

УДК 574.91:598.28/29:577

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ (АНАЛИЗ С ПРИМЕНЕНИЕМ МЕТОДОВ МОЛЕКУЛЯРНОЙ БИОЛОГИИ)

Н. В. Лапшин, Л. В. Топчиева, М. В. Матанцева, С. А. Симонов,
И. Е. Малышева, Н. П. Канцерова

Институт биологии Карельского научного центра РАН
Россия, 185610, Петрозаводск, Пушкинская, 11
E-mail: lapsin@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 15.02.11 г.

Особенности экологии мигрирующих воробьиных птиц (анализ с применением методов молекулярной биологии). – Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Малышева И. Е., Канцерова Н. П. – Рассматриваются адаптации пеночек *Phylloscopus* (Aves, Sylviidae), связанные с воспроизведением потомства: соотношение полов, формы брачных отношений, растянутость периода половой активности и др. Установили, что у изучаемых видов птиц в выводках соотношение полов близко к 1:1, но со временем в популяции начинают преобладать самцы. В брачный период часть самцов продолжительное время или весь сезон остаются холостыми. С другой стороны, гнездящиеся особи образуют пары со вторыми самками. Наблюдения в природе и результаты определения отцовства у птенцов в выводках весничек молекулярно-генетическими методами показали, что в парах имеют место случаи «супружеской неверности» и/или насильственная копуляция с чужим самцом, что приводит к появлению экстрапарного потомства. Молекулярно-генетический анализ выявил высокий уровень генетического разнообразия местного населения всех изучаемых пеночек, но для трешотки (*Phylloscopus sibilatrix*) и зелёной пеночки (*Ph. trochiloides*) – новых для региона видов – этот показатель был ниже, чем для теньковки (*Ph. collybita*) и веснички (*Ph. trochilus*) – «аборигенных» видов.

Ключевые слова: пеночки, граница ареала, соотношение полов, репродуктивные отношения, экстрапарное потомство, генетическое разнообразие, Карелия.

Ecological features of migrating passerines (an analysis with molecular biology techniques involved). – Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., and Kanceroва N. P. – Adaptation mechanisms in *Phylloscopus* warblers to habitat conditions regarding their reproduction, namely, the sex ratio, family structure, the duration of sexual activity, etc. were studied. The brood sex ratio was established to be about 1:1 among juveniles, but males begin to predominate with time. In the reproductive period, some males remain unmated for a long time or just over the whole season. On the other hand, nesting males create pairs with second females. Visual observations and the results of family structure analysis by means of molecular-genetic methods have shown that female «adultery» and/or forcible copulations with alien males occur from time to time, which lead to the appearance of extra-pair paternity. PCR analysis revealed a high level of genetic diversity within the local populations of all the *Phylloscopus* warblers species, but the diversity for Wood and Greenish warblers (new species for the region) was lower than that for Chiff-chaffs and Willow warblers (native species for the region).

Key words: *Phylloscopus* warblers, species range boundary, sex ratio, reproductive relationships, extra-pair paternity, genetic diversity, Karelia.

ВЕДЕНИЕ

В природе одни виды сокращают численность и ареал, другие, напротив, возрастают в числе, занимают новые местообитания, расширяя границы ареала. В пе-

риферических популяциях наиболее интенсивно разворачиваются микроэволюционные события, открывающие пути для дальнейшего расселения вида (Ивантер, 2006). Интенсивная лесохозяйственная деятельность на европейском севере России в прошлом столетии привела к омоложению и «обьюжнению» лесов и проникновению новых видов из более южных областей. К ним относятся и многие славковые (Зимин, Лапшин, 1975). В настоящее время из более чем 290 видов птиц Карелии около 41% обитают вблизи границ гнездовых ареалов (Зимин, 2001). Многолетние исследования пеночек свидетельствуют о большом их разнообразии в отношении истории расселения на северо-западе России, численности, демографических особенностей, мест зимовок, дальности и направления миграционных путей, сроков пребывания в гнездовой части ареала и т. д. (Лапшин, 1978, 1983, 1987, 1991, 1998, 2001, 2004; Lapshin, 2000, 2005, 2009 и др.). Трещотка и зелёная пеночка обитают здесь у северного предела распространения, в нестабильных условиях, порой близких к экстремальным.

