



Акустическое привлечение как метод для изучения социальных механизмов выбора гнездовой территории у птиц

А.Ю. Кретова^{1,2*} и Н.В. Лапшин¹

¹ Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ Карельский научный центр РАН, ул. Пушкинская 11, 185910 Петрозаводск, Республика Карелия, Россия; e-mail: lapshin@krc.karelia.ru

² ФГБУ «Нижне-Свирский государственный заповедник», ул. Правый берег р. Свирь 1, 187700 Лодейное поле, Ленинградская область, Россия; e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

Представлена 15 октября 2022; после доработки 1 декабря 2022; принята 17 февраля 2023

РЕЗЮМЕ

Акустическое привлечение птиц – метод, основанный на звуковой имитации присутствия птиц определенного вида на территории путем проигрывания различных акустических сигналов. В данной работе применена разновидность метода с использованием автоматических звукопроигрывающих станций (АЗПС), позволяющих имитировать близкую к естественной суточную вокальную активность птиц. Рассмотрены его варианты использования в процессе изучения социальных механизмов выбора птицами гнездовой территории, а также с целью выявления на территории присутствия редких и нерегулярно гнездящихся видов. При помощи данного метода было локально увеличено гнездовое население овсянки-ремеза *Ocyris rusticus* Pallas, 1776 (Emberizidae) – вида, в настоящее время занесенного в Красную книгу Российской Федерации (2001). Полученные результаты показали, что птицы преимущественно предпочитали поселяться на площадках, где АЗПС искусственно имитировали присутствие птиц того же вида. Кроме того, данный метод был использован в эксперименте по изучению социальной структуры поселения пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein, 1793 (Sylviidae) – малочисленного вида, обитающего здесь на северной периферии ареала. До прилета на территорию первых птиц АЗПС имитировали присутствие на площадках особей с разной песенной активностью (2 или 6 трелей/мин) с целью создания определенного социального окружения. Это выявило различия в поведении самцов в зависимости от типа песни, транслируемой на площадках, и позволило выдвинуть рабочую гипотезу о существовании у пеночки-трещотки консервативной и лабильной репродуктивных стратегий. Полученные результаты демонстрируют возможности использования данного метода при изучении роли акустических сигналов в территориальном поведении и формировании социальной структуры населения птиц. Знания о механизмах выбора особями индивидуальной территории могут быть использованы для природоохранных целей.

Ключевые слова: акустическое привлечение, конспецифичное привлечение, овсянка-ремез, *Ocyris rusticus*, пеночка-трещотка, *Phylloscopus sibilatrix*, репродуктивные стратегии, территориальное поведение

The use of song playback experiments to study the social mechanisms of bird settlement decisions

A.Yu. Kretova^{1,2*} and N.V. Lapshin¹

¹ Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Pushkinskaya Str. 11, 185910 Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia; e-mail: lapshin@krc.karelia.ru

* Автор-корреспондент / Corresponding author

² Federal State Budgetary Institution "Nizhne-Svirsky State Natural Reserve", St. Pravy bereg r. Svir 1, 187700 Lodeynoye Pole, Leningrad Province, Russia; e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

Submitted October 15, 2022; revised December 1, 2022; accepted February 17, 2023.

ABSTRACT

Acoustic playback techniques involve broadcasting of various sound stimuli to simulate the presence of a certain species. In this article, we applied a variation of the method using automatic sound-reproducing stations (ASRS), which imitate the daily vocal activity of birds that is close to natural. We investigated whether acoustic playback experiments help to examine the role of social cues for bird settlement decisions, as well as to detect the presence of rare and low-density species. Using this method, we were able to increase the local density of the rustic bunting *Ocyris rusticus* Pallas, 1776 (Emberizidae) – species, which is currently listed in the Red Book of the Russian Federation (2001). The findings of our study show that rustic buntings preferred to settle on plots where the song imitating the presence of conspecifics was broadcasted by ASRSs. In addition, the playback method was used to examine the social structure of the population of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein, 1793 (Sylviidae), a small species that lives here on the northern periphery of the range. The wood warbler songs were broadcasted by ASRSs before the arrivals of the first conspecifics to the breeding area. Songs with different acoustic activity (2 or 6 trills per min) were used to create a difference between the social environments on plots. The gathered data showed a display of two different behavioral responses of individuals (males) to different song types broadcasted on plots. Based on this observation, the main hypothesis is about the existence of both conservative and opportunistic male reproductive strategies of the wood warbler. The results demonstrate the possibility of using acoustic playback techniques to study the role of acoustic signals in territorial behavior and social structure of a bird population. Understanding the ways birds make settlement decisions is essential for the development of conservation practices.

Key words: acoustic playback, conspecific attraction, rustic bunting, *Ocyris rusticus*, wood warbler, *Phylloscopus sibilatrix*, reproductive strategies, territorial behavior

ВВЕДЕНИЕ

Акустическое привлечение птиц, или метод звуковой ловушки, используется на орнитологических станциях для привлечения птиц во время миграции (Herremans 1990; Mukhin et al. 2008; Стариков [Starikov] 2009). С 1988 г. этот метод применяется для отлова и индивидуального мечения при изучении территориального поведения птиц в пред- и гнездовой периоды (Лапшин [Lapshin] 1991, 2016, 2018). Принцип его работы заключается в звуковой имитации присутствия птиц определенного вида на территории, что включает в себя проигрывание различных акустических сигналов. В большинстве случаев для привлечения птиц на миграционные остановки используется демонстративная песня, несмотря на то, что во внегнездовой период песня, скорее всего, не выполняет никаких важных социальных функций, кроме того, что непосредственно указывает на присутствие здесь птиц. Проигрывание песни в гнездовой сезон на участке самца, наоборот, обычно

вызывает его агрессию по отношению к источнику звука. Такая реакция обоснована тем, что песня используется птицами не только для привлечения партнера по размножению, но и для защиты территории от других соперников (Мальчевский [Malchevsky] 1982; Collins 2004). При появлении на участке потенциальных конкурентов между птицами нередко возникают песенные дуэли, а иногда и драки.

Однако, несмотря на известный факт, что животные защищают свой участок от вторжения других особей, к настоящему времени накопилось множество свидетельств того, что территориальные животные одновременно стремятся поселиться поблизости от других представителей своего вида (конспецификов) (Мальчевский [Malchevsky] 1976, 1982; Buxton et al. 2020). Это явление получило название «conspecific attraction» или «конспецифичное привлечение» (Stamp 1988; Danchin et al. 2004), и проявляется оно в агрегации индивидуальных участков животных в период размножения и/или в локальном увеличении плотности населения.

