75	0.27 – 5.23	0.030	
		Площадки с ПК ♂	1.25	-1.23 – 3.73	0.323	
2 (2022, СЗ)	Все самцы	Контроль (Intercept)	6.60	4.98 – 8.22	< 0.001	13
		Парные	-2.60	-5.03 – -0.17	0.036	
		Холостые	-0.10	-2.53 – 2.33	0.936	
	Резиденты	Контроль (Intercept)	3.20	1.95 – 4.45	< 0.001	
		Парные	-1.95	-3.82 – -0.08	0.041	
		Холостые	0.55	-1.32 – 2.42	0.565	
Блуждающие	Контроль (Intercept)	3.40	1.92 – 4.88	< 0.001		
	Площадки с парными ♂	-0.65	-2.88 – 1.58	0.567		
	Холостые ♂	-0.65	-2.88 – 1.58	0.567		
3 (2023, ЛЕ)	Все самцы	Контроль (Intercept)	4.17	1.98 – 6.35	< 0.001	17
		Площадки с ХК ♂	0.03	-3.21 – 3.28	0.984	
		Площадки с ПК ♂	0.67	-2.42 – 3.76	0.673	
	Резиденты	Контроль (Intercept)	1.67	0.38 – 2.95	0.011	
		Площадки с ХК ♂	-0.27	-2.17 – 1.64	0.784	
		Площадки с ПК ♂	-0.17	-1.98 – 1.65	0.857	
	Блуждающие	Контроль (Intercept)	2.50	1.12 – 3.88	< 0.001	
		Площадки с ХК ♂	0.30	-1.75 – 2.35	0.774	
		Площадки с ПК ♂	0.83	-1.12 – 2.78	0.403	
4а	Все самцы	(Intercept)	1.27	2.75 – 4.54	< 0.001	43
		Кол-во резидентов в контрольный год	0.26	1.17 – 1.43	< 0.001	
		(Intercept)	1.27	2.83 – 4.45	< 0.001	
		Кол-во резидентов в предыдущий год	0.11	1.05 – 1.19	< 0.001	26
		(Intercept)	1.53	3.69 – 5.73	< 0.001	
		Кол-во теньковок в текущий год	0.11	0.95 – 1.30	0.157	
4б	Резиденты	(Intercept)	-0.01	0.63 – 1.48	0.945	43
		Кол-во резидентов в контрольный год	0.46	1.35 – 1.85	< 0.001	43
		(Intercept)	0.83	0.29 – 1.37	0.004	
		Кол-во резидентов в предыдущий год	0.54	0.36 – 0.71	< 0.001	
		(Intercept)	0.69	1.42 – 2.72	< 0.001	26
		Кол-во теньковок в текущий год	0.25	1.04 – 1.55	0.015	
4в	Блуждающие	(Intercept)	1.00	1.98 – 3.67	< 0.001	43
		Кол-во резидентов в контрольный год	0.11	0.97 – 1.27	0.121	
		(Intercept)	0.92	1.86 – 3.34	< 0.001	
		Кол-во резидентов в предыдущий год	0.03	0.94 – 1.13	0.527	56
		(Intercept)	0.99	1.91 – 3.25	< 0.001	
		Кол-во резидентов в текущий год	-0.05	0.99 – 1.16	0.065	
		(Intercept)	0.99	1.97 – 3.57	< 0.001	26
		Кол-во теньковок в текущий год	-0.05	0.73 – 1.1	0.669	

5	Все самцы вокруг гнезда	Во время откладки яиц (Intercept)	2.52	2.15 – 2.90	<0.001	270
		До откладки яиц	-0.42	-0.79 – -0.06	0.024	
		После откладки яиц	-1.16	-1.52 – -0.79	<0.001	
6	Наличие или отсутствие гнезда на стадии откладки яиц	(Intercept)	1.56	3.73 – 6.02	<0.001	270
		Декада месяца	-0.18	0.79 – 0.88	<0.001	
		(Intercept)	0.53	0.44 – 0.62	<0.001	
6	Наличие или отсутствие гнезда на стадии откладки яиц	Изменения в численности самцов до начала откладки яиц	0.11	0.05 – 0.17	0.001	146
		Изменения в численности самцов после окончания откладки яиц	0.06	0.01 – 0.11	0.015	

