

## К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ А. С. МАЛЬЧЕВСКОГО

УДК 591.521:598.288.6(470.2)

Н. В. Лапшин

### ОСОБЕННОСТИ ПРЕДГНЕЗДОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ПЕНОЧЕК РОДА *PHYLLOSCOPUS* В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА<sup>1</sup>

Для четырех видов пеночек рода *Phylloscopus*, гнездящихся в таежной зоне Северо-Запада России, установлено, что северные, пограничные популяции, более удаленные от мест зимовки имеют существенно меньший период пребывания в гнездовой области вследствие более позднего прилета и раннего отлета, короткий интервал между прилетом самцов и самок и более низкие показатели плотности населения. Это определяет региональные особенности их поведения в предгнездовой период. Они выражаются в сокращении сроков протекания 1-й фазы (до прилета самки) и более «мирном» установлении границ участков. Стадия «товарищеских отношений» (companionship) по Д. Мэю [1], отсутствует, так как пеночки северных популяций прилетают на места гнездования физиологически более готовыми к размножению. При доминировании социально моногамных пар у пеночек, в частности у веснички, наблюдаются случаи факультативной полигамии. Молекулярно-генетический анализ показал, что у этого вида частота встречаемости полигинии (от 5 до 17%) намного уступает частоте встречаемости полиандрии (68,4%), т. е. в большинстве гнезд веснички обнаружены птенцы экстрапарного (внебрачного) происхождения (15,3%). Это, по всей видимости, обусловлено избытком взрослых самцов, что свойственно всем видам пеночек. Библиогр. 31 назв.

*Ключевые слова:* предгнездовое поведение, пеночки, северная часть ареала.

N. V. Lapshin

#### CHARACTERISTICS OF PRE-NESTING BEHAVIOR OF *PHYLLOSCOPUS* WARBLERS IN THE NORTHERN PART OF DISTRIBUTION AREA

Institute of Biology Karelian Research Centre RAS,  
11, Pushkinskaya ul., Petrozavodsk, Karelia, 185910, Russian Federation; lapshin@krc.karelia.ru

On the basis of field studies conducted in 1973–2000 it was found for four species of *Phylloscopus* warblers breeding in the taiga zone of NW Russia that their northern marginal populations, more remote from wintering grounds, have considerably shorter period of staying in the breeding region as compared with southern populations (because of later arrival and earlier departure), shorter interval between male and female arrival and lower population densities. It determines the regional features of their behavior during pre-nesting period: reduction of time of its first phase (before female's ar-

---

Н. В. Лапшин (lapshin@krc.karelia.ru): Институт биологии Карельского научного центра РАН, Российская Федерация, 185910, Карелия, Петрозаводск, Пушкинская ул., 11.

<sup>1</sup> Финансовое обеспечение работы осуществлялось из средств федерального бюджета. Молекулярно-генетические исследования выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проекты № № 06-05-64368-а и 15-05-03493-а, рук. Н. В. Лапшин) на оборудовании Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН «Комплексные фундаментальные и прикладные исследования особенностей функционирования живых систем в условиях Севера».

© Санкт-Петербургский государственный университет, 2016

rival) and more “peaceful” delimiting of nesting territories. The “companionship” stage (according to D. May) is absent as the warblers from northern populations arrive in the nesting sites being physiologically readier for breeding. Although socially monogamous pairs dominate, the cases of facultative polygamy occur, especially in Willow Warbler. The molecular-genetic analysis has shown that in this species the frequency of polygyny (5–17%) is much lower than the frequency of polyandry (68,4%), i.e. in majority of Willow Warbler’s nests the bastard nestlings (15,3% of total nestling number) are found. This is obviously conditioned by the excess of adult males, which is quite typical for all *Phylloscopus* species. Refs 31.

*Keywords:* prebreeding behaviour, leaf warblers, northern parts of the range.

## Введение

Симпатрично обитающие родственные виды пеночек рода *Phylloscopus* имеют разную историю формирования населения в той или иной части ареала, разные пути и протяженность миграции, места зимовок, численность и соответственно различные сроки и продолжительность стадий годового цикла, видоспецифичные черты поведения на разных стадиях годового цикла. Вместе с тем установлено, что северные, пограничные популяции, более удаленные от мест зимовки, имеют существенно меньший период пребывания в гнездовой области из-за более позднего прилета и раннего отлета, короткий интервал между прилетом самцов и самок и более низкие показатели плотности населения. Это определяет региональные особенности их поведения в предгнездовой период. Они выражаются в уменьшении сроков протекания первой его фазы (до прилета самки) и более «мирном» установлении границ участков. Стадия «товарищеских отношений» (companionship) по Д. Мэю [1] отсутствует, так как пеночки северных популяций прилетают на места гнездования физиологически более подготовленными к размножению. Для них установлено, что при доминировании социально моногамных пар, в частности у веснички, наблюдаются случаи факультативной полигамии. Молекулярно-генетический анализ биологического материала показал, что у этого вида частота встречаемости полигинии (от 5 до 17%) намного уступает частоте встречаемости полиандрии (68,4%), т. е. в большинстве гнезд веснички обнаружены птенцы экстрапарного (внебрачного) происхождения (15,3% от общего числа птенцов). Это, по всей видимости, обусловлено избытком взрослых самцов, что свойственно всем видам пеночек [2, 3]. Сказанное делает пеночек привлекательными для выяснения многих вопросов биологии, этологии, экологии, таксономии и зоогеографии [4]. Более того, изучение биологии видов, обитающих близ северных пределов распространения на максимальном удалении от мест зимовок, в своеобразных фотопериодических условиях (практически круглосуточное освещение летом), при коротком благоприятном для жизни периоде, более низкой гнездовой плотности, представляет значительный научный интерес [5].

Полученные на этой основе результаты и сделанные выводы в известном смысле могут служить моделью процессов, имеющих место у дальних трансконтинентальных мигрантов среди воробьиных птиц.

## Материал и методика

Сведения о годовых циклах европейских видов пеночек рода *Phylloscopus* мы собирали в разных районах Карелии и на севере Ленинградской обл. Основные материалы по предгнездовому поведению пеночек: веснички — *Phylloscopus trochilus* (L.), теньковки — *Ph. collybita* (Vieill.), трещотки — *Ph. sibilatrix* (Bechst.) и зеленой — *Ph. trochiloides* (Sund), были собраны автором в 1973–2000 гг. на стационарах Карельского научного центра РАН в юго-западном Прионежье (Шокшинский стационар, Прионежский р-н Карелии, 61°30' N, 34°53' E) и в юго-восточном Приладожье (Олонецкий р-н Карелии, стационар «Маячино», 60°46' N, 32°48' E). Образцы биологического материала для молекулярно-генетического анализа собирали в 2005–2008 гг. в юго-восточном Приладожье (стационар «Маячино»), а в 2015 г. в ФГБУ «Кандалакшский государственный природный заповедник» на научной базе «Лувеньга» (67°06' N, 32°40' E).