Очевидно, животные получают определенную выгоду от поселения рядом с конспецификами, несмотря на то, что затраты на защиту и поддержание границ территорий увеличиваются. В настоящее время мы знаем, что на выбор животными участка для поселения влияют социальные сигналы их сородичей, а иногда и представителей других видов (Morinay et al. 2020), поэтому можем предположить, что социальная информация, которая передается при таких контактах, помогает животным оптимизировать выбор территории для поселения. Присутствие особей своего вида на территории само по себе может быть индикатором наличия здесь благоприятных биотопов (Мальчевский [Malchevsky] 1976, 1982), однако некоторые экспериментальные работы, проведенные в частности на птицах, показывают, что животные могут выбирать, рядом с какими особями они поселятся, т.е. дифференцированно использовать социальную информацию (Szymkowiak et al. 2016; Kelly and Ward 2017; Kelly et al. 2018).

Для птиц источником социальной информации нередко выступает их вокальная активность, в частности в период размножения наиболее значимым ее проявлением является демонстративная песня. Птицы поют, чтобы привлечь партнера для размножения и обозначить границы своей территории. Однако для получателя (того, кто слышит песню) она может нести гораздо больше информации, чем вкладывает в нее сам исполнитель: это прежде всего информация о самом певце – его здоровье (Garamszegi et al. 2004; Gorissen et al. 2005), агрессивности (Duyse et al. 2002; Brumm and Ritschard 2011), социальном статусе (Christie et al. 2004; Spencer et al. 2004), репродуктивном статусе (Temrin 1986; Spector 1992) и т.д. Эта информация может использоваться птицами для оценки их социального окружения или косвенно указывать на качество территории, которую занимают их потенциальные соседи.

Безусловно, для выбора участка птицы могут использовать свой индивидуальный опыт размножения в предыдущие годы или потратить больше времени на изучение территории, не ориентируясь на других сородичей. Однако использование таких социальных «подсказок» может быть выгодно как раз для молодых птиц без опыта размножения, или для тех, кто

прибывает в гнездовой ареал позже остальных особей и располагает ограниченным временем для выбора места для поселения. Можно предположить, что это позволяет птицам сокращать время на поиск гнездового биотопа, оценку его качества и встречу потенциального партнера для размножения, а значит позволяет им приступить к размножению в оптимальный для вида период, что ведет к синхронизации сроков начала последующих фаз годового цикла у большинства особей внутри популяции. Последнее особенно актуально для перелетных птиц, прежде всего дальних мигрантов, так как время их пребывания в гнездовом ареале лимитировано внутренними и внешними факторами.

Однако можем ли мы использовать эти знания в практических целях? Эксперименты показывают, что использование звуковой «приманки» (акустического привлечения) во время весеннего пролета приводит к увеличению численности птиц того же вида (конспецификов) на территории (Ward and Schlossberg 2004; Ahlering et al. 2010; Farrell et al. 2012). Это определило задачи настоящего исследования: оценить эффективность метода акустического привлечения как инструмента для 1) увеличения численности гнездового населения редких и малочисленных видов птиц; 2) уточнения видового состава орнитофауны той или иной территории и статуса пребывания отдельных видов на ней; 3) манипуляции социальным окружением птиц в эксперименте с целью исследования биологии вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2021–2022 гг. мы использовали метод акустического привлечения птиц на территории Нижне-Свирского заповедника (Ленинградская область, юго-восточное Приладожье) для привлечения на гнездование двух малочисленных здесь видов – овсянки-ремеза *Ocyris rusticus* Pallas, 1776 (Emberizidae) и пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* Bechstein, 1793 (Sylviidae). Овсянка-ремез в настоящее время занесена в Красную книгу Фенноскандии (Kotyranta et al. 1998), Красную книгу Российской Федерации (Danilov-Danilyan 2001) и в ряд региональных Красных книг РФ, включая Красную книгу Ленинградской области (Bublichenko et al. 2018), Республики Карелия (Kuznetsov 2020)

и др. Несмотря на наличие в заповеднике подходящих биотопов для обитания данного вида, их численность здесь невелика, что осложняет поиск птиц на большой территории. Пеночка-трещотка также имеет здесь низкую плотность гнездования, так как на севере Ленинградской области и юге Республики Карелия этот вид обитает на северной периферии ареала. Это проявляется в существовании здесь нестабильных поселений: по многолетним данным численность пеночки-трещотки в разные годы колебалась от 0 до 60–70 пар/км², а процент особей, возвращающихся на места предыдущего гнездования повторно, крайне мал (Lapshin 2005). Было выдвинуто предположение, что в субоптимальных и пессимальных условиях обитания роль социальной информации для особи возрастает. К тому же основная масса прилетающих птиц не имеет опыта размножения здесь в предыдущие годы, что также увеличивает для них значимость использования социальных сигналов конспецификов как источника информации о незнакомой территории.

Для проведения эксперимента был выбран частично затопленный сосняк-зеленомошник, расположенный в виде полосы длиной 9 км и шириной 300 м вдоль побережья Ладожского озера на возвышении, образованном старой береговой линией озера (первая гряда) и антропогенным ландшафтом времен Великой Отечественной войны в виде заросших насыпей, окопов, блиндажей и т.п. Видом-эдикатором в данном сообществе выступала сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*. Средний возраст деревьев

составлял 70–80 лет. В понижениях рельефа лес был частично затоплен, здесь в первый и второй ярус выходят отдельные деревья осины *Populus tremula*, березы *Betula* spp. и ели *Picea abies*, подрост представлен мелколиственными породами: березой, осиной и рябиной *Sorbus aucuparia*. На остальных участках подрост и второй ярус выражен слабо, таким образом, обширные пространства между нижними частями крон деревьев использовались пеночками-трещотками для токового полета. Кустарничковый ярус был представлен преимущественно черникой *Vaccinium myrtillus* и брусникой *Vaccinium vitis-idaea*, в мохово-лишайниковом ярусе господствовал сфагнум *Sphagnum* spp. Данный биотоп ограничен с северо-востока верховым болотом, с юго-запада – песчаными пляжами Ладоги и густой полосой кустарниковых зарослей. Биотоп был выбран на основе изучения биотопических предпочтений исследуемых видов и, в частности, для овсянки-ремеза – на основе данных о встречах предыдущих лет.