Таблица 3. Сравнение моделей, описывающих влияние предикторов на численность пеночек-трещоток, численность резидентов и блуждающих самцов. Жирным шрифтом в верхних строчках выделены переменные ответа, в первом столбике расположены предикторы. К – число параметров в модели; AICc – информационный критерий Акаике, скорректированный с учетом небольшого размера выборки; $\Delta AICc = AICc_i - \min AICc$; w_i – вес модели; χ^2 – значение Хи-квадрат; ХК♂|ПК♂|Контроль – участки, на которых имитировали присутствие самцов «хорошего» или «плохого» качества или без звукового привлечения; П♂|Х♂|Контроль – участки, на которых имитировали присутствие самцов после образования пары («парных») или холостых самцов или без звукового привлечения; СЗ – сосняк-зеленомошник, ЛЕ – лиственнично-еловый лес; контрольный год – год, когда акустическое привлечение не использовали. Лучшая модель выбрана по наименьшему значению информационного критерия Акаике. Вариант модели, описывающий изменения переменных ответов лучше, чем остальные представленные варианты, выделен курсивом среди группы моделей.

Кол-во резидентных самцов на площадке				
Модель 1 (2021, СЗ)	К	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Тип площадки (ХК♂ ПК♂ Контроль)	3	59.83	7.81	0.02
<i>Кол-во резидентов в контрольный год</i>	2	52.02	0.00	0.95
Тип площадки X Кол-во резидентов в контрольный год	4	58.75	6.73	0.03
Модель 2 (2022, СЗ)*	К	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Тип площадки (П♂ Х♂ Контроль)	3	51.19	4.54	0.05
<i>Кол-во резидентов в контрольный год</i>	2	46.65	0.00	0.45
Кол-во теньковок	3	51.19	4.54	0.05
Кол-во теньковок X Кол-во резидентов в контрольный год	3	47.44	0.79	0.31

Модель 3 (2023, ЛЕ)	K	AICc	Δ AICc	wi
Тип площадки (XK♂ PK♂ Контроль)	5	62.65	5.37	0.06
Кол-во резидентов в контрольный (предшествующий) год	3	57.27	0.00	0.94
Тип площадки X Кол-во резидентов в контрольный (предшествующий) год	4	72.35	15.08	0.00
Модель 4 (2023, СЗ, без акустического привлечения)	K	AIC c	Δ AIC c	wi
Кол-во резидентов в предшествующий год	3	35.90	0.00	0.89
Кол-во теньковок	3	46.70	10.79	0.00
Кол-во теньковок X Кол-во резидентов в предшествующий год	4	40.12	4.21	0.11
Кол-во блуждающих самцов на площадке**				
Модель 5 (2021, СЗ)*	K	AICc	Δ AICc	wi
Тип площадки (XK♂ PK♂ Контроль)	2	58.18	0.00	0.39
Кол-во резидентов в текущий год	2	61.06	2.88	0.09
Кол-во резидентов в контрольный год	2	59.44	1.26	0.21
Тип площадки X Кол-во резидентов в текущий год	3	61.65	3.47	0.07
Тип площадки X Кол-во резидентов в контрольный год	3	60.00	1.82	0.16
Кол-во самцов на площадке в течение периода 10 дней				
Модель 6 (2021-2023)	df value	AIC	χ²	P value
Декада месяца (с 10 мая по 20 июля)		950.15		0,00
10 дней перед откладкой яиц, во время откладки и после. Номер площадки принят как случайный фактор	2	947.73	24.408	<0.00 1
Декада месяца X 10 дней перед откладкой яиц, во время откладки и после. Номер площадки принят как случайный фактор	1	<i>905.62</i>	<i>26.122</i>	<i><0.00</i> <i>1</i>

* В таблицу включены только модели, чей вес (wi) был не менее 0,05 (5%).

** Модели для 2022-2023 гг., где переменной ответа было число блуждающих самцов на площадке, не были включены в таблицу, так как не было найдено значимых корреляций между предикторами и переменной ответа.

