

НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ ЛАПШИН

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории зоологии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)
lapshin@krc.karelia.ru

МАРИЯ ВАЛЕРЬЕВНА МАТАНЦЕВА

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории зоологии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)

Maria.Matantseva@bio.krc.karelia.ru

СЕРГЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ СИМОНОВ

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории зоологии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)

Sergey.Simonov@bio.krc.karelia.ru

ЛЮДМИЛА ВЛАДИМИРОВНА ТОПЧИЕВА

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)

topchieva67@mail.ru

НИКОЛАЙ ЛЬВОВИЧ РЕНДАКОВ

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории экологической биохимии, Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук (Петрозаводск, Российская Федерация)

nlrend@mail.ru

ФАКУЛЬТАТИВНАЯ ПОЛИГАМИЯ И ЭКСТРАПАРНОЕ ОТЦОВСТВО ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА*

В 2006–2008 и 2015–2017 годах с помощью молекулярно-генетических методов и наблюдений за индивидуально мечеными особями были проведены исследования уровня полигинии и экстрапарного отцовства пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) на территории европейской части России. В районах исследований преобладали сезонные моногамные отношения, типичные для этого вида, однако были распространены и случаи «супружеской измены» со стороны самок и/или насильтственной копуляции, фактически являющиеся подтверждением факультативной полиандрии некоторых самок и приводящие к экстрапарному происхождению части птенцов. Доля экстрапарного отцовства в разных районах исследований составила от 11,8 до 37,5 % (в среднем по всем районам 19,5 %), а доля гнезд с потомками, имеющими экстрапарное происхождение, – от 66,7 до 83,3 % (в среднем – 72,2 %). Также был установлен факт полигинии некоторых самцов в Карелии. В сезоны исследований в этом регионе уровень полигамии колебался от 7,7 до 16,7 %, в среднем составляя 11,5 %. Многообразие репродуктивных отношений, по-видимому, направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей и способствует увеличению генетического разнообразия потомства.

Ключевые слова: пеночка-весничка, *Phylloscopus trochilus*, репродуктивные отношения, семейная структура, полигамия, экстрапарное отцовство, ареал

Сезонная моногамия – тип репродуктивных отношений, наиболее характерный для европейских воробьинообразных птиц [9], [24]. Это справедливо и для представителей семейства славковых (Sylvidae), в том числе для пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) – вида, обладающего обширным гнездовым ареалом и являющегося модельным объектом многих популяционно-экологических исследований. Однако за период длительного изучения этого вида был накоплен

большой объем данных, свидетельствующих о том, что при явном доминировании моногамии в популяциях пеночки-веснички в разных условиях обитания проявляются случаи полигамии [1], [3], [4], [8], [10], [12], [18], [24], [26], [27], [30]. Кроме того, с применением методов молекулярно-генетического анализа у пеночки-веснички было обнаружено явление экстрапарного отцовства [16], [22], указывающее на то, что не только самцы, но и самки в течение гнездового сезона могут

иметь более одного репродуктивного партнера. Приведенные факты свидетельствуют о том, что репродуктивные отношения этого вида довольно сложны и вызывают ряд вопросов. Насколько распространены случаи отклонения от типичной для вида сезонной моногамии у пеночки-веснички? Каков уровень полигинии и экстрапарного отцовства этого вида в разных регионах? В каких условиях обитания, в частности в каких частях обширного ареала, они проявляются? Все эти вопросы требуют дальнейшего изучения. В связи с этим цель наших исследований заключалась в изучении уровня полигинии и экстрапарного отцовства пеночки-веснички в разных частях ее гнездового ареала.

МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ

В 2006–2008 и 2015–2017 годах с помощью молекулярно-генетических методов и наблюдений за индивидуально мечеными особями были проведены исследования уровня полигинии и экстрапарного отцовства пеночки-веснички на территории европейской части России: в Мурманской области, Карелии, Псковской области и Мордовии. Указанные регионы охватывают разные части гнездового ареала изучаемого вида: от северной периферии до южных зон соответственно.