Для акустического привлечения овсянки-ремеза в 2022 г. были заложены 8 экспериментальных и 6 контрольных площадок на границе затопленной части леса и верхового болота. Аналогичный эксперимент с пеночкой-трещоткой начался раньше, в 2021 г., когда в лесной части того же маршрута были заложены 8 экспериментальных и 5 контрольных площадок. Площадь каждой площадки равнялась 4 га или 9 га соответственно для каждого эксперимента, а расстояние между их центрами составляло не менее 400 м или 600 м (Табл. 1). На всех

Таблица 1. Характеристики площадок и количество зарегистрированных птиц за весь период проведения экспериментов по акустическому привлечению овсянки-ремеза и пеночки-трещотки.

Table 1. Characteristics of the experimental plots and the total number of recorded birds of rustic bunting and wood warbler for the period of the acoustic playback experiments.

Вид Species	Площадки Plots:			Расстояние между центрами площадок, м Distance between the centers of the plots, m	Общее число зарегистрированных самцов/пар птиц Total number of registered males/pairs of birds
	экспериментальные, шт. experimental, number	контрольные, шт. control, number	площадь, га area, ha		
Овсянка-ремез Rustic bunting	8	6	4	400	5/3
Пеночка-трещотка Wood warbler	8	5	9	600	104/24

экспериментальных площадках были установлены автономные звукопроигрывающие станции (АЗПС), которые в период весеннего пролета и в гнездовой период ежедневно проигрывали видовую песню, имитируя близкую к естественной вокальную суточную активность птиц. На контрольных площадках АЗПС не были установлены, и звуковое привлечение не использовалось. Площадки всех типов располагались линейно вдоль побережья Ладожского озера и чередовались друг с другом.

Эксперимент по акустическому привлечению овсянки-ремеза выполнен в период с 25 апреля по 15 мая 2022 г. в течение весеннего пролета. Работы по привлечению пеночки-трещотки в 2021 г. проводили со 2 мая по 25 июля, т.е. практически с начала весеннего прилета и до завершения репродуктивного периода, в течение которого и могут появляться новые особи (Lapshin 2005). В 2021 г. на экспериментальных площадках мы установили по две АЗПС на расстоянии от 30 до 60 м друг от друга, тем самым имитируя присутствие двух самцов пеночки-трещотки на каждой. Первые станции на каждой площадке были установлены 2 мая, вторые – 20 мая.

Оба исследуемых вида являются ночными мигрантами; для них характерна дневная активность пения с пиком в утренние часы. В соответствии с этим в эксперименте проигрывание песни автоматически начиналось за 1.5–2 часа до рассвета. АЗПС ежедневно транслировали МР3-запись песни овсянки-ремеза в течение 9 часов утром, но после каждого 23-минутного отрезка активного пения следовал 7-минутный «белый шум», в который ничего не проигрывали. Для имитации суточной вокальной активности пеночки-трещотки АЗПС транслировали запись в течение первых 11 часов утром: через каждый 15-минутный отрезок пения в запись был включен 5-минутный «белый шум». Чтобы имитировать приближенную к естественной суточную активность пения самцов каждого вида, в послеобеденное время в записи были добавлены дополнительные перерывы в проигрывании продолжительностью от 1 до 3 часов, а в ночное время АЗПС проигрывали «белый шум». Для того, чтобы АЗПС воспринимались птицами как присутствие на территории одних и тех же самцов, мы не меняли записи в течение эксперимента, чтобы уже поселившиеся птицы

не воспринимали изменения репертуара пения как исчезновение самца-соседа, рядом с которым они поселились изначально, и появление на территории нового самца-конкурента.

В подготовленную нами МР3-запись голоса овсянки-ремеза, помимо песен самцов, были включены видовые призывные крики, сигналы тревоги, а также миграционные сигналы (в течение 1 часа за 2–3 часа до рассвета). Для акустического привлечения пеночки-трещотки мы использовали только демонстративную видовую песню. В 2021 г. на четырех площадках АЗПС проигрывали записи, имитирующие присутствие здесь самцов пеночки-трещотки с высокой песенной активностью (6 трелей/мин, Рис. 1 сверху), на четырех других площадках – самцов с низкой (2 трели/мин, Рис. 1 внизу) песенной активностью (на основе методики Szymkowiak et al. 2016). Поскольку известно (Szymkowiak et al. 2016), что частота исполнения трели самцами пеночки-трещотки отражает их последующий успех в привлечении самки и в то же время является сигналом агрессии при взаимодействиях между самцами (Szymkowiak and Kuczyński 2017), то мы условно считали, что записи с высокой песенной активностью (6 трелей/мин) имитируют присутствие здесь «более агрессивных» самцов (4 площадки, группа 2), а с низкой песенной активностью (2 трели/мин) – «менее агрессивных» самцов (4 площадки, группа 3). Соответственно на контрольных площадках ничего не проигрывалось (5 площадок, группа 1).

Известно, что самцы пеночки-трещотки при рекламировании территории используют два типа песни, частота исполнения которых различается: это – трель и свистовая песня («тю-тю-тю»). Свистовую песню активно исполняют только холостые или политерриториальные самцы, рекламирующие свой второй участок (Temrin 1986). Так как нашей задачей было имитировать присутствие на площадке холостых самцов, она также была добавлена в каждую запись, но с одинаковой частотой исполнения – одна песня в минуту (Рис. 1). Другие акустические сигналы вида не были включены в звуковые дорожки. В пределах каждой экспериментальной площадки были использованы записи песни от двух разных самцов, одна из которых была взята на сайте xeno-canto.org, вторая записана

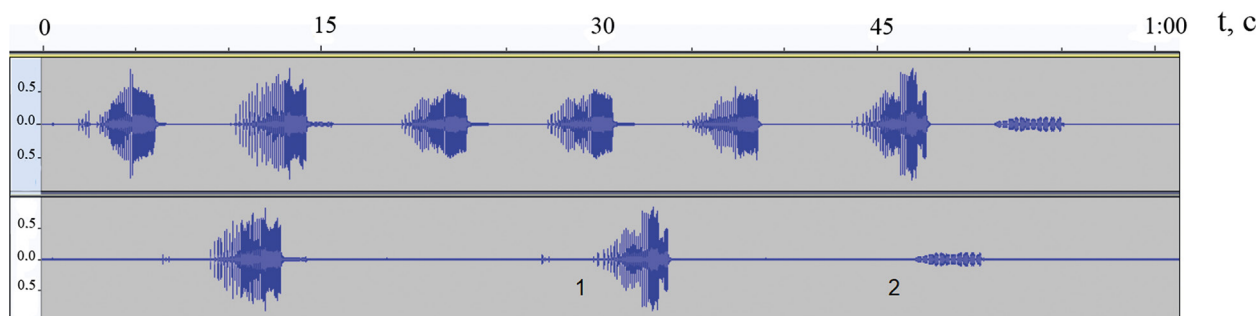


Рис. 1. Образцы сонограмм записей, использованных в эксперименте по привлечению пеночки-трещотки, с частотой исполнения песни 6 трелей/мин, имитирующей присутствие «более агрессивных» самцов (вверху), и 2 трели/мин, имитирующей присутствие «менее агрессивных» самцов (внизу): 1 – сонограмма записи трели; 2 – сонограмма записи свистовой песни.