ОБСУЖДЕНИЕ

Пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix* – номадический вид, для которого, как предполагается, характерно отсутствие филопатрии. Большинство взрослых птиц не возвращаются на гнездование в одно и то же место, а самцы часто меняют свой участок в течение лета. Такое поведение оказывает значительное влияние на динамику популяции вида, и потому широко обсуждается в литературе (Herremans, 1993; Wesołowski et al., 2009; Szymkowiak, Kuczynski, 2015). Чтобы определить, почему трещотки оставляют свои участки и где поселяются улетевшие особи, мы разделили всех отмеченных на участках исследований самцов на две категории – резидентные и блуждающие – в зависимости от того, сколько дней каждый из них провел на площадке, а также окольцевали их.

Наша первоначальная гипотеза заключалась в том, что блуждающие самцы не отличаются в поведении от резидентных самцов. Самцы могут бросить свой участок через несколько дней после пребывания на нем, если сочтут его недостаточно хорошим для привлечения самки. Вероятно, птицам требуется несколько дней на изучение территории, в течение которых они могут продолжать петь, прежде чем принять окончательное решение о поселении. Предполагается, что пеночки-трещотки могут оценивать конспецификов по активности их пения и избегать поселяться рядом с высококонкурентными самцами. Это предположение было сделано на основе результатов эксперимента, который ранее показал, что трещотки чаще поселялись на площадках, где имитировали присутствие самцов «плохого качества», и наоборот, самцы чаще бросали свои участки, после поселения на площадках с самцами «хорошего качества». Таким образом, резидентных самцов было больше рядом с конспецификами «плохого качества», а блуждающих – рядом с конспецификами «хорошего качества» (Szymkowiak et al., 2016). Однако на севере ареала пеночки-трещотки схожее поведение не отмечено: в наших экспериментах резидентные самцы одинаково часто поселялись на всех типах площадок, и только в 2021 г. блуждающих самцов было больше на площадках с самцами «хорошего качества» (рис. 5, 2021).

Отсутствие различий в численности резидентных самцов между площадками может быть связано с относительно низкой плотностью популяции трещотки на северной периферии ареала (Лапшин, 2009). Тем не менее, среднее количество самцов на площадке в нашем исследовании составляло от 4 до 8, что не отличалось значительно от численности трещоток на ту же площадь в схожих экспериментах (Grendelmeier et al., 2016; Szymkowiak et al., 2016; Luepold et al., 2023). Однако, на севере пеночки-трещотки менее агрессивны при территориальных конфликтах (Matantseva et al., 2015), таким

образом, можно предположить, что при отсутствии выраженной конкуренции за участок нет и очевидной выгоды в поселении рядом с самцами «плохого качества».

С другой стороны, стремление пеночек-трещоток поселяться ближе к конспецификам и формировать таким образом локальные поселения хорошо заметно в более крупных масштабах, тогда как в пределах участков в несколько гектаров оно может быть замаскировано территориальностью птиц (Broughton et al., 2020). В нашем исследовании все площадки на территории, на которой было использовано акустическое привлечение, весной заселялись значительно быстрее, чем площадки на территории без привлечения. В то же время, общее число самцов, поселившихся здесь в течение сезона, не отличалось между территориями (рис. 5, 2023 ЛЕ и контроль СЗ).

Важно отметить, что пеночки-трещотки не поселяются на участках низкого качества, независимо от того, было ли использовано здесь акустическое привлечение (Luerpold et al., 2023). Кроме того, некоторые факторы, такие как присутствие хищников или высокая численность грызунов, также могут негативно влиять на поселение трещоток (Szymkowiak, Kuczynski, 2015; Szymkowiak, Thomson, 2019). В нашем исследовании количество самцов на площадке было положительно связано с количеством резидентных самцов, поселившихся на тех же площадках в предыдущий год и на следующий (контрольный) год. Это позволяет нам предположить, что пеночки-трещотки год от года предпочитали поселяться на одних площадках чаще, чем на других, несмотря на то, что все они были расположены в однотипном биотопе.

