

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Н.С. Чернецов

МИГРАЦИЯ ВОРОБЬИНЫХ
ПТИЦ: ОСТАНОВКИ И ПОЛЁТ

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2010

УДК 598.28/.29: 591.512.2

Чернецов Н.С. Миграция воробьиных птиц: остановки и полёт. — М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010.173 с.

В монографии обобщены результаты изучения миграций воробьиных птиц, в первую очередь дальних ночных мигрантов. Показано, что миграционные остановки и миграционный полёт неразрывно связаны друг с другом. Основные количественные параметры миграционных остановок, а именно их продолжительность, скорость жиронакопления и общая энергетическая эффективность определяют возможную дальность миграционного полёта. Количественные энергетические показатели не могут рассматриваться в отрыве от поведения птиц на остановках, в первую очередь выбора и использования биотопов и пространственного поведения. Показано, что энергетические расходы на миграционный полёт у адаптированных к миграции видов птиц существенно ниже, чем было принято считать до сих пор. Приведена критика теории оптимальной миграции и выдвинута качественная модель поведения мигрирующих воробьиных птиц.

Книга предназначена для орнитологов, зоологов, экологов, работников охраны природы, студентов и аспирантов биологических специальностей.

Табл. 30. Илл. 29. Библ. 501.

Ответственный редактор:
кандидат биол. наук *А.Л. Мухин*

Рецензенты:
доктор биол. наук *В.А. Паевский* (Зоологический институт РАН)
доктор биол. наук *В.М. Гаврилов* (МГУ)

Утверждено к печати
Редакционно-издательским советом
Зоологического института РАН
Главный редактор *О.Н. Пугачев*

Редколлегия: Н.Б. Ананьева, А.Ф. Алимов, Н.В. Аладин, А.О. Аверьянов, Т.А. Асанович, Ю.С. Балашов, А.В. Балушкин, В.Я. Бергер, С.Д. Гребельный, В.Ф. Зайцев, М.В. Крылов, Ю.В. Мамкаев, Е.Л. Мархасева, С.Ю. Синев, С. Я. Резник, Б.И. Сиренко, М.К. Станюкович, А.Н. Тихонов, В.В. Хлебович, С.Я. Цалолыхин

Издание осуществлено при поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
по проекту 10-04-07037



ISBN 978-5-87317-698-4

© Н.С. Чернецов, 2010
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2010

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

Nikita Chernetsov

PASSERINE MIGRATION:
STOPOVERS AND FLIGHT

KMK Scientific Press Ltd.
Moscow ❖ 2010

Nikita Chernetsov. Passerine migration: stopovers and flight. — Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2010. 173 p.

This monograph summarizes the results of studying passerine migration, mainly of long-distance nocturnal migrants. Migratory stopovers and migratory flights are shown to be tightly interconnected. The main quantitative parameters of stopovers, i.e. their duration, fuel deposition rate and overall energetic efficiency of stopover govern the potential range of migratory flights. Quantitative energetic parameters of stopovers should not be studied separately from stopover behaviour of birds, mainly from their habitat selection and use and from spatial behaviour. Energy costs of migratory flight in species adapted for migration are significantly lower than hitherto assumed. A critique of optimal migration theory is given and a qualitative model of behaviour of migrating passerines is suggested.

The monograph may be useful for ornithologists, zoologists, ecologists, conservationists, students of biology.

30 tab. 29 ill. References 501 titles.

Edited by
Dr. *Andrey Mukhin*

Reviewers:
PhD, DSc *Vladimir A. Payevsky* (Zoological Institute, Russ. Acad. Sci.)
PhD, DSc *Valery M. Gavrilov* (Moscow State University)
Accepted for print by the Editorial Board of the Zoological Institute

Editor-in-Chief *O.N. Pugachev*

Editorial Board: *N.B. Ananyeva, A.F. Alimov, N.V. Aladin, A.O. Averyanov, T.A. Asanovich, Y.S. Balashov, A.V. Balushkin, V.Y. Berger, S.D. Grebelny, V.F. Zaytsev, M.V. Krylov, Y.V. Mamkaev, E.L. Markhaseva, S.Y. Sinev, S.Y. Reznik, B.I. Sirenko, M.K. Stanyukovich, A.N. Tikhonov, V.V. Khlebovich, S.Y. Tsalolikhin*

Publication is supported
by Russian Foundation for Basic Research,
grant 10-04-07037.



Предисловие

Несмотря на то, что важность миграционных остановок и связанных с ними событий для всего процесса миграции птиц интуитивно понятна, специальное изучение этой проблематики началось сравнительно недавно. С конца 1980-х — начала 1990-х гг. проблема поведения и экологии мигрантов на миграционных остановках привлекала к себе внимание целого ряда исследователей. В качестве условной точки отсчета можно принять 1990 г., когда О. Линдстрём защитил в Лундском университете диссертацию под названием «Экология мигрирующих птиц на остановках» (Lindström, 1990). Не меньшее значение для развития исследований миграционных остановок воробьиных имели работы лаборатории Ф.Р. Мора в университете Южного Миссисипи (Moore, Kerlinger, 1987; Loria, Moore, 1990; Moore, Wang, 1991), а также диссертация А. Кайзера, выполненная в Институте орнитологии о-ва им. Макса Планка (Германия) и защищенная в Констанцском университете (Kaiser, 1993a).

Несмотря на то, что исследования по экологии и поведению мигрирующих птиц на остановках интенсивно развивались и на некоторое время стали «модной темой» в науке о миграциях птиц, их результаты до сих пор не обобщены ни в одном монографическом исследовании. Настоящая работа выполнена с целью восполнить этот пробел.

Мои исследования в данной области начались, когда я под руководством К.В. Большакова выполнял дипломную работу на базе Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН на Куршской косе в Калининградской области. С 1994 г. я работал на Биологической станции в разных должностях, продолжая заниматься исследованиями миграционных остановок воробьиных птиц, вначале на основе отловов в паутинные сети, а в дальнейшем и с помощью прослеживания птиц, помеченных радиопередатчиками. Большая часть полевых исследований была проведена на Куршской косе Балтийского моря. Одним из основных направлений работы коллектива Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН с момента её организации в 1956 г. являлось и является исследование различных аспектов миграций птиц. Начиная с середины 1990-х гг., существенные усилия были направлены на изучение экологии и поведения воробьиных птиц на миграционных остановках.

Часть материала была собрана на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН (Западно-Казахстанская область, Казахстан). В анализ были также включены данные, собранные в Международном центре изучения птиц в Эйлате, Израиль (International Birding and Research Center Eilat).

Я искренне признателен директору Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН К.В. Большакову, который был руководителем моей дипломной работы и кандидатской диссертации, за неизменную всестороннюю поддержку моих исследований. Я признателен сотрудникам Биологической станции Д.С. Люлеевой, В.А. Паевскому, В.Д. Ефремову, М.Е. Шумакову, Н.В. Виноградовой, В.П. Дьяченко, Л.В. Соколову, А.П. Шаповалу, М.Ю. Марковцу, А.Ю. Синельщиковой, Н.П. Зелено-

вой, Д.Ю. Леоке за постоянное положительное отношение и помощь в работе. Значение совместной работы и дискуссий с Н.В. Титовым, А.Л. Мухиным, В.В. Косаревым, А.Л. Цвеем, П.С. Ктиторовым, Д.А. Кишкинёвым, В.Н. Гринкевичем невозможно переоценить.

М.Л. Сиземская и М.К. Сапанов сделали возможным проведение исследований на Джаныбекском стационаре. Р. Йосеф предоставил данные из Эйлата. Я признателен П. Бертольдцу, Э. Гвиннеру, Ф. Байрляйну (все — Германия) и Ф.Р. Муру (США) за плодотворные научные дискуссии и возможность посещения возглавляемых ими институтов и лабораторий. Многочисленные дискуссии с коллегами из разных стран, в первую очередь с М. Шаубом (Швейцария), Ф. Залевски (Германия), Ю. Делингат (Германия) были исключительно полезны. Замечания, сделанные оппонентами и рецензентами при защите кандидатской и докторской диссертации (В.Б. Зиминим, Д.О. Елисеевым, В.А. Паевским, В.М. Гавриловым, А.В. Артемьевым, А.В. Андреевым), весьма помогли мне в работе.

Всем указанным лицам автор приносит свою искреннюю благодарность. Всю ответственность за имеющиеся в работе недостатки несёт только автор.

Введение

Многие птицы ежегодно совершают дальние миграционные перемещения. Дальность миграций некоторых видов воробьиных птиц поражает воображение не меньше, чем знаменитые перемещения аляскинских популяций полярных крачек *Sterna paradisaea*, которые зимуют у берегов Антарктики. Среди воробьиных птиц рекордсменами, по-видимому, являются популяции обыкновенной каменки *Oenanthe oenanthe*, которые гнездятся в северо-восточной Азии и на Аляске и летают зимовать в Восточную Африку, и популяции пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus*, гнездящиеся на крайнем северо-востоке Азии и также зимующие в Центральной и Восточной Африке. Если расстояние миграции соотнести с размерами тела птиц, то получится, что эта популяция пеночки-веснички, по-видимому, совершает самую дальнюю миграцию (Alerstam et al., 2003).

Не только такие сверхдальние мигранты, но и подавляющее большинство других мигрирующих птиц не в состоянии преодолеть расстояние между районом размножения и районом зимовки одним броском. При желании можно найти впечатляющие исключения. Поражают воображение малые веретенники *Limosa lapponica*, которые одним броском перелетают из Аляски в Новую Зеландию, пересекая почти весь Тихий океан с севера на юг (Gill et al., 2005, 2009). Однако такие случаи, несомненно, редки и являются исключениями из общего правила. Почти все перелётные птицы на пути как осенней, так и весенней миграции вынуждены делать остановки и пополнять свои запасы энергии.

У птиц, которые мигрируют в основном днём или как днём, так и ночью, разделить броски и остановки часто бывает затруднительно. Это особенно характерно для таких видов, как синицы, которые часто совершают миграционные перемещения, перелетая от дерева к дереву или от куста к кусту. Понять, идет ли речь о кормовых или о миграционных перемещениях, зачастую бывает непросто. Ласточки, в отличие от других воробьиных мигрантов, могут кормиться непосредственно в полёте (Людеева, 1970). По-видимому, в большинстве случаев внимательное наблюдение за поведением перемещающихся днём особей позволяет понять, совершают ли они миграционные перемещения или кормятся. Однако на практике наблюдать за перемещающимися птицами бывает весьма непросто.

У ночных мигрантов провести границу между бросками и остановками обычно значительно проще. Эти птицы при миграции над экологически благоприятными районами, как правило, совершают дальние (на десятки и сотни километров) миграционные броски в темное время суток, а днём кормятся, обычно оставаясь на сравнительно ограниченном по площади участке. Такой чёткий суточный ритм бросков и остановок позволяет хорошо их различать (Bairlein, 1992b). Линейные размеры района миграционной остановки обычно измеряются десятками и сотнями метров, максимум несколькими километрами (Wang, Moore, 1993; Titov, 1999c; Chernetsov et al., 2004a; Chernetsov, Mukhin, 2006). В любом случае они очень малы по сравнению с дли-

ной миграционного броска, которая измеряется десятками, а чаще сотнями километров (Bulyuk, Chernetsov, 2000; Barriocanal et al., 2002; Hall, Fransson, 2008), и пренебрежимо малы по сравнению с длиной всего миграционного пути. Лишь при пересечении водных барьеров этот суточный ритм активности нарушается, так что миграционный полёт может происходить как ночью, так и днём. Примерами этого является миграция воробьиных птиц через Мексиканский залив (Gauthreaux, 1971, 1972), над западной частью Атлантического океана между Северной и Южной Америкой (Williams, Williams, 1990) и через Средиземное и Балтийское моря в их широких частях (Bruderer, 2001). Поэтому ночные мигранты являются удобными модельными объектами для изучения полёта и остановок при миграции над сушей. В настоящей работе большинство собранных, проанализированных и обсуждаемых данных относятся именно к воробьиным птицам из категории ночных мигрантов.

Интуитивно кажется, что миграция птиц — это прежде всего полёт. Однако анализ показывает, что роль остановок очень велика, как с точки зрения распределения времени, так и с точки зрения баланса энергии. По-видимому, воробьиные — ночные мигранты обычно проводят на миграционных остановках порядка 90% времени, потраченного на миграцию, а непосредственно в миграционном полёте — около 10%. В энергетическом выражении расходы собственно на полёт составляют лишь около трети расхода энергии во время миграции, а две трети энергии расходуется в ходе миграционных остановок. Такое соотношение было предсказано на основе теории оптимальной миграции (Alerstam, Hedenström, 1998) и в дальнейшем подтвердилось прямыми измерениями расхода энергии на свободный миграционный полёт у дроздов р. *Catharus* методом дважды тяжёлой воды. Всего 29% энергии, потраченной на миграцию, расходуется непосредственно в ходе миграционного полёта (Wikelski et al., 2003). По-видимому, одной из причин неожиданно низкой доли собственно полёта в энергетическом балансе миграции является значительно более низкая, чем принято считать, энергетическая стоимость полёта.

Из-за большой доли остановок во временном и энергетическом балансе всего миграционного периода их роль в определении принципов организации миграции воробьиных птиц очень велика. На остановках происходит пополнение запасов энергии, необходимых птицам для следующего миграционного броска (Alerstam, 1990; Berthold, 2000). Остановки во время миграции, как правило, совершаются не для отдыха, а для пополнения запасов энергии (Дольник, 1985а), или в тех случаях, когда продолжать полёт оказывается невыгодно из-за неблагоприятных внешних условий, например, слишком высокой температуры воздуха и вызванной ею отрицательного водного баланса, встречного ветра, низкой видимости, осадков и т.д. (Biebach, 1990; Biebach et al., 1991, 2000). Таким образом, речь может идти о вынужденных остановках и о таких, в ходе которых происходит пополнение запасов энергии. Поведение птиц при остановках разного типа, очевидно, будет различным.

По-видимому, именно в ходе миграционных остановок птицы решают ориентационные задачи. В последнее время появляется все больше данных, указывающих на то, что калибровка имеющихся в распоряжении мигрантов компасных систем (магнитной, основанной на поляризации солнечного света, и, возможно, звездной) происходит на миграционных остановках до начала ночного миграционного полёта (Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006, 2007, 2009). Во время миграционного полёта птицы

лишь поддерживают ранее выбранное направление полёта, с большим или меньшим успехом из-за ветрового дрейфа (Moore, 1990; Thorup et al., 2007).

Воробьиные отличаются от водоплавающих птиц и куликов тем, что могут останавливаться практически в любом биотопически подходящем месте на трассе миграции, а не привязаны к определённым, часто традиционным и сравнительно четко ограниченными районам остановок. Такую ситуацию принято называть непрерывной возможностью остановок в противоположность дискретной возможности (Houston, 1998). Это, разумеется, верно только в том случае, если пролёт проходит над экологически благоприятными районами. Если воробьиные птицы пересекают экологический барьер (например, море или пустыню), то могут останавливаться лишь в немногочисленных подходящих для этого точках (островах в море или оазисах в пустыне). В таких случаях и воробьиные мигранты оказываются перед лицом дискретной возможности остановок.

Под экологией и поведением птиц на миграционных остановках принято понимать комплекс экологических, поведенческих и физиологических адаптаций, направленных на решение специфических проблем, с которыми сталкиваются мигранты. Так, мигрирующие птицы должны стремиться к тому, чтобы как можно быстрее и эффективнее накапливать запасы энергии (в значительной степени в форме депонируемого жира). Возможно, именно миграционная остановка является той редкой ситуацией, когда основное допущение теории оптимального кормодобывания (поведение животного направлено на максимизацию чистой скорости поступления энергии в организм: Бигон и др., 1989; Krebs, Davies, 1991) действительно выполняется и почти не конкурирует с другими видами активности (размножение, линька, использование определённых видов корма и т.д.). Решать эту задачу приходится в условиях незнакомого для птицы района, часто неоптимального для данного вида биотопа, неблагоприятных погодных условий, высокой конкуренции за пищевые ресурсы и так далее.

Основными экологическими параметрами миграционной остановки являются её продолжительность, скорость изменения массы и энергетическая эффективность. Эти параметры связаны между собой весьма неоднозначными зависимостями. Форма этих зависимостей является предметом изучения теории оптимальной миграции (Alerstam, Lindström, 1990; Weber, Houston, 1997b; Houston, 1998). Чтобы создать теоретические построения, имеющие отношение к реальности, прежде всего необходимо получить надёжные эмпирические оценки значений основных параметров. Как оказалось, эта задача является весьма нетривиальной.

В настоящей работе сделана попытка систематизировать как результаты собственных исследований в этой области, так и имеющуюся достаточно обширную литературу по данному вопросу. Основной целью исследования было сформулировать основные принципы, которыми воробьиные — ночные мигранты руководствуются при выборе места миграционной остановки, в ходе пребывания на ней и при принятии решения о начале следующего миграционного броска, а также временное расписание полётной активности ночных мигрантов. Зная массу птиц и запасы энергии при взлете и посадке, а также среднюю продолжительность миграционного полёта, можно оценить дальность миграционных бросков и расходы энергии на миграционный полёт. Следует помнить, что эти процессы происходят в форме поведения, т.е. выбора определённого биотопа, пространственного и, возможно, территориального поведения на

миграционной остановке. Жиронакопление возможно только в случае эффективного питания, которое обеспечивается кормовым поведением. Мигрирующая птица должна также соблюдать осторожность, чтобы не стать жертвой хищника, и т.д. и т.п. Поэтому в рамках выполнения поставленной цели было необходимо решить следующие конкретные задачи:

- оценить продолжительность остановок, которые воробьиные птицы совершают на пути миграции, и размах вариации этого показателя;
- оценить скорость жиронакопления и размах её вариации у разных видов и внутри вида;
- охарактеризовать зависимости между этими показателями;
- оценить механизм выбора и использования биотопов мигрирующими птицами. Насколько важен выбор оптимального биотопа, учитывая эфемерный характер многих остановок?
- оценить роль дневных перемещений в продвижении к цели миграции, выяснить роль пространственного поведения и факторы, которые управляют многообразием пространственного поведения мигрантов на остановках;
- выяснить временное расписание полётной активности у воробьиных птиц и энергетические запасы, с которыми они начинают и заканчивают миграционные броски;
- оценить расходы энергии на миграционный полёт у воробьиных птиц;
- выявить основные факторы, которые определяют начало и завершение миграционных бросков.

Основная терминология

Под **миграцией птиц** в данной работе имеются в виду регулярные сезонные перемещения птиц между гнездовой и негнездовой частями ареала в оба конца, имеющие эндогенную основу (Salewski, Bruderer, 2007; Bruderer et al., 2008; Newton, 2008). Миграция является обязательной частью годового цикла птиц и завершается возвращением хотя бы части птиц обратно в гнездовую часть ареала (Дольник, 1975; Terrill, 1990b, Bruderer et al., 2008). Это явление, которое Г.А. Носков и Т.А. Рымкевич называют «перелётной формой миграционной активности» (Носков, Рымкевич, 2005, 2008). Хотя некоторые авторы считают «блуждающую форму миграционной активности» (Носков, Рымкевич, 2005) и расселение молодняка, т.е. дисперсию, формами миграции (Gauthreaux, 1982; Носков, Рымкевич, 2005, 2008; Newton, 2008), или, наоборот, интерпретируют миграцию как форму дисперсии (Winker, 2000; Nathan et al., 2003; Rappole, 2005), в данной работе я не рассматриваю ни один из этих типов перемещений как часть явления миграции птиц.

Под **миграционной остановкой** я понимаю остановку на миграционном пути, которая делается птицами или для восстановления запасов энергии, или потому, что продолжение миграции в данный момент по тем или иным причинам (обычно погодным) в данный момент невыгодно. Миграционные остановки продолжаются в течение одного или нескольких дней, как правило, не более 10–20 суток. Во время остановок птицы продолжают находиться в **миграционном состоянии** (особое сезонное состояние, характеризующееся определёнными физиологическими и поведенческими признаками, см. Дольник, 1975), что отражено в самом термине «миграционная остановка». В литературе можно встретить понимание остановок как любого прерывания

миграции на любой срок, в том числе на линьку или даже на зимовку (Kaiser, 1999; Schaub et al., 2005; Yohannes et al., 2005, 2009; Newton, 2008). В данной работе понятие миграционной остановки трактуется более узко, а случаи линьки в области, промежуточной между районами размножения и зимовки, считаются прерыванием миграции на линьку. Случаи второго цикла размножения в районе между областью гнездования и областью зимовки, существование которых было недавно доказано для нескольких видов мигрантов в Северной Америке (Rohwer et al., 2009), тем более не являются миграционными остановками. В таких случаях птица, несомненно, выходит из миграционного состояния и оказывается в физиологическом состоянии, характерном для репродуктивного периода или для периода смены оперения, которое существенно отличается от миграционного (Гаврилов, 1974; Дольник, 1975; Murphy, 1996). Разумеется, на практике могут встречаться пограничные случаи, когда трудно понять, оставалась ли птица, остановившаяся на срок ок. 20–25 дней, в миграционном состоянии, или нет.

Основные количественные параметры миграционной остановки — её продолжительность, скорость жиронакопления и стартовая жирность. **Продолжительность миграционной остановки** — это время (в днях или часах), прошедшее от момента прибытия на остановку до начала следующего миграционного броска, т.е. возобновления миграционного полёта. Продолжительность миграционных остановок четко определена у ночных мигрантов, у которых полёт и остановочное поведение четко разделены. Далеко не всегда этот параметр бывает легко оценить (см. главу 1), но что является продолжительностью остановки, у ночных мигрантов принципиально понятно. По-видимому, обычно миграционная остановка ночных мигрантов продолжается не менее одного светового дня.