Механизмы адаптации видов к условиям обитания на периферии ареала, способствующие поддержанию численности и реализации репродуктивного потенциала, до конца не изучены. Наиболее важными среди них – механизмы, связанные с воспроизведением потомства (регуляция соотношения полов, формы брачных отношений, растянутость периода половой активности и др.). Считают, что важными являются также механизмы, связанные с поддержанием внутривидового генетического разнообразия (Левонтин, 1978). Выяснение этих вопросов и являлось главной целью нашего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал по экологии пеночек собран в 1968 – 2009 гг. на о. Селькямарьянсаари (Ладожское оз., 61°46' с. ш. 30°04' в. д.), в юго-западном Прионежье (61°30' с. ш. 34°53' в. д.) и в восточном Приладожье (Ладожский опорный пункт «Маячно» Института биологии КарНЦ РАН, 60°46' с. ш. 32°48' в. д.), в северо-западной Карелии (д. Лувозеро, Муезерский р-н, 64°30' с. ш. 34°53' в. д.). Используются также данные массовых отловов птиц ловушками «рыбачинского» типа в юго-восточном Приладожье (Ладожская орнитологическая станция Биологического научно-исследовательского института СПбГУ (ЛОС), 60°41' с. ш. 32°58' в. д.). Основное внимание уделяли отлову, прижизненному обследованию птиц и их индивидуальному мечению. На пробной площади (25 га) и в ее окрестностях радиусом до 5 км прослеживали судьбу меченых особей, картировали их гнездовые участки, отыскивали гнезда и выводки.

Пол отловленных птиц в брачный период определяли по наличию наседного пятна у самок и форме клоакального выступа у самцов, в другое время – по соотношению длины крыла и хвоста, критерии для которого получены с помощью дискриминантной функции (Лапшин, 1998). Более подробное описание методики исследования содержится в других наших публикациях (Лапшин, 2001, 2004; Lapshin, 2000, 2005, 2009).

В 2005 – 2009 гг. для изучения структуры семей весничек, соотношения полов в выводках и генетической гетерогенности популяции использовали методы моле-

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

кулярно-генетического анализа. У 6-7-дневных птенцов брали по 2 растущих третьестепенных маховых пера, у взрослых особей – кровь (до 10 мкл) из кончика когтя. Когти и удаленные перья полностью регенерировали спустя 2–3 недели. Кроме того, брали содержимое яиц, из которых по каким-либо причинам птенцы не вылупились. Для выяснения соотношения полов у птенцов в разных возрастных группах были проведены абсолютный учет численности взрослых птиц на пробной площади, отлов сеголетов и выяснение половой принадлежности. Молекулярно-генетическое определение пола проводилось посредством амплификации участка гена, кодирующего белок хромогеликазы ДНК (CHD) (Соколов, Высоцкий, 2001; Ellegren, 1996). Для установления структуры семей у весничек использовали видоспецифичные микросателлитные праймеры Phtr1, Phtr2 и Phtr3 (Fridolfsson et al., 1997). Для оценки генетического разнообразия использовали следующие показатели: аллельное разнообразие, наблюдаемую гетерозиготность и ожидаемую гетерозиготность по локусам FhU2 и HrU2, а также средние значения по двум локусам для всех исследуемых параметров. Количество экстрапарного потомства оценивали с помощью программы Probmax (Danzmann, 1997).

Всего исследовано более 1760 гнезд, в гнездовой сезон отловлено и обработано более 2050 взрослых особей и 6200 птенцов. Повторно в районе наблюдений проконтролировано более 1700 взрослых и 1600 молодых птиц после вылета из гнезда. В периоды миграции проанализировано около 5000 взрослых и более 60000 сеголетов. Обработано 324 образца генетического материала. Объем других анализируемых материалов приведен в иллюстрациях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Плотность гнездования птенцов в районе исследований в восточном Приладожье в 1979–2008 гг. по данным абсолютных учетов на пробной площади варьировала в следующих пределах: веснички – 32–176 (89.9 ± 4.5), теньковки – 2–28 (11.0 ± 1.1), трещотки – 0–32 (9.3 ± 1.4) и зелёные пеночки – 4–56 (17.7 ± 1.8) пар/км² (рис. 1).

Пеночки предпочитают полуоткрытые станции: молодые лиственно-хвойные насаждения; леса, затронутые сельскохозяйственной деятельностью; опушки и т. д. В 70–80-е гг. прошлого столетия леса на контролируемой площади в Приладожье, где проводились основные исследования, представляли собой 10–15-летние молодняки, перемежающиеся осветленными «недорубами». Такие местообитания для изучаемых птиц являются *первичными*. К настоящему времени молодняки доросли до стадии жердняков и приспевающих лесов, изреживания их еще не произошло, поэтому они перешли в разряд *второстепенных местообитаний* для многих видов воробьиных птиц.

