

УДК 598.288.6 : 591.16 + 591.521

УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ КОНСПЕЦИФИКОВ НЕ ВЛИЯЕТ НА ВЫБОР ГНЕЗДОВОГО УЧАСТКА В СЛЕДУЮЩЕМ ГОДУ У ТРЕХ ВИДОВ ПЕНОЧЕК (PASSERIFORMES, PHYLLOSCOPIDAE)

А. Ю. Кретьова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)
Нижне-Свирский государственный природный заповедник (ул. Правый берег р. Свирь, 1, Лодейное Поле, Ленинградская область, Россия, 187700)

Ранее предполагалось, что выбор гнездового участка перелетными птицами происходит весной перед размножением, однако имеется достаточно свидетельств, что они могут искать места для гнездования и после сезона размножения в конце лета, чтобы вернуться на них в следующем году. В этом случае наиболее привлекательными для птиц территориями становятся те, на которых в прошлом году поселилось больше конспецификов, успешно завершивших гнездование. Мы предположили, что в послегнездовой период у пеночек из рода *Phylloscopus* может происходить запоминание мест, где птицы провели большую часть времени перед отлетом на зимовку. Таким образом, на данные территории возвращаются не птицы, гнездившиеся здесь ранее, а особи, прилетевшие после размножения в других местах. Чтобы привлечь последних, мы создавали видимость успешного гнездования конспецификов: в июле–августе 2021–2024 гг. проигрывали голоса слетков и взрослых птиц трех видов – пеночки-трещотки, зеленой пеночки и пеночки-теньковки. Из 122 окольцованных на опытных площадках пеночек-трещоток (2021–2024 гг.) и 8 зеленых пеночек (2023 г.) на следующий год вернулся лишь один самец. Численность всех трех видов не отличалась значительно между контрольными площадками и теми, на которых в послегнездовой период мы проигрывали голоса холостых самцов, гнездящихся пар или слетков. Успешное гнездование конспецификов не повлияло на запоминание пеночками территории в конце сезона размножения и на их возврат на следующий год. Нам не удалось доказать, что выбор гнездового участка пеночками может происходить в послегнездовой период.

Ключевые слова: конспецифичное привлечение; выбор гнездового участка; послегнездовая вокализация; послегнездовой период; пеночка-трещотка; *Phylloscopus sibilatrix*; зеленая пеночка; *Phylloscopus trochiloides*; пеночка-теньковка; *Phylloscopus collybita*

Для цитирования: Кретьова А. Ю. Успех размножения конспецификов не влияет на выбор гнездового участка в следующем году у трех видов пеночек (Passeriformes, Phylloscopidae) // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 62–75. doi: 10.17076/eb1971

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00415 (<https://rscf.ru/project/23-24-00415/>).

A. Yu. Kretova. CONSPECIFIC BREEDING SUCCESS DOES NOT GUIDE NEST-SITE CHOICE FOR THE NEXT YEAR IN THREE LEAF WARBLER SPECIES (PASSERIFORMES, PHYLLOSCOPIDAE)

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)
Nizhne-Svirsky State Nature Reserve (1 Pravyi Bereg R. Svir St., 187700 Lodeynoye Pole, Leningrad Region, Russia)

Contrary to the widespread belief that nest site selection takes place prior to the onset of breeding, substantial evidence suggests that migratory birds may gather information about the territory quality during the post-breeding season and subsequently return to those locations in the following year. This decision may be influenced by the density of conspecifics settled in the previous season or by their reproductive success. We hypothesized that during the post-breeding period, *Phylloscopus* leaf warblers might have the most favorable areas, where they spent a significant portion of their time prior to migrating to their wintering grounds, imprinted on their memory. Between July and August of 2021–2022, we broadcast fledgling begging calls, adult calls, and songs across plots to simulate the successful nesting of three species: Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*), Greenish Warbler (*Phylloscopus trochiloides*), and Common Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). In 2022, we simulated the presence of Wood Warbler breeding pairs or single males on the plots, while in 2023, only single males of the Wood Warbler—exhibiting either high or low singing activity—and Greenish Warbler males with varied song repertoires were broadcast. To monitor the return of individuals previously nesting in the study area, we captured and ringed 122 Wood Warblers from 2021 to 2024, along with 8 Greenish Warblers in 2023. However, only a single male Wood Warbler (0.8 %) and no Greenish Warblers were recaptured in the subsequent years. Furthermore, the abundance of all three species did not vary significantly between the experimental plots, regardless of whether we simulated the presence of fledglings, breeding pairs, or single males during the post-breeding season. These findings contradict our hypothesis that post-breeding cues reflecting a breeding success of conspecifics could influence nest site selection by leaf warblers. This outcome may stem from the species' tendency to abandon nesting habitats shortly after fledging, relocating to areas less suitable for future breeding. Thus, reliance on post-breeding cues may represent a maladaptive strategy for nest site selection.

Keywords: conspecific attraction; nest site choice; post-nesting vocal cues; post-breeding season; Wood Warbler; *Phylloscopus sibilatrix*; Greenish Warbler; *Phylloscopus trochiloides*; Common Chiffchaff; *Phylloscopus collybita*

For citation: Kretova A. Yu. Conspecific breeding success does not guide nest-site choice for the next year in three leaf warbler species (Passeriformes, Phylloscopidae). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 62–75. doi: 10.17076/eb1971

Funding. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 23-24-00415 (<https://rscf.ru/project/23-24-00415/>).

Введение

Выбор места размножения животными требует значительных затрат времени и сил, так как качество выбранного участка напрямую влияет на их репродуктивный успех. Большинство перелетных птиц предпочитают каждый год возвращаться в одно и то же место, где они гнездились раньше, что позволяет им не тратить время на поиск нового участка и повышает вероятность удачного гнездования на уже знакомой территории [Haas,

1998; Мальчевский, 2005; Schlossberg, 2009]. Нередко именно взрослые особи первыми возвращаются на свои участки весной [McKinnon et al., 2014; Neate-Clegg, Tingley, 2023]. Таким образом, гнездовой консерватизм характерен прежде всего для птиц, у которых уже есть опыт размножения, в то время как птенцы практически не возвращаются в район своего рождения [Greenwood, Harvey, 1982]. С другой стороны, птицы без опыта размножения или сменившие участок, оказавшись на новой территории, могут намеренно поселяться рядом с особями

своего вида (конспецификами), которые прилетели раньше и, предположительно, выбрали лучшие участки для размножения. Это явление получило название «consppecific attraction» (далее – «конспецифичное привлечение») и известно не только для птиц [Valente et al., 2021], но и для других территориальных животных, в жизненном цикле которых есть стадия активного расселения [Buxton et al., 2020]. Таким образом, поселяясь поблизости от конспецификов, вновь прилетевшие особи, вероятно, тратят меньше времени и сил на поиск пригодного местообитания [Nocera, Betts, 2010; Luepold et al., 2023]. Можно предположить, что это также позволяет птицам раньше приступать к гнездованию и синхронизировать сроки размножения в случае растянутого прилета с зимовок. В пользу этой гипотезы говорит тот факт, что конспецифичное привлечение часто подтверждается именно для перелетных птиц [Valente et al., 2021], время пребывания которых в гнездовом ареале ограничено, и значительно реже – для оседлых видов [Pérez-Granados, Traba, 2019; Merrill et al., 2020].

Присутствие птиц определенного вида на территории может говорить не только о наличии здесь подходящих для них условий, но и нести дополнительную информацию о качестве данного участка – например, о неясных рисках и выгодах при поселении здесь (частота посещения территории хищниками, вероятность привлечь самку и др.). Это так называемая социальная информация, которую конспецифики целенаправленно или ненамеренно передают друг другу [Danchin et al., 2004]. Таким образом птицы могут снизить вероятность собственной ошибки при оценке качества участка, если поселятся рядом с особями, у которых было больше времени на обследование территории.