Учитывая, что благоприятный период для размножения на севере короткий, наиболее оптимальной стратегией для самцов трещоток будет как можно скорее найти участок и привлечь самку. Вопреки нашим ожиданиям, от 52 до 66,7% самцов каждый год покидали свои участки в течение первых 7 дней после поселения. На основании результатов предыдущего исследования (Szymkowiak et al., 2016) мы предположили, что покинув первую площадку, птицы могут затем поселиться на соседней площадке. Так, если самцы действительно избегают конкуренции с самцами «хорошего качества», они могут намерено поселяться рядом с самцами «плохого качества» (Szymkowiak et al., 2016). В 2023 г. из 42 пеночек-трещоток, которые бросили свой участок, нам удалось вновь найти только двух самцов, которые переселились с контрольных площадок (без акустического привлечения) на другую контрольную площадку – в 1,5 и 2 км от места их первого отлова. В данном исследовании мы сделали упор на регулярное обследование территории (5,4 км²) и поиск переселившихся птиц, однако найти остальных самцов так и не удалось. Не были они отловлены и на Ладожской орнитологической станции, которая продолжала работать в течение каждого сезона. Важно отметить, что основной поток

мигрирующих птиц здесь движется вдоль побережья Ладоги, где были расположены наши площадки, поэтому мы ожидали, что улетевшие пеночки-трещотки будут расселяться в том же направлении. Однако, несмотря на возможный выигрыш при поселении на площадках с самцами «плохого качества», самцы проигнорировали их и покинули территорию исследования. Таким образом, предположение, что самцы ищут лучший участок для поселения, не получило подтверждения.

В течение каждого гнездового сезона более половины самцов на площадках осталось холостыми: новые неокольцованные птицы продолжали регулярно появляться и улетать до середины июля. Поиск внебрачных потомков в гнездах трещоток также показал, что до 25% птенцов может быть не связано родством с самцами, живущими поблизости (Goretskaia et al., 2024). Было сделано предположение, что во внебрачных копуляциях участвуют политерриториальные самцы, которые после спаривания с чужой самкой возвращаются на свою первую территорию, которая может находиться на расстоянии до 1,4 км (Goretskaia et al., 2024). Однако наши данные не подтвердили эту гипотезу: резидентные самцы редко перемещались между площадками, а вновь прилетающие самцы всегда были неокольцованы. Также улетевших самцов не удалось обнаружить повторно после кольцевания несмотря на то, что политерриториальные самцы обычно возвращаются на свою первую территорию (Temrin, 1986). По результатам других исследований (Herremans, 1993; Grendelmeier et al., 2016; Szymkowiak et al., 2016; Luepold et al., 2023), постоянные перемещения самцов происходят во всех частях ареала, и в целом, являются характерной чертой для вида. Лишь немногочисленные данные возвратов окольцованных птиц подтверждают, что трещотки действительно могут перемещаться на значительные расстояния до 14-32 км в течение сезона (Herremans, 1993; Norman, 1994).

В нашем исследовании количество блуждающих самцов не зависело ни от численности резидентных самцов на площадке в текущем году, ни от их численности в предыдущих или контрольных годах. Только в 2021 г. их количество было выше на площадках, где мы имитировали присутствие самцов «хорошего качества» (рис. 5б, 2021). Эти результаты согласуются с выводами, полученными в идентичном эксперименте в центральной части ареала трещотки (Szymkowiak et al., 2016). Эксперимент был проведен нами повторно в 2023 г. на другом участке леса (табл. 1), но вновь получить такой же результат не удалось: количество блуждающих самцов не различалось между площадками (рис. 5б, 2023). Это привело к предположению, что использование ограниченного количества записей песен самцов в 2021 г. (табл. 1) могло привести к псевдорепликации и получению необъективных результатов, в то время как на севере ареала трещотки просто

не проявляли никакого предпочтения в поселении на площадках с самцами «хорошего» или «плохого» качества.

Согласно гипотезе «скрытого тока», блуждающих самцов может привлекать на территорию не возможность поселиться на доступном участке, а присутствие здесь чужих самок. Так, ранее мы отметили, что новые самцы часто поселяются возле уже загнездившихся пар. В 2022 г. мы имитировали присутствие самцов, образовавших пару с самкой, и холостых самцов на разных площадках, однако количество блуждающих самцов не отличалось значимо между ними (рис. 5в, 2022). Несмотря на то, что песня самца, после образования пары с самкой, меняется, что является надежным сигналом присутствия самки на территории (Temrin, 1986), похоже, что для блуждающих самцов может быть важно не только присутствие самки, но и то на какой стадии репродуктивного цикла она находится. Период, когда самка готова к оплодотворению, составляет обычно всего несколько дней, в течение которых она откладывает яйца, а значит, блуждающие самцы должны найти самку именно в этот короткий промежуток. В то же время, после того как местный самец образовал пару с самкой, его песня больше не меняется вплоть до момента вылупления птенцов и не несет никакой дополнительной информации о стадии гнездового цикла (Temrin, 1986). Таким образом, блуждающие самцы должны использовать для поиска самки комбинацию разных сигналов. Поселившись на площадках, где мы имитировали самцов, образовавших пару с самкой, но не найдя здесь самку, блуждающие самцы вероятно не задерживались на них, а потому не были отмечены нами.