Работа заключалась: в выявлении индивидуальных токовых участков самцов сразу по прилету их в гнездовую область; отлове (в том числе с использованием «звуковой ловушки») и индивидуальном мечении на этих участках взрослых птиц пластиковыми цветными кольцами собственного изготовления; в фиксировании перемещений отдельных особей и регистрации интенсивности и характера пения, а также в наблюдениях за взаимоотношениями птиц на разных стадиях предгнездового периода [6]. Местность на обоих участках, где проводились исследования, представляла собой массивы 12–18-летних хвойно-лиственных молодняков с культурами сосны с примыкающими к ним приручейными ельниками и водоохранной зоной Ладожского озера, состоящими преимущественно из сосняков-черничников и ельников-кисличников, мало затронутых хозяйственной деятельностью. Для более точного фиксирования перемещений птиц были выбраны пробные площади (42 и 25 га), которые с помощью визиров были разделены на квадраты со стороной 50 м.

## Результаты и обсуждение

**Пеночка-весничка.** Даты прилета у зимующих на африканском континенте видов пеночек почти не различаются. Так, например, в 1979 г. первые особи зарегистрированы в следующие сроки: теньковка — 27 апреля, трещотка — 28 апреля, весничка — 29 апреля; в 1986 г. — 23, 27, 24 апреля, в 1989 г. — 23, 23, 26 апреля соответственно. Первыми у всех видов всегда прилетают самцы. На протяжении всех лет наблюдений пеночка-весничка везде была доминирующим видом. Плотность гнездования ее на Шокшинском стационаре [7] варьировала в пределах 116,6–200,0 пар/км<sup>2</sup>, в среднем составляя  $122,0 \pm 10,5$  пар/км<sup>2</sup> ( $n=5$  лет), а на стационаре «Маячино» [8] изменялась от 64 до 176, в среднем  $112,4 \pm 5,5$  пар/км<sup>2</sup> ( $n=21$  год). Плотность гнездования других видов пеночек существенно уступала этому показателю у веснички, так как согласно нашим наблюдениям, они начинают заселять хвойно-лиственные молодняки позднее и в небольшом числе, лишь после достижения этими насаждениями 18-летнего возраста. Поэтому межвидовые конкурентные взаимоотношения на контролируемых нами пробных площадях у изучаемых видов пеночек не отмечены.

Поведение пеночки-веснички в предгнездовой период подробно изучал Д. Мэй [1] в Англии, но его наблюдения относятся к номинальному подвиду *Phylloscopus trochilus trochilus*. Аналогичных данных по другим подвидам, в частности по *Ph. tr. acredula*, к которому принадлежат пеночки-веснички южной Карелии [9, 10], в литературе нет. Это обстоятельство побудило нас исследовать предгнездовое поведение веснички в сравнительном плане и по возможности подробно. Отличительными особенностями вида в Карелии, по сравнению с видом в Англии, являются более короткий период пребывания в гнездовой области (различия составляют более месяца) за счет более позднего прилета и раннего отлета и сравнительно низкая плотность гнездования. Местные самцы появляются обычно в первой декаде мая, их численность нарастает во второй декаде, а в третьей — все токовые участки уже распределены между самцами. Прилет первых самок в зависимости от погодных условий происходит спустя 2–17 дней, в среднем  $9 \pm 1,2$  дней, после появления первых самцов и бывает более дружным. В Англии первые самцы появляются в конце марта, а самки — спустя 19–20 дней [1], следовательно, здесь для них характерны и более ранний прилет, и увеличение интервала между появлением птиц разного пола.

Поведение самцов в предгнездовой период имеет ярко выраженный демонстративный характер. В нем можно выделить два этапа: до появления самки и после появления самки на участке самца. Характер двигательной активности и пения самца в течение первого этапа претерпевает ряд изменений, что позволяет выделить три стадии: появление самца в районе будущего гнездования, становление токового участка, локальный ток. На втором этапе поведение партнеров также претерпевает ряд изменений, связанных с размножением, поэтому целесообразно выделять стадии, соответствующие периодам образования пар, постройки гнезд, откладки яиц, насиживания и выкармливания. Предгнездовой период у самцов пеночки-веснички в Карелии проходит в сжатые сроки, поэтому отдельные поведенческие реакции либо проявляются в редуцированном виде, либо вообще выпадают из стереотипа поведения. Имеют значение также конкретные метеорологические условия в районе гнездования сразу по прилету вида, в первую очередь столь характерные для Карелии возвраты холодов.

Переходим теперь к более детальной характеристике отдельных этапов и стадий предгнездового поведения пеночки-веснички.

**I этап.** Поведение самцов на 1-й стадии этого этапа в целом сходно с тем, что известно для номинального подвида: они встречаются во всех пригодных для обитания биотопах, их распределение по территории равномерное. Птицы держатся поодиночке или группами по две-три особи. Вероятно, часть их еще находится в состоянии миграции, так как перемещения, хотя и носят кормовой характер, но имеют определенную направленность и значительную протяженность маршрута. Иногда можно видеть, как птица, поднявшись над деревьями, совершает перелет в 100 м и более. Иначе ведут себя пеночки в годы, когда прилет приходится на период похолодания. В такой ситуации для них бывают очень характерными скопления до 15–20 особей в местах появления массового корма: в поймах ручьев, на прогреваемых опушках, лесных полянах и у луж [6]. Птицы всегда держатся у самой поверхности земли, а часто и на земле, собирая насекомых со стволов деревьев, с травы и почвы, иногда схватывая их с поверхности воды. Мы неоднократно

наблюдали, как такие стайки проходят одним и тем же маршрутом много раз. Можно было видеть, как птицы, перелетая с одного островка суши на другой и собирая насекомых с травы и поверхности воды (иногда забредая в нее по самое брюшко), проходили 40–50 м вдоль ручья и возвращались тем же путем. Время от времени к пеночкам-весничкам присоединялись пеночки-теньковки из соседних «недорубов», уже имеющие токовые участки. В течение нескольких утренних часов число особей в группе может изменяться, первоначально увеличиваясь почти вдвое, затем несколько уменьшаясь, вероятно, за счет того, что в ней остаются только транзитные птицы, а местные распределяются по территории в поисках токовых участков. О том, что в стайках пеночек-весничек есть местные особи, свидетельствуют данные кольцевания. В тех случаях, когда удавалось наблюдать самцов в первые дни по прилету, они уже пели, но песня еще не носила демонстративно-брачного характера. Она слышалась нерегулярно и исполнялась тихо, «под сурдинку». После кормежки продолжительностью 7–20 мин., во время которой самцы могут сближаться до 30 см, не проявляя при этом взаимной агрессии, следует отдых на деревьях в течение 3–5 мин., при этом некоторые из них поют (по 1–4 песни). Во время отдыха самцы нередко демонстрируют агрессивное поведение, когда один из них принимает характерную угрожающую позу, описанную для пеночек рядом авторов [1, 11]: спина выгнута, голова вытянута вперед, хвост и крылья несколько опущены и расправлены. Демонстрации поз агрессии, обычно, сопровождаются звуковыми позывами, которые можно передать как «ци-сыырр». В ряде случаев вслед за этим следуют погони птиц друг за другом, сопровождающиеся щелчками клювом. Драки самцов на этой стадии не характерны. Интересно отметить, что у добытых 8 мая нескольких самцов (прилет первых отмечен 7 мая) гонады были уже сильно увеличены и достигали размеров 4 × 5 мм. Гистологическое исследование семенников показало, что в них уже идет активный сперматогенез (стадия образования сперматоцитов), в то же время клоакальный выступ еще не развит.