Чтобы увеличить свои шансы на успешное размножение, птицы также могут оценивать качество конспецификов и избирательно поселяться рядом лишь с некоторыми из них [Nocera, Betts, 2010; Kelly, Schmidt, 2017; Kelly, Ward, 2017]. Например, они могут выбирать менее конкурентоспособных особей, оценивая их по активности пения [Szymkowiak et al., 2016] или наблюдая за агрессивными столкновениями конспецификов с их соседями [Otter et al., 1999; Peake et al., 2001]. И напротив, молодые субдоминантные самцы могут чаще поселяться рядом с доминантным самцом и таким образом повышать свои шансы на привлечение самки на лучшей территории, куда не допускаются другие доминантные особи [Greene et al., 2000]. Так как самка нередко выбирает партнеров, оценивая участок,

который они занимают [Qvarnström et al., 2000; Robinson et al., 2012], ее присутствие может быть маркером лучших условий для размножения. Поэтому для некоторых видов отмечено, что конспецифики стремятся поселяться рядом с парой, начавшей гнездование ранее [Kelly, Ward, 2017].

Несмотря на сформировавшееся представление о том, что выбор гнездового участка происходит весной, в настоящее время накопились свидетельства, что птицы могут выбирать территорию в конце сезона размножения, чтобы вернуться на нее в следующем году [Nocera et al., 2006; Valente et al., 2021]. Так, на выбор территории может влиять не только собственный успех гнездования, но и успех гнездования конспецификов в прошлом году [Tolvanen et al., 2020]. На примере бурого короткоклювого дрозда *Catharus fuscescens* (Stephens, 1817) было показано, что проигрывание призывных криков слетков в послегнездовой сезон увеличивало вероятность заселения территории на следующий год [Kelly, Schmidt, 2017]. На подходящие условия для размножения может указывать не только присутствие птенцов, но и общая численность взрослых птиц. Так, проигрывание видовой песни в послегнездовой период увеличивало количество птиц, поселившихся здесь на следующий год, для двух видов – рисовой птицы *Dolichonyx oryzivorus* (Linnaeus, 1758) [Nocera et al., 2006] и синеспинного лесного певуна *Setophaga caerulea* (Gmelin, 1789) [Betts et al., 2008], при этом качество самой территории не имело значения и наименее благоприятные участки заселялись так же активно, как и лучшие участки. Можно предположить, что выбор территории в конце сезона гнездования позволяет птицам получить дополнительную информацию о качестве участка и не тратить время на его поиск весной, чтобы иметь возможность сразу приступить к размножению после прилета.

В настоящее время модельным объектом изучения конспецифичного привлечения среди европейских перелетных видов птиц стала пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793). Серией экспериментов удалось подтвердить, что весной трещотки намеренно выбирают гнездовой участок поблизости от конспецификов [Grendelmeier et al., 2016; Szymkowiak et al., 2016; Broughton et al., 2020; Luepold et al., 2023]. Однако не все полученные результаты можно интерпретировать однозначно, так как оказалось, что качество участка имело решающее значение при поселении трещоток, а присутствие конспецификов не всегда влияло на их выбор [Luepold et al., 2023].

На севере ареала вовсе не удалось обнаружить взаимосвязи между присутствием конспецификов весной и количеством гнездящихся впоследствии птиц [Кретова, Лапшин, 2023]. Характерно, что конспецифичное привлечение у данного вида иногда можно наблюдать только при рассмотрении больших территорий (более 200 га), тогда как на меньших масштабах этот эффект нередко замаскирован территориальностью птиц [Broughton et al., 2020]. Во всех вышеперечисленных экспериментах присутствие конспецификов имитировалось при помощи проигрывания видовой песни весной. Однако мы предположили, что для пеночки-трещотки может существовать дополнительный период, когда птицы могут выбирать гнездовую территорию – в конце лета в период послегнездовых кочевок (послебрачной и ювенальной миграции в соответствии с [Миграции..., 2020]).

Смена территории в конце сезона размножения направлена на поиск мест с обильным кормом, достаточным, чтобы покрыть затраты на линьку и подготовку к перелету на места зимовки. Таким образом, в этот период может происходить запоминание наиболее благоприятных территорий, где птицы провели большую часть времени перед отлетом. Сравнение годовых циклов у близкородственных видов птиц позволяет помочь в понимании того, в какой период и при каких условиях может происходить данный выбор. У молодых зеленых пеночек *Phylloscopus trochiloides viridanus* (Blyth, 1843) постювенальная линька проходит не в гнездовом ареале, как у пеночки-трещотки, а на путях миграции на зимовку. Данный вид постепенно расселяется на северо-западе России [Миграции..., 2020], и его численность может значительно меняться в разные годы [Лапшин, 2004]. Мы предполагаем, что году с их высокой численностью может предшествовать год, когда во время ювенальной миграции в данный регион прилетает большое количество молодых зеленых пеночек после успешного размножения популяции в других частях ареала. С другой стороны, интересно сравнение пеночки-трещотки и зеленой пеночки с видом, у которого перед отлетом на зимовку есть длительный период остановки на линьку, которая происходит в гнездовом ареале. Таким образом, для эксперимента мы выбрали еще один близкий вид из того же рода – пеночку-теньковку *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817), численность которой на северо-западе России невысока, но стабильна год от года [Миграции..., 2020].

Наблюдение за окольцованными птицами в послегнездовой сезон затруднительно из-за

их регулярных перемещений и более скрытного образа жизни. Таким образом, чтобы убедиться, что пеночки прилетают на выбранную нами территорию в конце гнездового сезона, мы приманивали их, имитируя присутствие здесь слетков и взрослых особей. На следующий год мы сравнивали численность каждого вида на опытных и контрольных площадках, чтобы проверить, возвращаются ли пеночки на выбранные в конце сезона участки.

Методы

Сбор данных и проведение экспериментов. Все работы проведены в 2021–2024 гг. на территории Нижне-Свирского государственного природного заповедника, расположенного в Юго-Восточном Приладожье (60°34' с.ш. 33°00' в.д.). На основании обследований, проведенных в предыдущие годы, были выбраны территории, где последние несколько лет регулярно отмечались пеночка-трещотка, – это сосняк-зеленомошник (СЗ) и смешанный лиственный-еловый лес (ЛЕ), а также зеленая пеночка и пеночка-теньковка – лиственный-еловый лес (ЛЕ). Каждый год эксперимент проводился только в одном типе биотопа. В 2021–2023 гг. мы заложили 34 опытных площадки и ежегодно использовали их в разных комбинациях. Каждая площадка представляла собой участок леса площадью 6 га для экспериментов с проигрыванием голосов слетков и 9 га – с проигрыванием голосов взрослых птиц. Соответственно, центры этих площадок располагались на расстоянии 400 м друг от друга (2021–2022 гг.) при трансляции записей голосов слетков, а при использовании видовой песни – 600 м (2022–2023 гг.) для пеночки-трещотки и 800 м (2023 г.) для зеленой пеночки.

В центре экспериментальных площадок мы установили станции акустического привлечения, каждая из которых имитировала присутствие одной взрослой птицы либо взрослой птицы и слетков. Каждая станция ежедневно проигрывала видовую песню или призывные крики птенцов, имитируя близкую к естественной вокальную суточную активность птиц. Воспроизведение голосов слетков в 2021–2022 гг. продолжалось с 15 июля по 25 августа. В 2022 и 2023 гг. воспроизведение видовой песни пеночки-трещотки и зеленой пеночки было начато с первых чисел мая, так как являлось продолжением весенних экспериментов с использованием песен обоих видов, и длилось до 15 августа (2023 г.) или 25 августа (2022 г.), таким образом охватывая период послегнездовых кочевок птиц. На контрольных площадках

ничего не проигрывалось. На следующий год после проведения каждого эксперимента на той же территории (СЗ, ЛЕ) использовались или записи голосов птиц другого вида (2022–2023 гг.), или ничего не воспроизводилось (2024 г.), чтобы избежать искажения результатов разных экспериментов.