Скорость жиронакопления — это скорость изменения массы мигрантом во время остановки. Она может измеряться в граммах в час или граммах в сутки, или в процентах от начальной или тощей массы тела в час или в сутки. Скорость жиронакопления может быть как положительной, так и отрицательной в случае потери массы. **Стартовая жирность** — это запас энергии, выраженный в накопленной массе (которая состоит из жира и белка) сверх массы тела тощей птицы, в момент начала миграционного полёта. Долгое время господствовало мнение, что птицы, в частности воробьиные, запасают необходимую для полёта энергию практически исключительно в виде жира (Connel et al., 1960; Odum et al., 1964, 1965; Дольник, 1975; Blem, 1976, 1990). В дальнейшем, однако, было показано, что часть энергии запасается в виде белка, как у гусеобразных и куликов (McLandress, Raveling, 1981; Klaassen et al., 1990; Piersma, 1990; Lindström, Piersma, 1993), так и у воробьиных птиц (Klaassen, Biebach, 1994; Klaassen et al., 1997; Schwilch et al., 2002).

Использованный материал

Большая часть материала, послужившего основой для данного исследования, была собрана в 1993–2007 гг. на Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН на Куршской косе (Калининградская область). Видами птиц, на которых были проведены основные исследования, были зарянка *Erithacus rubecula*, тростниковая камышевка *Acrocephalus scirpaceus*, барсучок *A. schoenobaenus*, болотная камышевка *A. palustris*, пеночка-весничка, пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita*, садовая славка

Sylvia borin, черноголовая славка *S. atricapilla*, серая славка *S. communis*, славка-завирушка *S. curruca*. Количество отловов этих видов на полевом стационаре «Рыбачий» представлено в табл. 1.

Таблица 1. Количество пойманных особей основных изучавшихся видов птиц.

Вид	Число отловов в 1993–2006 гг.
<i>Erithacus rubecula</i>	85138
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	9521
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	7349
<i>Acrocephalus palustris</i>	4412
<i>Phylloscopus trochilus</i>	12320
<i>Phylloscopus collybita</i>	3783
<i>Sylvia borin</i>	7981
<i>Sylvia atricapilla</i>	11521
<i>Sylvia communis</i>	4976
<i>Sylvia curruca</i>	3619

Эти данные использовали для оценки средней массы остановившихся птиц, средней продолжительности миграционных остановок с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова (глава 1), средней скорости жиронакопления (глава 2). Кроме того, в рамках изучения выбора биотопа в момент окончания миграционного полета отлавливали птиц с помощью звуковой ловушки на специально организованном пункте отлова рядом с полевым стационаром «Фрингилла» (глава 4). Общее число пойманных этим методом птиц составило 2607 особей 42 видов; наиболее многочисленными видами были тростниковая камышевка (466 осенью и 258 осенью), барсучок (174 осенью и 53 весной) и садовая славка (142 осенью и 1 весной). Данные по численности других видов представлены в табл. 9–12.

Помимо этого, изучение экологии и поведения мигрирующих воробьиных птиц проводили в 2003–2004 гг. в Джаныбекском оазисе в Прикаспийской низменности (западный Казахстан). Наиболее массовыми видами воробьиных мигрантов были малая мухоловка (749), садовая славка (599), садовая горихвостка (564), пеночка-теньковка (344), пеночка-весничка (276), зарянка (217). На основе этих данных оценивали среднюю продолжительность остановок, скорость жиронакопления и выбор биотопов при остановках в оазисе в полупустыне (глава 5). Также были использованы данные по повторным отловам тростниковых камышевок ($n = 429$) и барсучков ($n = 366$) во время миграционных остановок в оазисе в Эйлате (Израиль)

Пространственное поведение остановившихся мигрантов и время начала ночного миграционного полёта изучали с помощью телеметрического прослеживания на Куршской косе. Были прослежены перемещения птиц, помеченных микропередатчиками: 116 зарянок (51 весной и 65 осенью), 12 барсучков и 7 мухоловок-пеструшек (все весной). Помеченных птиц прослеживали на протяжении от одного до 14 дней, общее количество локаций составляло от 4 до 172 (подробнее см. раздел 6.4).

В момент начала ночного миграционного полёта в высокие паутинные сети были пойманы 74 зарянки, 60 тростниковых камышевок, 36 барсучков, 28 болотных камышевок. Данные по этим птицам были использованы для характеристики энергетического состояния мигрантов в момент начала ночного миграционного полёта (глава 7).

Глава 1. Продолжительность миграционных остановок

1.1. Методические подходы к оценке продолжительности остановок

1.1.1. *Оценки минимальной продолжительности остановки*

Наиболее очевидный подход к изучению продолжительности миграционных остановок заключается в том, чтобы ловить остановившихся птиц, метить их и затем либо отлавливать снова, либо пытаться увидеть метки на расстоянии, без повторного отлова птицы. Поскольку большинство воробьиных ведут скрытный образ жизни, чаще применяют метод повторных отловов, хотя в ряде случаев возможно и использование повторных наблюдений. Как было недавно показано, совместное применение обоих методов приводит к существенному повышению точности оценок продолжительности миграционных остановок по сравнению с использованием одних только повторных отловов (Salewski et al., 2007b; Verkuil et al., 2010).

Сбор больших массивов данных методом мечения — повторного отлова стал возможен в 1960-х гг., когда для отлова птиц стали широко применять паутинные сети. Самый простой метод оценки продолжительности миграционных остановок на основе мечения и повторного отлова — это так называемая минимальная продолжительность остановки (minimum stopover length, MSL). Минимальная продолжительность остановки — это количество времени (в днях, реже в часах), прошедшее с момента первого отлова особи до момента её последнего отлова. Для ночных мигрантов, которые не совершают миграционных бросков в дневное время, $MSL = (\text{день последнего отлова}) - (\text{день первого отлова}) + 1$ день. Так, ночной мигрант, пойманный в два последовательных дня, имеет минимальную продолжительность остановки в два дня (день прилёта плюс день отлёта, который может состояться не раньше ночи, следующей за вторым днём). Дневные мигранты могут покидать район остановки в день прилёта, возможно, через несколько часов. У них $MSL = (\text{день последнего отлова}) - (\text{день первого отлова})$. Зяблик, пойманный в два последовательных дня, остановился минимум на 1 день.

Молчаливо предполагается, что время, проведенное птицей в районе остановки до первого отлова и после последнего отлова, невелико и что им можно пренебречь. Хотя в ряде особых случаев данное предположение может быть обоснованным (особенно первая его часть), вообще говоря, это очень сильное допущение, чаще всего неверное. Чтобы выяснить истинную продолжительность миграционной остановки, необходимо оценить её скрытую часть, т.е. время, проведенное птицей в районе исследований до первого и после последнего отлова. Таким образом, минимальная продолжительность остановки занижает оценку, что отражено в самом слове «минимальная». Кроме того, в анализ включают только птиц, которые пойманы как минимум дважды, и игнорируют особей, пойманных всего один раз (которых обычно подавляющее большинство). Понятно, что такой подход может приводить к завышенным оценкам. Таким образом,

непонятно даже, в какую сторону смещена оценка продолжительности остановки, полученная методом минимальной продолжительности: завышена она или занижена.

1.1.2. Стохастические модели мечения — повторного отлова. Оценка ожидаемой продолжительности остановки.

Для решения этой проблемы было предложено использовать стохастические модели мечения — повторного отлова, широко распространенные в демографии животных (Lavée et al., 1991; Kaiser, 1993a, 1995, 1999). Эти модели применяют для изучения выживаемости и смертности (Lebreton et al., 1992; Burnham, Anderson, 1998; Lebreton, 2001; Williams et al., 2002). Проблема, решить которую призван этот метод — это проблема неполноты контроля. Если бы все присутствующие в районе отлова особи каждый день отлавливались с вероятностью 100%, мы бы достоверно знали дату их появления и дату ухода, и нужды в применении стохастических моделей не было.

Основная идея метода заключается в том, что птицы, находящиеся в месте остановки, рассматриваются как открытая популяция, где все изменения численности происходят за счёт иммиграции и эмиграции. На основе индивидуальных историй отлова (единица соответствует наличию отлова в данный день, ноль — отсутствию отлова) определяют сохраняемость птиц ото дня ко дню и вероятность отлова. Вероятность отлова (p) — это вероятность того, что заведомо присутствующая на остановке особь будет поймана в данный день. В контексте миграционных остановок сохраняемость (или локальная выживаемость, $local = apparent\ survival\ rate, \phi$) — это вероятность того, что особь, присутствующая в популяции в день i , будет присутствовать в ней в день $i+1$. Сохраняемость (используя удачный русский термин, предложенный А.В. Бардиным [1988, 1990, 1993]) является произведением выживаемости (в данном случае близкой к 1) и вероятности остаться в районе исследований. Очевидно, что, будучи вероятностями, сохраняемость и вероятность отлова могут варьировать от 0 до 1.

Для определения модели, которая наилучшим образом описывает имеющиеся полевые данные, строится набор различных моделей с разными исходными допущениями. Можно предположить, что ϕ (или p , или оба параметра) зависят от времени, т.е. в контексте миграционных остановок различаются по дням. Или можно предположить, что параметры не зависят от времени и постоянны. Можно также допустить, что они различаются у разных половозрастных групп, или зависят от времени, прошедшего с момента мечения.

Все эти исходные допущения являются теоретическими и основываются на априорном знании биологии изучаемых животных. После построения большого числа различных моделей их сравнивают, чтобы найти наиболее экономную модель (модели), т.е. такую, которая наилучшим образом описывает данные, используя для этого наименьшее количество параметров. Для этой цели используют информационный критерий Акайки (AIC; Burnham, Anderson, 1998). Информационный критерий Акайки — это мера отличия модели от данных, учитывающая количество параметров в модели. Лучшее всего данные описывает модель с наименьшим значением AIC. Отличия от наилучшей модели обозначается как ΔAIC . По определению, у лучшей модели $\Delta AIC = 0$.

Иногда случается, что значения AIC двух или нескольких моделей очень близки, так что ΔAIC у некоторых моделей очень мало. Это означает, что эти модели (почти) оди-

наково хорошо описывают данные, и трудно сказать, какая из них лучше. В таком случае вычисляют веса AIC (AIC weights), которые показывают вероятность того, что данные лучшим образом описываются данной моделью. Обычно считают, что модели с весами AIC, превышающими 0,05, заслуживают рассмотрения. Как правило, сходные веса AIC бывают у похожих по структуре моделей. Это указывает на то, что структура модели подобрана правильно.

Ожидаемая продолжительность остановки после первого отлова оценивается как $S_a = -1 / \ln \varphi$ (Kaiser, 1995). Эта формула является частным случаем более общего выражения (Schaub et al., 2001):

$$S_a = (1 - \varphi_1) \cdot (-1/\ln \varphi_1) + \varphi_1 \cdot (1 - \varphi_2) \cdot (-1/\ln \varphi_2) + \varphi_1 \cdot \varphi_2 \cdot (1 - \varphi_3) \cdot (-1/\ln \varphi_3) + \dots \quad (1.1)$$

при $\varphi = \text{const}$ (φ_1 — сохраняемость от первого дня остановки до второго, φ_2 — от второго до третьего и т.д.).

Формула 1.1 позволяет оценить ожидаемую продолжительность остановки *после* первого отлова. Однако птица могла прибыть в район исследований за некоторое время до первого отлова и оставаться невыявленной. Потому необходимо оценить, сколько времени птица провела в районе остановки *до* первого отлова. Это делается с помощью зеркального «переворачивания» историй отлова (день 1 становится днём n, день 2 — днём n-1 и т.д.; день n становится днём 1). Такое «переворачивание» позволяет оценить т.н. «обратную сохраняемость» (seniority, γ) — вероятность того, что особь, присутствующая в популяции в день i, была в ней и в день i-1 (Pradel, 1996; Pradel et al., 1997). Это позволяет вычислить продолжительность миграционной остановки до первого отлова (S_b) аналогично вычислению S_a . Общую продолжительность остановки оценивают по формуле $S = S_a + S_b = (-1/\ln \varphi) + (-1/\ln \gamma)$ (Schaub et al., 2001).

Некоторые авторы высказывают сомнение в корректности оценки времени, проведенного птицей на остановке до момента первого отлова (Efford, 2005). Этот вопрос является дискуссионным (Efford, 2005; Pradel et al., 2005), и в настоящее время многие авторы воздерживаются от включения S_b в общую оценку времени, проведенного на миграционной остановке (Salewski et al., 2007b; Bayly, Rumsey, 2007; Chernetsov et al., 2007; Чернецов и др., 2010; Chernetsov, 2010b).

На практике данная методическая проблема не столь серьёзна, как может показаться. Выше было упомянуто, что в некоторых случаях предположение о том, что птицы оказываются пойманы (почти) сразу после прибытия в район отлова, можно считать обоснованным. На Куршской косе (юго-восточное побережье Балтики), как и во многих других прибрежных районах, явно выражена волнообразность миграции (Floerike, 1893; Блюменталь и др., 1967; Дольник, 1975; Титов, Чернецов, 1999). Это отражается и на миграционных остановках: периоды, когда в районе остановки находится малое количество птиц, многие из которых отлавливаются повторно, сменяются пиками (или волнами) отловов, когда отлавливается большое количество новых птиц без колец. Интуитивно понятно, что в день миграционной волны большинство впервые пойманных птиц только что прибыли.

Это представление формально подтверждается результатами нашего анализа обратной сохраняемости: в день начала миграционной волны вероятность того, что только что пойманные птицы ранее присутствовали в районе остановки, но не были отловлены, очень мала. В день паузы между волнами эта вероятность (т.е. обратная сохраняемость), наоборот, велика (табл. 2). Кроме того, следует учесть, что подвижность

Таблица 2. Параметры стохастических моделей мечения — повторного отлова, описывающих продолжительность остановок зарядок в Рыбачьем (Куршская коса) осенью 1996 г. (из Титов, Чернецов, 1999; с изменениями).

Параметры		Среднее значение	95% доверительный интервал
Прямые истории отловов	φ_{11}	0,478	0,399–0,559
	φ_{12}	0,243	0,202–0,288
	φ_{13}	0,131	0,110–0,156
	φ_2	0,521	0,450–0,591
	φ_3	0,802	0,767–0,833
	p_1	0,266	0,237–0,297
	p_2	0,195	0,159–0,237
Обратные истории отловов	γ_{11}	0,892	0,665–0,972
	γ_{12}	0,358	0,295–0,427
	γ_{13}	0,116	0,098–0,138
	γ_2	0,553	0,476–0,629
	γ_3	0,772	0,743–0,799
	p	0,236	0,212–0,262

мигрантов (от которой очень сильно зависит вероятность отлова) велика в первые 1–2 дня после прибытия на остановку и сильно снижается в дальнейшем (см. главу 6).

Серьёзной проблемой оценок продолжительности остановок мигрирующих птиц с помощью моделей мечения — повторного отлова является требование большого количества повторных отловов. Этот метод весьма «жаден до данных» (data-hungry, Chernetsov, Titov, 2000). Из-за этого зависимые от времени модели (т.е. модели, предполагающие разные значения параметров сохраняемости и/или вероятности отлова в разные дни) часто оказываются имеющими более высокие значения индекса Акайки, чем более простые (и менее реалистичные) модели с постоянной сохраняемостью. Происходит *overfitting*, т.е. число параметров, которые нужно оценить, слишком велико для имеющейся выборки повторно пойманных особей (Burnham, Anderson, 1998). Чтобы решить эту проблему, иногда объединяют данные за несколько дней, т.е. несколько дней отлова принимают за одно событие отлова (Schaub, Jenni, 2001a; Schaub et al., 2001). Однако если два или несколько отловов птицы происходит внутри этого интервала в несколько дней, происходит потеря данных. Более того, было показано, что объединение данных приводит к ошибкам в оценках параметров (Hargrove, Borland, 1994; Morris et al., 2005b). Чтобы обойти эту проблему, предложено использовать модели с параметрами, насильственно приравненными (зафиксированными) для нескольких дней подряд (multiple day constancy models; Morris et al., 2005a). Количество подлежащих оценке параметров уменьшается так же, как и при объединении несколь-

ких дней в одно событие отлова, но без потери информации о неоднократных отловах в течение этих дней.

Был предложен и иной способ оценки истинной продолжительности миграционных остановок (Высоцкий, 1998). Этот способ исходит из того, что первый отлов в среднем происходит в середине периода миграционной остановки, а последний — в среднем в середине отрезка от первого отлова до исчезновения птицы. Таким образом, минимальная продолжительность миграционной остановки составляет в среднем 25% от истинной продолжительности остановки. Этот метод исходит из допущения, что вероятность птицы быть пойманной остаётся постоянной в течение всего периода остановки. Это допущение игнорирует особенности поведения воробьиных птиц на миграционных остановках (см. главу 7) и не может считаться корректным. Поскольку все методы отлова птиц, применяемые в стандартизованных программах, основаны на пассивном отлове перемещающихся особей, вероятность отлова птицы зависит прежде всего от её подвижности. Размах перемещений мигрантов сильно изменяется в ходе пребывания на остановке: обычно он снижается, часто очень существенно (Chernetsov, 2005; Chernetsov, Mukhin, 2006).

1.1.3. Оценка доли «транзитных» и «нетранзитных» особей

Следует подчеркнуть, что с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова можно не только оценивать среднюю продолжительность остановки, но и изучать разнообразие стратегий поведения остановившихся мигрантов. Как показывают наши данные (Chernetsov, 1998с; Панов, Чернецов, 2010а; табл. 3; раздел 1.4) и данные других авторов (Salewski, Schaub, 2007), эмпирические данные часто лучше всего описываются моделью, зависящей от времени, прошедшего с момента маркиро-

Таблица 3. Продолжительность осенних остановок у воробьиных мигрантов в Джаныбеке (западный Казахстан).

Вид, год	Доля транзитных особей	Φ_1 , среднее и 95% доверительный интервал	Φ_2 (или Φ), среднее и 95% доверительный интервал	Продолжительность остановки, дни (среднее и 95% доверительный интервал)
<i>S. borin</i> 2003	0,58	0,313; 0,182–0,482	0,746; 0,620–0,841	3,41 (2,09–5,77)
<i>S. borin</i> 2004			0,572; 0,443–0,693	1,79 (1,23–2,73)
<i>Ph. phoenicurus</i> 2003			0,576; 0,383–0,748	1,81 (1,04–3,44)
<i>Ph. phoenicurus</i> 2004	0,80	0,139; 0,080–0,231	0,684; 0,575–0,776	2,63 (1,81–3,94)
<i>Ph. collybita</i> 2004			0,695; 0,564–0,800	2,75 (1,75–4,48)
<i>Ph. trochilus</i> 2004			0,307; 0,083–0,685	0,85 (0,40–2,64)
<i>E. rubecula</i> 2004	0,65	0,215; 0,128–0,338	0,614; 0,424–0,774	2,05 (1,17–3,90)
<i>F. parva</i> 2003			0,712; 0,540–0,839	2,94 (1,62–5,70)
<i>F. parva</i> 2004	0,55	0,221; 0,109–0,396	0,490; 0,378–0,602	1,40 (1,03–1,97)

вания (Cooch, White, 2005). Такие модели, которые правильно называть «зависящими от времени, прошедшего с момента маркирования» (time-since-marking models), часто для краткости называют зависящими от возраста (age-dependent models). Это словоупотребление пришло из демографии, где стохастические модели применялись исходно и где время, прошедшее со момента маркирования, действительно измерялось в годах (т.е. показывало возраст животного). В контексте миграционных остановок «возраст» — это время в днях, прошедшее с момента первого отлова.

Выбор такой модели обычно означает, что только что прибывшие особи с высокой вероятностью покидают район исследований после одного дня остановки (в первую же ночь). Те птицы, которые остаются на второй или тем более третий день, с высокой вероятностью задерживаются на сравнительно долгий срок, обычно ок. 5–8 дней или больше. В такой ситуации больше оправдан подход, когда определяют долю транзитных особей (transients), а также продолжительность остановки оставшихся птиц, а не рассчитывают среднее значение длины остановки для всех этих групп. Вероятность того, что заново пойманная птица является транзитной (т.е. имеет нулевую вероятность остаться более чем на один день, Pradel et al., 1997), и продолжительность остановок нетранзитных особей (non-transients) оценивают с помощью моделей, зависящих от времени, прошедшего с момента маркирования. Вероятность того, что заново пойманная птица является транзитной, оценивается как $\tau = 1 - \phi_1 / \phi_2$, где ϕ_1 — оценка сохраняемости в первом «возрастном» классе (после первого дня), а ϕ_2 — во втором классе (в последующие дни, Salewski et al., 2007b).

Разделение остановившихся мигрантов на две группы, транзитных и нетранзитных, и раздельная оценка продолжительности их остановок, оправданны не только с точки зрения формальной логики стохастического моделирования (Pradel et al., 1997; Salewski et al., 2007b), но и с точки зрения физиологически обусловленной мотивации продолжать миграцию (Rappole, Warner, 1976; Tsvey et al., 2007). Конечно, строго говоря, все мигранты в районе остановки — транзитные особи. Говорить о «нетранзитных» птицах в данном контексте не вполне некорректно. Однако разделение на транзитных (остановившихся на один, иногда также на два дня) и прочих птиц в применении к миграционным остановкам является традиционным. Его следует придерживаться ради сохранения единства терминологии в разных приложениях стохастических моделей мечения — повторного отлова.