Спустя 2–3 дня после прилета местные самцы обычно закрепляются на каком-либо участке и начинают петь громкие песни, носящие явно демонстративный характер — *2-я стадия*. При этом частота пения резко возрастает до 30–40 песен за 10 мин. Хотя для самца уже можно выделить определенные излюбленные места (точки) пения, на которых он поет регулярно и с большой интенсивностью, все же временами он покидает свой, уже обрисовывающийся токовый участок, обследует окрестности до 100 м и более. При этом пение его слышится гораздо реже и сопровождается кормлением, а затем он возвращается, и частота пения вновь возрастает. По-видимому, это обусловлено тем, что плотность населения вида еще не достигла величины, характерной для периода гнездования, а участок локального тока еще до конца не сформирован. На этой стадии происходит постепенное установление границ с участками самцов-соседей, сопровождаемое «борьбой» за точки пения (вершины дерева, сучки и другие выступающие на местности объекты), частые перемещения по участку, погони птиц друг за другом и, лишь изредка, настоящие драки. В то же время драки как основной способ решения пограничных конфликтов, по-видимому, более свойственны популяциям с высокой плотностью гнездового населения, например той, с которой работал Д. Мэй [1]. В демонстративном поведении большинства особей все более характерным становится токовый планирующий полет, напоминающий полет бабочки («wing-flapping» по Мэю).

Продолжительность этой стадии у отдельных особей из одного и того же района различна, что можно объяснить разновременностью их прилета. Частота стычек между соседями и демонстрации поз угрозы увеличивается по мере прибытия новых особей и, достигнув максимальной величины к моменту окончания прилета местных самцов, резко падает. Это свидетельствует об окончательном установлении границ между соседними участками. На местности границу участка, как правило, провести не удастся, лишь изредка она может совпадать с просеками, дорожками, лесными прогалинами. Часто на отдельно стоящее, возвышающееся над молодняками дерево прилетают петь 2–3 самца, в таком случае можно говорить о своеобразных границах по вертикали. На этой стадии для самцов характерна отрывистая громкая песня, в которой основным элементом служат средние строфы видовой песни, а начало исполняется скороговоркой; росчерк на конце также слабо выражен. Мы называем ее территориальной песней, или песней защиты токового участка. По классификации А. С. Мальчевского [12, 13], она принадлежит к группе сигналов призывного значения и носит демонстративный характер. Судя по тому, что территориальная песня чаще слышится во время установления границ участков, она адресована самцам-соседям.

Основными особенностями поведения самцов на стадии локального тока — 3-я стадия — являются звуковые и двигательные реакции, по-видимому, направленные на привлечение самок, которые к этому времени прилетают в район гнездования. Передвижения птиц чаще всего ограничиваются точками пения внутри токовых участков. На этих точках, «борьба» за которые уже закончена, теперь исполняется два типа песен: территориальная и размеренная, переливчатая, со всеми строфами и отчетливым началом. Последняя песня исполняется по 2–4 раза подряд без промежутка. Как было отмечено, некоторые самцы перед началом песни издают ряд различных, трудно передаваемых и несколько раз повторяющихся звуков, сразу же переходящих в песню. Частота пения на этой стадии максимальная — до 67 раз за 10 мин. Во время пения самцы, сидя на месте, поворачиваются в разные стороны, трепещут крыльями, а в промежутках между песнями меняют положение тела, смотрят вниз и время от времени спускаются в нижний полог леса. Стычки между соседями прекращаются, лишь изредка самцы сближаются на границе между участками (на расстояние до 3 м) и исполняют территориальные песни с интервалом в 3–4 с, затем вновь расходятся и поют песню второго типа. Наблюдения показали, что соседние самцы находятся в постоянном звуковом контакте, песня одного следует тотчас за песней другого, даже несколько накладываясь на конец песни соседа. При этом самец, отвечая на песню соседа, чаще всего воспроизводит именно его вариант. Подобные песенные соревнования («song-bouts» по Д. Мэю) являются характерной чертой этого периода.

Величина индивидуальных участков пеночки-веснички в Карелии составляет 7000–12 000 м<sup>2</sup>, что значительно больше, чем указано для Англии (670–4000 м<sup>2</sup>) [1].

**II этап.** Поведение самок сразу по прилету скрытное, они держатся поодиночке или небольшими группами в нижнем ярусе леса и, как правило, молчаливы. Следует отметить, что среди них есть как местные, так и пролетные особи. Дифференцировать их довольно трудно, но складывается впечатление, что характер передвижения этих птиц различный. Перемещения пролетных особей ориентированы вдоль «направляющих линий» ландшафта и проходят обычно группами

по несколько особей. Местные же самки передвигаются в одиночку и без определенного направления, пересекая участки различных самцов. О появлении самки на участке самца можно судить по изменению его поведения, которое стереотипно для всех особей: он прекращает петь, вытягивается всем телом в сторону самки и, замерев в такой позе (до 5 мин.), следит за ней, после чего начинается погоня. Преследование самцом самки, по-видимому, не следует расценивать как акт агрессивного поведения. Хозяин участка уже полностью готов к размножению и погоня иногда даже заканчивается насильственным спариванием. Можно предположить, что такое поведение самца — необходимое условие для стимулирования подготовки самки к состоянию половой активности (на этой стадии самка еще не демонстрирует приглашающих поз). Вместе с тем не исключено, что во многих случаях оплодотворение все-таки происходит, о чем свидетельствует наличие в 68,4% гнезд пеночек-весничек в южной Карелии значительного числа (15,3%) птенцов экстрапарного (внебрачного) происхождения [3, 14, 15]. И хотя такие материалы, собранные в 2015 г. в северной части ареала вида, еще не полностью обработаны, а результаты не опубликованы, можно уже сейчас предположить, что процент таких гнезд и птенцов у этого вида будет выше, чем в более южных областях.