Каждая станция акустического привлечения состояла из одного (2021 и 2023 гг.) или двух (2022 г.) аудиодинамиков DEXP P390 (>75 дБ, 50–20 000 Гц) или Stereo BT speakers TG-143 (>90 дБ, 120–20000 Гц) с загруженными на карту памяти звуковыми дорожками. В каждом эксперименте использовали только один тип аудиоколонок. Динамик питался от портативного аккумулятора DEXP SS15BK, время заряда контролировали при помощи реле времени XY-J02 SONGLE SRD-05VDC-SL-C. Станции были установлены на дереве на высоте 1,5 м и спрятаны в водонепроницаемом пластиковом корпусе камуфляжной расцветки.

Поскольку у нас не было точных данных, на территории какого размера держатся пеночки в послегнездовой сезон (вне периода миграции), мы взяли за основу методику экспериментов, проведенных ранее на других представителях воробьиных птиц. В этих исследованиях показано положительное влияние проигрывания голосов птиц в послегнездовой сезон на заселение тех же площадок на следующий год. В эксперименте с проигрыванием голосов слетков короткоклювых дроздов в послегнездовой сезон расстояние между станциями акустического привлечения было 200 м [Kelly, Schmidt, 2017]. Такое же расстояние между площадками выбрано в эксперименте с рисовыми птицами, где воспроизводилась песня взрослых птиц [Nocera et al., 2006]. В эксперименте на синеспинных лесных певунах, где также проигрывалась песня самца [Betts et al., 2008], расстояние между станциями акустического привлечения было не менее 250 м. В экспериментах с привлечением пеночек мы брали в расчет то, что в гнездовой сезон они перемещаются на расстояние до 100 м (неполитеритальные самцы пеночки-трещотки) или до 400 м (зеленая пеночка и пеночка-теньковка), и предположили, что в послегнездовой сезон пеночки держатся на участке аналогичного размера. Таким образом, мы взяли за основу площадки от 6 до 9 га и считали, что успех размножения пары птиц отражает только качество их гнездового участка, а не территории в целом.

Колонки включали на одинаковой громкости около 70–80 дБ, что соответствовало упомянутым выше протоколам эксперимента [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008; Kelly, Schmidt, 2017].

В лесу проигрывание записи песни можно было слышать на расстоянии около 150–200 м от источника, записи позывок – до 100 м. Самая удаленная от источника звука точка площадки находилась на расстоянии от 200 до 300–400 м соответственно, т. е. далее зоны слышимости человеком. Площадки были расположены линейно и граничили друг с другом. Таким образом, даже при поселении на краю каждой экспериментальной площадки, перемещаясь, птицы могли слышать запись только одной колонки на границе своей территории. Расположение станций акустического привлечения также менялось в разных экспериментах.

Поскольку пеночки являются ночными мигрантами, воспроизведение песни начиналось за 1–1,5 часа до восхода солнца, чтобы охватить весь период дневных перемещений и момент, когда птицы утром останавливаются после ночной миграции. Каждая станция акустического привлечения проигрывала 15-минутную MP3-запись с видовой песней или записью голосов птенцов, после которой следовала 5-минутная запись «тишины» (пустая звуковая дорожка), затем снова 15-минутная запись вокализации и т. д. Однако были добавлены дополнительные 3–4 часа записи «тишины» в период с 13 до 17 часов днем и 6 часов «тишины» ночью, чтобы имитировать естественную активность птиц на севере. Для того чтобы станции воспринимались птицами как присутствие на территории одних и тех же особей, записи в течение эксперимента не менялись. Голоса, которые мы использовали в эксперименте, были записаны от местных самцов в те же годы или скачаны на сайте xeno-canto.org.

В 2021 г. мы имитировали успешное гнездование на территории пеночки-трещотки и зеленой пеночки, одновременно проигрывая призывные крики нескольких слетков, а также позывки взрослых птиц, таким образом имитируя родителей у выводков. В этот год площадки с записями голосов зеленой пеночки были контрольными для пеночки-трещотки, и наоборот. Записи распределялись следующим образом:

1) площадки, где проигрывались голоса слетков пеночек-трещоток и позывки взрослых птиц: $n = 9$ площадок, контроль: $n = 11$ площадок;

2) площадки, где проигрывались голоса слетков зеленых пеночек и позывки взрослых птиц: $n = 9$, контроль: $n = 10$.

В 2022 г. мы имитировали успешное гнездование на территории пеночки-теньковки, проигрывая призывные крики нескольких слетков,

а также позывки и песни взрослых птиц двух форм (подвидов), встречающихся в Ю-В Приладожье – *Ph. (collybita) abietinus* (Nilsson, 1819) и *Ph. (collybita) tristis* (Blyth, 1843):

1) контрольные участки без воспроизведения звука: $n = 12$;

2) площадки, где проигрывались голоса слетков и позывки взрослых птиц: $n = 7$.

Так как позывки относительно тихие и, возможно, не очень заметны для пролетающих мимо птиц, в 2022–2023 гг. мы также использовали весенние песни самцов для привлечения птиц на площадки. Несмотря на то что в норме самцы не поют в конце сезона размножения, данный метод был испробован на других видах птиц и показал значимые результаты [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008; Kelly, Schmidt, 2017]. В 2023 г. мы имитировали присутствие взрослых самцов зеленой пеночки на площадках, проигрывая их видовую песню. Так как в песенном репертуаре зеленых пеночек присутствует несколько типов песен, каждая из которых имеет как длинный, так и короткий вариант, мы использовали записи от 8 разных самцов, в репертуаре которых было от 3 до 5 типов песен:

1) контрольные площадки без воспроизведения звука: $n = 4$;

2) площадки, где проигрывалась видовая песня зеленых пеночек: $n = 8$.

Пеночки-трещотки при рекламировании территории используют два типа песни: трель и свистовую песню. Пение самца существенно меняется после образования пары с самкой [Temrin, 1984]: свистовая песня практически перестает использоваться, а длительность трели сокращается в 1,5–2 раза. Эти изменения в песенной активности являются сигналом появления у самца самки и начала гнездования. Поэтому в 2022 г. на одних площадках мы имитировали присутствие гнездящейся пары птиц, проигрывая характерное для образовавших пару самцов пение (2 трели в минуту и 1 свистовая песня раз в 5 минут), а на других площадках проигрывали пение холостых самцов (5 трелей в минуту и 1 свистовая песня в минуту). Площадки были распределены на три группы:

1) контрольные участки без воспроизведения звука: $n = 5$;

2) экспериментальные участки, где проигрывалось пение сформировавших пару самцов: $n = 4$;

3) экспериментальные участки, где проигрывалось пение холостых самцов: $n = 4$.

Известно также, что частота исполнения трели самцами пеночки-трещотки отражает

их последующий успех в привлечении самки [Szymkowiak et al., 2016] и в то же время является сигналом агрессии при взаимодействиях между самцами [Szymkowiak, Kuczyński, 2017]. Поэтому в 2023 г. мы использовали для акустического привлечения стимулы с высокой активностью пения (6 трелей и 1 свистовая песня в минуту) и стимулы с низкой частотой исполнения (2 трели и 1 свистовая песня в минуту):

1) контрольные площадки без воспроизведения звука: $n = 6$;

2) экспериментальные площадки, где проигрывали пение с частотой исполнения 6 трелей/мин, имитирующей присутствие самцов с высокой активностью пения: $n = 5$;

3) экспериментальные площадки, где проигрывали пение с частотой исполнения 2 трели/мин, имитируя присутствие самцов с низкой активностью пения: $n = 6$.