Показательна многолетняя динамика плотности гнездования веснички в пределах всего гнездового ареала, простирающегося в северной Палеарктике от Ирландии и Великобритании до Чукотки. На зимовку все популяции улетают в экваториальную и Южную Африку (Карри-Линдал, 1984). Согласно Атласу размножающихся птиц Европы (Hegemeijer, Blair, 1997, цит. по: Паевский, 2008) численность весничек в большинстве стран была довольно высокой и стабильной до

1980-х гг. прошлого века. В последующие годы в разных частях Европы данные учетов весничек дают довольно пеструю картину – имеют место существенные локальные снижения численности. В целом в Европе численность веснички, а также трещотки (оба вида – дальние трансконтинентальные мигранты) уменьшилась почти в полтора раза*. Очевидно, что успешное достижение мест зимовок этими птицами в значительной степени обусловлено климатическими факторами и сохранностью благоприятных мест, в том числе, оазисов по пути миграции, где они могут пополнять энергетические резервы. Не следует забывать и то, что Малая Азия и Северная Африка – это регионы, где в последние десятилетия идут войны, сопровождающиеся бомбардировками больших территорий (Палестина, Израиль, а в настоящее время – Ливия) и крупнейшими пожарами (Ирак, Кувейт), следствием чего – разрушение мест, пригодных для остановок мигрирующих птиц. В этой связи теньковка, зимующая севернее в Африке и в Южной Европе, оказывается в более выгодном положении. По данным того же сайта, численность ее в Европе с 1980-х гг. росла примерно такими темпами, какими снижалась у веснички и трещотки. Правда, это не подтверждают данные по северо-западу России, где у теньковки с начала 1970-х гг. отмечали резкие годовые колебания и продолжительные депрессии численности (Лапшин, 2001; Lapshin, 2000).

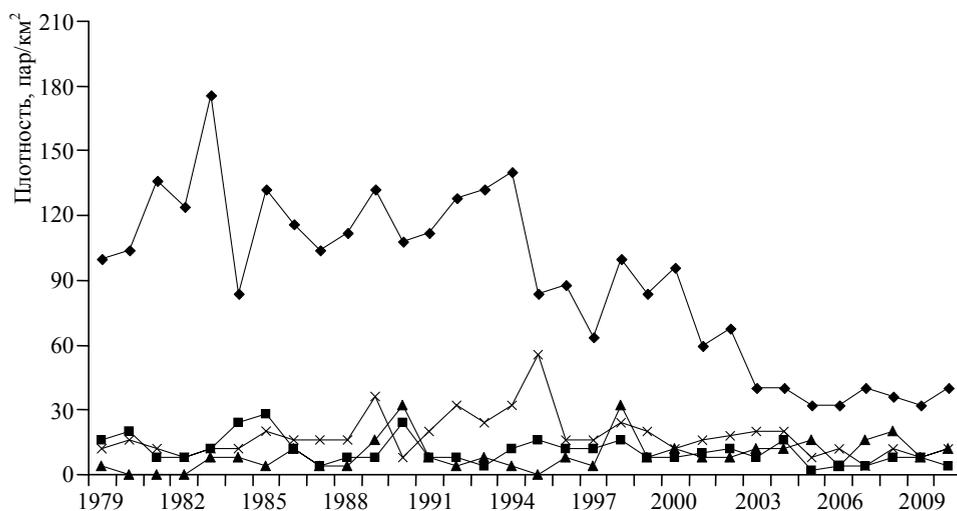


Рис. 1. Плотность гнездования пеночек в южной Карелии в 1979 – 2010 гг.: ◆ – весничка, ■ – теньковка, ▲ – трещотка, × – зелёная пеночка

В контролируемом гнездовом населении во все сезоны имело место заметное преобладание взрослых самцов над самками у всех видов пеночек, но особенно зелёной, и у трещотки, сравнительно недавно проникших на северо-запад России.

* European Bird Census Council. Trends of common birds in Europe. URL: <http://www.ebcc.info> (дата обращения : 25.01.2011).

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

В ходе многолетних наблюдений за индивидуально мечеными особями установлено, что самцы прилетают в нормальные для каждого вида сроки, занимают гнездовые участки и держатся на них продолжительное время, демонстрируя территориальное поведение. Самки появляются гораздо позднее, причем не на всех участках. Таким образом, период до образования пары у отдельных самцов порой растягивался на недели, часто они так и оставались холостыми.

Численное преобладание самцов у этих видов подтверждают и многолетние данные массовых отловов, в частности на ЛОС (рис. 2, табл. 1). Для половозрелых особей в возрасте около года и старше достоверное преобладание самцов характерно для всех изученных видов, причем у сеголеток веснички и теньковки это появляется уже в период послегнездовой дисперсии местных особей (см. табл. 1).