Fig. 1. Samples of sonogram of the wood warbler records used in the acoustic playback experiments with a song frequency of 6 trills/min simulating the presence of “more aggressive” males (top), and 2 trills/min simulating the presence of “less aggressive” males (bottom): 1 – sonogram recording of a trill; 2 – sonogram recording of a whistling song.

в 2021 г. от местного самца пеночки-трещотки. Эти две записи были использованы на всех экспериментальных площадках, чтобы избежать влияния индивидуальных особенностей пения отдельных самцов. Единственное различие в записях на площадках группы 2 и 3 состояло в разной продолжительности пауз между трелями, сокращенными или увеличенными при помощи программы для работы со звуковыми дорожками, благодаря чему и была достигнута различная частота исполнения песен в записях (Рис. 1).

Мы проводили подсчет всех увиденных или услышанных птиц изучаемого вида на площадках методом абсолютного учета в утренние часы при отсутствии неблагоприятных погодных явлений (сильный ветер, дождь). Одновременно с этим при помощи GPS-навигатора мы измеряли расстояние от места встречи до центра площадки и ближайшей АЗПС. В 2021 г. был проведен эксперимент только по привлечению пеночки-трещотки, но каждые 2 дня со 2 мая до 25 июля мы выполняли учеты обоих изучаемых видов (овсянки-ремеза, пеночки-трещотки) на данном маршруте; одновременно осуществлялся поиск самок и их гнезд. В 2022 г. учитывали птиц на всех площадках в период с 25 апреля до 15 мая раз в 2 дня, а с 15 мая до 25 июля – не менее одного раза в пятидневку, что позволило нам также сравнить численность обоих видов за два смежных года. Основные песенные посты самцов и местоположение гнезд картировали на местности, используя GPS-точки. Отдельно

для каждого самца пеночки-трещотки подсчитывали количество дней, которые самец находился на участке. Все поющие птицы, которые задерживались на территории на период более 7 дней, считались «резидентными» самцами, и были нами отловлены и индивидуально помечены алюминиевыми и цветными кольцами для их последующей идентификации. Самцы, которые появлялись на участке временно (не более 7 дней) и затем улетали, учитывались отдельно как «блуждающие» самцы и не были отловлены. Если самец в течение двух утренних учетов не был нами зарегистрирован на своем участке, в том числе при использовании метода «звуковой ловушки», мы считали, что он покинул территорию. Определение пола у отловленных пеночек-трещоток, не имеющих полового диморфизма вне брачного периода, осуществлялось по критериям, разработанным Н.В. Лапшиным (Лапшин [Lapshin] 1998). В частности эти критерии использовали для птиц, отловленных на Ладужской орнитологической станции (ЛОС), находящейся на территории Нижне-Свирского заповедника.

Для записи голосов птиц был использован диктофон Sony ICD-SX712, для проигрывания голосов – портативные аудиосистемы DEXP P390 (>75 dB, 50Hz-20KHz) и Stereo BT speakers TG-143 (>90 bB, 120Hz-20KHz), портативные аккумуляторы DEXP SS15BK и реле времени XY-J02 SONGLE SRD-05VDC-SL-C. Для фиксирования мест встреч птиц и местоположения

гнезд был использован GPS-навигатор Garmin eTrex. Для обработки записей птиц была использована программа Audacity® Cross-Platform Sound Editor 3.0.2.

Статистическая обработка данных и построение графиков были проведены в программе R-studio R version 4.1.2 (2021-11-01). Для проверки выборок данных на нормальность был использован тест Шапиро-Уилка. Для сравнения численности самцов в каждой группе применялся непараметрический U-критерий Манна-Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2022 г. на 4 из 8 экспериментальных площадках, где проигрывали запись голоса овсянки-ремез, было зарегистрировано 5 самцов и 3 самки этого вида. На одной из площадок изначально поселились два самца и одна самка. В течение мая мы наблюдали их совместные перемещения по территории и погони, но затем один самец исчез. Оставшаяся пара держалась на участке вплоть до июня, однако подтвердить их гнездование не удалось. Две пары поселилось еще на двух площадках, где в июле были встречены два выводка еще плохо летающих слетков, при которых тревожились родители. Расстояние между точками, где были зарегистрированы выводки с разницей в 2 дня, было 800 м, т.е., очевидно, что это выводки двух разных пар. Еще один самец, статус пребывания которого установить не удалось, поселился на другой площадке, однако после непродолжительного обитания и пения там он исчез. На контрольных площадках не удалось выявить присутствие ни одной особи. В 2021 г. на этом маршруте лишь однажды удалось встретить самца со слетками.

В 2021 г. на Ладожской орнитологической станции (ЛОС), находящейся на территории заповедника, первая особь пеночки-трещотки (самец) была отловлена 8 мая, а первые поющие самцы в лесу появились 11 мая; прилет самок был зарегистрирован лишь после 20 мая.