1.1.4. Метод высоких сетей

Есть способы, направленные на то, чтобы попытаться точно установить момент, когда птица покидает район миграционной остановки. Непосредственно наблюдать момент прибытия мигрирующей воробьиной птицы очень трудно, почти невозможно, но, как было указано выше, в дни начала миграционных волн (особенно в первый день резкого подъема числа пойманных птиц) подавляющее большинство особей действительно только что прибыли (табл. 2). Высокая обратная сохраняемость птиц, впервые пойманных во время миграционных пауз, в сочетании с низкой обратной сохраняемостью в первый день миграционной волны указывает на то, что эти птицы, скорее всего, прибыли с предшествующей по времени волной миграции.

На Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН был разработан метод отлова начинающих миграционный полёт ночных мигрантов в паутинные сети, поднятые над

уровнем растительности. Было показано, что отловы птиц в такие сети в период от 60 минут после захода солнца до 60 минут до восхода относятся к ночным миграционным перемещениям: началу миграционного полёта, его окончанию или миграции на сверхнизких высотах (Bolshakov et al., 2000). В тех случаях, когда пойманные этим методом птицы помечены кольцами, т.е. ранее окольцованы в ходе дневных миграционных остановок в данном районе, можно утверждать, что нам точно известен момент начала этими особями миграционного полёта, т.е. момент окончания остановки.

Ночной отлов в «высокие» паутинные сети — очень трудоёмкий процесс; птиц, ранее помеченных кольцами, удастся поймать очень немного. Этот метод вряд ли когда-нибудь найдёт широкое применение. Данные, полученные этим методом, всего несколько раз применялись для оценки продолжительности остановок мигрирующих птиц (Chernetsov et al., 2004b; Bulyuk, Tsvey, 2006).

1.1.5. Телеметрическое прослеживание птиц

Наиболее объективным методом оценки продолжительности миграционных остановок является телеметрическое прослеживание птиц, помеченных миниатюрными радиопередатчиками. Этот метод даёт возможность проследить отдельных особей до момента начала их миграционного полёта. Применение телеметрического метода для прослеживания воробьиных птиц осложняется их малыми размерами. Лишь после появления миниатюрных радиопередатчиков массой ок. 1–2 г и менее в середине 1990-х гг. стали появляться работы по прослеживанию воробьиных мигрантов.

Кроме того, передатчики небольших размеров, применяемые для прослеживания мелких воробьиных, имеют небольшую силу сигнала и, как следствие, дальность обнаружения, обычно 400–1500 м в зависимости от структуры биотопа. Из-за этого переместившиеся на небольшое расстояние птицы могут выйти из-под контроля исследователя. Следует учитывать, что даже птицы, которые во время миграционных остановок обычно остаются в пределах ограниченного района (такие, как зарянка; Titov, 1999, 1999b; Lajda 2001), иногда могут совершать дневные перемещения на расстояния до 1,5–2 км (Chernetsov, Mukhin, 2006). Чтобы не принять такие дневные перемещения за миграционные старты, необходимо или работать на небольших островах, где возможность перемещений ограничена (Aborn, Moore, 1997), или проследить пространственное положение птиц в течение круглых суток, точно фиксируя момент начала ночного миграционного полёта (Chernetsov et al., 2004a; Chernetsov, Mukhin, 2006). Это особенно важно в случае таких видов, как, например, мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, размах перемещений которых на миграционных остановках может составлять несколько километров (Chernetsov et al., 2004a). В любом случае, недопустимо всякое исчезновение птицы из-под телеметрического контроля автоматически считать окончанием остановки.

Главное достоинство данных телеметрического прослеживания заключается в том, что вероятность обнаружения птицы не зависит от её подвижности. Этим телеметрические данные радикально отличаются от данных мечения — повторного отлова, когда вероятность обнаружения (поймки) сильно зависит от пространственного поведения птиц, которое может систематически изменяться в ходе пребывания на остановке. Поэтому данные о продолжительности остановок мигрантов, помеченных передатчиками, следует считать наиболее надёжными. С другой стороны, из-за большей стоимости ра-

диопередатчиков по сравнению с кольцами, а также трудоёмкостью ручного проследживания, размер выборки прослеженных этим методом птиц всегда будет намного меньше, чем в работах, основанных на массовом кольцевании. С третьей стороны, стохастические методы изучения продолжительности остановок позволяют оценить среднюю ожидаемую продолжительность остановки для генеральной совокупности птиц. Телеметрический метод, как и метод высоких сетей, позволяет установить время, которое в изучаемом районе провела каждая конкретная особь.

1.2. Оценки на основе повторных отловов меченых птиц

1.2.1. Очевидно ошибочные оценки: миграционные остановки, послегнездовые перемещения и линька

Значения средней продолжительности миграционных остановок воробьиных птиц, которые удавалось оценивать на основе эмпирических данных, сильно различаются. Продолжительность остановок тростниковых камышевок в Болле ди Магадино (Швейцария), оцененная методом стохастических моделей, составила 12,25 дней ($SD=1,67$; $n = 567$), что существенно больше, чем оценка, сделанная на основе минимальной продолжительности остановки (6,0 дней, вариация 2–34 дня, $SD=5,04$; $n = 108$, Schaub et al., 2001).

На этих оценках следует остановиться особо. Продолжительность пребывания в 34 дня никак не может относиться к остановкам тростниковых камышевок на пути миграции. Эти оценки, несомненно, относятся к продолжительности пребывания в районе отлова птиц в постювенальной линьке, ещё не начавших осеннюю миграцию. Расхождения в оценках продолжительности остановок на пути осенней миграции, особенно у тростниковой камышевки, черноголовой славки и у других видов птиц с выраженной постювенальной линькой контурного оперения связаны с тем, что М. Шауб и Л. Йенни полагают, что линька широко перекрывается с осенней миграцией (Schaub, Jenni, 2000b, 2001b). В подтверждение своего мнения эти авторы ссылаются на М. Херремаса, который отлавливал линяющих тростниковых камышевок ночью на звуковую ловушку в Бельгии (Herremans, 1990b). Этот автор, однако, не утверждал определённо, что пойманные им ночью летящие тростниковые камышевки непременно являются особями, совмещающими миграцию и линьку. Он допускал также, что это могли быть птицы, совершающие ночные послегнездовые перемещения (дисперсию).

Подробное изучение этого вопроса, проведенное В.Н. Булюком с соавторами (Bulyuk et al., 2000) и А.Л. Мухиным (Mukhin, 2004; Mukhin et al., 2005) однозначно показало, что молодые тростниковые камышевки в возрасте 36–50 дней, т.е. до начала направленной осенней миграции, совершают ночные послегнездовые перемещения. Дальность таких перемещений составляет, скорее всего, до нескольких десятков километров, что обычно для послегнездовой дисперсии камышевок (Grüll, Zwicker, 1981; Чернецов, 1998). Определённой направленности эти перемещения не имеют. Это не миграционные, а послегнездовые перемещения молодых птиц (Mukhin, 2004; Mukhin et al., 2005), не находящихся в миграционном состоянии. В ходе этих перемещений птицы могут быть привлечены на звуковую ловушку проигрыванием песни своего вида (Bulyuk et al., 2000). Таким образом, мнение, что молодые тростниковые камышевки широко совмещают постювенальную линьку и миграционные перемещения, следует признать ошибочным. Наоборот, обнаруженная М. Шаубом и Л. Йенни высокая про-

должительность пребывания линяющих птиц в местах отлова (значимо большая, чем у перелинявших особей) указывает на то, что это местные в широком смысле слова птицы, находящиеся на стадии более или менее локальных послегнездовых перемещений и ещё не приступившие к направленной осенней миграции. Их пребывание в определённом районе не является миграционной остановкой. Естественно, включение таких особей в анализ существенно завышает оценки средней продолжительности миграционных остановок (и занижает оценки скорости жиронакопления, см. ниже).

М. Шауб и Л. Йенни (Schaub, Jenni, 2001b) в ходе анализа продолжительности остановок у нескольких видов дальних мигрантов (см. раздел 1.2.2) получили для Листы (Норвегия) в 1995 г. среднюю оценку 28,3 дней. Данное значение также должно быть признано нереалистичным. По-видимому, оно тоже относится к местным птицам до начала осенней миграции. В отличие от тростниковой камышевки, у которой линька контурного оперения может служить критерием, позволяющим отличать местных птиц в фазе послегнездовых перемещений от транзитных мигрирующих особей (Фёдоров, Мухин, 1998; Попельных, 2002), у большинства популяций барсучка постювенильная линька почти полностью редуцирована (Фёдоров, 1990; Redfern, Alker, 1996). Из-за этого надёжно отличать особей, находящихся в указанных фазах годового цикла, крайне трудно. Основным критерием должен служить календарный метод.

1.2.2. Результаты программы «Европейско-Африканская миграция воробьиных птиц»

М. Шауб и Л. Йенни проанализировали с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова продолжительность остановок тростниковых камышевок, барсучков и садовых славков в различных точках Европы от Финляндии до Испании и в северной Африке (Марокко) (Schaub, Jenni, 2001a). Данные были взяты со стационаров, принимавших участие в программе European-African Songbird Migration Network в 1994–1996 гг. (в том числе стационар «Рыбачий» Биологической станции ЗИН РАН). Для тростниковых камышевок были взяты только приведенные авторами значения для нелиняющих особей, так как именно они относятся к продолжительности миграционных остановок (см. выше).

У тростниковых камышевок средняя оценка продолжительности остановок составила 3,7–7,7 дней до первого отлова и 3,1–6,1 дня после первого отлова, суммарная продолжительность остановки — 6,8–13,9 дней (табл. А1 в Schaub, Jenni, 2001a). Продолжительные остановки (более 10 дней) были характерны для стационаров, расположенных в южных районах (Испания, Марокко), а также в Швейцарии (Болле ди Магадино, см. также выше) и на Галенбекском оз. в северо-восточной Германии.

У барсучка реалистичными оценками (в отличие от явно ошибочных оценок для стационара в Норвегии, см. раздел 1.2.1) следует считать 1,8–12,0 дней, наблюдавшиеся в Иллмитце (восточная Австрия), Рауволе (Финляндия), Рыбачьем, на Галенбекском оз. и в Болле ди Магадино (таб. А2 в Schaub, Jenni, 2001a). В Иллмитце оценки продолжительности остановок барсучков варьировали в разные годы от 1,8 до 8,8 дней. Авторы предполагают, что причиной таких выраженных межгодовых колебаний продолжительности миграционных остановок у этого вида является вариация численности тростниковых тлей *Hyalopterus pruni*, которые, как принято считать, являются основной пищей барсучка во второй половине лета и осенью (Bibby, Green, 1981).

1.2.3. Продолжительность остановок на краю пустыни Сахара

Следует подчеркнуть, что не любые продолжительные остановки мигрирующих воробьиных птиц следует автоматически считать не имеющими отношения к миграции и выбрасывать из рассмотрения. Об этом свидетельствуют наши данные о миграционных остановках барсучков и тростниковых камышевок в Эйлате (Израиль) и данные по миграционным остановкам тростниковых камышевок в Марокко (Rguibi-Idrissi et al., 2003).

В Эйлате, расположенном на северной оконечности залива Акаба Красного моря, отлов мигрирующих мелких воробьиных проводят ежегодно с 1984 г. Осенью число барсучков, которые остановились более чем на 10 дней, составило за 17 лет (1984–2001 гг., за исключением 1987 г.) всего четыре особи, из 55 птиц, остановившихся не менее чем на 2 дня. Однако весной из 357 барсучков, которые остановились более чем на один день, 54 птицы оставались в Эйлате более 10 дней. Даже если считать, что максимальное значение (46 дней) относится к большой или так или иначе ослабленной птице, значения в 33, 35, 36 дней, по-видимому, представляют реальные значения продолжительности весенних миграционных остановок барсучков в Эйлате. Масса этих птиц в среднем увеличилась на 14,4%, в то время как среднее увеличение массы птиц, остановившихся на 2–10 дней, составило 7,3% (различия значимы, $t = 3,23$, $df = 314$, $P < 0,002$). Следовательно, более чем на 10 дней останавливались не неполноценные особи, а вполне нормальные мигрирующие барсучки.

Тростниковые камышевки также останавливаются в Эйлате весной на продолжительный срок, до 28 дней. Из 270 птиц, сделавших остановку продолжительностью более одного дня, 27 остановились более чем на 10 дней, причём эти последние в среднем увеличили свою массу на 12%.

У черноголовых славков в Эйлате среднее значение минимальной продолжительности весенних миграционных остановок составляла 3,54 дня у самцов ($SD = 3,03$; $n = 386$) и 3,86 дня у самок ($SD = 3,17$; $n = 526$), причём межполовые различия были значимы (Yosef, Wineman, 2010). Максимальные значения продолжительности остановок составляли до 35 дней, т.е. были сходны с аналогичными значениями у камышевок.

Данные оценки сделаны методом минимальной продолжительности остановки, который неточен и подвержен влиянию разных смещающих факторов (см. выше). Однако поскольку весной и осенью отлов проходил на том же стационаре, смещающие факторы были примерно сходными. Поэтому можно допустить, что в целях сравнения сезонов использование метода минимальной продолжительности остановок оправдано.

Остановки тростниковых камышевок в двух районах отлова в Марокко также могут быть весьма продолжительными. Так, осенью в Сиди Бу Габа (атлантическое побережье) продолжительность остановок составляла в среднем 17,8 дней у первогодков и 12,4 дня у взрослых птиц; в Кербаша (средиземноморское побережье) соответствующие значения были 12,9 и 7,5 дней (Rguibi-Idrissi et al., 2003). Это оценки были получены с помощью мечения — повторного отлова.

1.2.4. Продолжительность остановок в оазисе в Прикаспийской низменности

Наши оценки средней продолжительности осенних миграционных остановок у шести видов ночных мигрантов в Джаныбеке (север Прикаспийской низменности), сделанные с помощью стохастических методов мечения — повторного отлова, колебались от 0,85

дней (у пеночки-веснички) до 3,4 дней (у садовой славки в 2003 г., табл. 3). Даже верхняя граница 95% доверительного интервала продолжительности остановки не превышает 5,7 (у малой мухоловки [*Ficedula parva*] в 2003 г.) — 5,8 дней (у садовой славки в 2003 г.). Следует отметить, что, в отличие от М. Шауба и Л. Йенни (Schaub, Jenni, 2001a) и Х. Ргиби-Идрисси с соавторами (Rguibi-Idrissi et al., 2003), в нашем исследовании оценивали продолжительность остановки только после первого отлова (Efford, 2005).

В той же точке весной 2005 г. в значительном количестве были пойманы лишь два вида мигрантов: садовая камышевка и садовая славка. Малое количество повторных отловов не позволило нам оценить продолжительность весенних остановок, но сам факт, что из 110 садовых славок весной в следующие после кольцевания дни не была поймана ни одна (осенью — 43 из 599, 7%) указывает на то, что подавляющее большинство птиц останавливались на один день.

1.2.5. Другие оценки продолжительности остановок, сделанные на основе метода мечения — повторного отлова

В южной Франции средняя продолжительность миграционных остановок тростниковых камышевок составляла от 6,1 дня в конце июля до 11,1 дня в конце октября, в среднем 8,5 дней (Balança, Schaub, 2005). Данная оценка очень близка к результатам по другим европейским точкам (Schaub, Jenni, 2001a). На юге Франции доля линяющих тростниковых камышевок составляла всего 3,2% от всех пойманных (и те, скорее всего, находились на завершающей стадии линьки), поэтому полученные авторами оценки, по-видимому, реалистичны. Стоит особо отметить, что в южной Франции продолжительность миграционных остановок тростниковых камышевок значимо увеличивалась от начала к концу осени, в то время как в восточной Прибалтике (Куршская коса) она изменялась мало — от 6,0 дней в начале — середине августа до 8,1 дня в середине — конце сентября (Chernetsov, 1998c).

По нашим оценкам, средняя продолжительность миграционных остановок зарянок на Куршской косе была существенно короче и составляла 1,1 дня при односторонней оценке (лишь после первого отлова) и 2,3 дня при двусторонней оценке (Титов, Чернецов, 1999). Следует, однако, подчеркнуть, что эти оценки включают всех птиц: как остановившихся на один день, так и совершающих более продолжительные остановки (см. раздел 1.4). Наиболее адекватной оценкой продолжительности остановок задержавшихся на Куршской косе зарянок (т.е. нетранзитных птиц) следует считать значение для особей, впервые пойманных в дни между волнами миграции: 5,7 дня (Титов, Чернецов, 1999).

Средняя оценка продолжительности миграционных остановок варакушек *Luscinia svecica* на севере Карелии составила 4,24 дня (95% доверительный интервал 3,73–4,77 дня; Панов, Чернецов, 2010a). Ок. 78% взрослых варакушек делают в этом районе однодневную остановку, оставшиеся 22% останавливаются на 4,24 дня, как и молодые птицы.

Продолжительности остановок обыкновенных сверчков *Locustella naevia* на юге Англии, оцененные методом односторонних стохастических моделей с фиксированными значениями параметров в соседние дни (Morriss et al., 2005a), составляли в разные годы от 1,35 (SD = 0,95) до 2,13 дней (SD = 1,02). Оценки, полученные методом минималь-

ной продолжительности остановки с учетом однократно пойманных птиц, были очень близки и составили в разные годы от 1,18 (SD = 0,94) до 1,30 дней (SD = 1,21; Bayly, Rumsey, 2007).

Оценки продолжительности осенних миграционных остановок воробьиных птиц на о. Эпплдор (штат Мэн, США), сделанные с помощью двусторонних стохастических моделей с фиксированными значениями параметров в соседние дни, составляли в разные годы от 2,70 (SE = 0,56; n = 354) до 3,45 дней (SE = 0,67; n = 189) у красноглазого вироона *Vireo olivaceus*; от 2,92 (SE = 1,95; n = 141) до 3,81 дней (SE = 2,62; n = 99) у американской горихвостки *Setophaga ruticilla* и от 4,84 (SE = 1,50; n = 153) до 6,84 дней (SE = 8,54; n = 270) у речного певуна *Seiurus noveboracensis* (Morris et al., 2005a).

Интересный экспериментальный подход к оценке продолжительности миграционных остановок воробьиных птиц без отлова применен в работе Н. Бейли (Bayly, 2006). Этот автор регистрировал присутствие меченых тростниковых камышевок на прикормках с мучными червями во время послегнездового периода и на осенней миграции в Англии. Птиц не отлавливали при регистрации, что практически исключало воздействие на них. Раз начав пользоваться прикормкой, птицы продолжали делать это и в дальнейшем. Исчезновение с прикормки автор интерпретировал как начало миграционного броска. Продолжительность периода жиронакопления составляла в среднем 5,82 дня (SE = 0,20, n = 38). Из этой величины исключен период «устройства на остановке» (search/settling time), т.е. время, предшествующее началу эффективного жиронакопления.

Пытаясь решить эту проблему, в другой своей работе тот же автор оценил все время пребывания барсучков на миграционной остановке, прибавив к наблюдавшейся им продолжительности пребывания среднее двух оценок продолжительности пребывания в данном районе до появления птиц на кормушке (Bayly, 2007). Одна оценка исходила из допущения, что до появления на прикормке птицы набирали жир с той же скоростью, что и на прикормке, а другая — что скорость жиронакопления этих птиц составляла среднее из скорости жиронакопления верхнего квартиля барсучков, пойманных в паутинные сети и не получавших дополнительного питания. Эта сложная процедура, основная на многих допущениях неизвестной обоснованности, была проведена для тех особей (их число не названо), чья масса в момент появления на прикормке более чем на 1 г превышала среднюю массу барсучков в данном районе (Bayly, 2007). Средняя продолжительность остановки составила 7,7 дней (SE = 0,98, n = 20). Следует отметить, что экспериментальные птицы распались на две очень четко очерченные группы: остановившиеся на 1–6 дней (в среднем 3,8 дня, SE = 0,47, n = 10) и увеличившие массу не более чем до 80% тощего веса, и остановившиеся на 9–15 дней (в среднем 11,6 дня, SE = 0,69, n = 10) и набравшие 99 — 140% от тощего веса. Птицы из последней группы достигли массы более 20 г и скорости жиронакопления более 13% от тощей массы в сутки, которые почти никогда не встречаются в природе (Bibby et al., 1976). Оценки, относящиеся к этим птицам, явно являются результатом экспериментальной подкормки.

Следует помнить, что и тростниковые камышевки (Bayly, 2006), и барсучки (Bayly, 2007) получали дополнительное питание, которое позволяло им достичь высоких скоростей жиронакопления и могло очень существенно влиять на продолжительность их остановок (см. главу 3). Поэтому данные подобных полевых экспериментов могут ис-

пользоваться лишь для изучения характера функциональной зависимости между параметрами миграционных остановок, но не для оценок продолжительности миграционных остановок птиц в природе.

1.3. Оценки на основе телеметрического прослеживания

1.3.1. Остановки на Куршской косе

По данным телеметрического прослеживания зарянок на Куршской косе Балтийского моря, продолжительность остановок во время весенней миграции в 2002–2003 гг. составила 1–11 дней, в среднем 2,4 дня (рис. 1, табл. 4). Одна птица, которые была телеметрически прослежена не с первого дня остановки и потому не включена в анализ, остановилась на 12 дней. По-видимому, 11–12 дней близко к верхнему пределу продолжительности весенних миграционных остановок зарянки.