Анализ литературы (Большаков, Кубанцев, 1984; Яблоков, 1987) показал, что половая структура в популяциях животных изменчива и находится под воздействием как эндогенных (генетических и онтогенетических), так и экзогенных (биогеоценотических) факторов. Исследования различными методами полового соотношения в природных популяциях птиц (Ларио-

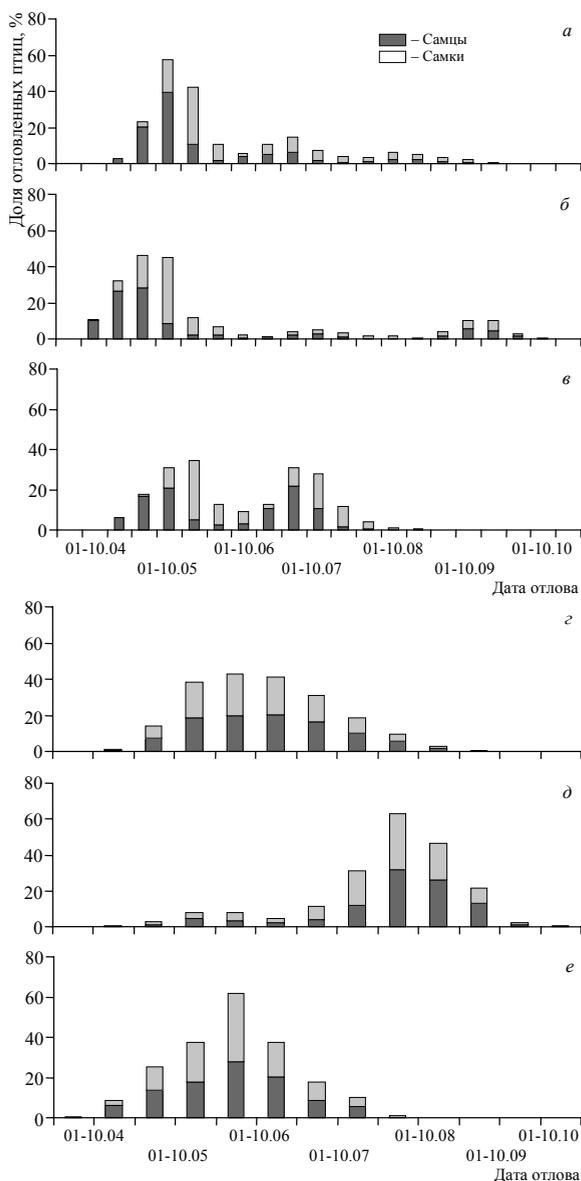


Рис. 2. Динамика отлова и соотношение полов у взрослых и молодых пеночек в юго-восточном Приладжье: *а* – веснички, $n_{\text{♂♂}} = 9273$, $n_{\text{♀♀}} = 5385$; *б* – теньковки, $n_{\text{♂♂}} = 767$, $n_{\text{♀♀}} = 460$; *в* – трещотки, $n_{\text{♂♂}} = 977$, $n_{\text{♀♀}} = 313$; молодые: *з* – веснички, $n_{\text{♂♂}} = 29776$, $n_{\text{♀♀}} = 23740$; *д* – теньковки, $n_{\text{♂♂}} = 3663$, $n_{\text{♀♀}} = 3009$; *е* – трещотки, $n_{\text{♂♂}} = 281$, $n_{\text{♀♀}} = 387$

нов, 1927, цит. по: Паевский, 2008; Лэк, 1957; Чемякин, 1988; Паевский, 1993, 2008; Мауг, 1939, цит. по: Паевский, 2008) свидетельствуют о том, что у птенцов большинства изученных видов чаще всего наблюдается равное соотношение полов. Напротив, у взрослых птиц обычно находят численное преобладание самцов.

Таблица 1

Соотношение полов у пеночек разных возрастных групп в гнездовой области, по данным отловов на Ладожской орнитологической станции

Пол	Период					
	Весна	χ^2	Осень	χ^2	В целом	χ^2
Взрослые пеночки						
Веснички						
Самцы	6871	1236.51	721	0.20	9273	1031.28
Самки	3321		704		5385	
Теньковки						
Самцы	583	74.61	103	7.62	767	76.81
Самки	323		67		460	
Трещотки						
Самцы	506	158.48	341	131.70	977	341.78
Самки	177		100		313	
Молодые пеночки						
	В период дисперсии	χ^2	В период осенней миграции	χ^2	В целом	χ^2
Веснички						
Самцы	13798	134.28	15978	628.08	29776	680.79
Самки	11939		11801		23740	
Теньковки						
Самцы	491	3.26	3172	62.45	3663	64.11
Самки	436		2573		3009	
Трещотки						
Самцы	218	15.40	63	1.80	281	16.82
Самки	308		79		387	

Среди разных гипотез, объясняющих преобладание самцов в популяции, мы рассматривали три: 1) изначальное, еще в выводке, преобладание самцов; 2) высокая, по сравнению с самками, выживаемость самцов в послегнездовой период, во время зимовки и в период сезонных миграций; 3) различия в сроках миграции самцов и самок и обусловленное этим различное влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции, в том числе недолет значительной части особей популяции (прежде всего, самок) до мест гнездования в пограничных частях ареала.