На участках исследований проводили отлов птиц с целью индивидуального мечения, необходимого для дальнейших наблюдений, и поиск гнезд пеночек-весничек. Отлов осуществляли переносными паутинными сетями и специальными автоматическими ловушками, устанавливаемыми на гнезда, в том числе оригинальной конструкции [11]. При мечении птиц кольцевали стандартными номерными и цветными пластиковыми кольцами в уникальных комбинациях, распознаваемых дистанционно. В течение всего репродуктивного сезона проводили регулярные наблюдения за взрослыми особями и отслеживали судьбу их гнезд.

В ходе сбора материала для ДНК-анализа у птенцов в возрасте 6–7 дней брали 1–2 растущих пера, возобновляемых при посттювенальной линьке, то есть через 25–30 дней (с целью минимизировать негативное влияние изъятия элементов оперения на летные способности молодых птиц). У взрослых особей проводили забор крови (до 10 мкл) из кончика когтя. Образующуюся ранку дезинфицировали. Установлено, что подрезанные таким образом когти отрастают в течение трех недель. Также брали пробы содержимого яиц, из которых по каким-либо причинам птенцы не вылупились. Пробы фиксировали в SDS-буфере или 75 % этаноле и хранили в полевых условиях в течение 2–3 недель в прохладном месте. Дальнейшее хранение проб осуществляли в лаборатории в морозильной камере при температуре минус 20 °C.

ДНК из проб выделяли с помощью набора «ДНК-Экстрап-2» (Синтол) в соответствии с прилагаемыми протоколами. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) для выяснения структуры семей у пеночек-весничек проводили с использованием видоспецифичных микросателлитных праймеров *Phtr1*, *Phtr2* и *Phtr3* [22] в амплификаторе MaxyGene (AxyGene, США), используя реакционную смесь ScreenMix-HS (Евроген, Россия). Реакционная смесь (объем 25 мкл) содержала 5 мкл смеси для ПЦР, 1 пКМ обратного и прямого праймеров и 50 нг ДНК. Температура отжига праймеров составляла +55 °C. Сиквенс праймеров представлен в табл. 1.

Таблица 1
Сиквенс используемых праймеров

Праймер	Сиквенс
Phtr1	5'-CTGGGAGAAGACTCTAACGCTT-3' 5'-CTACTTTTTAATGTGAGATCCAAACT-3'
Phtr2	5'-CGCAGGCTCAGAAATACTTGA-3' 5'-GCCCACAGCTCAATAGTCTT-3'
Phtr3	5'-ATTGCATCCAGTCTTCAGTAATT-3' 5'-CTCAAAGA AGTCATAG AGATTCAT-3'

Полученные ПЦР-продукты разделяли в 8 % полиакриламидном геле, используя трисацетатный буфер. ПЦР-продукты окрашивали бромистым этидием, после чего визуализировали в проходящем УФ свете и фотографировали. Фотографии электрофорограмм ДНК обрабатывали в программе Kodak 1D. Количество экстрапарного отцовства определяли в программе PROBMAX [20].

Всего с помощью молекулярно-генетического анализа исследовано 36 семей, включающих 187 птенцов (в том числе погибших зародышей).

РЕЗУЛЬТАТЫ

По данным наблюдений за индивидуально мечеными особями, подтвержденным с помощью молекулярно-генетических методов (табл. 2), частота полигинии у пеночки-веснички в 2006–2008 годах в Карелии составила 11,5 % (3 случая на 26 исследованных самцов). Отмеченные случаи полигинии были социальными – самцы-полигамы привлекали по две самки и имели по два гнезда со значительно перекрывающимися сроками гнездования.

В других районах исследований в сезоны проведения нашей работы факты социальной полигамии, когда бы один самец привлекал более одной самки, не отмечали. Посредством молекулярно-генетического анализа также не было выявлено фактов скрытой полигамии самцов, образовавших стабильные репродуктивные пары. Единственное подозрение на «скрытую» полигинию вызывали самцы, являющиеся отцами экстрапарных потомков в исследованных семьях (см.