На каждой площадке мы проводили подсчет всех увиденных или услышанных пеночек-трещоток, пеночек-теньковок и зеленых пеночек методом абсолютного учета с 3 часов (после рассвета) до 9 часов утра при благоприятных погодных условиях (при отсутствии сильного ветра, дождя или тумана). В 2022 г. мы посетили каждую площадку 9 раз в мае и 2 раза в июне, чтобы оценить результат привлечения в конце сезона 2021 г. В 2023 и 2024 гг. каждую площадку посещали не реже 1 раза каждые 3–4 дня в утренние часы с 25 апреля по 15 августа.

Чтобы проследить возврат взрослых птиц на следующий год, все гнездящиеся пеночки-трещотки в 2021–2023 гг. и зеленые пеночки в 2023 г. были отловлены и окольцованы индивидуальной комбинацией из алюминиевого и цветных колец. Пеночек-теньковок мы не кольцевали. Для отлова птиц использовали паутинные сети и метод «звуковой ловушки», когда на территории птиц проигрывается песня незнакомого самца, что, как правило, побуждало их к защите своей территории, в результате чего они попадали в установленную рядом сеть. Передвижения окольцованных самцов по площадкам и прилегающей территории (общая площадь 5,4 км²) отслеживали на протяжении всего сезона размножения. Мы измеряли расстояние от песенного поста самца до станции акустического привлечения с помощью портативных GPS-устройств.

Статистический анализ данных. Для статистического анализа и визуализации данных использовали среды программирования R 4.3.1 [R Core Team..., 2014] и RStudio-2023.12.1-402 [Arel-Bundock, 2022]. Для проверки выборки

на нормальность использовали тест Шапиро – Уилка. Наличие корреляции между рядами данных анализировали методом ранговой корреляции Спирмена. Для проверки наличия совместной корреляции между несколькими параметрами и выборками использовали обобщенные линейные модели (generalized linear models, GLM). 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].

Чтобы оценить заселение участков в ответ на акустическое привлечение, мы проверили различия численности самцов и количества гнезд между разными типами площадок с помощью обобщенной линейной модели с распределением Пуассона (табл.):

```
glm(formula = Number_of_males ~  
~Treatment, family = poisson);
```

```
glm(formula = Number_of_nests ~  
~Treatment, family = poisson).
```

Переменными ответа были общее число самцов на площадке (Number_of_males) или количество гнезд (Number_of_nests). Тип площадки, на которой в предыдущем году проигрывалась или не проигрывалась запись, выбран в качестве предиктора (Treatment). Чтобы выявить, есть ли корреляция между численностью пеночек на площадках в текущий и предыдущие годы, мы использовали метод ранговой корреляции Спирмена.

Результаты

Абсолютная суммарная численность основного объекта нашего исследования – пеночки-трещотки – на площадках в 2021–2024 гг. составляла от 75 до 132 самцов ежегодно. Локальная плотность населения в 2021–2024 гг. составляла 52,0; 37,5; 29,3 и 16,8 самца на 1 км² подходящего местообитания соответственно. Однако более половины самцов оставались холостыми в течение всего сезона и часто оставляли свои участки, поэтому основное внимание было уделено самцам, размножившимся на данной территории. В 2021–2023 гг. мы обнаружили на опытных площадках 71 гнездо пеночки-трещотки, и еще 19 гнезд были разорены на стадии откладки яиц или насиживания. В 2021–2023 гг. мы отловили и окольцевали индивидуальной комбинацией алюминиевых

и цветных колец 122 пеночки-трещотки. В разные годы кольцевали: в 2021 г. – 23 самца, в 2022 г. – 20 самцов, в 2023 г. – 79 самцов. За 2022–2024 гг. повторно на территорию исследования вернулся лишь один самец, процент возвратов составил 0,8 %.

Абсолютная численность зеленой пеночки на наших площадках была низкой: в 2022 г. – 6 самцов, в 2023 г. – 18, в 2024 г. – 15 самцов на общую площадь исследования в 3 км². В 2023 г. также 8 самцов зеленых пеночек из местных пар были отловлены и окольцованы алюминиевыми и цветными кольцами, ни один из них не вернулся в 2024 г. Численность пеночек-теньковок в 2022 и 2023 г. составляла 20 и 18 самцов на ту же площадь.

В 2022 г. значимой разницы в численности самцов пеночки-трещотки и зеленой пеночки между площадками, где проигрывались голоса слетков одного или другого вида, не наблюдалось (табл., модели 1а и 2). В 2023 г. также не было статистически значимых отличий в численности самцов (табл., модель 1а) или количестве гнезд (табл., модель 1б) пеночек-трещоток между площадками, где мы проигрывали песню самца после образования пары с самкой или песню холостого самца по сравнению с контрольными площадками. Также в 2024 г. не было отличий на площадках, где мы проигрывали песню холостого самца пеночки-трещотки с высокой или низкой активностью пения по сравнению с контрольными площадками (табл., модели 1а и 1б). Проигрывание песен зеленых пеночек тоже не оказало влияние на численность самцов, поселившихся на площадках на следующий год (табл., модель 2). Не было и статистически значимых отличий в численности пеночек-теньковок между площадками, где в 2022 г. мы проигрывали голоса слетков, позывки и песни взрослых птиц (табл., модель 3).

Общее число самцов пеночек на площадках положительно коррелировало с числом самцов того же вида, поселившихся на них в предыдущий год (до акустического привлечения), для пеночки-трещотки (Spearman's correlation: $S = 35350$; $\rho = 0,43$; $p < 0,000$; $n = 73$) (рис.) и зеленой пеночки ($S = 85,858$; $\rho = 0,70$; $p = 0,01$; $n = 12$), но не для пеночки-теньковки ($S = 1192,2$; $\rho = -0,045$; $p = 0,85$; $n = 12$). Так как пеночки-трещотки и зеленые пеночки практически не возвращаются на гнездование в одно и то же место, мы считали, что положительная корреляция между числом самцов в текущий и предыдущий год отражала прежде всего качество самой площадки, а не количество вернувшихся птиц.

Краткое описание обобщенных линейных моделей (GLM), оценивающих взаимосвязь между переменными ответа и предикторами

A short description of the generalized linear models (GLM) assessing the relationship between the response variables and the predictor variables

№	Переменная ответа Response variable	Предиктор Predictors	Incidence Rate Ratios	95% CI	P value	n	Годы Years
1a	Численность самцов пеночки-трещотки на следующий год Number of <i>Ph. sibilatrix</i> males next year	[Intercept]	1,45	0,85–2,29	0,134	20	2021–2022
		<i>Ph. sibilatrix</i> слетки (fledgling)	0,53	0,21–1,25	0,167		
		Контроль [Intercept]	4,40	2,81–6,50	< 0,001	13	2022–2023
		<i>Ph. sibilatrix</i> П♂	0,62	0,29–1,26	0,203		
		<i>Ph. sibilatrix</i> X♂	1,36	0,76–2,45	0,293		
		Контроль [Intercept]	3,17	1,95–4,81	< 0,001	17	2023–2024
<i>Ph. sibilatrix</i> BA♂	0,88	0,43–1,75	0,727				
<i>Ph. sibilatrix</i> HA♂	1,21	0,66–2,25	0,538				
1б	Количество гнезд пеночки-трещотки на следующий год Number of <i>Ph. sibilatrix</i> nests next year	Контроль [Intercept]	2,00	1,00–3,51	0,028	13	2022–2023
		<i>Ph. sibilatrix</i> П♂	0,75	0,26–2,02	0,577		
		<i>Ph. sibilatrix</i> X♂	1,62	0,71–3,81	0,248		
		Контроль [Intercept]	1,17	0,50–2,26	0,683	17	2023–2024
		<i>Ph. sibilatrix</i> BA♂	1,20	0,41–3,50	0,733		
		<i>Ph. sibilatrix</i> HA♂	1,86	0,76–4,94	0,187		
2	Численность самцов зеленой пеночки на следующий год Number of <i>Ph. trochiloides</i> males next year	[Intercept]	0,20	0,03–0,62	0,023	19	2021–2022
		<i>Ph. trochiloides</i> слетки (fledgling)	2,22	0,43–16,03	0,356		
		Контроль [Intercept]	0,75	0,19–1,94	0,618	12	2023–2024
		<i>Ph. trochiloides</i> ♂	1,67	0,51–7,43	0,438		
3	Численность самцов пеночки-теньковки на следующий год Number of <i>Ph. collybita</i> males next year	Контроль [Intercept]	0,83	0,42–1,46	0,564	19	2021–2022
		<i>Ph. collybita</i> слетки+♂ (fledgling+♂)	1,37	0,52–3,48	0,505		