Результаты определения пола птенцов показали, что число самцов и самок в выводках изучаемых видов пеночек одинаковое (Лапшин и др., 2008, 2009; Матанцева и др., 2008). Некоторое преобладание самцов над самками (у веснички, трещотки и теньковки) и самок над самцами (у зелёной пеночки) оказалось недостоверным при сравнении по критерию χ^2 (табл. 2). Наши данные по весничке согласуются с материалами В. Г. Высоцкого и Е. П. Соколова (Высоцкий, Соколов, 1998; Соколов, Высоцкий, 2001). Таким образом, результаты не подтверждают первое предположение – на стадии выводка соотношение полов у пеночек практически равное.

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Известно, что у большинства видов животных продолжительность жизни самцов меньше, чем самок (Геодакян, 1974; Геодакян В. А., Геодакян С. В., 1985), хотя это явление не свойственно, по крайней мере, для некоторых диких млекопитающих (Большаков, Кубанцев, 1984). В. А. Паевский (1985, 2008), анализируя литературные источники и

Таблица 2

Данные определение пола птенцов
методом ПЦР-анализ

Вид	Самки		Самцы		Всего птенцов
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	
Весничка	40	44	50	56	90
Теньковка	13	48	14	52	27
Трещотка	9	43	12	57	21
Зелёная пеночка	11	52	10	48	21

многочисленные данные по соотношению полов у воробьиных птиц, полученные методами массового отлова и прижизненной обработки, пришел к выводу, что в естественных популяциях для птиц более характерно преобладание самцов. Причину этого автор видит в больших размерах и большей активности самцов, т. е. в их большей конкурентоспособности по сравнению с самками. Следовательно, во взрослом состоянии самцы должны выживать в большем числе. Кроме того, есть данные о том, что особи гомогаметного пола могут обладать более высокой сопротивляемостью среде (Trivers, Willard, 1973; Clutton-Brock et al, 1985; Clutton-Brock, 1986; Dobson, 1987, цит. по: Паевский, 2008). У птиц же гетерогаметны самки, поэтому и следует ожидать большего уровня выживаемости у самцов (Медведев, 1972; Балацкий, 1991; Lack, 1954). Известно также, что поведение самцов обычно носит демонстративный характер, они более агрессивны и подвижны, поэтому чаще гибнут от хищников. Самки, напротив, обычно имеют покровительственную окраску и ведут скрытный образ жизни. По мнению В. А. Паевского (2008), с которым мы согласны, наблюдаемые у птиц различия в смертности противоположных полов могут быть результатом комбинации разных факторов.

Пеночки всех видов становятся половозрелыми к концу первого года жизни. Доля годовалых весничек в гнездовой популяции Куршской косы составляет около 70% (для самцов – 68,2, для самок – 70,5), двухлетних – лишь 21%, а до максимального возраста (для веснички – 6 лет) доживают лишь единицы (Паевский, 2008). Наши данные свидетельствуют о том, что в северных частях ареала доля первогодков среди гнездового населения может быть еще выше. При этом преобладание самцов в популяциях исследуемых видов имеет место уже при их возвращении на места рождения на первом году жизни и даже в первую осень (см. рис. 2, табл. 1).

На численность гнездового населения среди многих факторов оказывает влияние весенняя погода через перераспределение особей по ареалу. Низкие весенние температуры существенно влияют на поведение птиц, задерживая их на трассе миграции, что приводит к оседанию части особей при полете к району гнездования (Данилов, 1966; Данилов и др., 1984; Шутов и др., 1984; Рябицев, 1993; Соколов и др., 1999; Головатин, 2002). Кроме того, для веснички установлено, что стратегия миграции самцов и самок при разных погодных условиях может существенно различаться: смещаются сроки миграции разных полов, изменяется разрыв между прилетом особей разного пола, варьирует выживаемость на местах гнездования в первый период после прилета (Лапшин и др., 1981; Лапшин, 1987).

Таким образом, наиболее вероятные причины, определяющие соотношение полов у исследованных видов, следующие: 1) более высокая, по сравнению с самками, выживаемость самцов во все сезоны года; 2) влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции, в том числе недолет значительной части особей популяции (прежде всего, самок) до мест гнездования в пограничных частях ареала. Естественно, не исключается возможность воздействия других факторов, которые еще предстоит выявить.

