

УДК 598.288.6:591.521:591.557

СЛУЧАИ ВНУТРИВИДОВОГО ГНЕЗДОВОГО ПАРАЗИТИЗМА ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ (*PHYLLOSCOPUS TROCHILUS*, PASSERIFORMES)

© 2020 г. М. В. Матанцева^а, *, С. А. Симонов^а, Н. В. Лапшин^а

^аИнститут биологии – обособленное подразделение

Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр РАН” (ИБ КарНЦ РАН), Петрозаводск 185910, Россия

*e-mail: Maria.Matantseva@bio.krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 12.12.2018 г.

После доработки 11.03.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.

Насколько известно, на данный момент опубликовано только два сообщения о доказанных посредством молекулярно-генетических методов (МГМ) случаях внутривидового гнездового паразитизма (ВГП) пеночек (род *Phylloscopus*). Эти данные были получены в Европе на пеночке-весничке (*Ph. trochilus* (L. 1758)) и до сих пор оставались уникальными. В ходе исследований, проведенных с помощью МГМ в европейской части России, нам удалось выявить новые факты ВГП у этого вида. Полученные данные значимы ввиду крайне малой изученности ВГП у пеночек и близких групп птиц. В сообщении также представлен обзор таких свидетельств возможного проявления ВГП пеночек, как увеличенный размер кладки, с оценкой надежности их использования при изучении обсуждаемого явления.

Ключевые слова: внутривидовой гнездовой паразитизм, гнездовая биология, семейная структура, подкладывание яиц, размер кладки, *Phylloscopus trochilus*

DOI: 10.31857/S004451341909006X

Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus* (L. 1758)) является видом с разнообразными репродуктивными отношениями. Накоплено много сведений по моно- и полигамии этих птиц, а также данных по экстрапарному отцовству, полученных с помощью молекулярно-генетических методов, тогда как сообщения о внутривидовом гнездовом паразитизме (ВГП) единичны (Bjørnstad, Lifjeld, 1997; Fridolfsson et al., 1997; Gil et al., 2007; Лапшин и др., 2017). В ходе исследований семейных структур птиц посредством молекулярно-генетического анализа мы выявили факты нахождения в двух выводках пеночки-веснички птенцов, неродственных хозяевам гнезда. Эти особи имели аллели, которых не было ни у самки, ни у самца – хозяев гнезда, и соответственно, не были их потомками. Очевидно, такие птенцы развивались из подложенных яиц, что является регистрацией случаев ВГП у изучаемого вида.

Целью нашего сообщения является освещение новых фактов ВГП пеночки-веснички, а также обзор косвенных свидетельств и однозначных доказательств ВГП пеночки-веснички и близких ей видов. В работе также представлена оценка этих данных для лучшего понимания роли обсуждаемого явления в жизни птиц.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В 2006–2008 и 2015–2017 гг. были проведены исследования репродуктивных отношений пеночки-веснички с помощью молекулярно-генетических методов (МГМ) на территории европейской части России: в Мурманской (67° с.ш., 32° в.д.) и Псковской (56° с.ш., 28° в.д.) областях, Карелии (61° с.ш., 32° в.д.) и Мордовии (55° с.ш., 45° в.д.).

Для ДНК-анализа у птенцов в возрасте 6–7 дней брали 1–2 растущих пера (возобновляемых при постювенальной линьке), у взрослых особей – кровь (до 10 мкл) из кончика когтя. Также получали образцы содержимого яиц, из которых птенцы не вылупились. Образцы фиксировали в SDS-буфере или 75% этаноле. ДНК выделяли с помощью набора “ДНК-Экстран-2” (Синтол). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили с использованием микросателлитных праймеров Phtr1, Phtr2 и Phtr3 (Fridolfsson et al., 1997). ПЦР-продукты разделяли методом электрофореза в 8% ПААГ. Экстрапарное отцовство/материнство выявляли в программе PROBMAX (Danzmann, 1997). Птенцов-“подкидышей” определяли по отсутствию аллелей обоих хозяев гнезд. Всего исследовали 41 семью, включающую 214 потомков.