Примечание. Incidence Rate Ratios – отношение ожидаемого числа событий для единичного увеличения объясняющей переменной к ожидаемому числу событий; 95% CI – 95% доверительный интервал; n – количество площадок; годы – начала эксперимента и учета численности самцов; *Phylloscopus sibilatrix* / *Ph. trochiloides* слетки – площадки, на которых проигрывали записи призывных криков птенцов одного из двух видов; *Ph. sibilatrix* П♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов, образовавших пару с самкой (гнездящаяся пара); *Ph. sibilatrix* X♂ – площадки, на которых имитировали присутствие холостых самцов; *Ph. sibilatrix* BA♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов с высокой активностью пения; *Ph. sibilatrix* HA♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов с низкой активностью пения; *Ph. trochiloides* ♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов зеленой пеночки; *Ph. collybita* слетки – площадки, на которых проигрывали записи призывных криков птенцов и песни взрослых самцов; контроль – площадки без звукового привлечения.

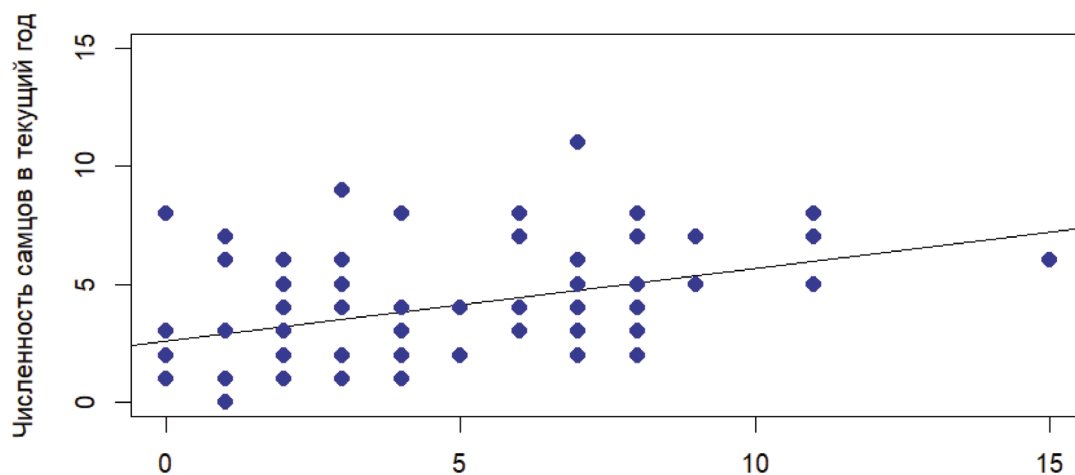
Note. Incidence Rate Ratios – the ratio of the expected number of events for a unit increase in the explanatory variable; 95% CI – 95% confidence interval; n – number of plots; year – year of the song playback and year of male census; *Phylloscopus sibilatrix* / *Ph. trochiloides* (fledglings) – plots on which recordings of fledglings begging calls from one of the two species were broadcasted; *Ph. sibilatrix* П♂ – plots on which the presence of males paired with a female (nesting pair) was simulated; *Ph. sibilatrix* X♂ – plots on which the presence of single males was simulated; *Ph. sibilatrix* BA♂ – plots on which the presence of males with high singing activity was simulated; *Ph. sibilatrix* HA♂ – plots where the presence of males with low singing activity was simulated; *Ph. trochiloides* ♂ – plots where the presence of greenish warbler males was simulated; *Ph. collybita* (fledglings+♂) – plots on which recordings of fledglings begging calls and songs of adult male of common chiffchaff was simulated; control [intercept] – control plots without song broadcast.

Обсуждение

Мы не нашли подтверждения тому, что пеночки могут выбирать гнездовой участок в конце сезона размножения и возвращаться на него в следующем году. Численность всех трех видов пеночек не отличалась значительно между площадками, независимо от того, имитировали мы присутствие здесь холостых самцов, гнездящихся пар или слетков в конце сезона размножения. Это также опровергает нашу

гипотезу о том, что сигналы, указывающие на успешное гнездование конспецификов, могут влиять на выбор пеночками гнездового участка в конце сезона размножения.

Прогноз успешности гнездования на следующий год возможен, только если качество территорий не меняется значительно год от года. Если предсказать условия на следующий год невозможно, то и выбор участка заблаговременно не имеет никакого преимущества. Чтобы проверить, оставались ли условия



Численность самцов пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* в текущем и предшествующем году на площадках за период 2021–2024 гг., n = 73

The abundance of the male wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* this year (abscissa axis) and in the previous year (ordinate axis) on the plots for the period 2021–2024, n = 73

гнездования на наших площадках неизменными, мы сравнили численность самцов каждого вида, поселившихся на каждой площадке в текущем и предыдущем году, и обнаружили положительную корреляцию для пеночки-трещотки и зеленой пеночки. Связь численности птиц в предыдущий и текущий год не была результатом того, что сюда прилетали ранее гнездившиеся птицы, так как окольцованные здесь пеночки не возвращались повторно в 2022–2024 гг. Каждый год на площадки прилетали разные особи, которые предпочитали поселяться на одних и тех же площадках чаще, чем на других, независимо от того, имитировали ли мы присутствие конспецификов на них. Таким образом, мы можем утверждать, что хотя для пеночек привлекательность площадок между собой могла различаться, качество каждой из них было относительно неизменным в течение четырех лет. Мы обнаружили, что частота заселения площадок примерно одинакова каждый год только для двух видов – пеночки-трещотки и зеленой пеночки. Однако мы не кольцевали пеночек-тенчиков и можем лишь предположить, что отсутствие схожей корреляции между численностью разных лет может быть результатом низкой плотности населения на площадках.

Выбор места для поселения на основе оценки успеха размножения конспецификов в прошлом году имеет преимущество, только если птицы выбирали конкретный участок гнездившейся здесь ранее пары или поселялись поблизости от него. Возвращаясь на следующий год, пеночки также могли поселяться не на изначально выбранной площадке, а на со-

седних. Тем не менее наши результаты показали, что привлекательность территории для пеночек может значительно варьировать уже на расстоянии 400 м. Результат заселения каждой площадки в год эксперимента и до него повторялся, что отразилось в положительной корреляции численности пеночек между годами. Это говорит о том, что даже если птицы возвращались сюда вновь, гнездовую территорию они выбирали независимо от присутствия здесь конспецификов в прошлом году. Качество площадки оставалось основным фактором выбора места для размножения. Важно отметить, что весной пеночки-трещотки также избегали поселяться на участках низкого качества, независимо от того, было ли использовано на них акустическое привлечение [Luepold et al., 2023], на других видах пеночек конспецифичное привлечение ранее не изучалось.