В свою очередь, нарушение равенства в соотношении полов у животных, особенно преобладание самцов, может приводить к обострению внутривидовой конкуренции в брачный период и способствовать увеличению поведенческой и физиологической изменчивости (Шмальгаузен, 1969). Отклонения от присущей изучаемым видам формы брачных отношений (факультативная полигиния, супружеская неверность и т. п.), на наш взгляд, могут быть связаны с дисбалансом в соотношении полов в сторону увеличения доли самцов в популяции. По-видимому, это должно более выражено проявляться у видов, находящихся в состоянии экспансии и в пограничных зонах гнездового ареала, где самцы преобладают всегда, а самки могут отсутствовать годами.

В ходе исследований гнездовой биологии пеночек у всех видов были отмечены случаи факультативной полигинии (Лапшин, 1983, 2004; Lapshin, 2000, 2009). У веснички, изученной в этом отношении более детально, имеют место как факультативная полигиния, так и внебрачные копуляции. Применение методов молекулярной биологии в изучении семейных структур этого вида позволило оценить частоту встречаемости экстрапарного потомства в разных популяциях (Лапшин и др., 2008, 2009; Матанцева и др., 2008; Bjørnstad, Lifjeld, 1997). В результате анализа семейных отношений веснички с использованием микросателлитных маркеров обнаружено, что количество внебрачного потомства в исследуемой популяции в южной Карелии составило 15.3%. Такие птенцы встречались в большинстве гнезд (в 68.4% от всех обследованных). Следовательно, во многих парах самки совершали экстрапарные копуляции. При этом, по данным молекулярно-генетического анализа, ни один из контролируемых спаренных самцов не был отцом птенцов в найденных гнездах других пар. По-видимому, местные самки копулировали с местными холостыми и/или с транзитными самцами, периодически в течение сезона появляющимися на контролируемой территории.

В результате молекулярно-генетического анализа был обнаружен высокий уровень генетического разнообразия у всех исследуемых видов. При этом для трещотки

Таблица 3
Средние показатели генетического разнообразия

Вид	Наблюдаемая гетерозиготность	Ожидаемая гетерозиготность	Аллельное разнообразие
Трещотка	0.361	0.824	13.5
Зелёная пеночка	0.667	0.799	16.0
Теньковка	0.700	0.834	14.0
Весничка	0.813	0.936	29.5

и зелёной пеночки были характерны меньшие значения показателей наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности и аллельного разнообразия, чем для теньковки и веснички (табл. 3).

Существуют две теории, по-разному объясняющие особенности популяционно-генетической структуры краевых популяций. Согласно данным Р. С. Левонтина

(1978) на границе ареала наблюдается высокий уровень полиморфизма, большая доля гетерозигот среди особей. Это объясняется тем, что в неустойчивых и непредсказуемых условиях на периферии видového ареала в разное время отбираются разные генотипы. Генная гетерозиготность остается высокой, потому что одному отдельному генотипу эти условия не могут благоприятствовать в течение длительного времени. Согласно второй теории (Майр, 1974) степень полиморфизма почти всегда убывает по мере приближения к границе видového ареала и периферические популяции нередко мономорфны. Данные, полученные нами, подтверждают эту теорию. Виды, для которых исследуемая территория не является периферией гнездового ареала (весничка, теньковка, а также зарянка, которая также исследовалась по этому показателю), характеризуются высокой степенью генетического разнообразия, тогда как для трещотки и зелёной пеночки, гнездящихся на периферии ареала, этот показатель гораздо ниже.

На степень генетического разнообразия у птиц, вероятно, могут влиять различные факторы, в том числе плотность гнездового населения, величина возврата на места предыдущего гнездования и рождения, ежегодная смертность. Средняя плотность гнездового населения трещотки и зелёной пеночки в районе исследований составляет 9.3 и 17.7 пар/км² соответственно, а у веснички – 89.9 пар/км². Можно предположить, что плотность гнездового населения может влиять на разнообразие генотипов. Чем больше размер популяции, тем выше такие показатели, как аллельное разнообразие и число различных генотипов. Возможно, что более низкий уровень полиморфизма населения трещотки и зелёной пеночки может быть обусловлен более низкой численностью данных видов на исследуемой территории.

Уровень генетического разнообразия населения птиц-мигрантов, вероятно, зависит и от числа возвратов особей на места гнездования. Слабые территориальные связи у особей, гнездящихся на периферии ареала, – явление, скорее, закономерное, чем исключительное. Факт «невозвращения» взрослых трещоток и зелёных пеночек на места предыдущего гнездования в периферийных популяциях мы связываем с тем, что данные виды находятся в состоянии экспансии (Лапшин, 2004; Lapshin, 2005). Высокий уровень смертности, свойственный мелким видам воробьиных, также может вести к уменьшению аллельного разнообразия и числа разных генотипов.