Мотивы окончательного выбора самкой партнера объяснить трудно, по-видимому, тут возможен как элемент случайности, так и определенные причины. Немаловажное значение, очевидно, имеет характер участка (наличие укрытий для гнезд, кормовые условия и пр.) и в меньшей степени — его хозяин: активность самца, характер пения, сама песня. С одной стороны, самка может выбрать участок самца, мало активного в отношении демонстративного поведения и пения, с дефектами песни. С другой стороны, и активный самец долгое время, иногда весь сезон, остается холостым. Кроме того, нередки случаи полигинии, когда на участке самца гнездились по две самки [3, 16]. Взаимное распознавание полов и установление первых контактов между самцом и самкой у пеночки-веснички, не имеющей выраженного полового диморфизма, происходит на поведенческой основе. Самка, ориентируясь на песню самца, без голоса движется в его направлении. Самец сначала реагирует на появившуюся на участке самку, как на любую другую особь своего вида (замолкает, внимательно следит за ней), а затем гонится за ней. В ответ на преследование самца самка, очевидно, демонстрирует какие-то релизеры, после чего отношения птиц переходят в новую фазу — формирование пары. Весь процесс образования пары занимает у пеночки-веснички от 1–2 до 8–10 часов. В зависимости от фенологических условий года самка может приступить к поиску места для гнезда сразу или спустя 2–3 дня после образования пары. При этом она проявляет соответствующее поисковое поведение: перемещаясь по участку в нижнем пологе леса, время от времени опускается на землю, иногда по несколько раз на одно и то же место. На этой стадии пение самца отличается крайней нерегулярностью. Частота его составляет 12–16 песен за 10 мин., а сама песня сходна по своей структуре со вторым вариантом, но исполняется «под сурдинку». В то же время довольно часто можно наблюдать брачные позы партнеров, свидетельствующие, вероятно, о готовности к спариванию. Большинство самцов, следуя за самкой, все перемещения совершают замедленным, планирующим полетом, распушая оперение тела. Время от времени партнеры сближаются, трепещут крыльями, расправляют хвост. При этом самка издает специфичный для периода спаривания и гнездостроения тихий при-

зывный крик «ци» или «сы», а самец — известный и для более ранних стадий позыв «сыырр» или «ци-сыырр». Складывается впечатление, что как отдельные звуковые реакции, в данном случае призывный брачный крик, так и некоторые позы и движения у пеночки-веснички довольно универсальны и их функция определяется ситуацией, к которой они приурочены. Попытки к спариванию со стороны самца наблюдаются уже с первого дня после образования пары. Копуляция происходит как на земле, так и на дереве, как правило, по окончании преследования самки, и не всегда предваряется ее приглашающими позами. Более того, в первое время, иногда даже в период активного спаривания (при строительстве гнезда или откладке яиц), самка оказывает прямое сопротивление самцу и защищается клювом и когтями.

**Пеночка-теньковка.** Первые особи этого вида (вероятно, пролетные) появляются в юго-восточном Приладжье обычно раньше других пеночек. Вместе с тем, как показано выше, в отдельные годы даты прилета у зимующих на африканском континенте видов пеночек почти не различаются. Первыми у всех видов всегда отлавливались самцы. Наиболее ранняя дата прилета — 13 апреля 1983 г., наиболее поздняя — 3 мая 1981 г., в среднем — 24 апреля  $\pm 1,4$  (за 21 год наблюдений). Самки отлавливаются через 3–26, в среднем  $11,7 \pm 2,0$  дней после появления первых самцов. Здесь следует заметить, что у многих видов воробьинообразных, в том числе и у пеночек, самки, в отличие от самцов, по прилету в район гнездования ведут скрытный, не демонстративный образ жизни, поэтому не каждый год удается визуально отметить (и отловить!) первых особей. В связи с этим в данном случае в расчет приняты лишь 16 лет наблюдений, когда прилет самок фиксировался несколькими методами: визуальными наблюдениями на пробных площадях и уже сформированных токовых участках самцов, отловами стационарными ловушками и паутинными сетями. Самая ранняя дата отлова самки — 27 апреля 1986 г., самая поздняя — 19 мая 1995 г., в среднем —  $6 \pm 1,6$  мая. Различия в сроках отлова птиц разного пола достоверны при  $p < 0,001$  [17].

В первые дни после прилета самцы поют нерегулярно, но уже спустя 3–4 дня, особенно в безветренную солнечную погоду, частота пения увеличивается и оно становится постоянным. Птицы занимают гнездовые участки. До появления самок пение ориентировано на самцов-соседей, с которыми устанавливается звуковой контакт. Самцы постоянно перемещаются по своему участку, задерживаясь в той или иной точке и исполняя серию песен с вершины высокого дерева, затем перелетают в другую точку и вновь поют. Такое поведение сохраняется в течение большей части гнездового сезона. Соседи нередко сближаются, и тогда частота пения увеличивается. Песня становится более резкой, громкой, отрывистой. Если сосед близко подлетает к поющему хозяину участка или же, нарушив границу, начинает петь на его территории, последний с песней приближается к «нарушителю» и после «выяснения отношений», которое обычно происходит мирным путем, «нарушитель» отступает вглубь своей территории. При низкой плотности гнездования, характерной для района исследований, пограничные конфликты обычно завершаются «мирным» путем. Стычки и погони практически отсутствуют. Но непосредственно у гнезд и в присутствии самки самцы ведут себя агрессивно и преследуют даже особей других видов. Частота пения максимальна до появления самки на территории самца (до 30 песен за 5 мин.). С небольшими перерывами пение продолжается в течение всего светлого времени суток. После появления самки интенсивность пения



резко уменьшается (9–15 песен за 5 мин.), время непрерывного пения сокращается до 1–2 мин., нередко самец замолкает, следует за самкой и лишь изредка поет «под сурдинку». На этой стадии в звуковом репертуаре самца появляется новый элемент («тр, тр, тр»), который он вставляет между обычными звуками «тень-тень». Одновременно можно наблюдать и другие виды демонстративного поведения. Так, в разгар спариваний, которые приурочены ко времени постройки гнезда и откладки яиц, самцы совершают токовые полеты: туловище ориентируется под углом 45° к поверхности земли головой вверх, оперение распушается, а крылья совершают движения сверху — назад — вперед. При исчезновении самки из поля зрения самца интенсивность пения вновь резко увеличивается, самец широко перемещается по участку и ведет себя как холостой. Такое поведение способствует образованию пары со второй, а иногда и с третьей самкой, т. е. приводит одновременно к полигинии.

Гнездовые территории самцов этого вида в Карелии значительны по площади и часто используются из года в год, хотя хозяевами их чаще всего бывают уже другие особи. Крайние точки пения нередко удалены на 300–500 м и более друг от друга. В таком случае справедливо говорить о территории, представляющей собой некую линию на местности, где располагается ряд точек, например высоких деревьев, между которыми самец регулярно перемещается, поет и которые охраняет. Примерные размеры таких участков — 2–3 га. Они в 3–5 раз больше, чем в лесах Западной Европы [18].

Родительский вклад в воспитание потомства у самцов пеночек-теньковок весьма незначителен: они редко принимают участие в выкармливании птенцов, но обычно участвуют в защите гнезда и выводка. Основная их роль в гнездовой период — охрана территории от соперников и привлечение новых самок, потерпевших неудачу при размножении или гнездящихся второй раз.

После первого цикла размножения (во 2-й половине июня — начале июля) восстанавливается регулярность пения и несколько увеличивается его частота. В этот период часть самок (в отдельные годы до 50 %) приступает ко второму циклу гнездования. С 3-й декады июля до окончания сезона размножения большинство самцов прекращает петь и начинает линять, ведя при этом чрезвычайно скрытный образ жизни. Об их присутствии на гнездовой территории теперь можно судить лишь по частым сигналам тревоги.