Отдельное внимание в данном исследовании получила пеночка-трещотка в связи с ее кочевым поведением. Данные кольцевания показывают, что птенцы трещоток практически не возвращаются на место рождения, а взрослые птицы, как правило, не возвращаются на место гнездования прошлого года [Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020], поэтому принято считать, что пеночка-трещотка проявляет слабо выраженную филопатрию, или слабый гнездовой консерватизм. После прилета трещотки могут поселяться на расстоянии до 100 и более километров от места предыдущего размножения [Herremans, 1993], что снижает вероятность их повторного обнаружения. В наиболее оптимальных местообитаниях процент возврата трещоток

может достигать 28 % [Norman, 1994], тогда как в остальных частях ареала уровень возврата взрослых птиц значительно ниже [Herremans, 1993; Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020]. В частности, в нашем исследовании доля возвратов самцов за три года составила всего 0,8 %. Тем не менее для района Восточного Приладожья нам известно несколько случаев, когда птицы вновь возвращались на свои прошлогодние участки с точностью до десятка метров даже через три года после кольцевания [Лапшин, 2020; неопубл. данные]. Это говорит о том, что пеночки-трещотки обладают достаточными ориентационными способностями, чтобы запомнить и найти свой участок повторно, но по каким-то причинам обычно не возвращаются на него. Ежегодная смена гнездовой территории могла бы иметь преимущество, если бы выбор нового участка осуществлялся заранее – в конце сезона предыдущего года. Таким образом, мы предположили, что лабильная территориальная стратегия может изначально быть результатом того, что птицы выбирали гнездовую территорию не весной, а в конце сезона. Однако подтверждения этому мы не нашли.

Оценка успеха размножения конспецификов на других территориях возможна, только если птицы начинают гнездование не одновременно и могут наблюдать за размножением тех, кто загнездился позже. Из-за разорения гнезд и повторных попыток размножения откладка первого яйца пеночками в районе Юго-Восточного Приладожья происходит со второй декады мая до второй декады июля – в период до двух месяцев [Лапшин, 2004, 2020]. Таким образом, уже в июле взрослые и молодые птицы из ранних выводков начинают перемещаться по территории других птиц [Миграции..., 2020] и могут наблюдать за их размножением.

Мы ожидали, что успешное гнездование конспецификов является честным сигналом качества территории, поэтому имитировали присутствие гнездящихся пар или слетков на опытных площадках в конце сезона размножения, но получили отрицательные результаты. Соответственно, мы предположили, что присутствие взрослых птиц и слетков в данном случае не было связано с тем, подходит ли данная территория для гнездования на следующий год. После вылета птенцов из гнезда взрослые птицы совместно с выводком начинают перемещаться и вскоре могут перелететь на другую территорию, богатую кормом, но менее подходящую для размножения, таким образом, отдаляясь от первоначального гнездового участка. Например, пеночки ищут корм в кронах деревьев, но перед началом размножения они должны также

оценивать наличие мест для постройки гнезда на земле или в выворотнях стволов деревьев, что становится неактуально в послегнездовой сезон. Таким образом, возможно, что период нахождения выводка на гнездовом участке недостаточно продолжительный, чтобы можно было связать его присутствие на любой территории с ее качеством и общим успехом гнездования здесь.

С другой стороны, после размножения взрослые и молодые птицы старше 29–33 суток начинают послебрачную и ювенальную миграции [Миграции..., 2020], направленные на расселение и поиск территории, на которой они проведут период наиболее интенсивной линьки. Однако для пеночки-трещотки характерна лишь частичная послебрачная или ювенальная линька в данный период, а у зеленой пеночки происходит частичная линька только у взрослых птиц, тогда как полная линька протекает на зимовке или на путях миграции [Миграции..., 2020]. Период частичной линьки пеночки могут совмещать с послегнездовыми кочевками и началом отлета на зимовку. Если в данный период не происходит длительной остановки, то запоминания территории, возможно, вовсе не происходит. Более точные данные о длительности остановок в гнездовом ареале и также о возможном возврате птиц на эти территории могли бы дать сведения с геолокаторов, однако их использование для столь маленьких птиц сильно ограничено [Tøttrup et al., 2018; Burgess et al., 2022]. Из-за скрытного образа жизни в послегнездовое время наблюдение за кольцеванными птицами также не дает достаточно информации об их перемещениях [Лапшин, 2004, 2020; Миграции..., 2020].

Сравнение с близкородственными видами все же позволяет сделать некоторые предположения. В отличие от пеночки-трещотки и зеленой пеночки на северо-западе России у пеночки-теньковки есть период остановки между ювенальной миграцией и отлетом на зимовку, когда птицы перестают перемещаться и останавливаются на линьку. Этот период является наиболее подходящим для заблаговременного выбора территории, на которую можно вернуться на следующий год, если такой выбор имеет место. Однако имитация присутствия слетков и взрослых птиц подвидов *Ph. collybita tristis* и *Ph. collybita abietinus* в послегнездовой сезон также не оказала никакого влияния на поселение пеночек-теньковок в следующем году.

Другой причиной отрицательного результата привлечения пеночки-трещотки и зеленой пеночки в конце сезона размножения могло стать то, что их численность в Ю-В Приладожье была низкой в годы исследований и что

не происходит притока на данную территорию новых особей из более северных регионов в послегнездовой период [Миграции..., 2020]. Тем не менее нельзя сказать того же о пеночке-теньковке, так как этот вид является относительно многочисленным здесь в период миграции, в том числе за счет притока новых птиц из других регионов [Миграции..., 2020].

Таким образом, причина отсутствия выбора мест размножения в конце сезона, вероятно, связана со скорым перемещением пеночек из гнездовых станций в другие. С другой стороны, подобное поведение у данных видов может отсутствовать вовсе, несмотря на его кажущуюся адаптивность. Большинство исследований, показавших возможность выбора территории для гнездования в предшествующий год, проведены на американских видах птиц [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008; Kelly, Schmidt, 2017], и лишь одна работа посвящена европейскому виду воробьиных – мухоловке-пеструшке *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) [Tolvanen et al., 2020]. Также имитация присутствия взрослых птиц или их слетков привлекала конспецификов на территорию независимо от ее качества [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008], но это не удалось продемонстрировать на трех видах пеночек в Ю-В Приладожье. Очевидно, что наши знания в данной области в настоящий момент значительно ограничены, чтобы делать однозначные выводы о том, насколько широко распространено это явление среди птиц.

Заключение

Имитирование успешного размножения путем проигрывания записей призывных сигналов слетков, имитации присутствия гнездящейся пары или холостых самцов с разной активностью и репертуаром пения никак не влияли на количество пеночек, поселившихся на площадках на следующий год. Таким образом, нам не удалось доказать, что выбор гнездового участка, на котором успешно гнездились конспецифики, в конце сезона размножения является адаптивной стратегией поведения для пеночек в Юго-Восточном Приладожье.

Автор благодарит сотрудника ИБ КарНЦ РАН Д. Н. Толстова и сотрудников Нижне-Свирского заповедника Т. А. Рымкевич, Д. А. Старикова, В. А. Рыженкову и Д. А. Васильева за научные консультации и помощь в подготовке оборудования для проведения экспериментов. Автор также искренне признателен рецензентам за конструктивную критику, которая помогла улучшить статью.