Чтобы выяснить, насколько распространены случаи факультативного ВГП у пеночек, мы провели анализ литературы, представленной в октябре–ноябре 2018 г. в базах Web of Science, Google Scholar и eLIBRARY.RU и каталогах отдела Библиотеки Российской академии наук (РАН) при Зоологическом институте РАН (<http://www.rasl.ru/>); Российской национальной библиотеки (<http://nlr.ru/>) и Государственной публичной научно-технической библиотеки России (<http://www.gpntb.ru/>). Поиск вели по ключевым словам на русском и английском языках: “семейная структура”, “внутривидовой гнездовой паразитизм”, “подкладывание яиц”, “размер кладки”, “пеночки”, “*Phylloscopus trochilus*”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе исследований семейной структуры птиц с помощью МГМ мы выявили факты нахождения в двух выводках пеночки-веснички птенцов, неродственных хозяевам гнезда: один птенец в Карелии, СЗ России (2007 г.), и один – в Мордовии, центр Европейской России (2017 г.). Регистрация указанных фактов является доказательством случаев ВГП у изучаемого вида.

В целом, уровень ВГП пеночки-веснички на обследуемых территориях характеризуют следующие показатели: 1) выводки, в которых один из птенцов является неродственным обеим птицам-хозяевам гнезда, составляют 5% от числа всех исследованных семей (2 из 41); 2) птенцы, которые не являются потомками воспитывающих их птиц, составляют 1% от числа всех исследованных потомков (2 из 214). Визуально подложенные яйца не отличались от яиц хозяев гнезда ни по характеру окраски, ни по размерным характеристикам (при высокой в целом схожести яиц пеночки-веснички в районах исследований). В обоих случаях кладка состояла из 6 яиц, одно из которых было подложено чужой самкой. Птенцы вылупились из всех яиц и успешно вылетели из гнезд. Сведениями о возможных родственных связях паразитических самок и хозяев гнезд мы не располагаем.

В литературе удалось найти данные о двух исследованиях с достоверной регистрацией ВГП пеночки-веснички. Первый случай был выявлен методом ДНК-дактилоскопии в Норвегии – 1 случай на 20 кладок (5%) (Bjørnstad, Lifjeld, 1997). В Шотландии в ходе ПЦР-анализа в 3 выводках было обнаружено 4 птенца, неродственных хозяевам гнезд, среди 200 потомков (Gil et al., 2007).

Подкладывание самкой яйца в чужое гнездо могло произойти, например, в случае, если собственное гнездо этой самки было разорено, и ею было обнаружено чужое. В целом, ВГП отмечен более чем у 300 видов птиц, в т.ч. у птенцовых, для

которых это явление не характерно (Yom-Tov, 1980, 2001; MacWhirter, 1989; Rohwer, Freeman, 1989; Нумеров, 2003).

Подобно фактам, обнаруженным нами, прежние подтвержденные сведения о ВГП пеночки-веснички были получены в ходе исследований с МГМ на основе несоответствия генетических данных птенцов и генетических данных обеих взрослых особей (Bjørnstad, Lifjeld, 1997; Gil et al., 2007). Обзор подобных случаев “непреднамеренного” обнаружения ВГП у разных видов представлен в статье И.Р. Хартли с соавторами (Hartley et al., 1993).

О том, что яйца было подложены, мог бы свидетельствовать увеличенный размер кладки. Кладки пеночек, как правило, не превышают 7 яиц, однако иногда находят кладки из 8 яиц: например, у пеночки-веснички в Великобритании (Cramp, 1955), Финляндии (Tiainen, 1983) и на СЗ России (Зимин, 2009; Лапшин, 2001); у пеночки-трещотки (*Ph. sibilatrix*) – в Польше (Wesołowski, Maziarz, 2009); у пеночки-зарнички (*Ph. inornatus*) – в Пермском крае РФ (Мещерягина и др., 2015). Реже регистрируют более крупные кладки, которые предположительно или достоверно принадлежат более чем одной самке. Например, в России у пеночки-теньковки (*Ph. collybita*) обнаружены кладки из 9 (Балацкий, 2014) и 10 яиц, а у пеночки-зарнички – совместная кладка двух самок из 15 яиц (А.А. Мещерягин, 2017 – личные данные). Кладки из 8–10 яиц у пеночки-трещотки в Европе со ссылками на авторов описаны в работе Лапшина (Lapshin, 2005).