Таблица 2
Параметры полигинии пеночки-веснички
в Карелии в 2006–2008 годах

Параметр	2006	2007	2008	2006–2008
Число исследованных самцов	7	13	6	26
Число полигинных самцов	1	1	1	3
Частота полигинии, %	14,3	7,7	16,7	11,5

далее), однако их статус как полигинных на основании собранных материалов не подтвержден.

Параметры частоты встречаемости экстрапарного отцовства в районах исследований, когда во внешне «моногамных» парах самцы не были отцами некоторых птенцов, представлены в табл. 3 и 4. Согласно полученным данным (см. табл. 3), во многих семьях самки совершили «внебрачные» копуляции, хотя пары сохранялись как минимум до вылета птенцов из гнезда или его разорения. Общая доля экстрапарного отцовства в исследованных выборках варьировала от 11,8 до 37,5 % (см. табл. 4).

Таблица 3
Доля семей с экстрапарным потомством
(ЭПП) от числа всех исследованных семей

Регион и сезоны исследований	Число семей	Число семей с ЭПП	Доля семей с ЭПП, %
Мурманская обл., 2016	6	5	83,3
Карелия, 2006–2008	19	13	68,4
Псковская обл., 2017	3	2	66,7
Мордовия, 2016–2017	8	6	75,0
Итого	36	26	72,2

Таблица 4
Доля экстрапарных потомков (ЭПП) от
числа всех исследованных потомков

Регион и сезоны исследований	Число потомков	Число ЭПП в выборке	Число ЭПП в гнезде (пределы)	Доля ЭПП, %
Мурманская обл., 2016	32	12	1–4	37,5
Карелия, 2006–2008	98	15	1–2	15,3
Псковская обл., 2017	17	2	1	11,8
Мордовия, 2016–2017	38	7	1–2	18,4
Итого	185	36	1–4	19,5

ОБСУЖДЕНИЕ

Данные по частоте полигинии у пеночки-веснички в южной Карелии, подтвержденные с помощью молекулярно-генетического анализа (11,5 %), в целом соответствуют полученным с помощью наблюдений за меченными птицами результатам многолетних исследований в Юго-

Восточном Приладожье. Согласно этим материалам, уровень полигинии у птиц изучаемого вида в разные годы составляет от 5 до 17 % (в среднем 9,9 %, 36 полигамов из 364 проконтролированных самцов) [4]. Следует отметить, что число самцов-полигамов, отмеченных за сезон, обычно невелико – в 2006–2008 годах, когда проводили исследования в Карелии, лишь по одному самцу из числа контролируемых были полигинными (см. табл. 2). Сравнительно низкая частота встречаемости социальной полигинии, вероятно, явилась причиной того, что это явление не было отмечено нами в других регионах. Тем не менее факультативная полигиния у пеночки-веснички зарегистрирована и в других частях ареала [1], [3], [8], [10], [12], [18], [22], [24], [26], [27], [30]. Л. Хаартман [24], анализируя это явление у европейских воробьинообразных, констатировал, что 44 % видов являются факультативными полигамами, а у 5 % полигиния обычна.

Полагают [2], [4], [22], что у пеночки-веснички способствовать возникновению полигинии могут такие факторы, как оптимальная температура среды; достаточное обилие корма; способность к повторному гнездованию после неудачи первого; высокая плотность населения; меньшее, по сравнению с самками, участие самцов в заботе о потомстве; терпимость самок к присутствию друг друга в условиях повышенной плотности населения и их способность самостоятельно выкормить выводок.

С помощью молекулярно-генетического анализа у пеночки-веснички также были выявлены случаи экстрапарного отцовства, когда во внешне «моногамных» парах самцы не были отцами всех птенцов (см. табл. 3, 4). Такое могло произойти в результате «добровольных» или «принудительных» внепарных копуляций, которые периодически отмечают у птиц [4], [14], [15], [17], [19], [25], [28], [31], [32], [33], [34]. По обобщенным данным [23], более чем у 70 % видов хотя бы часть птенцов в гнезде не являются потомками самца – хозяина гнезда. Согласно нашим данным и данным других исследователей [16], [22], значительная доля экстрапарного отцовства в поселениях пеночки-веснички характерна для разных частей ее гнездового ареала. Логично предположить, что в конечном итоге экстрапарные копуляции самки ведут к увеличению генетической гетерогенности ее потомства, о чем говорили и ранее [21].