Общая численность самцов пеночек-трещоток на экспериментальных площадках, где проигрывали песню с высокой песенной активностью (группа 2), была статистически значимо выше, чем на контрольных площадках

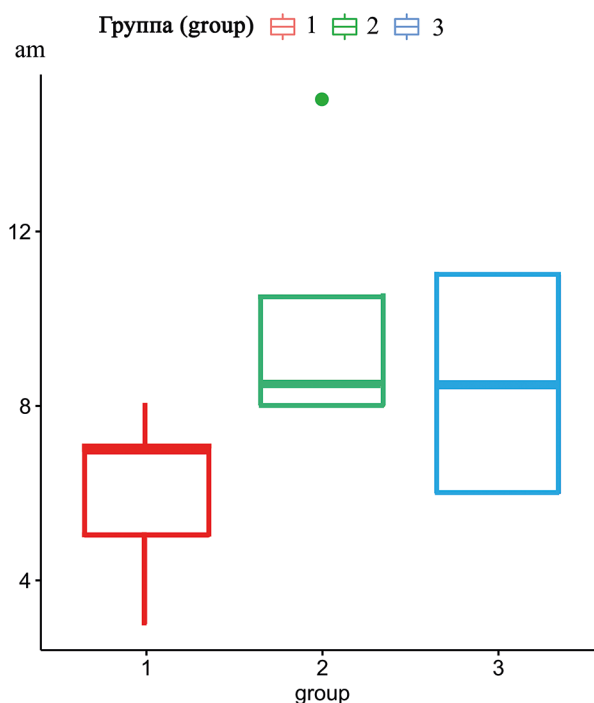


Рис. 2. Общее количество самцов пеночки-трещотки на площадках: am – все самцы, зарегистрированные на площадке в течение гнездового периода («резидентные» и «блуждающие»); 1 – контрольные площадки; 2 – экспериментальные площадки, где проигрывалась песня с высокой песенной активностью («более агрессивный самец» – 6 трелей/мин); 3 – экспериментальные площадки, где проигрывалась песня с низкой песенной активностью («менее агрессивный самец» – 2 трели/мин).

Fig. 2. Total number of wood warbler males at the sites: am – all males registered at a site during the nesting period (“residents” and “floaters”); 1 – control sites; 2 – experimental sites where a song with high song activity was broadcasted (“more aggressive” male – 6 trills/min); 3 – experimental sites where a song with low song activity was broadcasted (“less aggressive” male – 2 trills/min).

(группа 1) (Mann–Whitney U test, $W = 15$, p -value = 0.05). При этом общая численность самцов на площадках, где исполнялась песня с низкой песенной активностью (группа 3), достоверно не отличалась от численности птиц на контрольных площадках (группа 1) ($W = 10$, p -value = 0.66) или площадках, где проигрывалась песня с высокой активностью (группа 2) ($W = 6$, p -value = 0.66) (Рис. 2). Так как мы отдельно учитывали «резидентных» и «блуждающих» самцов, удалось выяснить, что численность «блуждающих» самцов на площадках

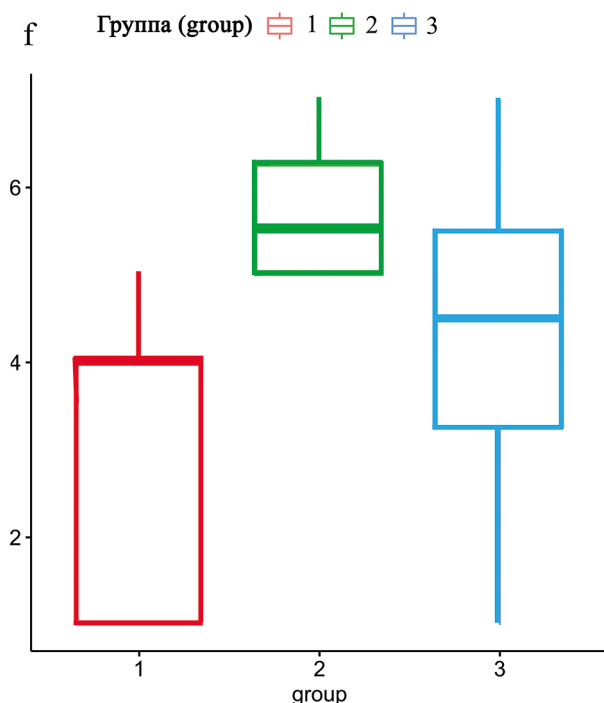


Рис. 3. Общее количество «блуждающих» самцов пеночки-трещотки на площадках: f – все «блуждающие самцы», зарегистрированные на площадке в течение гнездового периода; 1 – контрольные площадки; 2 – экспериментальные площадки, где проигрывалась песня с высокой песенной активностью («более агрессивный самец» – 6 трелей/мин); 3 – экспериментальные площадки, где проигрывалась песня с низкой песенной активностью («менее агрессивный самец» – 2 трели/мин).

Fig. 3. Total number of wood warbler “floater” males at the sites: f – all “floater” males registered at a site during the nesting period; 1 – control sites; 2 – experimental sites where a song with high song activity was broadcasted (“more aggressive” male – 6 trills/min); 3 – experimental sites where a song with low song activity was broadcasted (“less aggressive” male – 2 trills/min).

группы 2, была статистически значимо выше, чем на контрольных площадках (группа 1) ($W = 15$, p -value = 0.05), но не отличалась достоверно от численности «блуждающих» самцов на площадках группы 3 ($W = 4.5$, p -value = 0.37). Также численность «блуждающих» самцов на площадках группы 3 статистически значимо не отличалась от численности самцов на контрольных площадках (группа 1) ($W = 10$, p -value = 0.65) (Рис. 3). Численность «резидентных» самцов также статистически значимо не отличалась на всех площадках.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в ходе экспериментов данные продемонстрировали, что метод акустического привлечения птиц с использованием демонстративной песни можно использовать в период весеннего пролета для привлечения на гнездование малочисленных видов. Эксперимент по привлечению овсянки-ремеза показал, что при наличии выбора между экспериментальными и контрольными площадками птицы поселялись преимущественно на площадках, где имитировалось присутствие конспецификов. Так, в 2021 г. на маршруте, где проводили регулярные учеты численности птиц и в последующем располагались экспериментальные площадки, был лишь однажды встречен самец этого вида со слетками. В 2022 г., когда проводился эксперимент по акустическому привлечению, количество гнездовых пар на данном маршруте увеличилось до трех. Тем не менее по результатам эксперимента одного года нельзя с уверенностью сказать, увеличилась ли численности птиц данного вида в заповеднике в целом или произошло лишь перераспределение птиц по территории.

Задачей данного метода было также облегчить поиск редких и нерегулярно гнездящихся видов, в частности овсянки-ремеза. Площадь заповедника в настоящее время составляет 423 км². Большую часть этих территорий занимают верховые болота, при этом учетные маршруты в основном сосредоточены в лесных участках, так как передвигаться по болотистой местности сложно, а в некоторых частях без специальной техники вообще невозможно. Таким образом, можно предположить, что одна из причин редких встреч овсянки-ремеза состоит не только в низкой плотности здесь этого вида, но и в невозможности обследовать все биотопы, пригодные для ее обитания. На наш взгляд, в таких условиях может помочь применение метода акустического привлечения птиц. Сам метод не трудоемок и не требует дорогостоящего оборудования. Его удобство заключается в том, что, привлекая птиц на конкретный участок, мы уже знаем, где их искать. Полученные таким образом данные все же не следует экстраполировать на большую территорию, однако они позволяют уточнить видовой состав орнитофауны

исследуемой местности и статус пребывания отдельных видов.