Сдвоенные кладки могут образоваться по нескольким причинам. Гипотетически, две самки, являющиеся репродуктивными партнерами одного самца, могут откладывать яйца в одно гнездо. Однако такое не типично для пеночек, у которых самки-партнеры самца-полигама имеют собственные гнезда (da Prato, 1982; Lawn, 1982; Лапшин, 1983; Neergaard, Arvidson, 1995; Лапшин и др., 2017). Другая возможная причина сдвоенной кладки – “тайное” подкладывание самкой яиц в чужое гнездо. При этом возникает вопрос, является ли самец-хозяин гнезда отцом птенцов самки, подкладывающей яйца (явление т.н. квазипаразитизма (quasi-parasitism) (Wrege, Emlen, 1987; Griffith et al., 2004)). При положительном ответе на этот вопрос, так же как в первом указанном варианте, явления сдвоенных кладок нельзя отнести к ВГП. Если же самец-хозяин гнезда не приходится отцом птенцам самки, подложившей яйца, сдвоенная кладка свидетельствует о ВГП. К сожалению, при описанных регистрациях необычно больших кладок пеночек не было получено однозначных доказательств ВГП.

Поэтому косвенные “свидетельства” ВГП, такие, как увеличенный размер кладки, морфоло-

гические особенности яиц или посещение гнезда чужими особями, следует считать ненадежными. Во-первых, как было отмечено в нашей работе, кладки, содержащие подложенные яйца, не всегда превышают по размеру кладки, обычные для региона. В норме кладки пеночки-веснички в Карелии содержат 6 (45.6%) – 7 (32.0%) яиц ($n = 1005$ гнезд; Лапшин, 2001). Таким образом, если ориентироваться только на размер кладки, можно пропустить случаи ВГП. Более того, даже увеличенный размер кладок не является доказательством ВГП, т.к. при этом нельзя исключить псевдопаразитизм или совместное гнездование. Кроме того, с небольшой вероятностью можно допустить, что необычно большая кладка принадлежит одной самке. Увеличение кладки может быть обусловлено прессом хищников и другими факторами, в частности погодными условиями и доступностью ресурсов. А доступность ресурсов в свою очередь может быть связана с продолжительностью светового дня (обзоры: Sofaer et al., 2013; Fiedler, 2016).

Выявление подложенных яиц на основании наблюдений тоже не всегда правомерно. Наблюдатель может пропустить момент посещения гнезда чужой самкой, после которого в гнезде появляется новое яйцо. Кроме того, подобные наблюдения требуют маркирования яиц и ежедневного контроля динамики откладки, что вызывает нежелательное беспокойство гнездящихся птиц. Учет морфологических особенностей не всегда достоверен, поскольку вариации в размерах, форме и окраске яиц могут быть значительны и внутри одной кладки (McRae, Burke, 1996; Sorenson, Payne, 2002; Adahl et al., 2004), а также могут являться результатом псевдопаразитизма. Единственный надежный способ выявления ВГП – установление происхождения потомства генетическими методами.

На настоящий момент мы не располагаем достаточным числом фактов, позволяющих сформулировать обоснованные заключения о степени и роли ВГП у изучаемого вида. Существует мнение, что самка, подкладывающая яйца, получает преимущество, перекладывая заботу о потомстве на других (Andersson, 2001). Но это вряд ли применимо для пеночек (и других мелких птиц), которым в случае разорения первого гнезда (когда, предположительно, и происходит подкладка яиц в чужие гнезда) приходится гнездиться повторно и, соответственно, возможно, приходится искать нового партнера, строить новое гнездо, формировать новую кладку и т.д.

С другой стороны, считают, что птицы-реципиенты могут иметь меньший репродуктивный успех (Rothstein, Robinson, 1998; Davies, 2000). Однако единственное дополнительное яйцо не должно существенно влиять на размер кладки

птиц-хозяев (Andersson, 2001). В случаях, отмеченных нами, принятие чужого яйца не привело к изменению обычного размера кладки и не повлияло на успешность размножения.