Таким образом, формированию низкого уровня генетического разнообразия населения трещотки и зелёной пеночки, по-видимому, способствуют разные факторы, в том числе низкая численность, высокая смертность птиц в период миграции и зимовки и слабые территориальные связи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, полученные методами молекулярной биологии, подтверждают многие выводы, сделанные на основе детального изучения видов традиционными методами. Среди них наиболее существенны для понимания функционирования периферийных популяций (Лапшин, 2001) следующие: 1) обитание на границе ареала сопряжено с более поздними сроками прилета основной части популяции в гнездовую область и ранними сроками отлета; 2) неравное соотношение полов с

преобладанием самцов – результат высокого уровня выживаемости этого пола у птиц, различий в сроках миграции самцов и самок и обусловленного этим различное влияние внешних (климатических) и внутренних (готовность к размножению) факторов на продолжительность миграции; 3) на периферии сохраняется довольно длительный период половой активности, препятствующий прохолостанию птиц и способствующий осуществлению повторного размножения; 4) невозвращение даже взрослых особей на место прежнего гнездования свидетельствует о том, что вид еще не закрепился окончательно в этой части ареала.

В отлове и обработке птиц на Ладужской орнитологической станции участвовали многие исследователи, а также студенты, аспиранты, стажеры и добровольные помощники – Г. А. Носков, В. Б. Зимин, Т. А. Рымкевич, С. П. Резвый, И. Б. Савинич, Е. В. Шутенко, Г. А. Афанасьева, О. В. Бабушкина, Т. И. Блюменталь, К. В. Большаков, Ю. Г. Бояринова, А. Р. Гагинская, В. И. Головань, Н. П. Иовченко, А. И. Кукиш, Е. И. Смирнов, О. П. Смирнов, В. М. Музаев, А. Л. Рычкова, Д. А. Стариков, А. В. Артемьев, В. А. Ковалев, В. Н. Попельнюх. Всем выражаем искреннюю благодарность.

Молекулярные исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-05-64368-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балацкий Н. Н.* Факторы, определяющие у птиц соотношение полов в популяции // *Материалы X Всесоюз. орнитол. конф.* Минск : Наука и техника, 1991. Ч. 1. С. 31 – 32.
- Большаков В. Н., Кубанцев Б. С.* Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М. : Наука, 1984. 233 с.
- Высоцкий В. Г., Соколов Е. П.* Вторичное соотношение полов у птиц // *Тез. докл. отчет. науч. сессии Зоол. ин-та РАН по итогам работ 1997 г. / Зоол. ин-т РАН.* СПб., 1998. С. 12 – 13.
- Геодакян В. А.* Дифференцированная смертность и норма реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // *Журн. общ. биол.* 1974. Т. 35, № 3. С. 376 – 385.
- Геодакян В. А., Геодакян С. В.* Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола // *Журн. общ. биол.* 1985. Т. 46, № 2. С. 201 – 216.
- Головатин М. Г.* Динамика численности и пространственного распределения воробьиных птиц Субарктики : связь с погодой // *Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата : материалы Междунар. симп. Казань : Новое знание, 2002. С. 157 – 164.*
- Данилов Н. Н.* Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы // *Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР.* 1966. Вып. 56. 150 с.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К.* Птицы Ямала. М. : Наука, 1984. 334 с.
- Зимин В. Б.* Особенности распространения птиц таежного Северо-Запада России, реальная и ложная экспансия (по данным кольцевания и контроля за составом меченого населения) // *Тр. Карельского науч. центра РАН. Петрозаводск, 2001. Вып. 2. С. 87 – 95.*
- Зимин В. Б., Лапшин Н. В.* Экологические русла расселения птиц в Карелии // *Актуальные вопросы зоогеографии : тез. докл. VI Всесоюз. зоогеогр. конф. Кишинев : Штиинца, 1975. С. 94.*
- Ивантер Э. В.* К разработке концепции периферических популяций политипических видов // *Популяционная экология животных : материалы Междунар. конф. Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 2006. С. 32 – 34.*

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ МИГРИРУЮЩИХ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Карри-Линдал К. Птицы над сушей и морем: Глобальный обзор миграций птиц. М. : Мысль, 1984. 204 с.

Лапшин Н. В. Поведение пеночки-веснички в предгнездовой период // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск : Карелия, 1978. С. 32 – 39.

Лапшин Н. В. Особенности территориального поведения веснички на северо-западе РСФСР // Экология и охрана птиц : тез. докл. VIII Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев : Штица, 1981. С. 132.