Метод акустического привлечения птиц может быть использован при разработке природоохранных мероприятий, в частности для привлечения птиц на конкретную территорию с целью их охраны, контроля, и, возможно, для осуществления мероприятий по увеличению их численности. В настоящее время предполагается, что явление конспецифичного привлечения может быть также причиной поселения птиц в неблагоприятных биотопах, например, претерпевших быструю деградацию вследствие антропогенного воздействия (Stodola and Ward 2017). Такое поведение может приводить к снижению репродуктивного успеха особей. В подобной ситуации метод акустического привлечения можно использовать как противовес данному явлению, т.е. для привлечения птиц в более благоприятные, устойчивые биотопы, какими в России, например, являются особо охраняемые природные территории. Другой вариант использования рассматриваемого метода – это привлечение птиц в рекультивируемые ландшафты, для того чтобы стимулировать их восстановление. Так как первые результаты от использования этого метода можно получить уже в первые годы применения, то его можно использовать как инструмент быстрого реагирования на деградацию сообществ птиц в условиях стремительно меняющегося мира.

Используя метод акустического привлечения, в то же время необходимо помнить о возможности создания для птиц «экологических ловушек», когда мы привлекаем птиц в изначально неблагоприятные для гнездования местообитания и таким образом снижаем репродуктивный успех птиц. Так, на примере малого эмпидонакса *Empidonax minimus* (W.M. Baird et S.F. Baird, 1843) (Tyrannidae) было показано, что в эксперименте птицы поселялись на всех площадках, где проигрывались акустические сигналы конспецификов, независимо от размера участка леса, где они были расположены, хотя вне эксперимента птицы предпочитали участки с большей площадью, вероятно, избегая фрагментированной среды обитания (Fletcher 2009). Таким образом, присутствие конспецификов оказалось для них решающим фактором при поселении. Этот момент требу-

ет особого внимания, так как даже специалист не всегда может выбрать наиболее пригодный биотоп для избранного вида и учесть все сопутствующие факторы. Поэтому мы считаем, что при применении акустического привлечения необходим контроль успешности размножения птиц на территории. Более того, следует отметить, что социальные механизмы выбора гнездового участка птицами, в том числе в ответ на применение «звуковых приманок», в настоящее время недостаточно изучены: например, не выяснена роль акустических сигналов конспецификов при формировании социальной структуры населения. Так, полученные данные по пеночке-трещотке продемонстрировали, что для применения этого метода зачастую требуются дополнительные исследования биологии вида и используемых им социальных сигналов при акустическом общении.

При использовании метода акустического привлечения на пеночке-трещотке нам не удалось статистически значимо увеличить число пар на территории, как и не увеличилось общее число «резидентных» самцов ни на одном из типов площадок. Из этого следует, что причина была не только в недостаточном числе прилетевших самок. Вместе с тем установлено, что увеличилось число «блуждающих» самцов на площадках, где проигрывается песня с высокой песенной активностью (Рис. 3). «Блуждающие» самцы появлялись на территории лишь на короткий период времени (не более 7 дней) и затем покидали участок. Соответственно, в формировании постоянного населения птиц они не принимали участия.

Ранее акустический метод привлечения птиц был использован для пеночки-трещотки в Польше (Szymkowiak et al. 2016), в центральной области их ареала, где вид находится в оптимальных условиях существования. Исследователям удалось не только привлечь «блуждающих» самцов, но и увеличить численность «резидентных» самцов на площадках. К тому же «резидентные» самцы предпочитали селиться на площадках, где проигрывалась песня с низкой песенной активностью («менее агрессивные» самцы), предположительно, это помогало им снизить затраты на внутривидовую конкуренцию (Szymkowiak et al. 2016). Однако оба исследования (Szymkowiak et al. 2016;

наши данные) демонстрируют, что количество «блуждающих» самцов статистически значимо было выше на площадках, где проигрывалась песня с высокой песенной активностью («более агрессивные» самцы). Это доказывает, что «блуждающие» и «резидентные» самцы в действительности по-разному используют полученную ими социальную информацию и, вероятно, ориентируются на разные социальные сигналы или их характеристики.

Таким образом, расхождение в поведенческих ответах пеночки-трещотки на проигрывание песни с разной песенной активностью и то, что в нашей работе мы обнаружили этот ответ только у «блуждающих» самцов, позволило предположить, что разные самцы могут преследовать разные репродуктивные стратегии. Стратегия одних самцов направлена на привлечение постоянного партнера для размножения и на удержание постоянного индивидуального участка (консервативная стратегия). Стратегия других самцов выражается в постоянном перемещении по территориям других самцов и спаривании с чужими самками (лабильная стратегия). Если так, то «блуждающие» самцы стремятся оставить как можно больше так называемых «экстрапарных», т.е. внебрачных птенцов в чужих гнездах. В популяциях с неравным соотношением полов такая стратегия могла бы быть выгодной, так как при дефиците партнеров, с одной стороны, позволяет большему количеству особей оставить потомство, с другой – повысить генетическое разнообразие в популяции, что важно для расширения гнездового ареала и обитания на его пределе (Lapshin et al. 2018).

Частично данную гипотезу подтверждают данные о наличии внебрачных птенцов в гнездах пеночки-трещотки в средней полосе России. По литературным данным частота появления таких птенцов велика – они встречались в более чем половине исследованных гнезд (в 57% гнезд), и доля их достигала 28% от общего числа исследованных птенцов (Белоконов и др. [Belokon et al.] 2020). При этом установлено, что даже молекулярно-генетическими методами часто не удается выявить отцов внебрачных птенцов среди ближайших территориальных особей (самцов-соседей) (Moskalenko et al. 2014). Схожая ситуация наблюдается

и у пеночки-веснички *P. trochilus* (Linnaeus, 1758) (Лапшин и др. [Lapshin et al.] 2018), где также не удалось найти самцов, участвовавших в экстрапарных копуляциях. В то же время для другого вида – бурой пеночки *P. fuscatus* (Blyth, 1842) – достоверно известно, что отцами внебрачных потомков часто были самцы из пар на соседних участках (Forstmeier and Keßler 2001). Ранее уже предполагалось, что часть самцов пеночки-трещотки, перемещающихся по территориям, участвует в экстрапарных копуляциях (Горецкая и Гаврилов [Goretskaya and Gavrilov] 2017; Лапшин [Lapshin] 2020), однако мы предполагаем, что это не результат связей самки со случайно оказавшимися поблизости самцами, еще не выбравшими территорию после прибытия в гнездовой ареал, а результат репродуктивной стратегии, которой следуют определенные самцы. Более того, для данного вида характерна высокая подвижность особей в течение всего гнездового периода, которая и может быть вызвана попытками блуждающих самцов найти чужих самок, готовых к спариванию.