Осенью на Куршской косе продолжительность миграционных остановок зарянки составила от 1 до 14 дней, в среднем 3,4 дня (рис. 1, табл. 4). Это значение не отличалось от продолжительности весенних остановок (тест Манна-Уитни, $z = 0,11$, $P = 0,92$). Средняя продолжительность осенних остановок зарянки в Рыбачьем оказалась значительно меньше, чем в юго-западной Германии на полуострове Меттнау (6,7 дней, $SE = 1,04$, $n = 19$, из Lajda, 2001; тест Манна-Уитни, $z = 2,79$, $P = 0,003$). Оценки продолжительности остановок на Меттнау, как и в Рыбачьем, были сделаны с помощью прослеживания меченых микропередатчиками птиц. Не исключено, что оценка средней продолжительности остановок на Меттнау была завышена. В германском исследовании вероятно зимующие птицы (которые не покинули район исследования до окончания срока работы передатчика) были, как и на Куршской косе, исключены из анализа. Однако автор не прослеживала ночных миграционных стартов зарянок (Lajda, 2001), поэтому полной уверенности в том, что все включенные в анализ особи действительно были транзитными мигрантами, нет. Возможно, часть зарянок всё-таки были зимующими особями, которые сменили район и вышли из-под контроля исследовательницы.

Среднее значение продолжительности миграционных остановок, полученное на основе телеметрического прослеживания зарянок на Куршской косе осенью, очень близко совпало с оценкой 3,3 дня, основанной на отлове птиц в высокие паутинные сети в момент начала ночного миграционного полёта (пересчитано из: Bulyuk, Tsvey, 2006).

Нами была также проведена работа по телеметрическому прослеживанию барсучков и мухоловок-пеструшек на миграционных остановках на Куршской косе (Черне-

Таблица 4. Продолжительность миграционных остановок зарянок на Куршской косе Балтийского моря, измеренная методом радиотелеметрии в 2002-2003 гг. Включены только птицы, помеченные в день прибытия на остановку.

	Размах вариации, дни	Среднее, дни	Медиана, дни	SE	остановка >2 дней, %	N
Весна	1–12	2,4	2	0,31	30	40
Осень	1–14	3,4	1	0,50	39	59

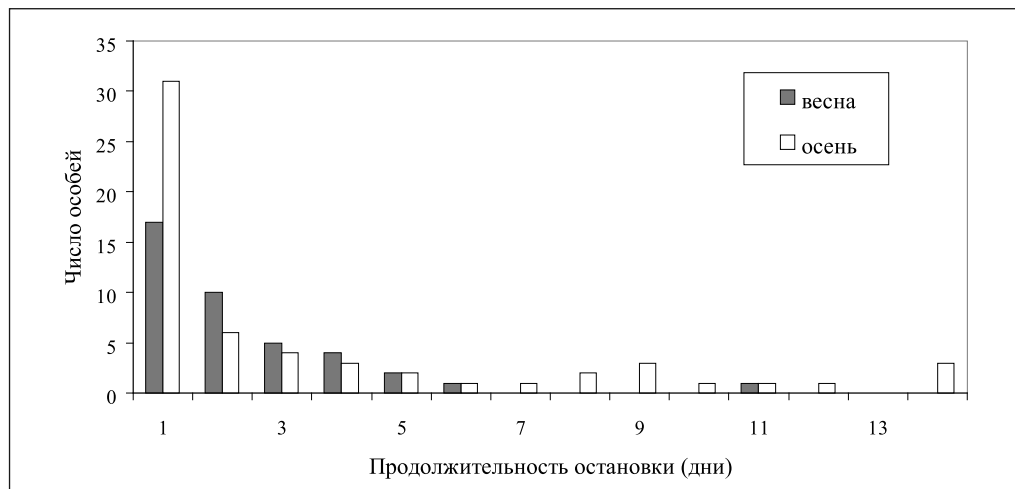


Рис. 1. Продолжительность миграционных остановок в днях у зарянок на Куршской косе Балтийского моря по данным телеметрического прослеживания весной ($N = 40$) и осенью ($N = 59$).

tsov et al., 2004a). Из 12 прослеженных барсучков семь птиц остановились на один день, три — на два дня и две — на три дня. Поскольку мухоловки-пеструшки перемещались в пределах остановки гораздо более широко, чем барсучки или зарянки (Chernetsov et al., 2004a; Chernetsov, 2005), точно оценить продолжительность остановки удалось лишь для четырёх птиц из семи помеченных. Остальные три птицы были потеряны в ходе дневных перемещений, и для них у нас есть только минимальные оценки продолжительности остановки (исходящие из старта в ночь, следующую за уходом птицы из-под контроля). Согласно минимальным оценкам, четыре особи остановились на один день и по одной — на два, три и четыре дня (Chernetsov et al., 2004a).

1.3.2. Остановки в других районах

Из 24 летних танагр *Piranga rubra*, помеченных передатчиками во время весенних миграционных остановок на северном побережье Мексиканского залива, 19 стартовали в первую же ночь (т.е. сделали однодневную остановку), а пять остались более чем на один день (Moore, Aborn, 1996). Продолжительность остановки этих последних особей осталась неизвестной. Следует подчеркнуть, что танагры были пойманы после миграционного броска через Мексиканский залив, т.е. после пересечения экологического барьера. Тем не менее, 79% их них возобновили полёт в первую же ночь после прибытия.

Недавнее исследование продолжительности остановок садовых славок на о. Крит в Средиземном море во время осенней миграции дало существенно отличающиеся результаты (Fransson et al., 2008). Зарянки, барсучки и мухоловки-пеструшки останавливались на Куршской косе в ходе миграции над экологически благоприятными районами; остановки летних танагр исследовались после пересечения экологического барьера. Т. Франссон с соавторами изучали продолжительность остановок садовых славок, которые готовились к миграционному броску через Средиземное море и Са-

хару. Средняя продолжительность остановок составила 12,6 дней ($SE = 1,19$, $n = 20$), причём авторы предполагают, что особи, прослеженные в течение 1–8 дней, могли выйти из-под контроля в ходе местных перемещений, а не начать миграционный полёт. В таком случае реальная продолжительность остановок варьировала от 10 до 20 дней, а среднее значение составило 15,3 дня ($SE = 0,63$, $n = 15$; Fransson et al., 2008).

1.4. Внутривидовое разнообразие продолжительности миграционных остановок. «Транзитные» и «нетранзитные» особи.

В целом, значения продолжительности миграционной остановки между 1 и 15 днями типичны для мелких насекомоядных воробьиных птиц — ночных мигрантов, пересекающих экологически благоприятные районы Европы, Азии и Северной Америки при непрерывной возможности остановки (по Houston, 1998). Перед или непосредственно после пересечения экологических барьеров, когда мигранты должны набрать жир, необходимый для пересечения неблагоприятного района, или восстановить израсходованные в ходе предшествующего броска запасы энергии, остановки могут быть более продолжительными.

Оценивать среднюю продолжительность остановок *всех* птиц, которые останавливаются в каком-либо районе, не всегда корректно и разумно. Часто большинство особей останавливаются на один день. В качестве примера можно привести данные по остановкам зарянок в Рыбачьем (см. табл. 2, значение φ_{13} , т.е. сохраняемость птиц, которые впервые пойманы в день пика отловов). Раз подавляющее большинство особей (поскольку большая часть птиц и бывают впервые пойманы в дни массового отлова) остаются на второй день с вероятностью 13%, значит, 87% зарянок покидают район исследований после однодневной остановки.

Аналогичные значения были получены на основе анализа данных мечения — повторного отлова и для других видов ночных мигрантов. Так, для остановок черноголовых славков во время весенней миграции на Куршской косе данным лучше всего соответствовала модель, предполагающая, что после первого дня остаются в среднем 14,6% птиц (95% доверительный интервал 10,8–19,4%). Те черноголовые славки, которые всё же оставались более чем на один день, проводили на остановке 3,0 дня ($\varphi_2 = 0,719$). Для серых славков получилось, что после первого дня остановки остаются 17,5% птиц (95% доверительный интервал 12,8–23,4%), а после второго — 40% от оставшихся, т.е. всего 7,0% от общего числа мигрантов, сделавших остановку. Из числа остановившихся славков-завирушек более чем на один день останавливались 16,1% птиц (95% доверительный интервал 11,8–21,6%), более чем на два дня — 41% от этих оставшихся. Таким образом, более чем на два дня оставались 6,6% от числа всех прервавших миграционный полёт славков-завирушек. Общая продолжительность миграционных остановок этих немногочисленных особей, оставшихся более чем на два дня, составила в среднем 5,7 дня для серых славков ($\varphi_3 = 0,838$) и 6,4 дня для славки-завирушки ($\varphi_3 = 0,855$).

Данные других авторов также говорят в пользу такого подхода. У пяти видов дальних мигрантов (серая славка, рыжегрудая славка *Sylvia cantillans*, певчая славка *S. hortensis*, бледная пересмешка *Hippolais pallida* и пеночка-весничка) в оазисе в центральной Мавритании доля т.н. транзитных особей (т.е. птиц, сделавших остановку всего на 1 день) составляла от 47% у певчей славки до 87% у серой славки (Salewski et al., 2007b).

Из-за такого поведения останавливающихся мигрантов, по-видимому, нет смысла оценивать среднюю продолжительность остановок всех особей того или иного вида, останавливающихся в данном месте. Большой смысл имеет оценивать долю птиц, останавливающихся на один день (иногда также на два дня) и продолжительность остановок тех особей, которые остаются на более долгий срок. В одном из приведенных выше примеров, например, у серой славки весной в Рыбачьем однодневные остановки делают в среднем 82,5% птиц ($\varphi_1 = 0,175$), а двухдневные — 10,5% ($\varphi_2 = 0,399$). Оставшиеся 7% особей останавливаются на 5,7 дня ($-1 / \ln \varphi_3$; $\varphi_3 = 0,838$).

Рядом авторов было высказано предположение, что все птицы, приземляющиеся после миграционного полёта, принадлежат к одной из двух групп: «транзитных» особей, которые имеют высокое стремление к продолжению миграции и останавливаются на 1–2 дня, и птиц, которые остановились для восполнения энергетических резервов, и соответственно, имеют более длительную остановку (flyers и feeders; Rappole, Warner, 1976). Поведение птиц из последней группы направлено на восстановление энергетических ресурсов, что определяет их строгие требования к качеству местообитания и часто конкурентные отношения с другими особями (Rappole, Warner, 1976; Dierschke, Delingat, 2001). У зарянок решение о начале миграционного полёта принимается под действием разных факторов птицами, остановившимися на короткий срок (1–2 дня) и особями, стартующими после продолжительных миграционных остановок, по-видимому, сопровождавшихся жиронакоплением (Bulyuk, Tsvey, 2006; Tsvey et al., 2007). Как уже было указано выше, существование двух групп мигрантов (транзитных, которые возобновляют миграционный полёт на первую или максимум вторую ночь после появления на остановке, и нетранзитных, совершающих продолжительные остановки с целью пополнения энергетических резервов) является фундаментальным свойством миграции воробьиных птиц. Это вызвано тем, что обычно (или, по крайней мере, очень часто) мигрирующие воробьиные совершают миграционные броски в течение нескольких последовательных ночей (Bolshakov et al., 2003a,b; Hall-Karlsson, Fransson, 2008). Поскольку цели остановки у транзитных и останавливающихся особей различны, их поведение (кормовое, пространственное, территориальное) может существенно различаться, а остановочные решения — определяться разными факторами и их комбинациями.

Следует учесть, что оценки доли транзитных мигрантов среди всех остановившихся птиц, сделанные на основе моделей мечения — повторного отлова, по-видимому, существенно завышены. Это может происходить в том случае, если размах дневных перемещений мигрантов резко снижается после первого или нескольких первых дней после прибытия на остановку. В таком случае часть птиц, пойманных в первые 1–2 дня, могут занять индивидуальный участок в непосредственной близости от района отлова, но за его границами. У некоторых видов такая картина наблюдается часто. На это указывают данные наших отловов на расстоянии 500–1000 м от границ стационара, в ходе которых неоднократно были пойманы ранее окольцованные на стационаре птицы. Это подтверждаются и данные о перемещениях зарянок, прослеженных с помощью микропередатчиков (Chernetsov, Mukhin, 2006). Реальная доля зарянок, покинувших район исследований на Куршской косе ночным миграционным полётом в первую же ночь после приземления, была существенно меньше 87%, полученных на основе моделей мечения — повторного отлова. По данным телеметрического просле-

живания, осенью однодневная остановка была сделана 31 особью из 59 прослеженных с первого дня остановки, что составляет 53%. Весной доля птиц, сделавших однодневную остановку, была ещё ниже: 17 из 40, т.е. 42,5% (рис. 1). В то же время следует подчеркнуть, что 79% летних танагр, останавливавшихся весной на островах у северного побережья Мексиканского залива, продолжили миграцию в первую же ночь (Moore, Aborn, 1996), несмотря на то, что эти птицы только что завершили бросок через экологический барьер.

Однако в районах, где происходит накопление большого количества жира перед броском через экологический барьер, продолжительность остановок может быть существенно больше, составляя в среднем 15–20 дней (Rguibi-Idrissi et al., 2003; Fransson, 2008).

1.5. Заключительные замечания

Продолжительность миграционных остановки воробьиных из категории ночных мигрантов обычно составляет 1–15 суток (табл. 5, также табл. 3 и 4). Иногда, особенно перед пересечением экологических барьеров (водных пространств, больших пустынь) и сразу после них, продолжительность остановок может быть больше и достигать 20–25 дней. Значительная часть птиц останавливаются на один день и продолжают миграцию в первую же ночь, т.е. совершают несколько (не менее двух) ночных миграционных бросков подряд. Остальные особи останавливаются на больший срок. При оценках средней продолжительности остановок с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова наиболее корректно оценивать долю птиц, остановившихся на один день («транзитных» особей), и среднюю продолжительность остановки остальных особей.

При миграции над экологически благоприятными районами значительная, если не бóльшая, часть особей ночных мигрантов покидают район миграционной остановки в первую же ночь. Точная доля таких птиц может быть надёжно определена только с помощью телеметрического прослеживания. Из этого неизбежно следует, что значительная часть ночных мигрантов обычно летят несколько ночей подряд, после чего делают остановку на более продолжительный срок. Такие предположения уже высказывали в отношении нескольких видов ночных мигрантов на основании дальности миграционных бросков по данным кольцевания (Ellegren, 1993; Fransson, 1995) и оценок жирности и возможной дальности полёта птиц, пойманных при взлете и посадке (Bolshakov et al., 2003a,b). Данные о продолжительности миграционных остановок подтверждают эту точку зрения.

Такое распределение птиц по продолжительности остановки наблюдается в большинстве районов. Вряд ли следует искать какие-то неизвестные нам районы, где ночные мигранты собираются для продолжительных остановок и жиронакопления. Если большинство мигрантов останавливаются на несколько дней после нескольких ночных бросков подряд, то среди птиц, прибывших с волной миграции, остановившиеся особи почти всегда будут составлять меньшинство. Конечно, это не противоречит тому, что некоторые места остановок более благоприятны для жиронакопления, чем другие, в первую очередь из-за различий в качестве биотопов в этих районах (см. главу 4, см. также Ktitorov et al., 2008). Согласно теории оптимальной миграции, продолжитель-

Таблица 5. Реалистичные оценки средней продолжительности миграционных остановок воробьиных — ночных мигрантов, полученные разными методами.

Вид	Регион	Сезон	Метод	Ср. прод. остановки, дни	Источник
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	Европа, разные точки	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	9,7	Schaub, Jenni, 2000a
	Юг Франции	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	8,1	Balança, Schaub, 2005
	Куршская коса	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	6,0–8,1	Chernetsov, 1998
	Марокко	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	7,5–17,8	Rguibi-Idrissi et al., 2003
	Англия	осень	Минимальная продолжительность на прикормке	5,82	Bayly, 2006
<i>A. schoenobaenus</i>	Европа, разные точки	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	9,1	Schaub, Jenni, 2000a
	Англия	осень	Минимальная продолжительность на прикормке	3,8	Bayly, 2007
	Куршская коса	весна	Телеметрия	1,6	Chernetsov et al., 2004a
<i>Sylvia borin</i>	Европа, разные точки	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	7,8	Schaub, Jenni, 2000a
	о. Крит, Средиземное море	осень	Телеметрия	15,3	Fransson et al., 2008
<i>S. atricapilla</i>	Куршская коса	весна	Мечение — повторный отлов (односторонний)	3,0	Оригинальные данные
<i>S. communis</i>	Куршская коса	весна	Мечение — повторный отлов (односторонний)	5,7	Оригинальные данные

Таблица 5. (продолжение)

<i>S. curruca</i>	Куршская коса	весна	Мечение — повторный отлов (односторонний)	6,4	Оригинальные данные
<i>Locustella naevia</i>	Англия	осень	Мечение — повторный отлов (односторонний)	1,35–2,13	Bayly, Rumsey, 2007
<i>Ficedula hypoleuca</i>	Куршская коса	весна	Телеметрия	1,9	Chernetsov et al., 2004a
<i>Erithacus rubecula</i>	Куршская коса	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	5,7	Титов, Чернецов, 1999
<i>Luscinia svecica</i>	сев. Карелия	осень	Мечение — повторный отлов (односторонний)	4,24	Панов, Чернецов, 2010a
<i>Vireo olivaceus</i>	шт. Мэн, США	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	2,70–3,45	Morris et al., 2005
<i>Setophaga ruticilla</i>	шт. Мэн, США	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	2,92–3,81	Morris et al., 2005
<i>Seiurus noveboracensis</i>	шт. Мэн, США	осень	Мечение — повторный отлов (двусторонний)	4,84–6,84	Morris et al., 2005

ность остановок должна зависеть от скорости жиронакопления (Alerstam, Lindström, 1990; Lindström, Alerstam, 1992; Hedenström, Alerstam, 1997). Несмотря на многие недостатки этой теории (критический разбор см. в главе 3), само это утверждение кажется правильным. Скорость жиронакопления является одним из факторов, которые определяют решение об остановке или продолжении миграции (см. главу 8).

Глава 2. Скорость жиронакопления и эффективность остановок

2.1. Энергетические запасы мигрирующих птиц

Как было указано во введении, энергетические запасы мигрирующих птиц состоят не только из жира, но и включают в себя некоторое количество белка (Lindström, Piersma, 1993). У обыкновенного соловья *Luscinia luscinia* по массе жир составляет 80–82% запасов, вода 12–14% и белок 5–6% (Klaassen, Biebach, 1994; Klaassen et al., 1997). Правда, следует отметить, что у молодых барсучков жир составлял 100% превышения массы над тощим весом в 11,55 г ($n = 20$, Baggot, 1986). В целом принято считать, что птицы извлекают из белка ок. 5–10% энергии, необходимой для длительного миграционного полёта, (Jenni, Jenni-Eiermann, 1998). Это кажется немного, но дело в том, что энергетическая ценность связанной с водой белковой ткани в восемь раз ниже, чем у жировой ткани (Jenni, Jenni-Eiermann, 1998). Из-за этого масса белковой ткани составляет от 30% (если из белка добывается 5% энергии) до 47% (в случае 10% энергии, добываемой из белка) массы энергетических запасов мигрантов. По этой причине возможная дальность полёта существенно зависит от доли белка в запасах энергии (Jenni-Eiermann, Jenni, 2003). Птицы получают энергию из белка, находящегося в большом количестве разных органов, таких как грудная мускулатура, пищеварительный тракт, мускулатура ног (Schwilch et al., 2002; Vauchinger, Biebach, 2005).

В связи с вышесказанным, правильнее было бы говорить о «наборе топлива», но мы, следуя сложившейся в русскоязычной литературе традиции (Дольник, 1975), будем называть пополнение запасов энергии (fuel deposition, fuelling) «жиронакоплением» (сознавая некоторую условность этого термина).

2.2. Методы оценки скорости жиронакопления

2.2.1. Оценка скорости жиронакопления на основе повторных отловов

Как и в случае с продолжительностью миграционной остановки, оценка скорости жиронакопления связана с рядом методических проблем. Есть два основных способа оценки скорости жиронакопления: основанный на анализе изменения массы птиц, пойманных не менее двух раз, и основанный на увеличении массы птиц, пойманных в течение дня.

В первом случае целью анализа является установить абсолютную скорость увеличения массы в ходе миграционной остановки, выраженную в г·сутки⁻¹. Одна из сложностей такого анализа заключается в том, что если отлов птиц проводится в течение всего дня, то масса отдельных особей закономерно увеличивается к вечеру по сравнению с утром (Klein et al., 1971; Дольник, 1975). Это понятно, поскольку обычно птицы питаются во время остановки. Время первого и повторного отлова существенно влияет на измеренное значение массы тела. Исследователи пытались обойти эту проблему, ограничивая отлов (или анализ данных) первой половиной дня. К сожалению, это решение нельзя признать удачным, потому что средняя масса быстрее всего растет в пер-

вой половине дня, на который обычно приходится утренний пик питания, а в после-полуденное время она варьирует в меньшей степени (наши данные, ср. также данные А.В. Бардина [1998] по зимней жирности большой синицы).

Иногда в массу пойманных птиц вводят поправку на время отлова. Массу приводят к стандартному времени (обычно по уравнению линейной регрессии массы от времени суток), и лишь затем вычисляют разность между значениями массы одной и той же особи при последнем и при первом её отлове (Moore, Kerlinger, 1987; Moore, Wang, 1991; Chernetsov 1998a).