Проигрывание песни самцов, после образования пары с самкой, на площадках также привело к тому, что на них поселилось меньше резидентных самцов, чем на контрольных площадках и площадках, где проигрывалась песня холостых самцов (рис. 6б, 2022). Этот феномен мы можем объяснить тем, что имитация присутствия двух пар, приступивших к размножению, уменьшала доступную для поселения территорию для других самцов. Тем не менее, известен и обратный эффект: птицы могут собирать информацию о количестве загнездившихся на территории птиц, и если гнездование было успешным, поселяться рядом (Kivelä et al., 2014; Valente et al., 2021). Более того, эту информацию они могут собирать непосредственно перед поселением – весной (Farrell et al. 2012), или после размножения – в конце сезона (Kelly, Schmidt, 2017; Tolvanen et al. 2020). Таким образом, решение о поселении в следующем году может приниматься на основании полученной информации в предыдущий год. Можно предположить, что трещотки тоже могут выбирать территорию для гнездования на следующий год, например, в периоды после ювенальной миграции или после гнездования. Однако это утверждение требует

дальнейшей проверки. В частности, для выбранного нами района исследования – на северной периферии ареала трещотки, известно, что птицы из других регионов практически никогда не прилетают сюда в конце лета, а местные трещотки не возвращаются повторно на следующий год (Лапшин, 2009).

Имеются экспериментальные данные, свидетельствующие о том, что присутствие пеночки-теньковки также может привлекать трещоток поселяться поблизости (Szymkowiak et al., 2017). В данном исследовании мы нашли положительную связь между численностью теньковки и количеством резидентных самцов на площадке (табл. 2, модель 4б), что, вероятно, отражает их схожие требованиями к биотопу при поселении, однако какого либо влияние на количество блуждающих самцов не было обнаружено (табл. 2, модель 4в).

Стремление самцов поселяться ближе к конспецификам и образовать локальные поселения является характерной чертой пеночки-трещотки. Гипотеза «скрытого тока» предполагает, что близкое соседство территориальных самцов увеличивает их шансы на внебрачные копуляции (Wagner, 1998; Fletcher, Miller, 2006). Мы предположили, что блуждающие самцы могут поселяться на участках с целью спаривания с чужими самками, однако известно, что самка готова к оплодотворению лишь в течение короткого периода времени, когда происходит откладка яиц. В ходе полевых работ нам нередко удавалось зафиксировать появление новых самцов на площадке одновременно с появлением здесь самки. Кроме того, мы наблюдали, что большинство холостых самцов в таких группировках покидали территорию сразу после окончания периода копуляции.

Чтобы проверить свое предположение, мы сравнили количество самцов, занимающих участок вокруг каждой пары птиц в период, когда в гнезде происходила откладка яиц, с периодами до и после откладки яиц. Полученные результаты показали, что в данный период количество самцов в радиусе 300 м от гнезда статистически значимо возросло, а после начала инкубации яиц – снижалось (рис. 6). При этом такая динамика могла наблюдаться на площадке несколько раз за сезон в зависимости от количества гнезд, расположенных здесь. Несмотря на то что новые кладки появлялись в течение всего сезона размножения – с 22 мая по 12 июля (52 дня), большой прирост и падение численности самцов на площадках также происходили в момент начала и окончания откладки яиц в местном гнезде (в течение 10 дней), что не было связано с прилетом новых птиц весной или общим спадом численности в течение сезона (табл. 2, модель 5; табл. 3, модель 6).