Если доказанные случаи копуляции самки более чем с одним самцом идентифицировать как факты полиандрии, будет очевидно, что частота выявленной полигинии самцов (от полного отсутствия до 5–17 %) намного уступала частоте выявленной полигинии самок (68–83 % скрытой полиандрии). Последнее, по-видимому, может быть обусловлено численным преобладанием взрослых самцов, отмеченным во всех районах исследований [5], [6], [7], новые данные. При

этом, конечно, следует учитывать тот факт, что в ходе работы могли быть упущены некоторые случаи полигинии, когда она не была социальной (то есть когда самец не образовывал более одной стабильной репродуктивной пары, но при этом мог периодически спариваться с более чем одной самкой).

Таким образом, репродуктивные отношения пеночки-веснички в районах исследований оказались весьма разнообразны. Все разнообразие этих взаимоотношений, по-видимому, направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей популяции и служит увеличению генетической гетерогенности потомства.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В районах исследований в поселениях пеночек-весничек преобладали сезонные моногамные отношения, однако были распространены и случаи «супружеской измены» со стороны самок и/или насильтственной копуляции, фактически являющиеся подтверждением факультативной полигандрии некоторых самок и приводящие к экстрапарному происхождению части птенцов. Также был установлен факт полигинии отдельных самцов.

* Исследования проведены с использованием оборудования Центра коллективного пользования ИБ КарНЦ РАН при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 06-05-64368-а и 15-05-03493-а) и частично – в рамках темы № 0221-2014-0037 «Динамика фауны птиц и млекопитающих Европейского Севера России в условиях интенсивных антропогенных и климатических изменений: мониторинг, управление и сохранение биоразнообразия» (№ г. р. AAAA-A17-117022850042-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горецкая М. Я. Случай полигинии пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) в средней полосе России, отличия песен полигамного и моногамных самцов // Вестник МГУ. 2007. № 4. С. 43–48.
- Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
- Ильина Т. А. Брачные взаимоотношения и факт существования необычной семейной группировки у пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) // Труды Зоологического института АН СССР. 1991. Т. 231. С. 26–30.
- Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1983. С. 34–41.
- Лапшин Н. В. Соотношение полов у пеночек в Карелии // Экология, эволюция и систематика животных: Материалы Междунар. научно-практ. конф. Рязань: НП «Голос губернии», 2012. С. 293–295.
- Лапшин Н. В., Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности популяционно-демографической структуры популяций пеночек-весничек (*Phylloscopus trochilus*) в Карелии: дисбаланс в соотношении полов и полигамия // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В. Р. Дольника): Материалы Междунар. конф. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 170–176.
- Лапшин Н. В., Топчева Л. В., Матанцева М. В., Симонов С. А., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Особенности экологии мигрирующих воробьиных птиц (анализ с применением методов молекулярной биологии) // Поволжский экологический журнал. 2012. № 1. С. 53–64.
- Паевский В. А. Биология гнездования пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) на Куршской косе Балтийского моря // Экология и фауна птиц Евразии. Л., 1991. С. 108–114. (Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 239).
- Паевский В. А. Пернатые многоженцы: браки, изменения и разводы в мире птиц. СПб.; М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. Вып. 4. 144 с.
- Рябцев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука, 1993. 283 с.
- Симонов С. А., Матанцева М. В. Устройство для отлова дендрофильных птиц. Патент РФ, № 2501217. 2013.
- Шутов С. В. Значение полигамии в поддержании численности популяции пеночки-веснички на Приполярном Урале // Информационные материалы Института экологии. Свердловск, 1980. С. 34–35.
- Alatalo R. V., Carlson A., Lundberg A., Ulfstrand S. Male deception of female choice in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: a reply // Amer. Natur. 1984. Vol. 123. P. 282–285.
- Alatalo R. V., Gottlander K., Lundberg A. Extra-pair copulations and mate guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Behaviour. 1987. Vol. 101. № 1. P. 139–154.
- Birkhead T. R., Möller A. P. Extra-pair copulation and extra-pair paternity in birds // Anim. Behav. 1995. Vol. 49. P. 843–848.
- Björnstad G., Lifjeld J. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* // Journal of Avian Biology. 1997. Vol. 28. № 4. P. 319–324.
- Canal D., Jovani R., Potti J. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird // Behav. Ecol. 2012. Vol. 23. № 5. P. 1146–1153.