Таким образом, метод акустического привлечения птиц в нашем исследовании выступал в роли инструмента для манипуляции социальным окружением птиц. В дальнейшем планирование экспериментов с проигрыванием разных вариантов песни может помочь нам в выяснении причин избирательного поведения пеночек-трещоток при выборе территории, а также роли различных акустических сигналов при реализации птицами разных репродуктивных стратегий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты демонстрируют возможность использования метода акустического привлечения птиц на гнездование (прежде всего, открыто гнездящихся видов воробьиных птиц), как в научных, так и в практических целях. В частности, этот метод может применяться при уточнении видового состава орнитофауны или проведении природоохранных мероприятий, например, на особо охраняемых природных территориях. При правильной разработке метод привлечения птиц в благоприятные для них биотопы, обычно не заселяемые видом из-за низкой численности особей, может

способствовать увеличению успеха размножения и сохранению вида. Однако при использовании данного метода необходимо дополнительно оценивать успешность гнездования птиц на территории, так как неправильный выбор места для привлечения птиц может привести к снижению репродуктивного успеха поселившихся здесь особей вследствие неблагоприятных условий для гнездования и выживания потомства. Для корректного применения метода необходимо также изучение роли социальных механизмов при выборе птицами участка для поселения и репродуктивной стратегии, так как это влияет на социальную структуру формирующегося населения, что было нами показано на примере пеночки-трещотки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы особо признательны А.С. Симонову и М.В. Матанцевой за методологические советы и помощь в процессе статистической обработки полученных результатов. Мы благодарны Д.Н. Толстову за помощь в подготовке оборудования для эксперимента, а также коллективу Нижне-Свирского заповедника – Д.А. Старикову, Т.А. Рымкевич, В.А. Рыженковой и Д.А. Васильеву – за консультации и техническую поддержку в процессе полевой работы. Авторы хотели бы выразить искреннюю благодарность рецензентам за подробный разбор рукописи статьи и внесение ряда важных замечаний и предложений, которые помогли нам улучшить статью. Исследование выполнено в рамках государственного задания ИБ КарНЦ РАН № FMEN-2022-0003 и темы ФГБУ «Нижне-Свирский государственный природный заповедник» ЕГИСУ НИОКТР – 122062200061-6.

ЛИТЕРАТУРА

- Ahlering M.A., Arlt D., Betts M.G., Fletcher R.J., Nocera J.J. and Ward M.P. 2010. Research needs and recommendations for the use of conspecific-attraction methods in the conservation of migratory songbirds. *Condor*, **112**(2): 252–264. <https://doi.org/10.1525/cond.2010.090239>
- Belokon M.M., Belokon Yu.S. and Goretskaia M.Ya. 2020. Extra-pair offsprings, song structure and the level of testosterone in the wood warbler in central Russia. Abstracts of the XV International Ornithological conference of Northern Eurasia, dedicated to the memory of academician M.A. Menzhir (to the 165th anniversary of his birth and the 85th anniversary of his death): Ornithological research in the countries of Northern Eurasia. Belorusskaya Nauka, Minsk: 65–66. [In Russian].
- Brumm H. and Ritschard M. 2011. Song amplitude affects territorial aggression of male receivers in chaffinches. *Behavioral Ecology*, **22**(2): 310–316. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq205>
- Bublichenko Yu.N., Golubkov S.M. and Kiyashko P.V. (Eds). 2018. Red Book of the Leningrad Region. Animals. Papyrus, St. Petersburg, 560 p. [In Russian].
- Buxton V.L., Enos J.K., Sperry J.H. and Ward M.P. 2020. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa. *Ecology and Evolution*, **10**: 12690–12699. <https://doi.org/10.1002/ece3.6922>
- Collins S.A. 2004. Vocal fighting and flirting: the functions of birdsong. In: P. Marler and H. Slabbekoorn (Eds). *Nature's Music: the Science of Birdsong*. Academic Press, Amsterdam, etc.: 39–79. <https://doi.org/10.1016/B978-012473070-0/50005-0>
- Christie P.J., Mennill D.J. and Ratcliffe L.M. 2004. Pitch shifts and song structure indicate male quality in the dawn chorus of black-capped chickadees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **55**(4): 341–348. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0711-3>
- Danchin E., Giraldeau L.-A., Valone T.J. and Wagner R.H. 2004. Public information: from noisy neighbors to cultural evolution. *Science*, **305**: 487–491. <https://doi.org/10.1126/science.1098254>
- Danilov-Danilyan V.I. (Ed.). 2001. Red Data Book of the Russian Federation. Animals. AST, Astrel, 862 p. [In Russian].
- Duysse E. van, Pinxten R. and Eens M. 2002. Effects of testosterone on song, aggression, and nestling feeding behavior in male great tits, *Parus major*. *Hormones and Behavior*, **41**(2): 178–186. <https://doi.org/10.1006/hbeh.2001.1747>
- Farrell S.L., Morrison M.L., Campomizzi A.J. and Wilkins R.N. 2012. Conspecific cues and breeding habitat selection in an endangered woodland warbler. *Journal of Applied Ecology*, **81**(5): 1056–1064. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2012.01995.x>
- Fletcher Jr R. J. 2009. Does attraction to conspecifics explain the patch-size effect? An experimental test. *Oikos*, **118**(8): 1139–1147. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17342.x>
- Forstmeier W. and Keßler A. 2001. Morphology and foraging behaviour of Siberian *Phylloscopus* warblers. *Journal of Avian Biology*, **32**(2): 127–138. <https://doi.org/10.1034/j.1600-048X.2001.320205.x>
- Garamszegi L.Z., Moller A.P., Torok J., Michl G., Peczeley P. and Richard M. 2004. Immune challenge mediates vocal communication in a passerine bird: an experiment. *Behavioral Ecology*, **15**(1): 148–157. <https://doi.org/10.1093/beheco/arg108>