Таким образом, часть блуждающих самцов, прилетающих ранней весной, вероятно, действительно представляет собой птиц, которые продолжают расселение и еще не нашли

подходящий участок для размножения. Однако другая часть целенаправленно перемещалась по территориям других самцов, чтобы спариваться с их самками. Это также объясняет, почему мы не обнаружили прямой зависимости численности блуждающих самцов от резидентных самцов. С другой стороны, без ответа остается важный вопрос о том, почему блуждающие самцы ранее в экспериментах предпочитали прилетать на площадки с самцами «хорошего качества» (рис. 5в, 2021; Szymkowiak et al., 2016). Было отмечено, что самцы «хорошего качества» поют активнее других и имеют больше шансов привлечь и образовать пару с самкой (Szymkowiak et al., 2016). Также у активно поющих пеночек-трещоток уровень тестостерона выше (Белоконь и др., 2020), что позволяет предположить, что такие самцы могут петь чаще, но тратить меньше времени на сопровождение и охрану самки (Harts et al., 2016). Таким образом, блуждающие самцы могут намеренно искать возможность внебрачных копуляций с самками самцов «хорошего качества». Однако это предположение требует дальнейших подтверждений.

Полученные результаты подтвердили гипотезу о том, что у самцов пеночек-трещоток может существовать две разные репродуктивные стратегии: консервативная и лабильная. Консервативная стратегия характерна для самцов, которые большую часть пребывания в гнездовом ареале находится на одном участке. На этот участок они привлекают самку и образуют с ней постоянную пару. В отличие от консервативной, лабильная стратегия направлена не на привлечение самки, а на активный поиск чужих самок, что приводит к появлению кочевого образа жизни. Такие самцы не образуют постоянной пары с самкой и не помогают выращивать потомство, а после спаривания вскоре оставляют территорию. Существование двух стратегий также косвенно подтверждается результатами других работ, продемонстрировавших, что внутрисезонные перемещения трещоток связаны с поиском партнера (Luepold et al., 2024), и с тем, что самец улетает после спаривания с чужой самкой, что сильно усложняет попытки найти отцов внебрачных птенцов даже при помощи молекулярно-генетических методов (Goretskaia et al., 2024).

Для самцов с консервативной стратегией размножения характерно проявление филопатрии, что объясняет то, что часть особей может возвращаться на место размножения прошлого года. Однако процент вернувшихся птиц зависит не только от того, удачно ли прошло гнездование в прошлом году и сколько птиц погибло на зимовках, но и от соотношения количества самцов с консервативной и лабильной стратегией размножения в данной популяции. Так известно, что у птиц, где самки, как правило, подвержены большей смертности, чем самцы, часто наблюдается смещение соотношения полов в сторону последних (Паевский, 2020; Xirocostas et al., 2020). В популяциях с

неравным соотношением самцов и самок лабильная стратегия размножения могла бы быть выгодной, так как с одной стороны, позволяет большему количеству особей оставить потомство, с другой – повысить генетическое разнообразие популяции (Lapshin et al., 2018). Особенно выраженный характер это явление имеет на севере ареала из-за экстремальных климатических условий весной и возможного недолета части особей популяции до мест гнездования, что в частности характерно и для пеночки-трещотки. Таким образом, можно предположить, что на севере и периферии ареала доля самцов с лабильной стратегией размножения значительно больше, чем в центральной части. Так, в наиболее оптимальных местообитаниях процент возврата трещоток может достигать 28%, тогда как в остальных частях ареала уровень возврата самцов остается критически низким (Рис. 1, Herremans, 1993; Norman, 1994; Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020). В частности, в нашем исследовании доля возвратов самцов за три года составила всего 0,8%.

Для дальнейшего изучения остается еще несколько важных вопросов. Предопределен ли выбор стратегии размножения с рождения или самцы могут менять стратегию поведения каждый год? Наши результаты демонстрируют отсутствие разницы в размерах тела у резидентных и блуждающих самцов. Ранее в другом исследовании также не было найдено различий при сравнении длин крыла и хвоста самцов, образовавших пару с самкой, и холостых самцов (Herremans, 1993). Определение возврата у трещоток также сильно осложнено, так как на зимовках у всех птиц происходит полная линька оперения. Это не позволяет делать выводы о том, влияет ли возраст птицы на выбор стратегии. Тем не менее, мы можем предположить, что самцы-первогодки могут чаще пытаться привлечь самку на участок, в то время как с возрастом самец нередко становится более привлекательным для самок (Cate, Bateson, 1988) а значит, может чаще участвовать во внебрачных копуляциях с чужими самками. Однако эти предположения требуют дальнейших исследований с подтверждением результатов молекулярно-генетическими методами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В субоптимальных и пессимальных условиях обитания на севере ареала качество участка остается важным фактором при поселении пеночки-трещотки, при этом присутствие других конспецификов на ней играет второстепенную роль при поселении. Несмотря на то что акустическое привлечение ускоряло заселение территории весной, впоследствии численность пеночек-трещоток на контрольных и экспериментальных участках значимо не различалась. Нам удалось показать, что в период, когда самка приступает к откладке яиц, на участке появляются дополнительные самцы, цель которых