Таким образом, репродуктивные отношения пеночки-веснички оказались довольно сложны и не ограничены сезонной моногамией, что характерно для разных частей гнездового ареала этого вида. Усложнение репродуктивных отношений в популяции, по-видимому, направлено на максимальную реализацию репродуктивного потенциала особей, в конечном итоге ведет к увеличению генетической гетерогенности потомства и, следовательно, поставляет материал для отбора.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы статьи благодарят руководство и сотрудников Института биологии КарНЦ РАН, станции «Лувеньга» Кандалакшского заповедника, национальных парков «Себежский» и «Смольный», а также экологического центра «Дронт» за предоставление возможности проведения исследований и проживания на базе указанных организаций. Авторы очень признательны Н. П. Токаревой (Канцеровой) за участие в обработке и обсуждении материалов в 2006–2008 годах, а также С. С. Демьянеч и Е. А. Карабаниной – за помочь в работе в 2017 году. Особую благодарность авторы выражают д. б. н. А. В. Артемьеву за ценные рекомендации.

18. da Prato S. R. D. Polygamy by Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) // Brit. Birds. 1982. Vol. 75. P. 409–411.
19. Dunn P. O., Lifjeld J. T. Can extra-pair copulations be used to predict extra-pair paternity in birds? // Anim. Behav. 1994. Vol. 47. P. 983–985.
20. Danchmann R. G. PROBMAX: A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // Hered. 1997. Vol. 88. P. 333.
21. Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J. T., Kempenaers B. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings // Nature. 2003. Vol. 425. P. 714–717.
22. 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 // Hered. 1997. Vol. 126. P. 127–132.
23. Griffith S. C., Owens I. P. F., Thuman K. A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 2195–2212.
24. Haartman L. von. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds // Ornis Fenn. 1969. Vol. 46. № 1. P. 1–12.
25. Kempenaers B., Dhondt A. Why do females engage in extra-pair copulations? A review of hypothesis and their predictions // Belg. J. Zool. 1993. Vol. 1. P. 93–103.
26. Lawton M. R. Bigamous willow warbler // Brit. Birds. 1978. Vol. 71. P. 592–593.
27. Lawton M. R. Pairing systems and site tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Southern England // Ornis. Scand. 1982. Vol. 13. P. 193–199.
28. Lifjeld J. T., Dunn P. O., Robertson R. J., Boag P. T. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows // Anim. Behav. 1993. Vol. 45. P. 213–229.
29. Lifjeld J. T., Robertson R. J. Female control of extra pair fertilization in tree swallows // Behav. Ecol. Sociobiol. 1992. Vol. 31. P. 89–96.
30. Neergaard R., Arvidson B. A. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. 1995. Vol. 137. P. 64–69.
31. Schlicht E., Kempenaers B. Extra-pair paternity and sexual selection // From genes to animal behavior: social structures, personalities, communication by color. Tokyo: Springer, 2011. P. 35–65.
32. Westneat D. F., Sherman P. W., Morton M. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds // Curr. Ornithol. 1990. Vol. 7. P. 331–369.
33. Westneat D. F., Sherman P. W. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis // Behav. Ecol. Sociobiol. 1997. Vol. 41. P. 205–215.
34. Westneat D. F., Stewart I. R. K. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 365–396.