На стадии образования пары разные самки ведут себя неодинаково. Те из них, у которых сразу установились достаточно прочные взаимоотношения с самцом, довольно скоро подыскивают место для гнезда и приступают к его постройке (обычно это самка, оказавшаяся первой на участке). Особи, появившиеся позднее, ведут себя более демонстративно: широко перемещаются, часто издают различные позывы, демонстрируют разнообразные позы, в частности, сидя на ветке, распушают оперение и трепещут крыльями. Создается впечатление, что самка стремится привлечь внимание самца и удержать его рядом с собой. Такое поведение может продолжаться в течение нескольких дней, после чего самка обычно приступает к строительству гнезда и откладке яиц.

Поведение самцов в период насиживания носит индивидуальный характер. Большинство из них хорошо знают местоположение гнезда и периодически появляются в этом районе, исполняя короткие тихие песни. Таким поведением они как

бы пытаются выманить самку из гнезда и им это часто удается. После того, как самка вылетает из гнезда, самец молча сопровождает ее, демонстрирует брачные позы и пытается спариваться. В случае исчезновения самки из поля зрения самца интенсивность пения резко возрастает; песня становится громкой, продолжительной, и самец перемещается на другие певческие посты в пределах своей территории. Вместе с тем у некоторых гнезд самцов не встречали вообще, или они появлялись там крайне редко. Такое поведение свойственно полигамным особям. Были отмечены случаи, когда у того или иного гнезда пеночки-теньковки периодически отмечали 2–3 самцов, демонстрировавших брачное поведение и пытавшихся с ней спариваться. С помощью индивидуального мечения было установлено, что у двух самцов участки с гнездящимися на них самками отстояли на 250 и 700 м. На маршруте, соединяющем два гнездовых участка, у каждого самца было по несколько певческих постов, на которых они обязательно неоднократно останавливались по мере приближения к гнезду этой самки. В гнезде у нее в это время (2–8 июля) были подросшие птенцы, которых она выкармливала в одиночку.

Таким образом, предгнездовое поведение у пеночек-теньковок в основных чертах сходно с таковым у пеночек-весничек, но отличается тем, что самцы у первых склонны к бициклии, у них значительно меньше роль самцов в заботе за потомством и более продолжителен период пения.

**Пеночка-трещотка.** В Карелии вид обитает близ северной границы ареала [19]. Специальные наблюдения в юго-западном Приладожье (Маячино) с применением отлова и индивидуального мечения птиц в гнездовой период на одной и той же контролируемой нами пробной площади показали, что численность поющих самцов у пеночки-трещотки по годам варьирует в очень широких пределах: от практически полного отсутствия до 60–70 особ./км<sup>2</sup> в небольших по размерам и наиболее благоприятных биотопах. В разные годы птицы прилетали: самцы — 21,04–20,05 (в среднем  $5,05 \pm 1,7$ ,  $n = 21$ ), самки — 27,04–20,05 (в среднем  $12,05 \pm 1,7$ ,  $n = 16$ ), что существенно позднее, чем в Западной Европе [20]. В то же время появление новых, ранее здесь не помеченных самок и самцов непосредственно на гнездовых участках растягивается в отдельные годы вплоть до 1-й декады июля, т. е. в течение всего гнездового сезона в природе происходит перемещение особей, вероятно, направленное на встречу брачного партнера. Отмечено также, что практически в течение всего брачного периода происходят перемещения неразмножающихся особей (прежде всего самцов) между токовыми участками в пределах десятков или даже сотен метров, т. е. имеет место политерриториальность. Наиболее приемлемым объяснением политерриториальности у пеночки-трещотки считают гипотезу «обмана самки» [21]. Так, в Швеции около 20 % самцов являются битерриториальными и при этом бигамными [22].

Обращает на себя внимание тот факт, что весной соотношение полов по данным отлова стационарными ловушками у трещотки, как и у других изучаемых видов пеночек [3, 23], достоверно отличается от 1:1 (во всех случаях  $p < 0,001$ ). Наблюдениями на токовых участках за индивидуально мечеными самцами установлено, что довольно значительная часть их продолжительное время или весь сезон остаются холостыми.

Поведение самцов в предгнездовой период в литературе подробно описано [24, 25]. Оно, как и у других видов, носит ярко выраженный демонстративный характер.

В нем также выделяют 2 этапа: до и после появления самки на участке самца. Отличительными особенностями предгнездового периода у трещотки, как и у других видов пеночек в районе исследований в сравнении с южными или центральными частями ареала, являются более поздний прилет в гнездовую область и сокращение интервала между прилетами птиц разного пола [8]. Предгнездовой период в северных частях ареала менее продолжительный, чем в южных. Это влечет за собой уменьшение по времени первой фазы периода (до прилета самок), более «мирное» установление границ участков и выпадение из стереотипа поведения отдельных реакций, в частности товарищеских отношений — «companionship», и ухаживания кормлением, описанных рядом авторов. Более мирный характер территориальных взаимоотношений, присущий птицам таежной зоны Северо-Запада России, возможно, объясняется еще и тем, что здесь, в силу меньшей фрагментации и разобщенности пригодных для гнездования местообитаний, высокие плотности гнездового населения образуются реже. В целом, из-за сравнительно поздних сроков прилета и низкой плотности гнездового населения у пеночки-трещотки, характерной для района исследований, пограничные конфликты, как правило, решаются «мирным» путем. Стычки, погони и драки практически отсутствуют. В то же время непосредственно у гнезда и в присутствии самки самцы весьма агрессивны и преследуют даже особей других видов. О появлении самки на участке самца можно судить по заметному снижению частоты пения. Порой на некоторое время пение прекращается совсем, в то же время резко увеличивается частота позывов тревоги протяжных «тю-тю», издаваемых партнерами, прежде всего самкой, приступающей к отысканию места для гнезда и его постройке. Поэтому количественные учеты трещоток (да и других воробьиных птиц) по поющим самцам в период постройки гнезда дают заниженные результаты. Самец же, чаще всего молча, следует за самкой, совершая все перемещения планирующим полетом. Такой «рисунок» поведения самцов трещотки мы наблюдали в тех случаях, когда интервал между прилетами партнеров невелик. Если же этот период затягивается на 2–3 недели, то в течение всего этого периода вокальная и двигательная активность самца остается высокой. Более того, некоторые самцы образуют дополнительные участки тока, на которых ведут себя также активно, совершая токовые полеты. Самцы, в течение длительного времени так и не встретившие самку на своем участке, обычно покидают его. В то же время нам известны случаи очень длительного, до 30 дней, ожидания самцом самки на одном и том же участке. По данным Г. Ридингера [26], в южной Германии самцы, оставшиеся без пары (58%), держались на территории 20–65 дней, а затем оставляли район наблюдений (44,7%) или занимали другую территорию в его пределах, причем расстояние между старой и новой территорией составляло от 100 до 1000 м.

Своеобразное территориальное поведение трещотки, склонность самцов к образованию дополнительных токовых участков, т. е. их битерриториальность, приводит к тому, что они вполне могут образовывать вторые пары, становясь бигамами [22, 27].