Наиболее корректный метод оценки скорости жиронакопления — использование моделей, построенных с помощью множественной регрессии (Schaub, Jenni, 2000a). Идея этого метода заключается в том, что методом пошаговой множественной регрессии вычисляют два коэффициента: скорость увеличения массы в ходе светлого времени суток (a) и скорость жиронакопления в ходе всего времени остановки (b , рис. 2).

При первом отлове и кольцевании для каждой особи известны дата $[d(c)]$, время $[t(c)]$ и масса тела $[bm(c)]$. Аналогичные показатели известны и при повторном отлове: $[d(r)]$, $[t(r)]$ и $[bm(r)]$. Это позволяет рассчитать изменение массы тела в течение остановки согласно уравнению:

$$bm(r) - bm(c) = a*[длина дня - t(c)] + b*[d(r) - d(c)] - a*[длина дня - t(r)], \quad (2.1)$$

что эквивалентно

$$bm(r) - bm(c) = a*[t(r) - t(c)] + b*[d(r) - d(c)], \text{ или} \\ bm(r) - bm(c) = a*\Delta\text{time} + b*\Delta\text{date} \quad (2.2)$$

Таким образом, в качестве зависимой переменной в анализ входит разница в массах тела между повторным и первым отловах, а в качестве независимых переменных — разница во времени между повторным отловом и кольцеванием (часы) и количество дней между этими двумя событиями. При Δtime , равном одному часу, коэффициент a равен скорости изменения массы тела в дневное время в г·ч⁻¹. При Δdate , равном одному дню, коэффициент b отражает скорость изменения массы тела за сутки, т.е. энергетическую эффективность остановки в г·сутки⁻¹. Этот метод не требует стандартизации массы тела к определённому времени суток для получения корректных оценок энергетической эффективности остановки.

Данный метод исходит из допущения, что масса птиц линейно увеличивается в течение светлого времени суток и линейно снижается ночью. По-видимому, отклонения характера зависимости массы от времени суток от линейной функции в большинстве случаев невелики и не значимы (Schaub, Jenni, 2000a; Chernetsov, Titov, 2001b). Важное достоинство этого способа расчёта скорости изменения массы заключается в том, что он позволяет вводить в модель дополнительные параметры, которые могут повлиять на скорость жиронакопления, и оценивать их значимость. Выбирается модель, при которой регрессионная прямая пересекает начало координат, т.к. при нулевом изменении времени изменение массы очевидным образом равно нулю.

Недостаток данного метода заключается в сложности вычисления доверительного интервала средней скорости жиронакопления, поскольку в модель множественной регрессии обычно бывают включены слишком много варьирующих и коварирующих факторов (Chernetsov, Titov, 2001b). Впрочем, по-видимому, высокая вариация скорости жиронакопления — не результат методических проблем, а реальное свойство миграционных остановок большинства видов птиц.

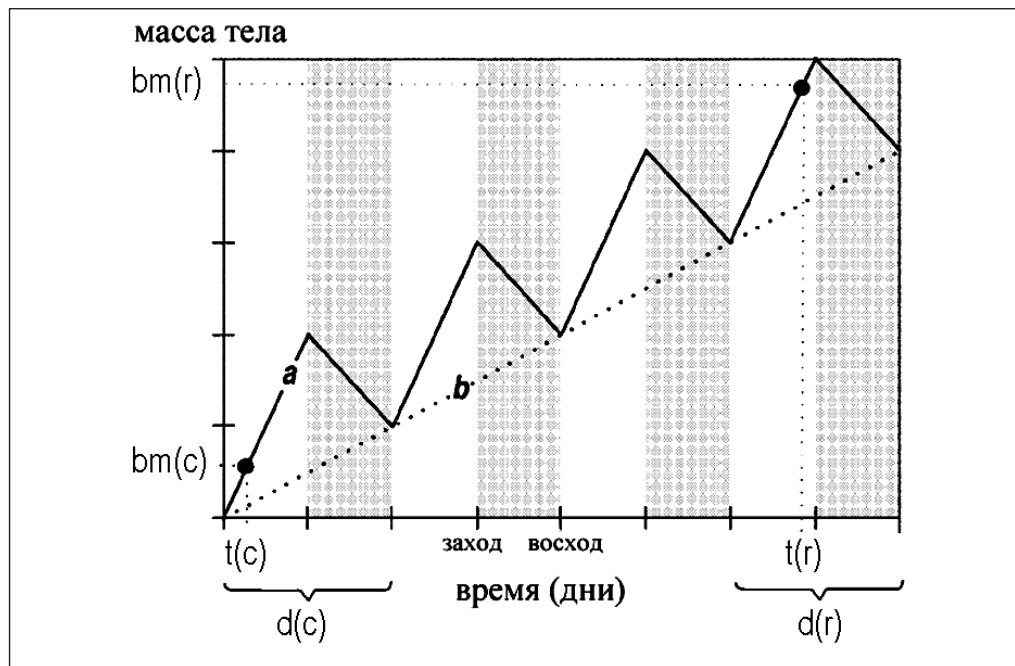


Рис. 2. Модель скорости жиронакопления на миграционных остановках (из Schaub, Jenni, 2000; с изменениями). Объяснения в тексте.

Наиболее серьёзным недостатком данного метода оценки скорости жиронакопления является его зависимость от повторных отловов остановившихся мигрантов. Если вероятность повторного отлова неодинакова у разных когорт птиц (например, из-за их различной подвижности), могут проявляться артефакты. Допустим, что все особи одного вида стремятся покинуть остановку с одной и той же оптимальной массой, причём как тощие, так и жирные птицы имеют одну и ту же среднюю скорость жиронакопления. Особи, которые были впервые отловлены с низкой массой, достигают её через сравнительно большой промежуток времени, в течение которого успевают поправиться как те, которые набирает массу с высокой скоростью, так и те, которые набирают её медленно. Итак, для исходно тощих птиц мы получаем надёжную оценку средней скорости жиронакопления. Особи с высокой исходной массой (близкой к стартовой), которые набирают массу медленно, имеют высокие шансы быть пойманными. В то же время птицы с высокой начальной массой и высокой скоростью жиронакопления быстро набирают стартовую массу тела и имеют немного шансов быть пойманы в ходе своей непродолжительной остановки. Из-за этого средняя скорость жиронакопления исходно жирных птиц оказывается занижена, что приводит к заниженным оценкам общей средней скорости жиронакопления. Кроме того, оказывается, что скорость жиронакопления связана обратной зависимостью от начальной массы, хотя на самом деле это не так. Действительно, отрицательная зависимость скорости жиронакопления от начальной массы неоднократно была обнаружена (Loria, Moore, 1990; Fransson, 1998; Schaub, Jenni, 2000a; Chernetsov, 2001; Chernetsov, Titov, 2001b). Опираясь только на повторные отловы, невозможно сказать, является этот эффект артефактом или нет.

Кроме того, определение скорости жиронакопления на основе сравнения массы при первом и повторном отлове по определению возможно только для тех особей, которые были пойманы как минимум дважды. Допущение, что эти птицы представляют репрезентативную выборку всех остановившихся мигрантов, как минимум не самоочевидно и, по-видимому, обычно неверно (см. главу 6).

2.2.2. Оценка скорости жиронакопления на основе отловов птиц в течение дня

Другой метод оценки скорости жиронакопления у мигрантов на остановках основан на анализе не повторных отловов одних и тех же особей, а увеличения средней массы тела птиц, пойманных в течение дня (Яблонкевич, Шаповал, 1987; Winker et al., 1992; Dunn, 2000). В этом случае оценивают скорость увеличения массы тела птиц не в день, а в час. Вместо массы можно использовать скорость изменения индекса состояния, т.е. массы с поправкой на структурный размер. В качестве индикатора структурного размера может использоваться длина крыла (Winker, 1995; Dunn, 2002; Ktitorov et al., 2008; Johnson, Winker, 2008; Seewagen, Slayton, 2008) или длина крыла, возведённая в третью степень (Dunn, 2001). Если есть необходимость сравнивать значения у разных видов, скорость изменения массы выражают в процентах от тощей массы (Lindström, 1991, 2003). Почасовую скорость изменения массы сравнивают с величиной ночных потерь массы, которые иногда принимают равными 4,5% от тощей массы (Winker et al., 1992). Однако более корректной является оценка ночных потерь массы на основе аллометрических уравнений (Dunn, 2001). В качестве полевых данных по скорости ночных потерь массы можно привести данные В.Б. Зимина для зарянки: во время осенней миграции птицы теряли за ночь при уличной температуре в среднем 1,42 г (9,5%) со средней скоростью 1,2% в час (Zimin, 2003). У зябликов в миграционном состоянии при естественной температуре воздуха ночные потери массы составляли $0,103 \pm 0,011$ г·ч⁻¹ (Дольник, Гаврилов, 1971а), что при тощей массе зяблика ок. 20,0 г (Дольник, Гаврилов, 1971б) соответствует 0,5% в час. Считается, что увеличение массы мигрантов днём должно как минимум компенсировать ночные потери массы.

Полученные таким образом данные по увеличению массы тела остановившихся мигрантов могут использоваться в первую очередь для относительного сравнения скорости жиронакопления в разных точках (Dunn, 2002; Ktitorov et al., 2008). Эти данные трудно использовать для оценки абсолютной скорости жиронакопления на протяжении нескольких дней, т.к. оценка ночных потерь массы на основе аллометрических уравнений довольно приближительна и не учитывает расходы на терморегуляцию, которые могут существенно различаться в разные календарные даты, разных географических регионах и даже на индивидуальном уровне (Zimin, 2003).

Преимущество подхода, основанного на скорости увеличения средней массы в течение дня, заключается в том, что он не исключает из анализа однократно пойманных птиц, которые в любой программе отлова мигрантов на остановках составляют большинство. Условием корректного применения этого подхода является строго ночной характер миграции изучаемых видов птиц: все особи должны прибыть ночью, до начала отлова. В противном случае продолжающие прибывать в течение дня птицы могут быть более тощими (израсходовавшими на миграционный полёт больше жира), чем пойманные рано утром. Такая ситуация может наблюдаться на островах или побережьях, когда мигранты отлавливаются после пересечения больших водных про-

странств (Moore, Aborn, 1996). В таком случае даже обычно строго ночные мигранты могут быть вынуждены продолжать полёт после восхода солнца, если утро застаёт их над водными пространствами.

2.2.3. Оценка скорости жиронакопления на основе анализа метаболитов крови

Оценки, основанные на анализе повторных отловов птиц, имеют существенный недостаток: птица должна быть поймана как минимум дважды, причём первый отлов вполне может повлиять на последующую скорость жиронакопления. Метод, основанный на изменении средней массы в течение дня, исходит из неочевидного допущения об одинаковом суточном ритме активности у птиц разной жирности. Было показано, что по крайней мере у некоторых мигрантов это условие не выполняется (Яблонкевич и др., 1985; Brensing, 1989; Titov, 1999b).

Была сделана попытка обойти эти проблемы, оценивая скорость жиронакопления у однократно пойманных мигрантов на основе концентраций метаболитов крови (триглицеридов и β -гидроксибутирата). Уровень триглицеридов в плазме крови положительно, а уровень β -гидроксибутирата отрицательно скоррелирован с интенсивностью липогенеза на протяжении нескольких часов перед взятием пробы (Jenni-Eiermann, Jenni, 1994; Jenni, Schwilch, 2001; Williams et al., 1999; Cerasale, Guglielmo, 2006). Большую часть триглицеридов плазмы птицы получают из пищи — либо напрямую, либо синтезируя их в печени, поэтому высокий уровень триглицеридов указывает на транспорт липидов к периферическим тканям, т.е. на жиротложение. β -гидроксибутират — это кетон, синтезируемый из свободных жирных кислот и замещающий глюкозу при отрицательном энергетическом балансе. Высокий уровень β -гидроксибутирата в плазме крови указывает на процесс расщепления жиров. Таким образом, концентрации этих продуктов могут указывать на преобладание процессов липогенеза или катаболизма липидов в организме мигранта. Уровень третьего метаболита, глицерола, повышается при липолизе (Stevens, 2004).

В целом можно сказать, что изучение скорости жиронакопления с помощью анализа концентраций метаболитов в плазме крови, которые указывают на процессы липогенеза и липолиза, является перспективным направлением. Его преимущество заключается в том, что птица отлавливается всего один раз, что существенно снижает возможность появления артефактов. С другой стороны, результаты анализа позволяют определить, какие процессы преобладали в организме особи в течение нескольких часов, предшествовавших взятию пробы. Учитывая, что скорость жиронакопления может существенно изменяться в ходе миграционной остановки (см. ниже, раздел 2.6), данные за столь короткий отрезок времени могут не быть репрезентативными за весь период остановки. Кроме того, получаемые данные позволяют сравнивать между собой разные виды, сезоны, точки отлова (Schaub, Jenni, 2001b) и биотопы (Leist, 2007), но получение абсолютных скоростей жиронакопления путем анализа концентраций метаболитов крови затруднительно. Насколько надёжны и универсальны калибровочные коэффициенты (Jenni, Schwilch, 2001), только предстоит установить. Не исключено, что для каждого вида птиц придётся выработать свои коэффициенты, что сделает применение данного метода для оценки скорости жиронакопления в абсолютных значениях малореальным.

2.3. Наблюдаемые в природе значения скорости жиронакопления

2.3.1. Максимальные наблюдавшиеся значения

Скорость жиронакопления воробьиных мигрантов во время остановок обычно составляет около 1–3% тощей массы тела в сутки (Lindström, 2003). Медианное значение для 31 вида мигрирующих воробьиных составило 2,4% (Biebach, 1996). У мелких птиц скорость жиронакопления (выраженная в процентах от тощей массы) выше, чем у крупных. Зависимость максимальной измеренной для данного вида средней скорости жиронакопления от массы тела имеет форму $FDR_{\max} = 2,17 m^{-0,34}$ ($r^2 = 0,54$; $P < 0,001$; 95% доверительный интервал степенного коэффициента $-0,44 - (-0,23)$; Lindström, 2003). Самые высокие оценки подневной скорости жиронакопления в естественных условиях, известные для воробьиных птиц, составляют 12,4% от тощей массы в сутки у барсучков (Gladwin, 1963), 12,5% у садовых славок и 13,0% у тростниковых камышевок (N. Baccetti в Lindström, 2003). Неизвестно, каким способом получены эти значения. Не исключено, что они представляют собой не чистую подневную скорость (коэффициент b на рис. 2), а сумму коэффициентов a и b . Сходные высокие значения (11,2–13,6% от тощей массы в сутки) были получены для кошачьего пересмешника *Dumetella carolinensis*, речного певуна, красноглазого виереона и нескольких видов р. *Empidonax* во время осенней миграции на юге Белиза (Johnson, Winker, 2008). Впрочем, эти значения, по-видимому, также существенно завышены за счёт заниженных оценок ночных потерь массы в данном исследовании.

Физиологический предел скорости увеличения массы в оптимальных условиях ещё выше: при подкормке в полевых условиях некоторые барсучки увеличивали массу более чем на 20% от тощей массы в сутки (Bauly, 2007). Несомненно, что в полевых условиях мигрирующие воробьиные птицы никогда или почти никогда не достигают таких значений скорости жиронакопления. Большинство полевых данных дают существенно более низкие значения. Следует, однако, помнить, что по вышеупомянутым методическим причинам большинство имеющихся полевых данных являются заниженными оценками.

По данным, полученным на оз. Эри в Северной Америке методом анализа суточных изменений средней массы тела впервые пойманных птиц, увеличение массы тела в дневное время для 48 видов воробьиных птиц составило в среднем 0,50% от тощей массы в час весной и 0,61% — осенью (Dunn, 2001). По данным для 14 видов, собранным в 15 точках южной Канады, весной скорость дневного увеличения массы составила 0,40% от тощей массы тела в час и осенью — 0,53% (Dunn, 2002). Эти достаточно близко к значениям, полученным для зарянок на основе анализа повторных отловов (см. ниже).

2.3.2. Скорость жиронакопления у зарянки

Наиболее тщательный анализ скорости жиронакопления у мигрантов на остановках и факторов, которые на него влияют, был проведен на Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН А.Л. Цвеем на примере зарянок на Росситтенском мысу Куршской косы (Цвей, 2008). Для оценки скорости изменения массы тела в течение дня (эффективности кормёжки, $г \cdot ч^{-1}$) и энергетической эффективности остановок (скорость жиронакопления, $г \cdot сутки^{-1}$) автор отобрал 895 историй отловов зарянок (177 весной и 718 осенью), пойманных в течение 10 лет (1994–2003) на полевом стационаре «Рыбачий».

Весной зарядки были отловлены в период с 27 марта по 15 мая. Среди них было 33 взрослых птицы и 144 птиц предыдущего года рождения. Осенью включенные в анализ птицы (40 взрослых особей и 678 первогодков) были отловлены с 1 сентября по 6 ноября. Все взрослые зарядки закончили послебрачную линьку. Среди молодых птиц 55 особей находились на завершающих стадиях постювенильной линьки (меньше 20 растущих перьев на теле).

Отобранные истории отловов удовлетворяли четырём требованиям. Во-первых, в анализ были включены только истории отловов, когда птицы были окольцованы в первые два дня волны отловов. Первый отлов и кольцевание в первые два дня волны с большой вероятностью свидетельствует о том, что птица именно в это время прибыла на миграционную остановку (раздел 1.1, см. также Титов, Чернецов, 1999; Chernetsov, Titov 2000). Масса тела таких особей отражает энергетическое состояние зарядок после завершения миграционного полёта.

Во-вторых, отобраны только те случаи, когда время между кольцеванием и последним отловом не превышало 12 дней весной и 17 дней осенью. Эти значения найдены на основании частотного распределения продолжительности остановок зарядок по всем историям отлова, удовлетворяющих первому критерию, и частотного распределения продолжительности остановок по данным радиотелеметрического метода и высоких сетей.

В-третьих, с целью снижения эффекта отлова отобраны те случаи, когда между кольцеванием и первым повторным отловом (если их было несколько) прошло не менее двух дней.

В-четвертых, для зарядок, повторно отловленных несколько раз, в анализ включены только данные первого и последнего отловов. В случае многократного отлова в течение последнего и предпоследнего дней (относительно последнего отлова), отобраны только первые отловы из таких серий. Например, если птица была поймана три раза 18 сентября и один раз 19 сентября, то в анализ вошел первый отлов 18 сентября.

Путём соблюдения этих критериев автор проанализировал данные, которые 1) относятся к зарядкам, остановившимся на длительный срок (три дня и более), а не к «транзитным» особям; 2) относятся к птицам, которые только что завершили миграционный полёт; 3) в минимальной степени связаны с влиянием на них эффекта отлова (Цвей, 2008).

В анализ скорости жиронакопления зарядок на миграционных остановках в Рыбачьем автор включил восемь предикторов, которые потенциально могли бы влиять на скорость изменения массы птиц. Это были (1) сезон (весна или осень); (2) прогресс сезона; (3) возраст птиц (первогодки или взрослые); (4) индекс состояния при первом отлове, выраженный как $CI = m \cdot w^{-0,852}$ (где CI — индекс состояния, m — масса тела, приведенная к 8 часам утра, а w — длина крыла; Titov, Chernetsov, 1999); (5) длина крыла как размерный показатель; (6) число зарядок в районе отлова во время остановки каждой особи (т.е. плотность конспецифичных особей); (7) температура воздуха в полдень; (8) год отлова.

Модель, включавшая одновременно данные по весне и по осени, объясняла 26% вариации скорости жиронакопления ($R^2 = 0,26$; $F_{3,891} = 103,1$, $P < 0,0001$, $n = 895$) и давала одно значение коэффициента a (характеризующего скорость изменения массы тела в светлое время суток) для обоих сезонов: $0,084 \text{ г} \cdot \text{ч}^{-1}$. Это составляет 0,57% тощей

массы тела особи с длиной крыла 72 мм. Следует заметить, что при условии наличия большой выборки, абсолютные значения скорости набора массы в течение дня, полученные разными методами, очень близки. По данным анализа первых отловов, зарядки, пойманные на Росситтенском мысу Куршской косы в 1994–2001 гг., увеличивали массу в среднем на $0,0804 \text{ г}\cdot\text{ч}^{-1}$ ($m = 15,15 + 0,0804 h$, $R^2 = 0,072$, $n = 46730$, $P < 0,01$, где m — масса тела), т.е. на 0,5% в ч. У зарядок, пойманных в высокие паутинные сети во время ночного миграционного старта после однодневной остановки, скорость увеличения массы составила $0,0823 \text{ г}\cdot\text{ч}^{-1}$ ($SD = 0,04$, $n = 24$, Bulyuk, Tsvey, 2006). Эти данные получены на основе двух отловов остановившихся зарядок.

Коэффициент b , который характеризует скорость жиронакопления после внесения поправки на суточные колебания массы, составлял $0,064 \text{ г}\cdot\text{сутки}^{-1}$ для осенней миграции (0,44% тощей массы средней особи) и всего $0,007 \text{ г}\cdot\text{сутки}^{-1}$ весной. Весной скорость жиронакопления зарядок в Рыбачьем была практически равна нулю. Осенью оценки, полученные на Куршской косе, были близки к оценкам энергетической эффективности остановок зарядок на о. Гельголанд в Северном море, основанным на анализе повторных отловов: от $0,04$ до $0,11 \text{ г}\cdot\text{сутки}^{-1}$ в зависимости от прогресса сезона (Ottich, Dierschke, 2003).