Литература

- Кретьева А. Ю., Лапшин Н. В. Акустическое привлечение как метод для изучения социальных механизмов выбора гнездовой территории у птиц // Труды ЗИН РАН. 2023. Т. 327, № 2. С. 170–182. doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.170
- Лапшин Н. В. Биология и демография пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* в Карелии и на севере Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29, № 1951. С. 3301–3335.
- Лапшин Н. В. Биология зеленой пеночки, *Phylloscopus trochylodes* (Passeriformes, Sylviidae), в Карелии // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 6. С. 715–724.
- Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 305. С. 1051–1066.
- Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гaginской. СПб.: Реноме, 2020. 532 с.
- Соколов Л. В., Паевский В. А., Марковец М. Ю., Морозов Ю. Г. Сравнительный анализ уровня филопатрии, дисперсии и численности у двух видов пеночек (Aves, Salvidae) – веснички *Phylloscopus collybita* и трещотки *Phylloscopus sibilatrix* на Куршской косе Балтийского моря // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, № 4. С. 565–578.
- Arel-Bundock V. Modelsummary: data and model summaries // J. Stat. Softw. 2022. Vol. 103. P. 1–23. doi: 10.18637/jss.v103.i01
- Betts M. G., Hadley A. S., Rodenhouse N., Nocera J. J. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird // Proc. Roy. Soc. B. 2008. Vol. 275, no. 1648. P. 2257–2263. doi: 10.1098/rspb.2008.0217
- Broughton R. K., Bubnicki J. W., Maziarz M. Multi-scale settlement patterns of a migratory songbird in a European primaeval forest // Behav. Ecol. and Sociobiol. 2020. Vol. 74, no. 10. P. 128. doi: 10.1007/s00265-020-02906-0
- Burgess M., Castello J., Davis T., Hewson C. Loop-migration and non-breeding locations of British breeding wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* // Bird Study. 2022. Vol. 69, no. 1-2. P. 1–11. doi: 10.1080/00063657.2022.2138825
- Buxton V. L., Enos J. K., Sperry J. H., Ward M. P. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa // Ecol. Evol. 2020. Vol. 10, no. 23. P. 12690–12699. doi: 10.1002/ece3.6922
- Danchin E., Giraldeau L. A., Valone T. J., Wagner R. H. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution // Science. 2004. Vol. 305, no. 5683. P. 487–491. doi: 10.1126/science.1098254
- Greene E., Lyon B. E., Muehler V. R., Ratcliffe L., Oliver S. J., Boag P. T. Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird // Nature. 2000. Vol. 407, no. 6807. P. 1000–1003. doi: 10.1038/35039500
- Greenwood P. J., Harvey P. H. The natal and breeding dispersal of birds // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 1982. Vol. 13. P. 1–21. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.000245

Grendelmeier A., Arlettaz R., Olano-Marin J., Pasinelli G. Experimentally provided conspecific cues boost bird territory density but not breeding performance // *Behav. Ecol.* 2016. Vol. 28, no. 1. P. 174–185. doi: 10.1093/beheco/arw144

Haas C. A. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach // *The Auk.* 1998. Vol. 115, no. 4. P. 929–936. doi: 10.2307/4089511

Hartig F. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/ mixed) regression models. R package version 0.4.6. 2022. URL: <http://florianhartig.github.io/DHARMA/> (accessed: 04.04.2024).

Herremans M. Clustering of territories in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* // *Bird Study.* 1993. Vol. 40, no. 1. P. 12–23. doi:10.1080/00063659309477124

Kelly J. K., Schmidt K. A. Fledgling calls are a source of social information for conspecific, but not heterospecific, songbird territory selection // *Ecosphere.* 2017. Vol. 8, no. 2. e01512. doi: 10.1002/ecs2.1512

Kelly J. K., Ward M. P. Do songbirds attend to song categories when selecting breeding habitat? A case study with a wood warbler // *Behaviour.* 2017. Vol. 154, no. 11. P. 1123–1144. doi: 10.1163/1568539X-00003461

Luepold S. B., Kokko H., Grendelmeier A., Pasinelli G. Habitat detection, habitat choice copying or mating benefits: What drives conspecific attraction in a nomadic songbird? // *J. Anim. Ecol.* 2023. Vol. 92, no. 1. P. 195–206. doi: 10.1111/1365-2656.13844

McKinnon E. A., Fraser K. C., Stanley C. Q., Stutchbury B. J. Tracking from the tropics reveals behaviour of juvenile songbirds on their first spring migration // *PLOS One.* 2014. Vol. 9, no. 8. e105605. doi: 10.1371/journal.pone.0105605

Merrill L., Tyndel S. A., Ward M. P., Benson T. J., Sperry J. H. Effect of conspecific attraction on the presence of Northern Bobwhites // *J. Field Ornithol.* 2020. Vol. 91, no. 2. P. 189–198. doi: 10.1111/jfo.12331

Neate-Clegg M. H. C., Tingley M. W. Adult male birds advance spring migratory phenology faster than females and juveniles across North America // *Glob. Change Biol.* 2023. Vol. 29, no. 2. P. 341–354. doi: 10.1111/gcb.16492

Nocera J. J., Betts M. G. The role of social information in avian habitat selection // *The Condor.* 2010. Vol. 112, no. 2. P. 222–224. doi: 10.1525/cond.2010.100005

Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds // *Proc. Roy. Soc. B.* 2006. Vol. 273, no. 1584. P. 349–355. doi: 10.1098/rspb.2005.3318

Norman D. The return rate of adult male wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* to a peripheral breeding area // *Ring. & Migration.* 1994. Vol. 15, no. 2. P. 79–83.

Otter K., McGregor P. K., Terry A. M. R., Burford F. R., Peake T. M., Dabelsteen T. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback // *Proc. Roy. Soc. B.* 1999. Vol. 266, no. 1426. P. 1305–1309. doi: 10.1098/rspb.1999.0779

Pérez-Granados C., Traba J. Testing the conspecific attraction hypothesis with Dupont's Larks, a resident spe-

cies of songbird in central Spain // *J. Field Ornithol.* 2019. Vol. 90, no. 3. P. 277–285. doi: 10.1111/jfo.12306

Peake T. M., Terry A. M. R., McGregor P. K., Dabelsteen T. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions // *Proc. Roy. Soc. B.* 2001;268(1472):1183–1187. doi: 10.1098/rspb.2001.1648

Qvarnström A., Pärt T., Sheldon B. C. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort // *Nature.* 2000. Vol. 405, no. 6784. P. 344–347. doi: 10.1038/35012605

R Core Team R: a language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2014. URL: <http://www.R-project.org> (accessed: 04.04.2024).

Robinson M. R., Sander van Doorn G., Gustafsson L., Qvarnström A. Environment-dependent selection on mate choice in a natural population of birds // *Ecol. Lett.* 2012. Vol. 15, no. 6. P. 611–618. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01780.x

Schlossberg S. Site fidelity of shrubland and forest birds // *The Condor.* 2009. Vol. 111, no. 2. P. 238–246. doi: 10.1525/cond.2009.080087

Szymkowiak J., Kuczyński L. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler // *Journal of Avian Biology.* 2017. Vol. 48, no. 2. P. 275–283. doi: 10.1111/jav.00969

Szymkowiak J., Thomson R. L., Kuczyński L. Wood warblers copy settlement decisions of poor quality conspecifics: support for the tradeoff between the benefit of social information use and competition avoidance // *Oikos.* 2016. Vol. 125, no. 11. P. 1561–1569. doi: 10.1111/oik.03052

Temrin H. Why are some wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? // *Ann. Zool. Fenn.* 1984. Vol. 21, no. 3. P. 243–247.

Tolvanen J., Morosinotto C., Forsman J. T., Thomson R. L. Information collected during the post-breeding season guides future breeding decisions in a migratory bird // *Oecologia.* 2020. Vol. 192. P. 965–977. doi: 10.1007/s00442-020-04629-5

Tøttrup A. P., Pedersen L., Thorup K. Autumn migration and wintering site of a wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* breeding in Denmark identified using geolocation // *Anim. Biotel.* 2018. Vol. 6, no. 1. P. 1–6. doi: 10.1186/s40317-018-0159-x

Valente J. J., LeGrande-Rolls C. L., Rivers J. W., Tucker A. M., Fischer R. A., Betts M. G. Conspecific attraction for conservation and management of terrestrial breeding birds: Current knowledge and future research directions // *The Condor.* 2021. Vol. 123, no. 2. P. 1–15. doi: 10.1093/ornithapp/duab007

References

Arel-Bundock V. Modelsummary: data and model summaries. *J. Stat. Softw.* 2022;103:1–23. doi: 10.18637/jss.v103.i01

Betts M. G., Hadley A. S., Rodenhouse N., Nocera J. J. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird. *Proc. Roy. Soc. B.* 2008;275(1648):2257–2263. doi: 10.1098/rspb.2008.021