**Зеленая пеночка.** Северо-западную Европу вид заселял в несколько этапов. Этот вопрос ранее освещался А. С. Мальчевским и Ю. Б. Пукинским [28]. По их мнению, заселение происходило «путем нарастающих инвазий». Экспансию зеленой пеночки в западном и северо-западном направлениях объясняют пролонгацией

миграции вследствие метеоусловий [29]. Х. Вероманн [30] отмечал, что в Эстонии поющих самцов чаще слышали в годы, когда среднемесячная температура мая была выше обычной и господствовали континентальные воздушные массы с затяжными восточными и юго-восточными ветрами.

С конца 1970-х годов и до настоящего времени, работая стационарно в юго-восточном Приладожье (Олонецкий р-н, стационар «Маячино»), мы регулярно отмечаем зеленую пеночку на гнездовании: на пробной площади в 25 га ежегодно находим от 2 до 10 жилых гнезд этого вида. Эти факты, на наш взгляд, не отвергают полностью зависимости численности вида на территории Восточной и Средней Европы от метеоусловий, но ставят погодные факторы в ряд других внешних, а также внутренних факторов, присущих только этому виду, которые и определяют общее его состояние.

Плотность гнездования в прибрежных лесах юго-восточного Приладожья в 1979–1999 гг. варьировала в пределах 8–40 пар/км<sup>2</sup>, в среднем составляла 19,2 пар/км<sup>2</sup> [8, 31]. Наличие среди исследованных в восточном Приладожье птиц большого числа холостых бродячих самцов, значительные ежегодные колебания численности населения, непостоянство сроков прилета и размножения, а также полная ежегодная замена гнездового населения за счет новых особей свидетельствуют о том, что в рассматриваемом регионе вид не закрепился окончательно. Эти обстоятельства дают основания ожидать, что и в последующие годы у зеленой пеночки в пограничной зоне ареала на Северо-Западе Европы возможны существенные изменения как области распространения, так и численности.

В южной Карелии за 16 лет наблюдений средняя дата прилета — 21.05 (13.05 1981 г. / 03.06 1987 г.), а массовое появление — первая декада июня. Интервал между датами прилета птиц разного пола, по данным из восточного Приладожья, невелик — в среднем составляет три дня.

Результаты индивидуального мечения птиц цветными пластиковыми метками показали, что индивидуальные участки самцов в предгнездовой и гнездовой периоды имеют значительные размеры: крайние точки могут отстоять друг от друга на 300–350 м, между которыми они регулярно перемещаются, исполняя видовую песню или позывы тревоги. Самки со времени постройки гнезда более привязаны к этому месту. Корм для птенцов они обычно собирают также в непосредственной близости от гнезда. Среди 120 обследованных гнезд у 82 (68,3 %) были отловлены или наблюдались кормящими или тревожащимися оба родителя, у 38 (31,7 %) гнезд в течение гнездового сезона отмечали лишь самку. В пяти (4,2 %) случаях была доказана полигиния, когда один и тот же индивидуально меченный самец кормил птенцов в двух гнездах.

В разные годы у зеленой пеночки на учетной площади отмечалось неравное соотношение полов. Это приводило как к прохолостанию самцов, когда, вероятно, до мест гнездования в южную Карелию по той или иной причине, например из-за неблагоприятной погодной ситуации на пути миграции, не долетали самки, так и к полигинии, когда, напротив, испытывался дефицит самцов. Последнее, в частности, имело место в годы, когда на территории Северо-Запада России в конце мая отмечались возвраты холодов с отрицательными температурами в течение 2–3 суток и снегопадами (например, 2001 и 2002 гг.).

Обитание зеленой пеночки на границе ареала, в условиях большой удаленности от мест зимовок, поздних сроков прилета и ранних сроков отлета из гнездовой

области и, соответственно, в условиях короткого периода пребывания в гнездовой области, определяет все особенности ее жизни на Северо-Западе России. Среди них: сокращение интервала между прилетом птиц разного пола, а также частое неравное соотношение полов, являющееся иногда причиной как прохолостания самцов, так и полигамии; дружное вступление в размножение подавляющего большинства особей, но при этом довольно длительный период половой активности, способствующий осуществлению повторного (после гибели первых кладок или выводков) размножения. Невозвращение даже взрослых особей в последующие годы на место прежнего гнездования свидетельствует о том, что на Северо-Западе России вид еще не закрепился окончательно.

### Заключение

Изучая в Карелии структуру семейных пар, мы регулярно регистрировали факты полигамии у пеночки-веснички, реже у других видов пеночек [17, 19, 31], когда один самец формировал более одной устойчивой репродуктивной пары. По данным наблюдений за индивидуально меченными особями, подтвержденным в 2006–2008 гг. данными молекулярно-генетического анализа [3], частота полигинии у пеночки-веснички в Карелии составила 11,54 % (5–17 %,  $n = 26$ ).

Применение молекулярно-генетических методов при изучении семейных структур у пеночки-веснички также позволило выявить случаи скрытой полигамии, когда в социально моногамных парах самки совершали внебрачные спаривания, о чем свидетельствует тот факт, что в значительной части гнезд пеночек-весничек в Карелии (68,4 % от всех обследованных,  $n = 19$ ) некоторые потомки (1–2 в выводке) имели экстрапарное происхождение. Причем, по данным молекулярно-генетического анализа, местные самки спаривались с холостыми местными и/или с транзитными самцами, периодически появляющимися в течение сезона на контролируемой территории. В среднем экстрапарное потомство в 2006–2008 гг. составило 15,3 % ( $n = 98$ ). Таким образом, у пеночки-веснички при доминировании социально моногамных пар наблюдаются случаи факультативной полигамии как самцов, так и самок. При этом в анализируемой выборке частота встречаемости полигинии (от 5 до 17 %) намного уступает частоте встречаемости полиандрии / скрытой полиандрии (68,4 %), что, по всей видимости, обусловлено избытком в населении пеночек взрослых самцов [3, 15].

При всем сходстве весеннего поведения пеночек в различных частях ареала для Карелии отмечены специфичные черты: значительно меньший период пребывания в гнездовой области вследствие более позднего прилета и раннего отлета, уменьшение интервала между прилетом самцов и самок и более низкие показатели плотности населения вида, которые определяют региональные особенности поведения. Они выражаются в сокращении сроков протекания 1-й фазы (до прилета самки) и более «мирном» установлении границ участков. Стадия «товарищеских отношений» («*companionship*» по Д. Мэю) отсутствует, так как пеночки северных популяций прилетают на места гнездования физиологически более готовыми к размножению.