Весной как эффективность питания в течение дня, так и энергетическая эффективность остановки в целом отрицательно зависели от индекса состояния (табл. 6). Тощие зарядки (со средним индексом состояния 0,385) увеличивали массу со скоростью $0,09 \text{ г}\cdot\text{ч}^{-1}$, а жирные (средний индекс состояния 0,427) — со скоростью $0,06 \text{ г}\cdot\text{ч}^{-1}$. Тощие зарядки увеличивали массу тела в среднем на $0,065 \text{ г}$ за сутки, а жирные особи теряли массу тела со скоростью $0,11 \text{ г}\cdot\text{сутки}^{-1}$. В 2001 году скорость изменения массы тела была на $0,26 \text{ г}\cdot\text{сутки}^{-1}$ выше по сравнению с остальными годами и даже у жирных особей наблюдалась положительная динамика массы на миграционной остановке (в среднем $0,15 \text{ г}\cdot\text{сутки}^{-1}$).

Осенью на Куршской косе скорость изменения массы тела зарядок в дневные часы была положительно связана с прогрессом сезона (табл. 7). Средняя эффективность кормежки увеличивалась от $0,083 \text{ г}\cdot\text{ч}^{-1}$ 1 сентября до $0,104 \text{ г}\cdot\text{ч}^{-1}$ 31 октября. Энергетическая эффективность остановок зарядок на Куршской косе достоверно зависела от

Таблица 6. Модель множественной линейной регрессии, описывающая скорость изменения массы тела у зарядок на Куршской косе во время весенней миграции из Цвей, 2008). $R^2 = 0,46$; $F_{5,172} = 28,9$, $P < 0,0001$, $n = 177$. Δtime — скорость увеличения массы час, Δdate — скорость жиронакопления в сутки (с поправкой на ночные потери массы), CI — индекс состояния (масса тела с учётом структурного размера) при первом отлове.

Переменные	Коэффициенты регрессии	SE	Значимость
Δtime	0,370	0,134	$P < 0,0001$
$\Delta\text{time}\cdot\text{CI}$	-0,727	0,330	$P < 0,05$
Δdate	1,595	0,212	$P < 0,0001$
$\Delta\text{date}\cdot\text{CI}$	-3,988	0,527	$P < 0,0001$
$\Delta\text{date}\cdot\text{год 2001}$	0,255	0,079	$P < 0,001$

Таблица 7. Модель множественной линейной регрессии, описывающая скорость изменения массы тела у зарянок на Куршской косе во время осенней миграции (из Цвей, 2008). $R^2 = 0,41$; $F_{5,713} = 100,5$, $P < 0,0001$, $n = 718$. Δtime — скорость увеличения массы в час, Δdate — скорость жиронакопления в сутки (с поправкой на ночные потери массы), CI — индекс состояния (масса тела с учётом структурного размера) при первом отлове, число птиц — среднее число зарянок, пойманных в день в период миграционной остановки данной особи.

Переменные	Коэффициенты регрессии	SE	Значимость
Δtime ·прогресс сезона	0,00034	0,00003	$P < 0,0001$
Δdate	1,277	0,100	$P < 0,0001$
Δdate ·CI	-2,878	0,245	$P < 0,0001$
Δdate ·число птиц	-0,0003	0,00008	$P < 0,0001$
Δdate ·год 1995	-0,0093	0,018	$P < 0,0001$

их энергетического состояния при первом отлове и количества зарянок, присутствующих на остановке. В 1995 г. она была значимо ниже при прочих равных условиях, чем в другие годы (табл. 7). Тощие зарядки увеличивали массу тела в среднем на 0,13 г в сутки, масса тела жирных особей в течение остановки практически не изменялась. Скорость изменения их массы тела составила в среднем $0,011 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$ (при расчётах использовали среднее значение количества зарянок на остановке, равное 122 особям). В 1995 году тощие особи увеличивали массу тела в среднем на 0,04 г за сутки, масса тела жирных особей уменьшалась со скоростью $0,08 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$.

Не исключено, что именно низкие значения средней скорости жиронакопления объясняют продолжительность миграционных остановок. Если у зарянок осенью скорость увеличения массы после внесения поправки на ночные потери составляет всего 0,44% от тощей массы в сутки, то птицы, которые стремятся накопить хотя бы 5% жирности для миграционного полёта (а не просто прервать полёт на светлое время суток и возобновить его следующей ночью), должны остановиться не менее чем на 11 дней.

2.3.3. Оценки на основе анализа метаболитов крови

Широкомасштабное полевое исследование скорости жиронакопления с помощью анализа метаболитов крови у тростниковой камышевки, барсучка, садовой славки и мухоловки-пеструшки было предпринято М. Шаубом и Л. Йенни (Schaub, Jenni, 2001b). Авторы редуцировали два параметра (концентрации триглицеридов и β -гидроксипутирата) до единого «индекса жиронакопления» с помощью метода анализа главных компонент. Они перевели значения индекса жиронакопления в скорость увеличения массы с помощью калибровочного коэффициента, разработанного для тростниковой камышевки (Jenni, Schwilch, 2001). Самая низкая средняя скорость жиронакопления у тростниковых камышевок по данным этого метода была в дельте р. Эбро (Испания), она составила 0,190 г в течение светлого времени суток (сумма $a+b$); самое высокое значение отмечено в Марокко перед пересечением Сахары: 1,028 г (Schaub, Jenni, 2001b). Эти оценки, по-видимому, являются реалистичными.

2.4. Факторы, влияющие на скорость жиронакопления

2.4.1. Эффект начального энергетического состояния

Основным фактором, который почти всегда значимо и негативно влияет на скорость жиронакопления мигрирующих птиц, является энергетическое состояние (индекс состояния) при первом отлове (Loria, Moore, 1990; Fransson, 1998; Schaub, Jenni, 2000a; Chernetsov, 2001, 2010b; Чернецов, 2003; Bayly, Rumsey, 2007; Chernetsov et al., 2007; Цвей, 2008; Панов, Чернецов, 2010a). Выше уже обсуждалось (раздел 2.2.1), что этот эффект может быть артефактом. Однако следует отметить, что подвижность жирных и тощих зарядок на остановках на Куршской косе в первые два дня после прилёта не различалась (раздел 6.4), так что вероятность отлова этих групп птиц должна быть сходной. Вероятность отлова у нескольких видов дальних мигрантов в оазисе в западной Сахаре также не зависела от жирности птиц (Salewski, Schaub, 2007). В экспериментальных условиях жирные зарядки снижают массу тела в течение первой недели после помещения в клетки, а «тощие» особи сразу увеличивают её (Цвей, 2008). Так же ведут себя и певчие дрозды (наши данные). Поэтому не исключено, что по крайней мере в некоторых случаях влияние начальной массы на скорость жиронакопления обусловлено не методическими эффектами, а реально имеет место в природе. Скорее всего, жирные птицы больше времени и усилий посвящают заботе о своей безопасности (Fransson, Weber, 1997), меньше времени проводят в более кормных, но более открытых и потому опасных с точки зрения хищников местообитаниях (Dierschke, 2003).

Лишь в одном исследовании было показано положительное влияние массы тела на скорость жиронакопления у мигрирующих птиц (Schaub, Jenni, 2001b). Это исследование отличается от всех прочих тем, что скорость жиронакопления оценивали не на основе повторных отловов, а анализируя концентрации метаболитов в плазме крови (см. разделы 2.2.3, 2.3.3). У трёх видов из четырёх изученных (тростниковой камышевки, барсучка и садовой славки) скорость липогенеза значимо положительно коррелировала с массой тела. Поскольку такой эффект, противоположный всем остальным результатам, был получен всего в одном исследовании, трудно сказать, насколько он устойчив. Не исключено, что уже имеющееся в теле птицы содержание липидов также влияет на концентрацию триглицеридов и β -гидроксibuтирата в плазме крови, наряду с интенсивностью липогенеза.

2.4.2. Влияние прогресса сезона

Ещё один фактор, который нередко оказывается значимо влияющим на скорость жиронакопления птиц — это прогресс сезона. У барсучка и тростниковой камышевки на большей части Европы (Schaub, Jenni, 2000a; Balança, Schaub, 2005), у черноголовой славки на Куршской косе (Chernetsov, Titov, 2001b), у серой славки в Швеции (Fransson, 1998) и у зарядки на острове Гельголанд (Ottich, Dierschke, 2003) энергетическая эффективность остановок увеличивалась от начала к концу осени. В то же время на Куршской косе энергетическая эффективность остановок зарядок оставалась стабильной на протяжении как весеннего, так и осеннего сезона миграции. Сходные результаты были получены М. Шаубом и Л. Йенни (Schaub, Jenni 2000a) для садовой славки и И.Н. Пановым и автором (Панов, Чернецов, 2010a) для варакушки в сезон осенней миграции. Параллельное увеличение в ходе сезона энергетической эффективности и про-

должительности остановки должно приводить к увеличению количества энергетических запасов, с которыми птица начинает следующий миграционный бросок. Это увеличивает потенциальную полётную дистанцию и, соответственно, скорость продвижения по трассе миграции.

Адаптивное значение высокой скорости жиронакопления в конце сезона осенней миграции очевидно. Задержавшиеся в районе размножения птицы оказываются в положении, когда им необходимо как можно быстрее покинуть районы, где погода и кормовая база быстро ухудшаются или как минимум становятся непредсказуемыми. Действительно, средняя скорость осенней миграции увеличивается к её концу (Ellegren, 1993; Fransson, 1995). Кроме того, оказаться в районе зимовок одними из первых или по крайней мере не последними может быть важно для целого ряда видов. Это касается таких птиц, как мухоловка-пеструшка или зарянка, которые занимают индивидуальные участки в районе зимовки (Stünzner-Karbe, 1996; Cuadrado, 1997; Salewski, 1999; Tellería, Péres-Tris, 2004), и таких птиц, как камышевки, для которых раннее прибытие в район зимовки в Африке может обеспечить успешную линьку в начале зимы (Bensch et al., 1991).

Не вполне понятно, за счёт чего птицы увеличивают скорость жиронакопления к концу осеннего сезона. Принято считать, что обычно кормовая база насекомоядных птиц ухудшается к концу осени по сравнению с её началом. У зарянки это не так: численность насекомых в подстилке увеличивается в конце осени за счёт ухода туда зимующих особей, так что обилие корма возрастает во второй половине сезона осенней миграции (Titov, 2000). При этом у этого вида к концу сезона осенней миграции возрастает скорость увеличения массы в течение дня (коэффициент a), но не энергетическая эффективность миграционных остановок (коэффициент b , см. раздел 2.2.1). За счёт чего увеличивают скорость жиронакопления камышевки (Schaub, Jenni, 2000a, 2001b; Balança, Schaub, 2005), кормовая база которых в значительной степени состоит из тростниковой тли (Bibby, Green, 1981; Chernetsov, Manukyan, 1999a,b, 2000) и действительно ухудшается к концу сезона осенней миграции, понять сложно. Эндогенное увеличение скорости жиронакопления к концу осеннего сезона у мигрирующих птиц было зарегистрировано и в лабораторных условиях (Bairlein, 2000). По-видимому, во многих случаях мигранты не набирают массу с максимально возможной при данном обилии корма скоростью, и могут увеличить скорость жиронакопления при необходимости (например, перед пересечением экологического барьера).

2.4.3. Влияние конкуренции

Отрицательная зависимость между количеством присутствующих в районе отлова птиц данного вида и скоростью жиронакопления была выявлена во время осенней миграции у желтоголового короляка *Regulus regulus* в Швеции (Hansson, Pettersson, 1989), у малой вильсонии *Wilsonia pusilla* в Северной Америке (Kelly et al., 2002) и у зарянок на Куршской косе (Цвей, 2008). Весной аналогичная зависимость была обнаружена у нескольких видов дальних мигрантов после пересечения Мексиканского залива (Moore, Wang, 1991).

Не исключено, что более низкая скорость жиронакопления у молодых особей осенью по сравнению со взрослыми (например, у соловьиных сверчков *Locustella luscinioides* в Португалии [Neto et al., 2008] и у варакушек в Карелии [Панов, Чернецов, 2010a]) тоже связана с большей конкурентоспособностью взрослых особей.

Большие концентрации мигрирующих птиц на остановках могут увеличивать как прямую, так и интерференционную конкуренцию и приводить к уменьшению энергетической эффективности остановок (Moore, Wang, 1991). В одном случае (у черноглавой славки на Куршской косе, Chernetsov, Titov, 2001b) число отловов данного вида было положительно связано со скоростью жиронакопления. Основной пищей черноглавых славок во время осенней миграции в данном районе является черная бузина (Zelenova, 2001), которая временами может быть сверхобильной пищей. По-видимому, максимальные концентрации черноглавых славок на Росситненском мысу были приурочены ко времени обилия корма, когда скорость жиронакопления была наиболее высока. Следует также учесть, что плотности черноглавых славок на остановках в Прибалтике не достигают значений, характерных для зарянок или желтоголовых корольков, когда могут возникать сильные конкурентные взаимодействия, существенно затрудняющие успешное жиронакопление.

2.4.4. Пищевые ресурсы

Очевидно, что чаще всего скорость жиронакопления мигрирующих птиц должна зависеть от обилия пищи, однако формально показать это удается нечасто. Методическая проблема количественной оценки обилия пищи для насекомоядных или всеядных видов воробьиных птиц, которыми являются большинство дальних мигрантов, очень трудноразрешима. В качестве примера такого исследования можно привести работу, выполненную на севере Испании (Grandío, 1998). В районе с высоким обилием тростниковой тли барсучки увеличивали массу на $0,96 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ($SD = 0,23$, $n = 12$), а в районе с низким обилием тли — на $0,46 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$ ($SD = 0,31$, $n = 22$; тест Манна-Уитни: $P < 0,001$). Эти значения соответствуют 4,6 и 9,3% тощей массы тела. В обоих районах отлов проводили одновременно и в течение короткого отрезка времени, 5–11 августа 1995 г. (Grandío, 1998).

Помимо факторов, влияние которых удается проконтролировать, есть и другие, которые влияют на скорость жиронакопления птиц, но ускользают от анализа. Именно эти факторы обеспечивали у зарянок в Рыбачьем высокую скорость жиронакопления весной 2001 г. и низкую — осенью 1995 г., уже после учета остальных предикторов (табл. 6, 7). Они же обеспечивают очень высокую вариацию скоростей жиронакопления, характерную для всех точек отлова (Dunn, 2001, 2002; табл. 17, 18).

2.5. Низкая начальная скорость жиронакопления: артефакт или реальное явление?

Многие авторы отмечали, что масса тела воробьиных мигрантов снижается после прибытия в район остановки и начинает повышаться только спустя несколько дней (Szulc-Olech, 1965; Pettersson, 1983; Hansson, Pettersson, 1989; Loria, Moore, 1990; Mädlow, 1997; Wang, Moore, 1997; Titov, 1999a; Yosef, Wineman, 2010).

2.5.1. Методические ограничения

Принято считать, что ценность этих наблюдений сильно снижают по крайней мере две методические проблемы: во-первых, первый отлов нельзя считать эквивалентным отлову в первый день миграционной остановки, а во-вторых, сам факт отлова и ассо-

цированный с ним стресс могут резко снижать эффективность питания и скорость жиронакопления птиц (Schwilch, Jenni, 2001).

Первая проблема не настолько серьёзна, как обычно считают. Первый отлов действительно может происходить через несколько дней после прибытия на миграционную остановку, но по крайней мере в районах с выраженной волнообразностью миграции (к которым относятся побережье Балтийского моря, где выполнены все вышеперечисленные европейские работы, и побережье Мексиканского залива, где проведены американские исследования) большинство пойманных птиц действительно только что прибыли (Титов, Чернецов, 1999). Авторы пишут, что «если предположить, что вероятность отлова не зависит от времени, прошедшего с момента прибытия, лишь меньшинство впервые пойманных птиц прибыли предыдущей ночью» (Schwilch, Jenni, 2001). Это действительно так, но именно допущение постоянства вероятности отлова в течение миграционной остановки совершенно необоснованно, так как подвижность большинства мигрантов резко снижается после одного – двух дней, проведенных на остановке (см. главу 6).

Проблема возможного влияния факта отлова и связанного с ним стресса подробно разобрана в статье Р. Швилх и Л. Йенни (Schwilch, Jenni, 2001). С помощью анализа концентрации метаболитов крови, связанных с липогенезом (триглицеридов и β -гидроксипутирата) авторы показали, что скорость жиронакопления не различается между тростниковыми камышевками, большинство из которых только что прибыли в район остановки (птицы, привлеченные на звуковую ловушку) и теми, кто находился на остановке в течение уже нескольких дней. Скорость жиронакопления птиц, пойманных дважды за один день, была не ниже, чем у пойманных один раз. Авторы утверждают, что поскольку в их районе отлова (Ваувилер Моос), где паутинные сети контролировались каждые 20 минут (а не раз в час, как принято на подавляющем большинстве полевых стационаров: Bairlein, 1995, 1998), значения изменения массы, хотя были в среднем отрицательными, но не отличались значимо от нуля, эффект отлова можно считать отсутствующим. Это, по мнению авторов, отличает ситуацию в их районе отлова от двух других швейцарских стационаров (Порталбан и Болле ди Магадино), где, по данным повторных отловов, тростниковые камышевки и зарянки теряли массу в день первого отлова.

На наш взгляд, сделанные авторами выводы поспешны. На стационаре Ваувилер Моос изменение массы в день первого отлова было в среднем отрицательным и, что важно, значимо отличалось от положительного изменения массы в последующие дни остановки (рис. 3 в Schwilch, Jenni, 2001). Такая же картина наблюдалась и на других стационарах (рис. 4 там же). Кроме того, утверждение, что привлеченные на звуковую ловушку птицы в основном только что прибыли, а пойманные без звуковой ловушки уже давно находятся в данном районе, не может считаться бесспорным (см. выше). Представляется, что вопреки точке зрения авторов, их данные не опровергают мнение, что в первый день после прибытия на остановку мигранты теряют массу. В Луизиане после пересечения Мексиканского залива весной вероятность потери массы у красноглазых вироносов не зависела от числа повторных отловов (Loria, Moore, 1990).

Данные повторных отловов и телеметрического прослеживания указывают на то, что подвижность многих видов мигрантов в день прибытия и отчасти на второй день после прибытия существенно выше, чем в последующие дни (см. главу 6). Очень ве-

роятно, что в первые 1–2 дня после приземления происходит выбор оптимального места остановки (см. главу 4), что препятствует жиронакоплению с максимально возможной скоростью. Низкая, а порой даже отрицательная скорость жиронакопления в первый день остановки у мигрирующих воробьиных птиц представляется не артефактом, вызванным отловом птиц, а достаточно распространённым в природе явлением.

2.5.2. Физиологические и экологические ограничения

Низкая начальная скорость жиронакопления может быть результатом как физиологических ограничений (Karasov, Pinshow, 1998; Biebach, 1998; Bauchinger, Biebach, 2001, 2005; Bauchinger et al., 2005), так и экологических проблем, с которыми сталкивается мигрант, завершивший миграционный полёт (см. главу 4). По-видимому, кроме случаев пересечения экологических барьеров, таких как большие водные пространства, горные и пустынные районы, основную роль играет именно необходимость найти оптимальное место для жиронакопления, т.е. экологические проблемы, которые решаются с помощью поведенческих адаптаций.

Все имеющиеся данные о редукации пищеварительного тракта, которая препятствует эффективному питанию сразу после окончания миграционных бросков, как у воробьиных (см. выше), так и у куликов (Piersma, 1998; Piersma, Gill, 1998; Piersma et al., 1999), относятся к экстремально длинным миграционным броскам. Данных о подобных изменениях в ходе миграции с непрерывной возможностью остановки нет. На сегодняшний день нет данных, которые подтверждали бы, что в ходе миграционных бросков над экологически благоприятными районами при непрерывной возможности остановки происходит существенная редукация пищеварительного тракта, которая создает физиологические трудности для быстрого жиронакопления непосредственно после окончания миграционного броска.

Из-за того, что снижение массы тела в первые 1–2 дня после прибытия на остановку у воробьиных чаще всего имеет не физиологическую, а экологическую подоплёку (трудность найти оптимальное место для жиронакопления и занять участок на нём), в некоторых случаях, когда условия миграционной остановки особенно благоприятны, масса птиц может и не снижаться (Bairlein, 1987; Moore, Kerlinger, 1987; Carpenter et al., 1993a). Однако анализ большого объёма литературных данных говорит о том, что начальное падение массы скорее является правилом, хотя из него возможны исключения.