Lapshin N. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Matantseva M. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Simonov S. A., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Topchieva L. V., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

Rendakov N. L., Institute of Biology of Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences
(Petrozavodsk, Russian Federation)

FACULTATIVE POLYGAMY AND EXTRAPAIR PATERNITY OF WILLOW WARBLERS IN DIFFERENT PARTS OF THE SPECIES' RANGE

We studied the level of polygyny and extrapair paternity in Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* (L.) with the help of molecular genetic techniques and observations of marked birds during 2006–2008 and 2015–2017 on the territory of European Russia. Seasonal monogamy, typical for this species, prevailed in the study areas. However, there were common cases of extra-pair copulations, which were a confirmation of the facultative polyandry of some females. The frequency of extrapair paternity in different regions was 11,8–37,5 % (on average 19,5 %), and the share of nests with extrapair nestlings was 66,7–83,3 % (on average 72,2 %). We registered polygyny in some males in Karelia and in the north-western part of Russia. The level of polygamy in this region ranged from 7,7 to 16,7 %, averaging 11,5 %, during the research. Apparently, the diversity of reproductive relationships is aimed at maximizing the reproductive potential of individuals and contributes to the genetic diversity of the offspring.

Key words: Willow Warbler, *Phylloscopus trochilus*, reproductive relationships, family structure, polygamy, extrapair paternity, species range

REFERENCES

1. Goreckaya M. Ya. Case of polygyny in the willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) in Central Russia, the differences of songs of polygamous and monogamous males [Sluchay poliginii penochki-vesnichki *Phylloscopus trochilus* (Sylviidae, Passeriformes) v sredneye polose Rossii, otlichiya pesen poligamnogo i monogamnykh samtsov]. *Vestnik MGU*. 2007. № 4. P. 43–48.
2. Zimin V. B. *Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR* [Ecology of passerine birds of North-West USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1988. 184 p.
3. Il'ina T. A. Marital relationships and the existence of an unusual family group of willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) [Brachnye vzaimootnosheniya i fakt sushchestvovaniya neobychnoy semeynoy gruppirovki u penochki-vesnichki (*Phylloscopus trochilus*)]. *Trudy Zool. in-ta AN SSSR*. 1991. Vol. 231. P. 26–30.