## Литература

1. May D. Studies on a community of Willow Warblers. Ibis. 1948. Vol. 91, N 1. P. 24–54.
2. Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., Kancerova N. P. Ecological Features of Migrating Passerines (Analysis with Molecular Biology Techniques Involved) // Biology Bul. 2013. Vol. 40, N 10. P. 1–8.
3. Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности популяционно-демографической структуры пеночек-весничек (*Phylloscopus trochilus*) в Карелии: дисбаланс в соотношении полов и полигамия // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В. Р. Дольника): матер. междунар. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 170–176.
4. Лапшин Н. В. Годовые циклы дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц рода *Phylloscopus*: дис. в виде научного докл. ... д-ра биол. наук. Петрозаводск, 2001. 70 с.
5. Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
6. Лапшин Н. В. Поведение пеночки-веснички в предгнездовой период // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: КФ АН СССР, 1978. С. 32–39.
7. Зимин В. Б., Кузьмин И. А. Экологические последствия применения гербицидов в лесном хозяйстве. Л.: Наука, 1980. 175 с.
8. Лапшин Н. В. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань, 2001б. С. 394–412.
9. Нейфельдт И. А. Об орнитофауне Южной Карелии // Тр. ЗИН АН СССР. Л., 1958. С. 183–254.
10. Портенко Л. А. Птицы СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. IV. 415 с.
11. Kuusisto P. Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie // Acta Zool. Fennica. 1941. N 31. 120 S.
12. Мальчевский А. С. Звуковое общение животных (на примере птиц) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. Биология. 1976. № 21. С. 19–30.
13. Мальчевский А. С., Голованова Э. Н., Пукинский Ю. Б. Птицы перед микрофоном и фотоаппаратом. Л., 1972. 207 с.
14. Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А. Соотношение полов и частота встречаемости семей с экстрапарным потомством в популяции пеночек-весничек *Phylloscopus trochilus* (L.) в Карелии // Экология птиц: виды, сообщества, взаимосвязи: тр. науч. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения Н. Н. Сомова. (1–4 дек. 2011 г., Харьков). 2011. Вып. 1, кн. 1. С. 227–237.
15. Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., Kantserova N. P. Ecological Features of Migrating Passerines (Analysis with Molecular Biology Techniques Involved) // Biolog. Bul. 2013. Vol. 40, N 10. P. 815–822.
16. Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного северо-запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 34–41.
17. Lapshin N. V. Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecol. Behav. 2000. N 4. P. 1–30.
18. The Birds of the Western Palearctic. Warblers / ed. by S. Cramp. Oxford, New York: Oxford Univ. Press, 1992. Vol. VI. 728 p.
19. Lapshin N. V. Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecol. Behav. 2005. Vol. 13. P. 25–46.
20. Aschenbrenner L. Der Waldlaubsänger. Neue Brehm-Bucherei. 368. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt. 1966. S. 1–78.
21. Temrin H. Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the Wood Warbler // Anim. Behav. 1986. N 34. P. 146–152.
22. Temrin H., Brodin A., Akerstrom O., Stenius S. Parental Investment in Monogamous Pairs of Wood Warblers (*Phylloscopus sibilatrix*) // J. Ornithol. 1997. Vol. 138, N 1. P. 93–101.
23. Лапшин Н. В. Соотношение полов у пеночек в Карелии // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. «Экология, эволюция и систематика животных». Рязань: НП «Голос губернии», 2012. С. 293–295.
24. Овчинникова Н. П., Фирсова Л. В. Весеннее территориальное поведение самцов пеночек-трещоток // Учен. зап. ЛГУ. 1971. № 351. С. 109–116.
25. Овчинникова Н. П. Способы установления границ токовых и гнездовых участков и взаимоотношения между самцами у пеночек-трещоток // Вестн. Ленингр. ун-та. 1973. № 9. С. 9–24.

26. Riedinger H. J. Untersuchungen zur Bestandsentwicklung, Habitat- und Revierwahl beim Waldlaub-sänger *Phylloscopus sibilatrix* in Raum Reutlingen von 1978–1984 // Ornithol. Jahresh. Baden-Württemberg. 1995. Vol. 1, N 2. S. 75–91.
27. Svårdson G. Bigami hos Grönsångaren (*Phylloscopus sibilatrix* Beshst.), Vår Fågelvärld, 1947. N 3. S. 106–109.
28. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: История, биология, охрана. Л., 1983. Т. 1. 480 с.
29. Välikangas I. Die Expansion von *Phylloscopus trochiloides viridanus* Blyth., im nordwesteuropäisch- en Raum, insbesondere nach Finland, und ihre Ursachen // Ornith. Fennica. 1951. Vol. 28, N 2. S. 25–39.
30. Verotann H. Expansion of the greenish warbler in Estonia // Orn. kogumik. 1963. Vol. 3. P. 159–175.
31. Лапшин Н. В. Биология зеленой пеночки, *Phylloscopus trochiloides* (Passeriformes, Sylviidae), в Карелии // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 6. С. 715–725.

## References

1. May D. *Studies on a community of Willow Warblers*. Ibis, 1948, vol. 91, no. 1, pp. 24–54.
2. Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., Kancerova N. P. Ecological Features of Migrating Passerines (Analysis with Molecular Biology Techniques Involved). *Biology Bul.*, 2013, vol. 40, no. 10, pp. 1–8.
3. Lapshin N. V., Matantseva M. V., Simonov S. A. Osobennosti populatsionno-demograficheskoi struktury penochek-vesnichek (*Phylloscopus trochilus*) v Karelii: disbalans v sootnoshenii polov i poligamiia [Demographic structure of Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) populations in Karelia: imbalance between sex ratio and polygamy]. *Energetika i godovye tsikly ptits (pamiati V. R. Dol'nika): mater. Mezhdunar. konf. [Energetics and annual cycles of birds (in memory of V. R. Dolnik): Materials of the International conference]*. Moskva, Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2015, pp. 170–176. (In Russian)
4. Lapshin N. V. *Godovye tsikly dal'nikh transkontinental'nykh migrantov na primere vorob'inykh ptits roda Phylloscopus*: dis. v vide nauchnogo dokl. ... d-ra biol. nauk [Annual cycles of long-distance migrants in example of passerine birds of *Phylloscopus* genus: Doct. Diss.]. Petrozavodsk, 2001. 70 p. (In Russian)
5. Zimin V. B. *Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-zapada SSSR [Ecology of passerine birds of North-West of USSR]*. Leningrad, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russian)
6. Lapshin N. V. Povedenie penochki-vesnichki v predgnezdovoi period [Behavior of Willow Warbler in pre-nesting period]. *Fauna i ekologiya ptits i mlekopitaiushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR [Fauna and ecology of birds and mammals of taiga North-West of USSR]*. Petrozavodsk, KF AN SSSR Publ., 1978, pp. 32–39. (In Russian)
7. Zimin V. B., Kuz'min I. A. *Ekologicheskie posledstviia primeneniia gerbitsidov v lesnom khoziaistve [Ecological consequences of herbicides use in forestry]*. Leningrad, Nauka Publ., 1980. 175 p. (In Russian)
8. Lapshin N. V. Izuchenie godovykh tsiklov dal'nikh transkontinental'nykh migrantov Palearktiki (na primere penochek roda *Phylloscopus* Karelii) [The study of annual cycles of long-distance transcontinental migratory birds of Palearctic (on example of *Phylloscopus* warblers of Karelia)]. *Dostizheniia i problemy ornitologii Severnoi Evrazii na rubezhe vekov: tr. Mezhdunar. konf. "Aktual'nye problemy izucheniia i okhrany ptits Vostochnoi Evropy i Severnoi Azii" [Achievements and problems of ornithology of Northern Eurasia at the turn of the century. The Works of the International conference "Urgent problems of studying and conservation of birds of Eastern Europe and Northern Asia"]*. Kazan', 2001b, pp. 394–412. (In Russian)
9. Neifel'dt I. A. Ob ornitofaune Iuzhnoi Karelii [On the bird fauna of South Karelia]. *Tr. ZIN AN SSSR [Proceedings of Zool Inst. Acad. Sci. of USSR]*. Leningrad, 1958, pp. 183–254. (In Russian)
10. Portenko L. A. *Ptitsy SSSR [Birds of the USSR]*. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, vol. IV. 415 p. (In Russian)
11. Kuusisto P. Studien über die Ökologie und Tagesrhythmik von *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) mit besonderer Berücksichtigung der Brutbiologie. *Acta Zool. Fennica*, 1941, no. 31. 120 p.
12. Mal'chevskii A. S. Zvukovoe obshchenie zhivotnykh (na primere ptits) [Sound communication of animals (on the example of birds)]. *Vestnik of Leningrad University. Series Biology*, 1976, no. 21, pp. 19–30. (In Russian)
13. Mal'chevskii A. S., Golovanova E. N., Pukinskii Iu. B. *Ptitsy pered mikrofonom i fotoapparatom [Birds in front of microphone and photo camera]*. Leningrad, 1972. 207 p. (In Russian)
14. Lapshin N. V., Matantseva M. V., Simonov S. A. Sootnoshenie polov i chastota vstrechaemosti semei s ekstraparnym potomstvom v populatsii penochek-vesnichek *Phylloscopus trochilus* (L.) v Karelii [Sex ratio and frequency of occurrence of families with extra-pair descendants in the population of willow warblers