Существенное следствие этого заключается в том, что в ходе миграционной остановки скорость изменения массы, вообще говоря, непостоянна. В начальный период остановки она мала и может даже быть отрицательной. В дальнейшем (если мигрант делает продолжительную остановку) скорость жиронакопления увеличивается. Упрощённая модель предполагает, что после достижения определённого порогового значения жирности мигрант возобновляет полёт и, соответственно, завершает остановку. Эта модель, однако, исходит из допущения, что решение о начале миграционного полёта принимается исключительно под влиянием энергетических факторов. В природе, однако, на решение о миграционном старте действуют и другие факторы, в частности погодные (Liechti, 1995, 2006; Liechti, Bruderer, 1998; Åkesson, Hedenström, 2000;

Schaub et al., 2004; Tsvey et al., 2007). Неизвестно, какова скорость жиронакопления у птицы, достигшей стартовой массы, но задержанной погодными условиями. По-видимому, в ряде случаев она опять снижается. Такой эффект был обнаружен у серых славков в Швеции (Fransson, 1998) и у тростниковых камышевок в Израиле (Merom et al., 2000). Данные по скорости жиронакопления барсучков в южной Англии также подтверждают существование такого явления: и скорость увеличения массы в течение дня (коэффициент a), и энергетическая эффективность миграционных остановок (коэффициент b) снижались по мере приближения дня отлёта (Bayly, 2007). Не исключено, что снижение скорости жиронакопления в последние дни перед началом миграционного броска может вызываться не только неблагоприятными погодными условиями, препятствующими началу миграционного броска, но и высокой энергетической ценой существования при большой жирности (Klaassen, Lindström, 1996). Указанные авторы исходят из того, что большие жировые резервы требуют повышенных расходов на своё поддержание (хотя следует иметь в виду, что жировая ткань метаболически малоактивна, поэтому энергетические расходы на её содержание не очень велики). Кроме того, жирные особи тратят больше энергии на локомоцию (особенно на полёт), чем нежирные.

Глава 3. Теория оптимальной миграции

3.1. Общие положения

Теория оптимальной миграции ставит своей целью установление количественных зависимостей между основными энергетическими параметрами миграции (продолжительностью миграционных остановок, скоростью жиронакопления и жирностью при миграционном старте). Надо отметить, что несмотря на своё название, в котором явно выражена претензия на всеобъемлющий анализ проблематики миграции птиц (как остановок, так и полёта), эта теория описывает только количественные энергетические параметры и полностью игнорирует такие важные стороны миграционного поведения птиц, как выбор и использование биотопов, пространственное поведение на остановках, временное расписание миграционного полёта. Понятно, что сколько-нибудь целостная и претендующая на полноту характеристика остановочного и полётного поведения птиц без учета этих аспектов невозможна, а поэтому теория оптимальной миграции, в которой для них просто нет места, принципиально неполна.

Эта теория берет своё начало от известной работы Т. Алерстама и О. Линдстрёма (Alerstam, Lindström, 1990). Авторы применили методологию эволюционной экологии, в частности теории оптимального кормодобывания (Бигон и др., 1989), для анализа поведенческих стратегий мигрирующих птиц. Было высказано предположение, что в ходе миграции птицы должны оптимизировать своё поведение с целью минимизировать расход одной из трёх «валют»: времени, потраченного на прохождение миграционного пути; общей энергии, израсходованной на миграцию; риска стать жертвой хищника (Alerstam, Lindström, 1990). Понятно, что наиболее реалистичным допущением является минимизация смертности в ходе миграции и зимовки. Однако способов сколько-нибудь реалистичной количественной оценки вероятности погибнуть или выжить для отдельной особи не существует. Более того, вывести даже теоретическую зависимость вероятности выжить от известных энергетических факторов тоже не представляется возможным. Поэтому авторы и предложили три достаточно произвольно выбранные «валюты»: время, энергию и безопасность.

Авторами были рассмотрены варианты поведения, которые должны приводить к минимизации потраченного времени и к минимизации израсходованной энергии (Alerstam, Lindström, 1990). В своих расчётах они исходили из базового уравнения, описывающего дальность возможного полёта в зависимости от жирности (рис. 3):

$$Y(f) = c \left(1 - \frac{1}{(1+f)^{0.5}} \right) \quad (3.1)$$

где c — константа с размерностью длины, зависящая от аэродинамической константы птицы, состава запасов энергии (соотношение жира и белка) и тощей массы птицы, а f — относительная жирность [$f = (m - m_0)/m_0$, где m — масса тела птицы, а m_0 — тощая масса; Alerstam, Lindström, 1990; Alerstam, Hedenström, 1998)]. Данное уравнение лежит в основании всей теории оптимальной миграции, именно на его основе выводятся закономерности, описывающие поведение птиц, которое должно быть опти-

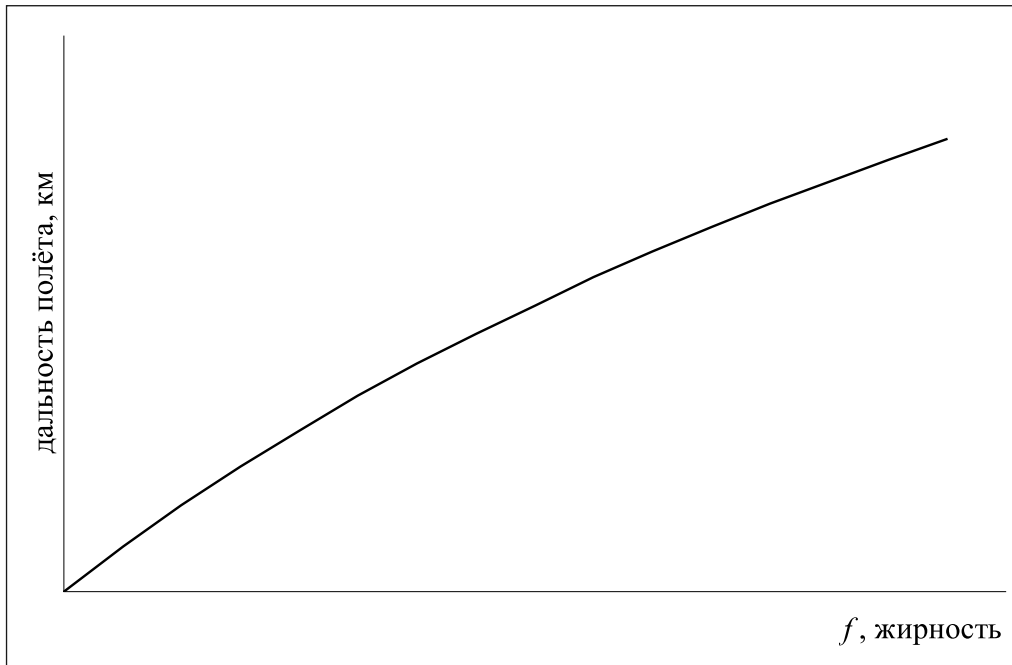


Рис. 3. Форма зависимости возможной дальности полёта птицы от её жирности (f), выраженной как масса жира, делённая на тощую массу тела мигранта. Согласно теории оптимальной миграции и формуле 3.1.

мальным в случае использования той или иной «валюты». Ниже мы обсудим его значение для валидности теории оптимальной миграции в целом (раздел 3.5).

Следует отметить, что авторы теории оптимальной миграции подробно рассмотрели, каково должно быть поведение мигрантов, если они минимизируют время, потраченное на миграцию, менее подробно — если они минимизируют потраченную энергию, и практически не разбирают, а лишь упоминают возможность стратегии, направленной на минимизацию риска стать жертвой хищника.

3.2. Минимизация времени миграции

Функция зависимости дальности полёта от жирности является возрастающей, но растёт она медленнее прямой пропорциональной зависимости. Это связано с представлением, что транспорт дополнительного жира имеет цену, т.е. чем тяжелее птица, тем больше энергии она расходует на полёт. Такое представление вытекает из положения, что кривая зависимости энергетических расходов на полёт от массы тела имеет U-образную форму (Pennycuik, 1975, 1989; Дольник, 1995; Engel et al., 2010; рис. 4). Чем больше имеющийся у птицы запас жира, тем меньшую прибавку дальности дает увеличение жирности на определённую величину.

Если считать, что миграционное поведение оптимизируется таким образом, чтобы пройти трассу миграции как можно быстрее, то птицы должны покидать остановку, когда их жирность достигает значения, при котором мгновенная скорость миграции (скорость, достижимая с данной жирностью) снижается до средней скорости миграции

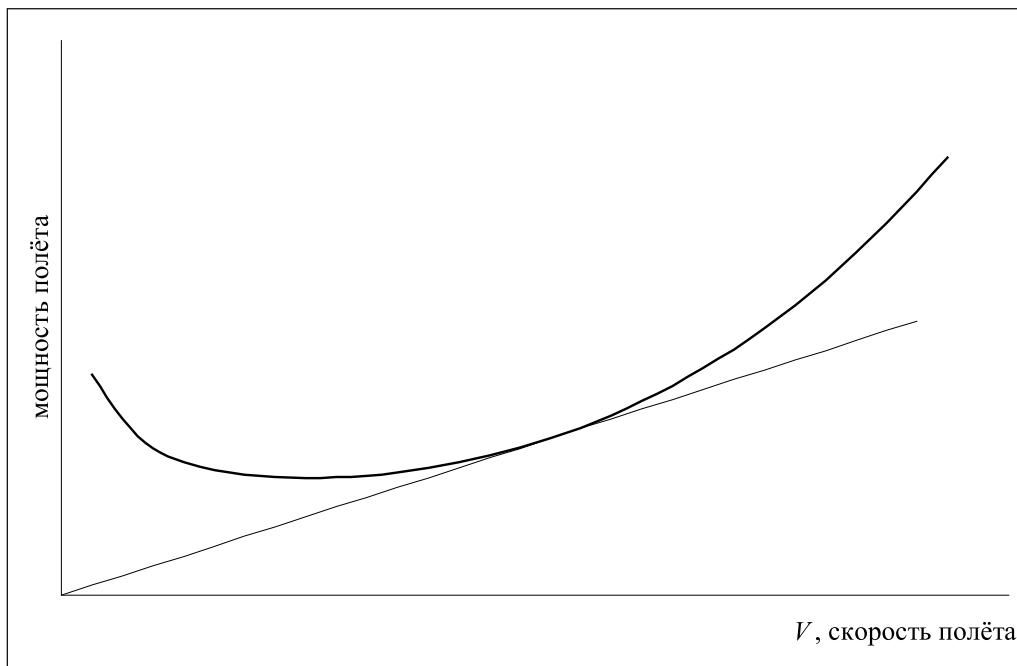


Рис. 4. Зависимость мощности полёта птиц (расхода энергии на полет) от его скорости, предсказываемая на основе аэродинамических моделей и лежащая в основе теории оптимальной миграции. V_{opt} — оптимальная скорость полёта, определяемая касательной к кривой мощности полёта из точки начала координат.

$V(t)$. Это правило полностью аналогично теореме граничного значения в теории оптимального кормодобывания (Charnov, 1976).

Средняя скорость миграции задается соотношением

$$V(t) = \frac{Y(t)}{t+t_0} = \frac{c}{t+t_0} \left(1 - \frac{1}{(1+kt)^{0.5}} \right) \quad (3.2)$$

при том, что $f = k \cdot t$, k — скорость жиронакопления, t — продолжительность периода набора жира, а t_0 — время обустройства на миграционной остановке (т.е. вся остановка = $t_0 + t$). График зависимости скорости миграции от продолжительности остановки при данной скорости жиронакопления приведён на рис. 5. Ясно, что задача минимизации времени, потраченного на миграцию, равносильна задаче максимизации скорости миграции. Поэтому задача вычисления оптимального времени t^* и, следовательно, оптимального запаса жира f^* сводится к вычислению такого значения аргумента t , при котором функция $V(t)$ достигает своего максимального значения. Для этого необходимо найти те значения t , при которых производная dV/dt равна нулю или не существует. Иными словами, необходимо решить уравнение

$$\frac{dY}{dt} = \frac{Y(t)}{t+t_0} \quad (3.3)$$

или, что равносильно,

$$\frac{1}{2} k(1+kt)^{-3/2} = \frac{1}{t+t_0} \left(1 - (1+kt)^{-0.5} \right) \quad (3.4)$$

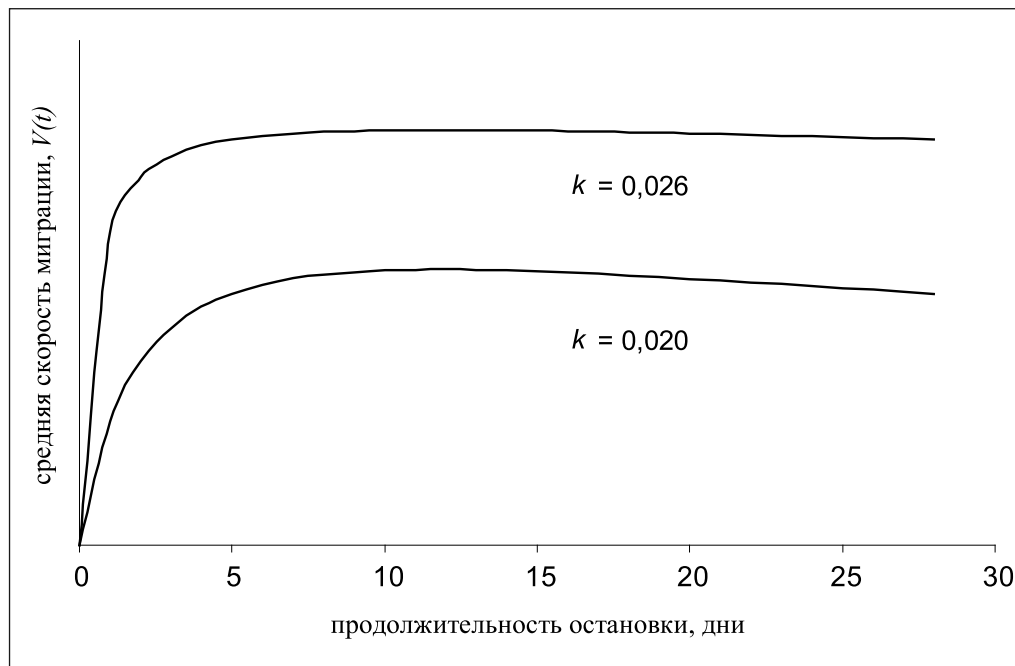


Рис. 5. График зависимости скорости миграции $V(t)$ от продолжительности остановки t для двух различных k , $c = 6000$, $t_0 = 1$.

Формально можно записать, что

$$t^* = \arg \max_{t > 0} V(t) \quad (3.5)$$

Предполагая, что скорость жиронакопления k постоянна на протяжении остановки (после окончания периода устройства t_0 , в ходе которого расходуется энергия f_0 , см. раздел 2.5) и имея в виду, что $f = kt$, оптимальную стартовую жирность (т.е. жирность в момент начала миграционного броска) можно вычислить как $f^* = kt^*$ (Alerstam, Lindström, 1990; Lindström, Alerstam, 1992; Hedenström, Alerstam, 1997). При этом временем миграционного броска пренебрегают, во-первых, потому что оно мало по сравнению с временем миграционных остановок, а во-вторых, потому что у ночных мигрантов полёт отнимает время от сна, но не от процесса кормодобывания.

Графическое применение уравнения для дальности полёта при двух разных значениях скорости жиронакопления k показано на рис. 6. Если принять время закрепления на остановке (t_0) за 2 дня (что является реалистичным допущением, см. раздел 2.5), оптимальное время остановки будет 10,6 дня при $k = 0,04$ и 7,7 дня при $k = 0,08$. Оптимальная стартовая жирность f^* будет при этом составлять 0,42 и 0,62, соответственно. Получается, что при минимизации времени (т.е. максимизации скорости) миграции птицы должны в более благоприятных местах остановки проводить меньше времени, чем в менее благоприятных. Несмотря на это, они смогут набирать в более благоприятных местах больше жира. Эта зависимость непрерывна, если дальность миграции бесконечно велика. В случае более реалистичного допущения конечной дальности миграции оптимальная жирность будет увеличиваться в зависимости от скорости жиронакопления не непрерывно, а ступенчато (Weber, Houston, 1997b). Из-за

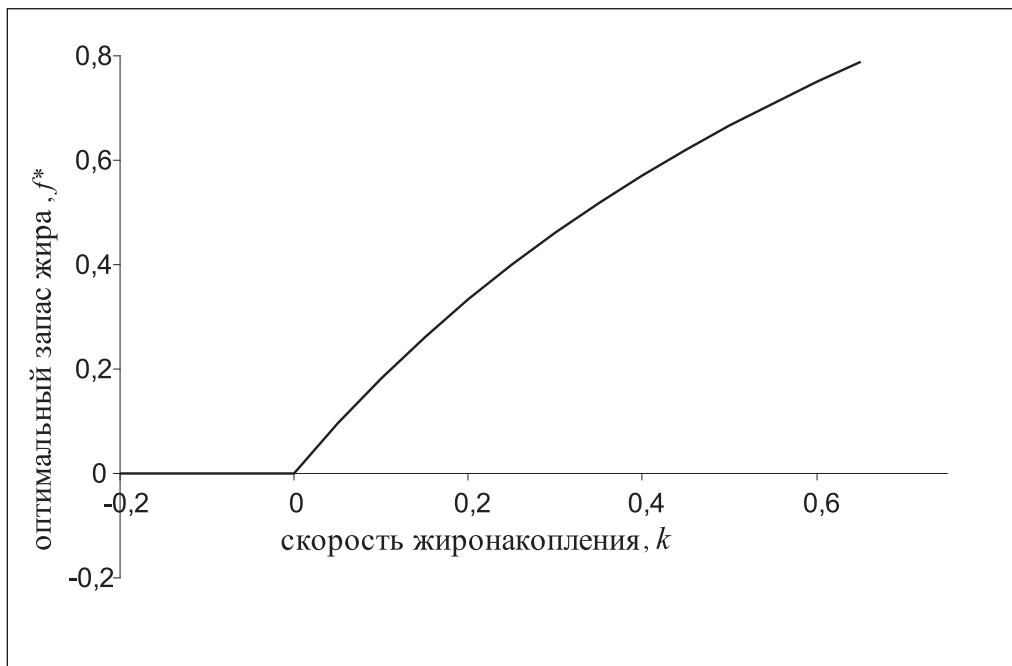


Рис. 6. График зависимости оптимального запаса жира f^* от скорости жиронакопления k .

этого теория предсказывает, что в наиболее благоприятных местах остановки (с наибольшим k) птицы должны накапливать больше жира, чем необходимо для достижения следующего потенциального места остановки. Менее благоприятные места, наоборот, выгодно пропускать, продолжая полёт до следующего места (Weber et al., 1994).

Было сделано несколько попыток определить, соответствует ли поведение птиц (строго говоря, форма зависимостей между оценками энергетических параметров миграционных остановок) тому, что теория оптимальной миграции предсказывает для мигрантов, минимизирующих время на трассе миграции. В основном это были эксперименты с искусственной подкормкой мигрантов на остановках (Lindström, Alerstam, 1992; Fransson, 1998; Dänhardt, Lindström, 2001; Bayly, 2006, 2007). Полевые данные соответствовали теоретическим предсказаниям качественно, но не количественно (Lindström, Alerstam, 1992; Fransson, 1998; Bayly, 2006), а в одном случае значимой зависимости между скоростью жиронакопления и стартовой жирностью вовсе обнаружено не было (Dänhardt, Lindström, 2001).

Впрочем, в этом последнем эксперименте значения стартовой жирности экспериментальных зарядок (в среднем 0,53) были намного выше, чем у зарядок без подкормки на Куршской косе (Chernetsov et al., 2004b; Bulyuk, Tsvey, 2006). Наши данные по мигрирующим на Куршской косе зарядкам, полученные без искусственной подкормки, также показывают положительную зависимость между этими величинами (Chernetsov et al., 2004b). Тщательный анализ данных по скорости жиронакопления зарядок и жирностью в момент начала миграционного полёта показал значимую положительную связь у птиц, которые остановились на три и более дня (Bulyuk, Tsvey, 2006). Однако

авторы справедливо указывают, что к этой категории относились лишь 51% включенных ими в анализ птиц. Вопрос о том, какими оптимизационными критериями руководствуются в своем поведении остальные 49% остановившихся мигрантов, остаётся открытым.

Чтобы объяснить расхождения между полученными результатами и предсказаниями теории оптимальной миграции высказывались предположения, что (1) существует индивидуальная вариация ожидаемой средней скорости миграции (Lindström, Alerstam, 1992); (2) ступенчатая модель зависимости между стартовой жирностью и скоростью жиронакопления, предложенная Т. Вебером и А. Хьюстоном (Weber, Houston, 1997b), предполагает отсутствие связи между этими параметрами в пределах отдельных «ступенек»; (3) при достижении больших значений жирности эффективная скорость жиронакопления снижается из-за существенной метаболической цены поддержания жировых запасов (Klaassen, Lindström, 1996); (4) мигранты минимизируют не время миграции, а её энергетическую цену (Hedenström, Alerstam, 1997). Дальнейшее развитие теории оптимальной миграции включило в рассмотрение вариацию скорости жиронакопления на пути миграции. Локальная вариация — это когда птицы, прибыв из района остановки со скоростью жиронакопления k_0 в место остановки со скоростью жиронакопления k_1 ожидают, что в дальнейшем они будут встречаться с прежним значением, k_0 , а k_1 было исключением. Глобальная вариация наблюдается, если столкнувшись с ситуацией k_1 , мигранты ожидают встречать эту ситуацию на оставшейся части миграционного пути.

Такие рассуждения кажутся схоластическими, тем более что крайне трудно проверить, чего именно «ожидают» мигрирующие птицы, но дело в том, что принятие допущения о локальной вариации приводит к предсказанию значительно более крутого наклона зависимости f_{dep} от k (рис. 2 в: Houston, 1998). На практике это означает, что в рамках теории оптимальной миграции может быть объяснен практически любой эмпирический результат, если задним числом подобрать соответствующие исходные допущения. При этом каждое допущение априорно будет казаться не менее разумным, чем альтернативное.