4. Lapshin N. V. Facultative polygyny in Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* (L.) in taiga of the North-West of the RSFSR [Fakultativnaya poliginiya u vesnichki *Phylloscopus trochilus* (L.) v usloviyakh taezhnogo Severo-Zapada RSFSR]. *Fauna i ekologiya ptits i mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR*. Petrozavodsk, 1983. P. 34–41.
5. Lapshin N. V. The sex ratio of *Phylloscopus* warblers in Karelia [Sootnoshenie polov u penochek v Karelii]. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika zhivotnykh: Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-praktich. konf.* Ryazan, 2012. P. 293–295.
6. Lapshin N. V., Matantseva M. V., Simonov S. A. Features of the population-demographic structure of the populations of Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) in Karelia: the imbalance in the sex ratio and polygamy [Osobennosti populatsionno-demograficheskoy struktury populyatsiy penochek-vesnichek (*Phylloscopus trochilus*) v Karelii: disbalans v sootnoshenii polov i poligamiya]. *Energetika i godovye tsikly ptits (pamyati V. R. Dol'nika): Materialy Mezhdunar. konf.* Moscow, 2015. P. 170–176.
7. Lapshin N. V., Topchiева L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malyshева I. E., Tokareva N. P. Ecological features of migrating passerines (the analysis with application of methods of molecular biology) [Osobennosti ekologii migriruyushchikh vorob'inykh ptits (analiz s primeneniem metodov molekulyarnoy biologii)]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2012. № 1. P. 53–64.
8. Paecky V. A. Breeding biology of the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) on the Courish spit of the Baltic Sea [Biologiya gnezdovaniya penochki-vesnichki (*Phylloscopus trochilus*) na Kurshskoy kose Baltiyskogo moray]. *Ekologiya i fauna ptits Evrazii*. Leningrad, 1991. P. 108–114. (Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR. Vol. 239).
9. Paecky V. A. *Pernatye mnogozhentsy: braki, izmeny i razvody v mire ptits* [Feathered polygamists: alliance, adultery and divorce in the world of birds]. St. Petersburg, Tov-vo nauchn. izdaniy KMK Publ., 2007. Issue 4. 144 p.
10. Ryabicev V. K. *Territorial'nye otnosheniya i dinamika soobshchestv ptits v Subarktike* [Territorial relations and communities dynamics of birds in the subarctic]. Ekaterinburg, Nauka Publ., 1993. 283 p.
11. Simonov S. A., Matantseva M. V. *Ustroystvo dlya otlova dendrophil'nykh ptits* [Device for trapping dendrophilous birds]. Patent RF, № 2501217. 2013.
12. Shutov S. V. The value of polygamy in the maintenance of populations of the Willow Warbler in the Subpolar Urals [Znachenie poligamii v podderzhannii chislennosti populyatsii penochki-vesnichki na Pripolyarnom Urale]. *Informatzionnye materialy Instituta ekologii*. Sverdlovsk, 1980. P. 34–35.
13. Alatalo R. V., Carlson A., Lundberg A., Ulfsstrand S. Male deception of female choice in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: a reply // Amer. Natur. 1984. Vol. 123. P. 282–285.
14. Alatalo R. V., Gottlander K., Lundberg A. Extra-pair copulations and mate guarding in the polyterritorial pied flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Behaviour. 1987. Vol. 101. № 1. P. 139–154.
15. Birkhead T. R., Møller A. P. Extra-pair copulation and extra-pair paternity in birds // Anim. Behav. 1995. Vol. 49. P. 843–848.
16. Bjørnstad G., Lifjeld J. High frequency of extra-pair paternity in a dense and synchronous population of Willow Warblers *Phylloscopus trochilus* // Journal of Avian Biology. 1997. Vol. 28. № 4. P. 319–324.
17. Canal D., Jovani R., Potti J. Male decisions or female accessibility? Spatiotemporal patterns of extra pair paternity in a songbird // Behav. Ecol. 2012. Vol. 23. № 5. P. 1146–1153.
18. da Prato S. R. D. Polygamy by Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) // Brit. Birds. 1982. Vol. 75. P. 409–411.
19. Dunn P. O., Lifjeld J. T. Can extra-pair copulations be used to predict extra-pair paternity in birds? // Anim. Behav. 1994. Vol. 47. P. 983–985.
20. Danzmann R. G. PROBMAX: A computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny // Hered. 1997. Vol. 88. P. 333.
21. Foerster K., Delhey K., Johnsen A., Lifjeld J. T., Kempenaers B. Females increase offspring heterozygosity and fitness through extra-pair matings // Nature. 2003. Vol. 425. P. 714–717.
22. 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 // Hered. 1997. Vol. 126. P. 127–132.
23. Griffith S. C., Owens I. P. F., Thuman K. A. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function // Mol. Ecol. 2002. Vol. 11. P. 2195–2212.
24. Haartman L. von. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds // Ornis Fenn. 1969. Vol. 46. № 1. P. 1–12.
25. Kempenaers B., Dhondt A. Why do females engage in extra-pair copulations? A review of hypothesis and their predictions // Belg. J. Zool. 1993. Vol. 1. P. 93–103.
26. Law M. R. Bigamous willow warbler // Brit. Birds. 1978. Vol. 71. P. 592–593.
27. Law M. R. Pairing systems and site tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Southern England // Ornis Scand. 1982. Vol. 13. P. 193–199.
28. Lifjeld J. T., Dunn P. O., Robertson R. J., Boag P. T. Extra-pair paternity in monogamous tree swallows // Anim. Behav. 1993. Vol. 45. P. 213–229.
29. Lifjeld J. T., Robertson R. J. Female control of extra pair fertilization in tree swallows // Behav. Ecol. Sociobiol. 1992. Vol. 31. P. 89–96.
30. Neergaard R., Arvidson B. A. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. 1995. Vol. 137. P. 64–69.
31. Schlicht E., Kempenaers B. Extra-pair paternity and sexual selection // From genes to animal behavior: social structures, personalities, communication by color. Tokyo: Springer, 2011. P. 35–65.
32. Westneat D. F., Sherman P. W., Morton M. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds // Curr. Ornithol. 1990. Vol. 7. P. 331–369.
33. Westneat D. F., Sherman P. W. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis // Behav. Ecol. Sociobiol. 1997. Vol. 41. P. 205–215.
34. Westneat D. F., Stewart I. R. K. Extra-pair paternity in birds: causes, correlates, and conflict // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2003. Vol. 34. P. 365–396.