– участие во внебрачных копуляциях с ней. Это подтверждает отвергнутую ранее гипотезу «скрытого тока» для пеночки-трещотки. Холостые самцы обычно покидали территорию в момент завершения откладки яиц. Именно это было причиной большинства случаев перемещения самцов по территории в течение сезона. Холостые самцы на момент прибытия на площадки были неокольцованы. Таким образом, мы можем говорить о том, что эти птицы не были политерриториальными самцами с соседних территорий, а прилетели издалека. Наше предположение о том, что присутствие парных самцов должно также привлекать на участки холостых самцов, не подтвердилось. Изменение песни самца в момент образования пары с самкой, очевидно, является надежным сигналом ее присутствия, но не означает, что данная самка готова к спариванию.

Результаты нашего исследования позволяют предположить, что самцы пеночки-трещотки могут реализовывать разные репродуктивные стратегии: консервативную и лабильную. В отличие от консервативной, лабильная стратегия подразумевает, что самец перемещается по территориям других самцов и спаривается с чужими самками. Самцы с лабильной стратегией не возвращаются на место, где их окольцевали ранее, так как в течение сезона они несколько раз меняют свой участок. Такое поведение проявляется как номадизм и характерен для части популяции самцов, что объясняет очень низкий процент возвратов окольцованных трещоток в последующие годы.

ВЫВОДЫ

1) На севере ареала пеночки-трещотки – в пессимальных и субоптимальных условиях обитания – использование акустического привлечения увеличивает скорость заселения территорий, однако не увеличивают численность гнездового населения. Причина этого заключается также в том, что часть самцов изначально ищет не доступный участок для поселения, а возможность участия во внебрачных копуляциях. Самцы появлялись на участках в период откладки яиц самкой, а после короткого пребывания на данной территории покидали участок.

2) Не было доказано, что пеночки-трещотки используют песню конспецификов для оценки качества птиц-соседей или избирательно поселяются рядом с ними.

3) Не было доказано, самцы используют песню конспецификов как источник социальной информации о присутствии или отсутствии самок на территории, однако было продемонстрировано, что холостые самцы могут находить чужих самок в момент их готовности к спариванию.

4) У самцов пеночки-трещотки существует две разные репродуктивные стратегии: консервативная и лабильная, которые оказывают значительное влияние на динамику популяции вида, в частности на проявление филопатрии у самцов.

Список основных научных публикаций, в которых изложены результаты научно-квалификационной работы

Статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК РФ

- 1) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. Акустическое привлечение как метод для изучения социальных механизмов при выборе гнездовой территории у птиц // Труды Зоологического института РАН – 2023 – Т. 327. – № 2 – С. 170-182. doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.170
- 2) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. 2023. Микросателлитные локусы для выявления внебрачных птенцов в гнездах пеночки-трещотки (*Phylloscopus sibilatrix*, Aves) на северо-востоке ареала // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экологические исследования – 2023 – Т. 3 – С. 69-74. doi: 10.17076/eco1853

Публикации в других изданиях

- 1) Kretova A.Yu., Lapshin N.V. The divergence of male reproductive strategy drives nomadism in Wood warbler. Abstract Book: VII. International Eurasian Ornithology Congress (Izmir, Turkey, 22-26.04.2023), Eds: T. Albayrak, G. Forcina, I. Kiziroglu, A. Erdogan – P.14
- 2) Кретьова А. Ю., Лапшин Н. В. Акустическое привлечение птиц на гнездование как метод их изучения и сохранения// Русский орнитологический журнал – 2022 – Т. 31(2228) – С. 4100-4104.
- 3) Кретьова А. Ю., Лапшин Н. В. Роль акустической сигнализации птиц при формировании территориальной и репродуктивной структуры гнездового населения пеночки-трещотки // Второй Всероссийский орнитологический конгресс (г. Санкт-Петербург, Россия, 30 января – 4 февраля 2023 г.). Тезисы докладов. М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2023 – 300 с.
- 4) Кретьова А. Ю., Лапшин Н. В.. Акустическое привлечение птиц на гнездование как метод изучения и сохранения птиц// Научно-практическая конференция, посвященная 90-летию юбилею Кандалакшского государственного заповедника «90 лет научных исследований в Кандалакшском заповеднике – история и перспективы», г. Кандалакша, 19-22 сентября 2022 г. Тезисы докладов. Апатиты: Издательство ФИЦ КНЦ РАН. – 2022 –С. 50-52