*Phylloscopus trochilus* (L.) in Karelia]. *Ekologiya ptits: vidy, soobshchestva, vzaimosviazi: tr. nauch. konf., posviashch. 150-letiiu so dnia rozhdeniia N.N. Somova. (1–4 dek. 2011 g., Khar'kov)* [Bird ecology: species, communities and interconnections. Proc. Sci. conf. devoted to 150th anniversary of N. N. Somov], 2011, issue 1, book 1, pp. 227–237. (In Russian)

15. Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., Kantserova N. P. Ecological Features of Migrating Passerines (Analysis with Molecular Biology Techniques Involved). *Biolog. Bul.*, 2013, vol. 40, no. 10, pp. 815–822.

16. Lapshin N. V. Fakul'tativnaia poliginiia u vesnichki *Phylloscopus trochilus* (L.) v usloviiakh taezhnogo severo-zapada RSFSR [Facultative polygyny of willow warbler *Phylloscopus trochilus* in conditions of coniferous forest of North-Western of RSFSR]. *Fauna i ekologiya ptits i mlekopitaiushchikh severo-zapada SSSR* [Fauna and ecology of birds and mammals of North-Western of USSR]. Petrozavodsk, 1983, pp. 34–41. (In Russian)

17. Lapshin N. V. Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia. *Avian Ecol. Behav.*, 2000, no. 4, pp. 1–30.

18. *The Birds of the Western Palearctic. Warblers*. Ed. by S. Cramp. Oxford, New York, Oxford Univ. Press, 1992, vol. VI. 728 p.

19. Lapshin N. V. Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* in the taiga zone of north-western Russia. *Avian Ecol. Behav.*, 2005, vol. 13, pp. 25–46.

20. Aschenbrenner L. *Der Waldlaubsänger. Neue Brehm-Bucherei*. 368. Ziemsen Verlag. Wittenberg Lutherstadt, 1966, pp. 1–78.

21. Temrin H. Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the Wood Warbler. *Anim. Behav.*, 1986, no. 34, pp. 146–152.

22. Temrin H., Brodin A., Akerstrom O., Stenius S. Parental Investment in Monogamous Pairs of Wood Warblers (*Phylloscopus sibilatrix*). *J. Ornithol.*, 1997, vol. 138, no. 1, pp. 93–101.

23. Lapshin N. V. Sootnoshenie polov u penochek v Karelii [Sex ratio in *Phylloscopus* warblers in Karelia]. *Mater. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. "Ekologiya, evoliutsiia i sistematika zhivotnykh"* [Proc. Intern. scientific-practical conf. "Animal ecology, evolution and systematics"]. Riazan', NP "Golos gubernii" Publ., 2012, pp. 293–295. (In Russian)

24. Ovchinnikova N. P., Firsova L. V. Vesennee territorial'noe povedenie samtsov penochek-treshchotok [Spring territorial behavior of Wood Warbler mails]. *Uchen. zap. LGU*, 1971, no. 351, pp. 109–116. (In Russian)

25. Ovchinnikova N. P. Sposoby ustanovleniia granits tokovykh i gnezdovykh uchastkov i vzaimootnosheniia mezhdru samtsami u penochek-treshchotok [Ways of establishing borders of displaying and nesting territories and mutual relations of Wood Warbler mails]. *Vestnik of Leningrad University*, 1973, no. 9, pp. 9–24. (In Russian)

26. Riedinger H. J. Untersuchungen zur Bestandsentwicklung, Habitat- und Revierwahl beim Waldlaubsänger *Phylloscopus sibilatrix* in Raum Reutlingen von 1978–1984. *Ornithol. Jahresh. Baden-Württemberg*, 1995, vol. 1, no. 2, pp. 75–91.

27. Svårdson G. *Bigami hos Grönsångaren (Phylloscopus sibilatrix Beshst.)*, Vår Fågelvärld, 1947, no. 3, pp. 106–109.

28. Mal'chevskii A. S., Pukinskii Iu. B. *Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredel'nykh territorii: Istoriia, biologiia, okhrana* [Birds of Leningrad region and adjacent areas: history, biology, conservation]. Leningrad, 1983, vol. 1. 480 p. (In Russian)

29. Välikangas I. Die Expansion von *Phylloscopus trochiloides viridanus* Blyth., im nordwesteuropäischen Raum, insbesondere nach Finland, und ihre Ursachen. *Ornis Fennica*, 1951, vol. 28, no. 2, pp. 25–39.

30. Veromann H. Expansion of the greenish warbler in Estonia. *Orn. kogumik.*, 1963, vol. 3, pp. 159–175.

31. Lapshin N. V. Biologiia zelenoi penochki, *Phylloscopus trochiloides* (Passeriformes, Sylviidae), v Karelii [Biology of Greenish Warbler *Phylloscopus trochiloides* (Passeriformes, Sylviidae) in Karelia]. *Zool. zhurn.* [Zool. j.], 2004, vol. 83, no. 6, pp. 715–725. (In Russian)

Статья поступила в редакцию 20 декабря 2015 г., принята 12 января 2016 г.

Сведения об авторе:

Лапшин Николай Васильевич — доктор биологических наук

Lapshin Nikolay V. — Doctor of Biology