- Goretskaya M.Ya. and Gavrilov V.V. 2017.** The number and territorial structure of the wood warbler population at the Zvenigorod biological station of Moscow State University for 2000–2016. In: E.S. Preobrazhenskaya et al. (Eds). Population dynamics of birds in terrestrial landscapes: 30th Anniversary of the monitoring programs for wintering birds in Russia and adjacent regions “Parus” and “Eurasian Christmas Registration”: Proceedings of the All-Russian conference, Zvenigorod Biostation of Lomonosov Moscow State University (March 17–21, 2017). KMK, Moscow: 205–207. [In Russian].
- Gorissen L., Snoeijis T., Duyse E. V. and Eens M. 2005.** Heavy metal pollution affects dawn singing behaviour in a small passerine bird. *Oecologia*, **145**(3): 504–509. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0091-7>
- Herremans M. 1990.** Can night migrants use interspecific song recognition to assess habitat? *Gerfaut*, **80**: 141–148.
- Kelly J.K. and Ward M.P. 2017.** Do songbirds attend to song categories when selecting breeding habitat? A case study with a wood warbler. *Behaviour*, **154**(11): 1123–1144. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003461>
- Kelly J.K., Chiavacci S.J., Benson T.J. and Ward M.P. 2018.** Who is in the neighborhood? Conspecific and heterospecific responses to perceived density for breeding habitat selection. *Ethology*, **124**(4): 269–278. <https://doi.org/10.1111/eth.12730>
- Kotyranta H., Uotila P., Sulkava S. and Peltonen S.-L. (Eds). 1998.** Red Book of Eastern Fennoscandia. Ministry of the Environment, Helsinki, 351 p.
- Kuznetsov O.L. (Ed.). 2020.** Red Book of the Republic of Karelia. CONSTANT, Belgorod, 448 p. [In Russian].
- Lapshin N.V. 1991.** Experience with the use of a sound trap in the study of *Phylloscopus* warblers in southern Karelia. Materials of the 10th All-Union Ornithological Conference (17–20 September, Vitebsk). Part 2, Vol. 2. Science and Technology, Minsk: 20–21. [In Russian].
- Lapshin N.V. 1998.** Sex determination in Eastern European warblers of the genus *Phylloscopus*. *The Russian Journal of Ornithology*, **56**: 1–8. [In Russian].
- Lapshin N.V. 2005.** Biology of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in the taiga zone of north-western Russia. *Avian Ecology and Behaviour*, **13**: 25–46.
- Lapshin N.V. 2016.** Peculiarities of pre-nesting behavior of *Phylloscopus* warblers in the northern part of their range. *Biological Communications*, **1**: 100–115. [In Russian].
- Lapshin N.V. 2018.** Experience of using the “sound trap” in the study of *Phylloscopus* warblers in southern Karelia. *The Russian Journal of Ornithology*, **27**(1555): 202–203. [In Russian].
- Lapshin N.V. 2020.** Biology and demography of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Karelia and in the north of the Leningrad region. *The Russian Journal of Ornithology*, **29**(1951): 3301–3335. [In Russian]. <https://doi.org/10.24412/FiirEdE8V-g>
- Lapshin N.V., Topchieva L.V., Simonov S.A., Matantseva M.V. and Rendakov N.L. 2018.** Estimation of the genetic Diversity of willow warbler populations of the subspecies *Phylloscopus trochilus acredula* (L.) in different parts of its nesting area in the European part of Russia. *Biology Bulletin*, **45**(4): 320–324. <https://doi.org/10.1134/S1062359018040088>
- Malchevsky A.S. 1976.** Sound communication of animals (on the example of birds). *Bulletin of the Leningrad University*, **21**: 19–30. [In Russian].
- Malchevsky A.S. 1982.** Biological bases of sound communication of birds. *Journal of Zoology*, **61**(7): 1000–1008. [In Russian].
- Moskalenko V.N., Belokon M.M., Belokon Y.S. and Goretskaia M.I. 2014.** Extra-pair young in nests of the Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) in the Middle Russia. 26th International Ornithological Congress 2014 (18–24 August 2014, Tokyo). *Ornithological science (Tokyo)*, **13**: 14.
- Morinay J., Forsman J. T. and Doligez B. 2020.** Heterospecific song quality as social information for settlement decisions: an experimental approach in a wild bird. *Animal Behaviour*, **161**: 103–113. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2020.01.002>
- Mukhin A., Chernetsov N. and Kishkinev D. 2008.** Acoustic information as a distant cue for habitat recognition by nocturnally migrating passerines during landfall. *Behavioral Ecology*, **19**(4): 716–723. [In Russian]. <https://doi.org/10.1093/beheco/arn025>
- Spector D.A. 1992.** Wood-warbler song systems. *Current Ornithology*, **9**: 199–238. https://doi.org/10.1007/978-1-4757-9921-7_6
- Spencer K.A., Buchanan K.L., Goldsmith A.R. and Catchpole C.K. 2004.** Developmental stress, social rank and song complexity in the European starling (*Sturnus vulgaris*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **271**(3): 121–123. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0122>
- Stamps J.A. 1988.** Conspecific attraction and aggregation in territorial species. *American Naturalist*, **131**: 329–347. <https://doi.org/10.1086/284793>
- Starikov D.A. 2009.** Experience of using sound lures for catching birds at the Ladoga ornithological station. *The Russian Journal of Ornithology*, **18**(533): 2205–2212. [In Russian].
- Stodola K.W. and Ward M. P. 2017.** The emergent properties of conspecific attraction can limit a species’ ability to track environmental change. *The American Naturalist*, **189**(6): 726–733. <https://doi.org/10.1086/691469>
- Szymkowiak J. and Kuczynski L. 2017.** Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial

- contests in the wood warbler. *Journal of Avian Biology*, **48**(2): 275–283. <https://doi.org/10.1111/jav.00969>
- Szymkowiak J., Thomson R.L. and Kuczyński L. 2016.** Wood warblers copy settlement decisions of poor quality conspecifics: Support for the tradeoff between the benefit of social information use and competition avoidance. *Oikos*, **125**: 1561–1569. <https://doi.org/10.1111/oik.03052>
- Temrin H. 1986.** Singing behaviour in relation to polyterritorial polygyny in the wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*). *Animal Behaviour*, **34**: 146–152. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90016-3](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90016-3)
- Ward M.P. and Schlossberg S. 2004.** Conspecific attraction and the conservation of territorial songbirds. *Conservation Biology*, **18**(2): 519–525. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00494.x>