Список всероссийских и международных конференций, на которых были представлены результаты научно-квалификационной работы

- 1) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. Роль акустической сигнализации птиц при формировании территориальной и репродуктивной структуры гнездового населения пеночки-трещотки Второй Всероссийский орнитологический конгресс г. Санкт-Петербург, 30 января – 4 февраля 2023 г., устный доклад, докладчик.
- 2) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. «Settlement decision and reproductive strategy choice in response to conspecific attraction: a case study with Wood warblers *Phylloscopus sibilatrix*». 25th Anniversary Kaamos Symposium, Saalasti Hall, Linnanmaa Campus, University of Oulu, December 8 – 10, 2021, устный он-лайн доклад, докладчик.
- 3) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. «Изучение пеночек как пример узкоспециального исследования, проводимого на территории заповедника». Всероссийская конференция «Орнитология в Нижне-Свирском заповеднике: история и современность», 18 февраля 2022 г. устный он-лайн доклад, докладчик.
- 4) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. Роль акустической сигнализации птиц при формировании территориальной структуры: пример пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix*. Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной посвященная Международному году фундаментальных наук (г. Екатеринбург, 18 – 22 апреля 2022 г.), устный доклад, докладчик.
- 5) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. Акустическая сигнализация птиц как социальный фактор при формировании гнездового населения пеночки-трещотки. Всероссийская конференция молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященная 90-летию со дня рождения профессора С. Г. Шиятова (г. Екатеринбург, 17 – 21 апреля 2023 г.), устный доклад, докладчик.
- 6) Кретьова А.Ю., Лапшин Н.В. Акустическое привлечение птиц на гнездование как метод изучения и сохранения птиц. Конференция «90 лет научных исследований в Кандалакшском заповеднике – история и перспективы» (г. Кандалакша, 19-21 сентября 2022 г.) устный доклад, докладчик.

Список конкурсных проектов, в рамках которых выполнялись исследования

- 1) Государственное задание «Современная фауна позвоночных животных Европейского Севера: формирование, структурно-функциональная организация, динамика видов и популяций, сохранение и восстановление биоразнообразия в условиях

интенсивных антропогенных и климатических изменений», № г.р. 0218-2019-0080, 2019-2020 гг., руководитель к.б.н. Тирронен К.Ф.

2) Государственное задание «Закономерности формирования фауны наземных позвоночных животных Европейского Севера России в условиях глобальных климатических изменений и интенсивной антропогенной трансформации биоты», FMEN-2022-0003, 2020-2024 гг., руководитель к.б.н. Тирронен К.Ф.

3) Проект РНФ: «Акустическая сигнализация птиц как социальный драйвер выбора гнездовой территории и стратегии размножения», 2023-2024 гг., руководитель Лапшин Н.В., РНФ № 23-24-00415.

4) Проект РНФ: «Внутрипопуляционная конкуренция за пространство: 3D-территориальность певчих птиц в условиях ограниченных ресурсов», 2023-2024 гг., руководитель Матанцева М.В., РНФ, 23-24-00092.

Благодарности

Автор выражает благодарность своему научному руководителю д.б.н. Н.В. Лапшину за постоянную поддержку и всестороннюю помощь на всех этапах выполнения научно-квалификационной работы (диссертации). Автор искренне благодарит к.б.н С.А. Симонова и к.б.н. М.В. Матанцеву за помощь в статистической обработке данных, а также за ценные советы при обсуждении результатов исследований. Автор выражает признательность Д.Н. Толстову за помощь в подготовке оборудования для экспериментов, а также Д.А. Старикову, В.А. Рыженковой и Д.А. Васильеву и др. сотрудникам Нижне-Свирского заповедника за консультации и техническую поддержку в процессе полевой работы.