Не располагая сведениями о возможных родственных связях паразитических самок и хозяев гнезд, мы не можем установить, поддерживают ли наши данные т.н. “приспособительную модель паразитизма” (the inclusive-fitness model of parasitism) (Andersson, 2001), оценивающую взаимосвязи между родством паразита и хозяина, затратами на паразитизм и успешностью размножения. Одна из возможных причин принятия пеночками конспецифичных яиц – крайняя редкость случаев ВГП у этих птиц, что препятствует выработке соответствующей адаптации распознавания в кладке своих и чужих яиц. Подробно теории и гипотезы о ВГП у разных видов рассмотрены в специальных публикациях (Нумеров, 2003; Lyon, Eadie, 2008). Наиболее правомерно, на наш взгляд, заключение о том, что, подкладывание яиц в чужие гнезда в случаях утраты собственных ведет к увеличению индивидуального репродуктивного вклада в потомство у самок (Нумеров, 2003).

На основании анализа литературы мы предполагаем, что наиболее вероятно ВГП у пеночки-веснички можно рассматривать как адаптацию к разорению гнезд на стадии откладки яиц и насиживания. Это явление для изучаемого вида – крайне редкое, однако может быть выявлено в ходе работ с применением МГМ и, несомненно, требует дальнейших исследований для более глубокого понимания его роли в биологии птиц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы очень благодарны руководству и сотрудникам ИБ КарНЦ РАН, станции “Лувеньга” Кандалакшского заповедника, национальных парков “Смольный” и “Себежский” за обеспечение благоприятных условий проведения исследований. Особую признательность мы выражаем Л.В. Топчиевой, Н.Л. Рендакову и Н.П. Канцеровой за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа.

Работа выполнена в рамках темы № 0218-2019-0080, при частичной поддержке РФФИ (06-05-64368 и 15-05-03493), на оборудовании Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балацкий Н.Н., 2014. Сдвоенная кладка в гнезде теньковки *Phylloscopus collybita* // Русский орнитологический журнал. Т. 23. № 1081. С. 3952–3953.
- Зимин В.Б., 2009. Зарянка на севере ареала. Том 1. Распространение. Численность. Размножение. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 444 с.
- Лапшин Н.В., 1983. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного