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 : Карелия, 1983. С. 34 – 41.

Лапшин Н. В. Годовой цикл (размножение линька и миграции) веснички *Phylloscopus trochilus acredula* и его адаптивные особенности в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 163. Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л., 1987. С. 34 – 52.

Лапшин Н. В. Сезонные миграции пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) в европейской части СССР по данным кольцевания // Результаты кольцевания и мечения птиц. М. : Наука, 1991. С. 42 – 57.

Лапшин Н. В. Определение пола у восточноевропейских пеночек рода *Phylloscopus* // Рус. орнитол. журн. 1998. Экспресс-вып. 56. С. 3 – 8.

Лапшин Н. В. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии : материалы XI Междунар. орнитол. конф. Казань : Матбугат йорты, 2001. С. 360 – 362.

Лапшин Н. В. Биология зеленой пеночки *Phylloscopus trochiloides* (Passeriformes, Sylviidae) в Карелии // Зоол. журн. 2004. Т. 83, № 6. С. 715 – 724.

Лапшин Н. В., Большаков К. В., Резвый С.П. Весенняя миграция пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* // Тр. Биол. науч.-иссл. ин-та ЛГУ. № 33. Экология птиц Приладожья. Л. : Изд-во ЛГУ, 1981. С. 86 – 100.

Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Механизмы функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы // Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере : материалы докл. Всерос. науч. конф. с междунар. участием / Коми науч. центр УрО РАН. Сыктывкар, 2009. С. 129 – 132.

Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Исследование механизмов функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы // Вісн. Запорізьського нац. ун-ту. Біол. науки. 2008. С. 128 – 135.

Левонтин Р. С. Генетические основы эволюции. М. : Мир, 1978. 351 с.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М. : Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М. : Мир, 1974. 460 с.

Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Новые сведения о формах брачных отношений и частоте встречаемости экстрапарного потомства у пеночек-весничек *Phylloscopus trochilus* // Современное состояние и пути развития популяционной биологии : материалы X Всерос. популяц. семинара. Ижевск : КнигоГрад, 2008. С. 352 – 355.

Медведев Н. Н. Беседы по биологии пола. Минск : Вышэйшая школа, 1972. 240 с.

Паевский В. А. Демография птиц. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1985. 285 с.

Паевский В. А. Половая структура популяций птиц и ее изменчивость // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 1. С. 85 – 97.

- Паевский В. А.* Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб. ; М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 235 с.
- Рябицев В. К.* Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург : Изд-во Уральск. ун-та, 1993. 288 с.
- Соколов Е. П., Высоцкий В. Г.* Быстрый метод молекулярного определения пола воробьиных птиц // Зоол. журн. 2001. Т. 80, вып. 11. С. 1384 – 1386.
- Соколов Л. В., Марковец М. Ю., Шаповал А. П., Морозов В.Г.* Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 2. Влияние температурного фактора на сроки миграции // Зоол. журн. 1999. Т. 78, вып. 9. С. 1102 – 1109.
- Чемякин Р. Г.* К соотношению полов у воробьиных птиц (Passeriformes) по данным отлова // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 7. С. 1046 – 1055.
- Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 493 с.
- Шутов С. В., Рябицев В. К., Рыжановский В. Н.* Ежегодное перераспределение пеночки-веснички и пеночки-галовки в северной части ареала // Вид и его продуктивность в ареале : материалы V Всесоюз. совещ. // Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1984. Ч. 2. С. 89 – 90.
- Яблоков А. В.* Популяционная биология. М. : Высш. шк., 1987. 303 с.
- Bjørnstad G., Lifjeld Jt.* High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* // J. Avian Biol. 1997. Vol. 28, № 4. P. 319 – 324.
- Danzmann R. G.* PROBMAX : A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // J. Heredity. 1997. Vol. 88, № 4. P. 333.
- Ellegren H.* First gene on the avian W chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds // Biological Sciences. 1996. Vol. 263. P. 1635 – 1641.
- Fridolfsson A-K., Gyllensten U. B., Jacobsson S.* Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus* : high frequency of extra-pair young in an island population. Sweden // Hereditas. 1997. Vol. 126, № 2. P. 127 – 132.
- Lack D.* The natural regulation of animal numbers. Oxford : Clarendon Press., 1954. 343 p.
- Lapshin N. V.* Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecol. Behav. 2000. Vol. 4. P. 1 – 30.
- 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.
- Lapshin N. V.* Specific features of annual cycles in long-distance migrant birds living at the range boundary : the example of the Wood Warbler, *Phylloscopus sibilatrix*, in the taiga zone of Northwestern Russia // Rus. J. of Ecology. 2009. Vol. 40, № 3. P. 199 – 205.