- Broughton R. K., Bubnicki J. W., Maziarz M. Multi-scale settlement patterns of a migratory songbird in a European primeval forest. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 2020;74(10):128. doi: 10.1007/s00265-020-02906-0
- Burgess M., Castello J., Davis T., Hewson C. Loop-migration and non-breeding locations of British breeding wood warblers *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study*. 2022;69(1-2):1–11. doi: 10.1080/00063657.2022.2138825
- Buxton V. L., Enos J. K., Sperry J. H., Ward M. P. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa. *Ecol. Evol.* 2020;10(23):12690–12699. doi: 10.1002/ece3.6922
- Danchin E., Giraldeau L. A., Valone T. J., Wagner R. H. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*. 2004;305(5683):487–491. doi: 10.1126/science.1098254
- Greene E., Lyon B. E., Muehler V. R., Ratcliffe L., Oliver S. J., Boag P. T. Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird. *Nature*. 2000;407(6807):1000–1003. doi: 10.1038/35039500
- Greenwood P. J., Harvey P. H. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 1982;13:1–21. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.000245
- Grendelmeier A., Arlettaz R., Olano-Marin J., Pasinelli G. Experimentally provided conspecific cues boost bird territory density but not breeding performance. *Behav. Ecol.* 2016;28(1):174–185. doi: 10.1093/beheco/arw144
- Haas C. A. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. *The Auk*. 1998;115(4): 929–936. doi: 10.2307/4089511
- Hartig F. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/ mixed) regression models. R package version 0.4.6. 2022. URL: <http://florianhartig.github.io/DHARMA/> (accessed: 04.04.2024).
- Herremans M. Clustering of territories in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study*. 1993;40(1): 12–23. doi: 10.1080/00063659309477124
- Kelly J. K., Schmidt K. A. Fledgling calls are a source of social information for conspecific, but not hetero-specific, songbird territory selection. *Ecosphere*. 2017;8(2):e01512. doi: 10.1002/ecs2.1512
- Kelly J. K., Ward M. P. Do songbirds attend to song categories when selecting breeding habitat? A case study with a wood warbler. *Behaviour*. 2017;154(11): 1123–1144. doi: 10.1163/1568539X-00003461
- Kretova A. Yu., Lapshin N. V. Acoustic attraction as a method for studying social mechanisms of nesting territory selection in birds. *Trudy ZIN RAN = Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2023;327(2):170–182. (In Russ.). doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.170
- Lapshin N. V. Biology and demography of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Karelia and in the north of the Leningrad Region. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2020;29(1951):3301–3335. (In Russ.). doi: 10.24412/FiirEdE8V-g
- Lapshin N. V. Biology of the greenish warbler, *Phylloscopus trochylodes* (Passeriformes, Sylviidae), in Karelia. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2004;83(6):715–724. (In Russ.)
- Luepold S. B., Kokko H., Grendelmeier A., Pasinelli G. Habitat detection, habitat choice copying or mating benefits: What drives conspecific attraction in a nomadic songbird? *J. Anim. Ecol.* 2023;92(1):195–206. doi: 10.1111/1365-2656.13844
- Mal'chevskii A. S. Phenomenon of nesting conservatism in passerine birds. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14(305):1051–1066. (In Russ.)
- McKinnon E. A., Fraser K. C., Stanley C. Q., Stutchbury B. J. Tracking from the tropics reveals behaviour of juvenile songbirds on their first spring migration. *PLoS One*. 2014;9(8):e105605. doi: 10.1371/journal.pone.0105605
- Merrill L., Tyndel S. A., Ward M. P., Benson T. J., Sperry J. H. Effect of conspecific attraction on the presence of Northern Bobwhites. *J. Field Ornithol.* 2020;91(2):189–198. doi: 10.1111/jof.12331
- Neate-Clegg M. H. C., Tingley M. W. Adult male birds advance spring migratory phenology faster than females and juveniles across North America. *Glob. Change Biol.* 2023;29(2):341–354. doi: 10.1111/gcb.16492
- Nocera J. J., Betts M. G. The role of social information in avian habitat selection. *The Condor*. 2010; 112(2):222–224. doi: 10.1525/cond.2010.100005
- Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proc. Roy. Soc. B*. 2006;273(1584): 349–355. doi: 10.1098/rspb.2005.3318
- Norman D. The return rate of adult male wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* to a peripheral breeding area. *Ringling & Migration*. 1994;15(2):79–83.
- Noskov G. A., Rymkevich T. A., Gaginskaya A. R. (eds.). Bird migrations of the North-West of Russia. Passerines. St. Petersburg: Renome; 2020. 532 p. (In Russ.)
- Otter K., McGregor P. K., Terry A. M. R., Burford F. R., Peake T. M., Dabelsteen T. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc. Roy. Soc. B*. 1999;266(1426):1305–1309. doi: 10.1098/rspb.1999.0779
- Peake T. M., Terry A. M. R., McGregor P. K., Dabelsteen T. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proc. Roy. Soc. B*. 2001;268(1472):1183–1187. doi: 10.1098/rspb.2001.1648
- Pérez-Granados C., Traba J. Testing the conspecific attraction hypothesis with Dupont's Larks, a resident species of songbird in central Spain. *J. Field Ornithol.* 2019;90(3):277–285. doi: 10.1111/jof.12306
- Qvarnström A., Pärt T., Sheldon B. C. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature*. 2000;405(6784):344–347. doi: 10.1038/35012605
- R Core Team R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria; 2014. URL: <http://www.R-project.org> (accessed: 04.04.2024).
- Robinson M. R., Sander van Doorn G., Gustafsson L., Qvarnström A. Environment-dependent selection on mate choice in a natural population of birds. *Ecol. Lett.* 2012;15(6):611–618. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01780.x

Schlossberg S. Site fidelity of shrubland and forest birds. *The Condor*. 2009;111(2):238–246. doi: 10.1525/cond.2009.080087

Szymkowiak J., Kuczyński L. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler. *Journal of Avian Biology*. 2017;48(2):275–283. doi: 10.1111/jav.00969

Szymkowiak J., Thomson R. L., Kuczyński L. Wood warblers copy settlement decisions of poor quality conspecifics: support for the tradeoff between the benefit of social information use and competition avoidance. *Oikos*. 2016;125(11):1561–1569. doi: 10.1111/oik.03052

Sokolov L. V., Payevsky V. A., Markovets M. J., Morozov Y. G. The comparative analysis of the levels of phyloptry, postfledging dispersion and population changes in willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) and wood warbler (*Ph. sibilatrix*) on Courish Spit (the Baltic Sea). *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 1996;75:565–578. (In Russ.)

Temrin H. Why are some wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? *Ann. Zool. Fenn.* 1984;21(3):243–247.

Tolvanen J., Morosinotto, C., Forsman, J. T., Thomson, R. L. Information collected during the post-breeding season guides future breeding decisions in a migratory bird. *Oecologia*. 2020;192:965–977. doi: 10.1007/s00442-020-04629-5

Tøttrup A. P., Pedersen L., Thorup K. Autumn migration and wintering site of a wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* breeding in Denmark identified using geolocation. *Anim. Biotel.* 2018;6(1):1–6. doi: 10.1186/s40317-018-0159-x

Valente J. J., LeGrande-Rolls C. L., Rivers J. W., Tucker A. M., Fischer R. A., Betts M. G. Conspecific attraction for conservation and management of terrestrial breeding birds: Current knowledge and future research directions. *The Condor*. 2021;123(2):1–15. doi: 10.1093/ornithapp/duab007

Поступила в редакцию / received: 15.10.2024; принята к публикации / accepted: 05.11.2024.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кретова Анна Юрьевна

инженер-исследователь ИБ КарНЦ РАН, научный сотрудник
ФГБУ «Нижне-Свирский государственный заповедник»

e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Kretova, Anna

Research Engineer at IB KarRC RAS, Researcher at Nizhne-Svirsky State Nature Reserve