- северо-запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР. Петрозаводск: КФАН СССР. С. 34–41.
- Лапшин Н.В., 2001. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань: Изд-во “МАГА-РИФ”. С. 394–412.
- Лапшин Н.В., Матанцева М.В., Симонов С.А., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л., 2017. Факультативная полигамия и экстрапарное отцовство пеночки-веснички в разных частях ареала // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. № 8 (169). С. 59–64.
- Мещерягина С.Г., Вурдова И.Ф., Поляков В.Е., Головатин М.Г., 2015. К гнездованию пеночки-зарнички в северных районах Свердловской области и Пермского края // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 125–135.
- Нумеров А.Д., 2003. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. Воронеж: ФГУП ИПФ Воронеж. 517 с.
- Adahl L.J., Ruxton G.D., Arnol EK, Begg T., 2004. Can intraspecific brood parasitism be detected using egg morphology only? // Journal of Avian Biology. V. 35. № 4. P. 360–364.
- Andersson M., 2001. Relatedness and the evolution of conspecific brood parasitism // The American Naturalist. V. 158. P. 599–614.
- Bjørnstad G., Lijfeld J., 1997. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* // Journal of Avian Biology. V. 28. № 4. P. 319–324.
- Cramp S., 1955. The Breeding of the Willow Warbler // Bird Study. V. 2. № 3. P. 121–135.
- Danzmann R.G., 1997. PROBMAX: A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // Journal of Heredity. V. 88. P. 333.
- Davies N.B., 2000. Cuckoos, cowbirds and other cheats. London (UK): Academic Press. 328 p.
- da Prato S.R.D., 1982. Polygamy by Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) // British Birds. V. 75. P. 409–411.
- Fiedler W., 2016. Bird ecology // Climate Change: Observed Impacts on Planet Earth. 2nd Ed. P. 121–134.
- Fridolfsson A.-K., Gyllensten U.B., Jacobsson S., 1997. Microsatellite markers for paternity testing in the Willow warbler *Phylloscopus trochilus*: high frequency of extra-pair young in an island population // Journal of Heredity. V. 126. P. 127–132.
- Gil D., Slater P.J.B., Graves J.A., 2007. Extra-pair paternity and song characteristics in the willow warbler *Phylloscopus trochilus* // Journal of Avian Biology. V. 38. P. 291–297.
- Griffith S.C., Lyon B.C., Montgomerie R., 2004. Quasi-parasitism in birds // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 56. P. 191–200.
- Hartley I.R., Shepherd M., Robson T., Burke T., 1993. Reproductive success of polygynous male corn buntings (*Miliaria calandra*) as confirmed by DNA fingerprinting // Behavioral Ecology. V. 4. P. 310–317.
- Lapshin N.V., 2005. Biology of the Wood Warbler *Phylloscopus sibilatrix* (Berchst.) in the taiga zone of north-western Russia // Avian Ecology and Behaviour. V. 13. P. 25–46.
- Lawn M.R., 1982. Pairing systems and side tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Southern England // Ornis Scandinavica. V. 13. P. 193–199.
- Lyon B.E., Eadie J.M., 2008. Conspecific brood parasitism in birds: a life-history perspective // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. V. 39. P. 343–363.
- MacWhirter R.B., 1989. On the rarity of intraspecific brood parasitism // Condor. V. 91. № 2. P. 485–492.
- McRae S.B., Burke T., 1996. Intraspecific brood parasitism in the moorhen: parentage and parasite-host relationships determined by DNA fingerprinting // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 38. P. 115–129.
- Neergaard R., Arvidson B.A., 1995. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. V. 137. P. 64–69.
- Rohwer F.C., Freeman S., 1989. The distribution of conspecific nest parasitism in birds // Canadian Journal of Zoology. V. 69. № 2. P. 239–253.
- Rothstein S.I., Robinson S.K., 1998. The evolution of avian brood parasitism // Parasitic birds and their hosts. New York: Oxford University Press. P. 3–56.
- Sofaer H.R., Sillett T.S., Peluc S.I., Morrison S.A., Ghalambor C.K., 2013. Differential effects of food availability and nest predation risk on avian reproductive strategies // Behavioral Ecology. V. 24. № 3. P. 698–707.
- Sorenson M.D., Payne R.B., 2002. Molecular genetic perspectives on avian brood parasitism // Integrative and Comparative Biology. V. 42. P. 388–400.
- Tiainen J., 1983. Dynamics of a local population of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland // Ornis Scand. V. 14. P. 1–15.
- Wesołowski T., Maziarz M., 2009. Changes in breeding phenology and performance of Wood Warblers *Phylloscopus sibilatrix* in a primeval forest: a thirty-year perspective // Acta Ornithol. V. 44. P. 69–80.
- Wrege P.H., Emlen S.T., 1987. Biochemical determination of parental uncertainty in white-fronted bee-eaters // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 20. P. 153–160.
- Yom-Tov Y., 1980. Intraspecific nest parasitism in birds // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. V. 55. P. 93–108.
- Yom-Tov Y., 2001. An updated list and some comments on the occurrence of intraspecific nest parasitism in birds // Ibis. V. 143. P. 133–143.

**CASES OF CONSPECIFIC BROOD PARASITISM IN THE WILLOW WARBLER
(*PHYLLOSCOPUS TROCHILUS*, PASSERIFORMES)****M. V. Matantseva¹, *, S. A. Simonov¹, N. V. Lapshin¹**¹*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Russia***e-mail: Maria.Matantseva@bio.krc.karelia.ru*

The paper presents the finding of conspecific brood parasitism (CBP) in willow warblers, *Phylloscopus trochilus* breeding in western Russia. The data set consists of 41 broods and 214 chicks, and the results are based on an analysis of the willow warbler microsatellites *Phtr1*, *Phtr2*, and *Phtr3*. Two chicks (1%, 2 chicks of 214) were in the broods where they were unrelated to both social “parents”, and these two chicks were in two different broods (5%, 2 broods of 41). In each case, the clutch comprised 6 eggs, one of which had been laid in by a parasitic female. In both nests, chicks hatched out of all eggs and fledged successfully. There is no information about a possible relatedness of the parasitic females to the hosts. In addition, the paper reviews other reports of CBP in the genus *Phylloscopus*, based on brood size, the morphological characteristics of eggs, and observation data. Such reports are considered to be insufficient for CBP confirmation. Currently, the only reliable evidence for CBP is the data obtained by genetic methods.

Keywords: conspecific brood parasitism, breeding biology, mating system, clutch size, *Phylloscopus trochilus*