Нами было показано, что наиболее реалистичным предположением о характере вариации скорости жиронакопления в ходе миграции является не локальная или глобальная, а стохастическая вариация, когда имеющаяся скорость сравнивается мигрантом с ожидаемым разбросом значений (Chernetsov et al., 2004b). Ожидаемое мигрантом значение может быть результатом предшествующего опыта, как предполагали мы (Chernetsov et al., 2004b) или врождённым (Bauly, 2006). Не исключено также, что продолжительность миграционной остановки колеблется вокруг фиксированного среднего значения, которое было сформировано отбором на основании обычно встречающихся скоростей жиронакопления (Erni et al., 2002; Bauly, 2006). Нетрудно видеть, что последнее предположение (которое выглядит весьма реалистичным и неплохо согласуется с эмпирическими данными) находится за рамками теории оптимальной миграции.

Не следует также забывать, что одно из исходных допущений теории оптимальной миграции — это предположение, что после окончания первоначального периода низкой или даже отрицательной скорости жиронакопления (периода закрепления на остановке, см. раздел 2.5) скорость набора массы остаётся постоянной (Hedenström, Alerstam, 1997; Weber, Houston, 1997b). Это допущение в общем случае неверно, как

показывают данные по скорости жиронакопления барсучков на прикормке (Bayly, 2007). Из-за снижения скорости жиронакопления к концу периода остановки не выполняется и предсказание теории о положительной корреляции между скоростью жиронакопления и стартовой жирностью у минимизирующих время миграции птиц.

3.3. Минимизация энергетической цены миграции

Наиболее общий аргумент против допущения о минимизации времени миграции — его явная нереалистичность. Принято считать, что осенью, в отличие от весны, скорость миграции может не иметь первостепенного значения, потому что перед птицами не стоит необходимость первыми занять гнездовой участок (Hedenström, Ålerstam, 1997). Оставляя в стороне то обстоятельство, что для ряда мигрантов это неверно (например, для мухоловок-пеструшек, которые занимают территории на зимовках, и прилетевшие первыми особи имеют доступ к лучшим территориям [Stünzner-Karbe, 1996; Salewski, 1999; Salewski, Jones, 2006]), но и весной мигранты могли бы начинать свой путь достаточно рано, чтобы не спешить. Возможно, в ряде ситуаций мигрантам действительно имеет смысл продвигаться по трассе с максимально возможной скоростью (например, осенью при приближающихся холодах в высоких широтах, или весной для задержавшихся особей), но во многих других случаях допущение максимизации скорости движения по трассе миграции как минимум не самоочевидно.

В этом отношении предположение, что целью оптимизационного поведения является минимизация потраченной на миграцию энергии, во многих случаях кажется более реалистичным. Как было указано А. Хеденстрёмом и Т. Алерстамом, следует различать энергетическую цену транспорта жировых запасов и общую энергетическую цену миграции (Hedenström, Ålerstam, 1997). Если целью является мигрировать, расходуя минимум энергии на единицу пройденного пути, следует найти локальный максимум для функции

$$R = \frac{Y(f) - Y(f_0)}{f} \quad (3.6)$$

где f_0 — энергетическая цена обустройства на месте остановки. Дифференцируя уравнение 3.6 по f и приравнявая производную к нулю, получим

$$\frac{dY}{df} = \frac{Y(f) - Y(f_0)}{f} \quad (3.7)$$

что позволяет вычислить f^* . Характерно, что в этом случае f^* зависит только от f_0 , но не зависит от k или t_0 .

Независимость оптимальной стартовой жирности от скорости жиронакопления является наиболее характерной чертой модели, исходящей из стремления мигрантов свести к минимуму расход энергии на единицу пройденного пути (Lindström, Ålerstam, 1990). Понятно, что для достижения той же оптимальной жирности в районе остановки с низким k потребуется больше времени, чем с высоким k , но какой бы низкой скоростью жиронакопления ни была (при условии, что она остаётся положительной), всё равно длительная остановка в таком районе в рамках этой модели оптимальна! Такая ситуация могла бы быть реалистичной, только если бы птицы имели неограниченное время, чтобы пройти путь миграции. В реальном мире, когда бесконечно низкая скорость движения по трассе миграции, очевидно, неприемлема, исходные допущения модели необходимо корректировать.

3.4. Минимизация риска стать жертвой хищника

Как уже было сказано, безопасность как основная оптимизационная валюта при миграции, хотя и была предложена изначально (Alerstam, Lindström, 1990), практически не рассматривалась в дальнейшем. Причина этого, по-видимому, заключается в том, что этот параметр очень трудно охарактеризовать количественно и тем более получить сколько-нибудь надёжные его оценки. Теоретически можно представить себе, что более жирные птицы будут подвергаться большей опасности стать жертвой хищника, чем менее жирные, из-за их меньшей маневренности. Именно это допущение было сделано авторами теории оптимальной миграции (Alerstam, Lindström, 1990), которые на этом основании заключили, что в таком случае оптимальная стартовая жирность f^* должна быть меньше, чем в случае минимизации времени, потраченного на миграцию. Однако единственное полевое исследование данного вопроса показало, что на о. Гельголанд в Северном море среди жертв кошек и хищных птиц (в основном ястребов-перепелятников *Accipiter nisus*) непропорционально часто встречались тощие, а вовсе не жирные воробьиные мигранты, как предполагает теория оптимальной миграции (Dierschke, 2003).

Это говорит о том, что реально встречающиеся среди мигрирующих птиц уровни жирности не представляют проблемы с точки зрения маневренности полёта и способности избегать хищников. А вот тощие особи, которые должны восстанавливать энергетические ресурсы, часто вынуждены использовать рискованные кормовые стратегии (например, кормиться на открытой местности или уделять слишком мало времени заботе о безопасности) и из-за этого непропорционально часто становятся жертвами хищников. Прямые наблюдения за кормовым поведением красноглазых вироонов весной после миграционного броска через Мексиканский залив показали, что тощие птицы использовали более широкий репертуар кормовых манёвров, субстратов и, по-видимому, подвергались большему риску, чем жирные особи (Loria, Moore, 1990).

Даже среди мигрантов, которые готовятся к пересечению серьёзного экологического барьера и набирают большие запасы жира, риск стать жертвой хищника незначительно увеличивается с увеличением жирности. Теоретические расчёты показывают, что если воробьиная птица с жирностью 80% от тощей массы (что близко к максимальным значениям, известным для воробьиных) кормится в полуметре от укрытия, она достигает его всего на 8% позже, чем тощая особь. В то же время, если эта же птица обнаруживает хищника на одно стандартное отклонение позже, чем среднее время обнаружения, она достигает укрытия на 53% позже (Lind, 2004). Иначе говоря, даже у очень жирных особей снижение способности скрываться от хищников пренебрежимо мало по сравнению с естественной вариацией способности вовремя обнаруживать опасность (Lind, Cresswell, 2006). Проблема может возникать только у птиц, которые кормятся в очень открытых биотопах, например у пуночек *Plectrophenax nivalis* или куликов (хотя и в этом случае стайное поведение помогает в значительной степени решить проблему). Другое дело, что присутствие хищников в районе миграционной остановки влияет на поведение мигрантов: они могут выбирать более укрытые микробиотопы и, возможно, снижать скорость жиронакопления (Moore, 1994; Cimprich et al., 2005).

3.5. Базовые теоретические уравнения

Помимо уже упомянутых сложностей, касающихся в основном биологической реалистичности исходных допущений теории оптимальной миграции, существует также проблема валидности исходных уравнений, описывающих зависимость возможной дальности полёта от жирности птицы (уравнение 3.1) и мощности полёта от его скорости. Уравнение 3.1 является одним из двух центральных допущений теории оптимальной миграции (Alerstam, Lindström, 1990; Hedenström, 2008). В теоретической работе Т. Вебера и А. Хьюстона (Weber, Houston, 1997a) было показано, что использование различных оценок мощности полёта приводит к его следующей генерализации:

$$Y(f) = c [1 - (1+f)^{-\zeta}], \quad \text{при } 0 < \zeta < 1. \quad (3.8)$$

В любом случае, чем больше жира (точнее, топлива) накапливает мигрант, тем меньшую прибавку в возможной дальности полёта он получает при одинаковом абсолютном увеличении запасов. Причиной этого является высокая цена транспорта дополнительного топлива

Другое ключевое для теории оптимальной миграции уравнение — это зависимость мощности полёта (расхода энергии в единицу времени) от его скорости. Считается, что это уравнение имеет следующий вид:

$$P = \alpha + \beta \cdot V^{-1} + \gamma \cdot V^3 \quad (3.9)$$

где P — мощность полёта, V — скорость полёта, а α , β и γ — константы, характеризующие физические и морфологические свойства воздуха и птицы (Pennycuik, 1989; Hedenström, 2002, 2008; Engel et al., 2010). Функция этой зависимости имеет характерную U-образную форму (Pennycuik, 1975, 1989; рис. 4), что означает, что для каждой птицы существует одно значение скорости, обеспечивающее самый экономичный полёт.

Оба уравнения (3.1 или 3.8 и 3.9) основаны на аэродинамической теории полёта (Pennycuik, 1975, 1989; Lindhe Norberg, 2004; Hedenström, 2008). Однако внимательное чтение литературы показывает, что современные экспериментальные данные не подтверждают ни одно из них.

Энергетическая цена устойчивого полёта на протяжении нескольких часов в аэродинамической трубе в зависимости от внутривидового изменения массы тела была определена в четырёх исследованиях (Kvist et al., 2001; Engel et al., 2006; Schmidt-Wellenburg et al., 2007, 2008). Мощность полёта розовых скворцов *Sturnus roseus* увеличивалась пропорционально массе тела в степени 0,55 (95% доверительный интервал коэффициента степенной функции 0,36–0,75; Engel et al., 2006). В другой работе на том же виде коэффициент степенной функции равнялся 0,57 (95% доверительный интервал 0,40–0,74) или 0,47 (95% доверительный интервал 0,18–0,76) в зависимости от условий эксперимента (Schmidt-Wellenburg et al., 2008). У деревенской ласточки *Hirundo rustica* коэффициент равнялся 0,58 (95% доверительный интервал 0,19–0,97; Schmidt-Wellenburg et al., 2007), а у исландского песочника *Calidris canutus* — 0,35 (95% доверительный интервал 0,08–0,67; Kvist et al., 2001).

Все полученные значения аллометрического коэффициента существенно меньше как предсказаний теории механики полёта (1,1–1,6; Pennycuik, 1975, Norberg, 1990, 1996; Rayner, 1990), так и значений, полученных на основе межвидовых аллометрических сравнений (0,7–1,9; Norberg, 1996; Butler, Bishop, 2000; Rayner, 1990; Videler, 2005). Очевидно, что для теории оптимальной миграции релевантны только внутривидовые сравнения мощности полёта, но никак не межвидовые.

Уравнение возможной дальности полёта можно найти из уравнения зависимости мощности полёта от его скорости, интегрируя уравнение $\frac{dY}{dM} = \frac{V(M) \cdot E}{P(M)}$ (уравнение 9 из Weber, Houston, 1997a), где $V(M)$ — зависящая от массы скорость полёта, E — энергетическая цена запасов топлива, а $P(M)$ — зависимость мощности полёта от его массы. Если пренебречь зависимостью скорости полёта от массы тела, это означает, что дальность полёта $Y(f)$ пропорциональна $(1+f)^\zeta$, где $\zeta > 0$ (ср. уравнение 3.8). Аналогично, Ю. Делингат с соавторами на основе эмпирических данных пришли к выводу, что потери массы при миграционном полёте составляют ок. 1% массы в час. Это равносильно тому, что дальность полёта $Y(f)$ пропорциональна $\ln(1+f)$ (Delingat et al., 2008). Очевидно, что эти результаты сильно влияют на расчёты количественных параметров полёта и миграционных остановок (оптимальная стартовая жирность и продолжительность остановки при различных исходных условиях), т.к. обе эти зависимости гораздо меньше отличаются от прямой пропорциональности, чем предполагает уравнение 3.1 (рис. 7).

Авторитетные сводки по физиологии полёта птиц утверждают, что экспериментальные данные подтверждают предсказания аэродинамической теории, в частности, U-образный характер зависимости мощности полёта от его скорости (Norberg, 1996; Schmidt-Nielsen, 1997; Blem, 2000; Harrison, Roberts, 2000). Однако в действительности к моменту публикации этих сводок U-образная зависимость расхода энергии на полёт от его скорости была продемонстрирована в одной работе на единственном виде птиц,

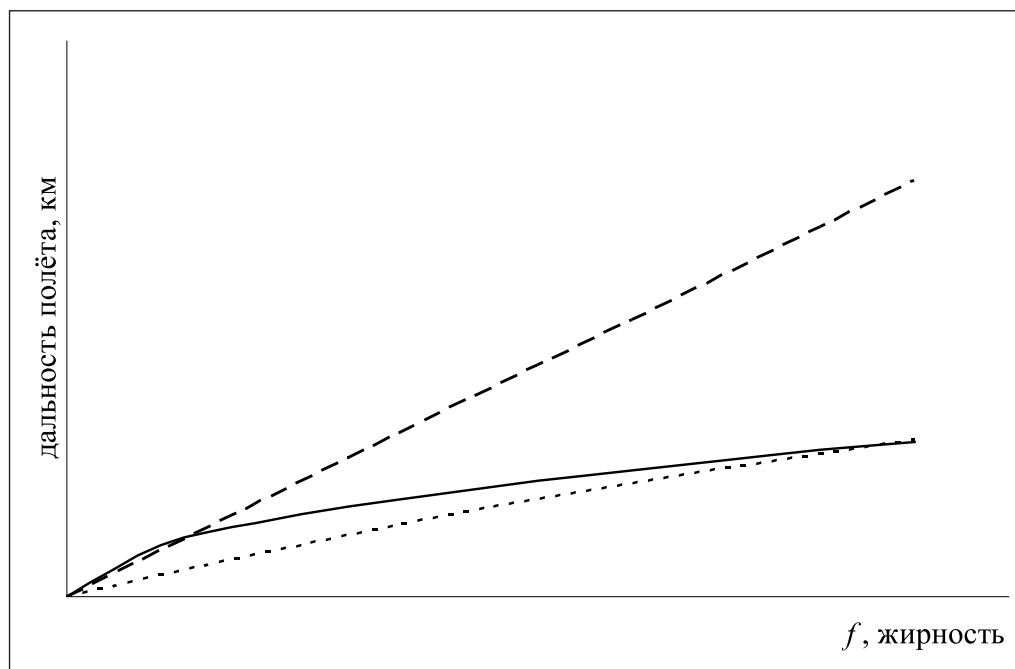


Рис. 7. Возможная дальность полёта как функция от жирности птицы. Точечная линия — зависимость при дальности полёта, пропорциональной $f^{-0.5}$ (на основе уравнения 3.1, ср. рис. 3); сплошная линия — зависимость при дальности полёта, пропорциональной $f^{0.5}$, пунктирная линия показывает прямую пропорциональную зависимость от f .

волнистом попугайчике *Melopsittacus undulatus* (Tucker, 1968). Другие исследования либо показывали слабую возрастающую зависимость (у ацтекской чайки *Larus atricilla* [Tucker, 1972], рыбной вороны *Corvus ossifragus* [Bernstein et al., 1973] и скворца *Sturnus vulgaris* [Ward et al., 2004]), либо зависимость отсутствовала на широком диапазоне скоростей полёта (скворец [Torre-Bueno, LaRochelle, 1978]; гуси [Ward et al., 2002]). Недавнее исследование показало независимость цены полёта от его скорости у розового скворца, несмотря на 55-процентное увеличение скорости полёта (Engel et al., 2006). Явно U-образная зависимость была показана измерениями мышечного усилия *in vivo* у кореллы-нимфы *Nymphicus hollandicus*, в то время как форма зависимости была значительно более плоской у смеющейся горлицы *Streptopelia risoria* (Tobalske et al., 2003) и полностью плоской у сороки *Pica pica* (Dial et al., 1997). Измерение расхода энергии на полёт также показали U-образную зависимость у кореллы-нимфы (Bundle et al., 2007). По-видимому, такая форма зависимости характерна для попугаев и, возможно, некоторых других групп птиц с низким аэродинамическим качеством, в бюджете времени которых полёт занимает немного времени и которые не совершают миграций.

В самое последнее время были получены данные о скорости движения по трассе миграции лесных дроздов *Hylocichla mustelina*, пурпурных лесных ласточек *Progne subis* (Stutchbery et al., 2009, 2010) и полярных крачек (Egevang et al., 2010). Скорость миграции этих видов оказалась значительно выше, чем предсказывает теория оптимальной миграции для птиц данных размеров. Хотя была сделана попытка объяснить это расхождение более высокой, чем предполагалось, скоростью жира накопления (Bowlin et al., 2010), однако в свете всех вышеприведённых данных гораздо более вероятным кажется, что дело именно в более низкой, чем принято считать, цене транспорта массы, т.е. большей дальности полёта при данной жирности.

Нельзя не отметить, что даже публикация данных о низкой цене транспорта дополнительного жира в максимально авторитетном журнале *Nature* (Kvist et al., 2001) не произвела никакого впечатления на сторонников теории оптимальной миграции в её нынешнем виде.

Приходится заключить, что оба ключевые теоретические допущения, на которых основана теория оптимальной миграции, не подтверждаются имеющимися эмпирическими данными (см. также Chernetsov, 2010a). При невысокой жирности зависимость возможной дальности полёта от запасов жира в реальности отклоняется от прямой пропорциональности гораздо слабее, чем предполагает уравнение 3.1 (рис. 7). В таких условиях цена транспорта дополнительной массы мала, но она увеличивается и оказывается в лучшем соответствии с предсказаниями теории оптимальной миграции при увеличении жирности. Эмпирические данные говорят о том, что транспорт небольших количеств жира (примерно до $f=0,25-0,30$, т.е. при массе жира, составляющей не более 25–30% от тощей массы птицы) может быть практически «бесплатным». Это значит, что при $0 < f < 0,25-0,30$ возможная дальность полёта птицы почти прямо пропорциональна её жирности. Это бросается в глаза при внимательном рассмотрении данных исследований скорости и угла наклона взлёта вспугнутых птиц (Kullberg et al., 1996, 2000; Lind et al., 1999), которые в современных работах чаще всего цитируются как свидетельство того, что у жирных особей маневренность полёта снижена, а энергетическая цена полёта высока. Из приводимых в этих работах рисунков видно, что снижение скорости взлёта (которое

можно интерпретировать как повышенную цену полёта) наблюдается только в том случае, если жирность экспериментальных птиц превышает 30% (рис. 1 в Kullberg et al., 2000). У зарянок, жирность которых не превышала этого порога (самая жирная особь в эксперименте имела $f = 0,27$), скорость взлета не зависела от жирности (Lind et al., 1999).

Нет сомнений в том, что особи с высокими запасами жира тратят на полёт больше энергии, чем тощие. Имеющиеся данные, однако, показывают, что этот эффект у дальних мигрантов (например, барсучков, Kullberg et al., 2000) становится заметен при достижении значений жирности не менее 25–30%. Предсказания теории оптимальной миграции могут быть близки к реальности для птиц, пересекающих экологические барьеры (например, Сахару или Мексиканский залив) и набирающих большие запасы топлива, или для такой относительно короткокрылой птицы, как крапивник *Troglodytes troglodytes*, аэродинамическое качество которого может быть невысоким (Cherpe-тсов, 2010b). Однако это всего лишь интересные частные случаи миграции воробьиных птиц. Большинство же воробьиных при миграции над экологически благоприятными районами не достигают таких значений жирности (табл. 8). Подавляющее большинство мигрантов, когда они не пересекают энергетический барьер, остаются в зоне значений жирности, где транспорт дополнительного жира является «бесплатным», а возможная дальность полёта прямо пропорциональна жирности.

Нельзя не согласиться с В.Р. Дольником, который писал, что «аэродинамические модели, наделяющие летящую птицу немногими постоянными характеристиками и прилегающие стационарную аэродинамику к полёту птиц, который происходит в нестационарном режиме с произвольным изменением геометрии и кинематики, недостаточны для предсказания мощности полёта» (Дольник, 1995, с. 94). Иначе говоря, аэродинамические модели полёта птиц суть попытки приложения стационарной аэродинамики к заведомо нестационарному случаю — полёту птиц (там же, с. 87).

3.6. Заключительные замечания

Вышеперечисленные обстоятельства выбивают почву из-под ног теории оптимальной миграции в том виде, как она существует сейчас. Однако нельзя сказать, что всё это направление исследований было тупиковым. Идея найти количественные закономерности, определяющие поведение мигрирующих птиц на остановке (как надолго останавливаться, когда начинать миграционный полёт, какую жирность набирать),

Таблица 8. Доля особей с жирностью, превышающей 25% от тощей массы ($f > 0,25$) среди птиц, пойманных во время осенней и весенней миграции в Рыбачьем на Куршской косе (1993–2006).

Вид	Весна	Осень
<i>Erithacus rubecula</i>	0,69% (n = 29285)	0,81% (n = 44501)
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	0,69% (n = 3938)	19,4% (n = 2750)
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	5,9% (n = 2884)	6,2% (n = 3327)
<i>Sylvia atricapilla</i>	1,5% (n = 2890)	14,3% (n = 5967)
<i>Sylvia borin</i>	0,57 % (n = 1056)	6,9% (n = 2037)
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0,38% (n = 2121)	1,8% (n = 5502)

является интересной. Наше представление о взаимосвязи между энергетическими параметрами миграционных остановок существенно улучшилось. Проблема теории оптимальной миграции заключается в том, что она пытается найти количественные соотношения на основе принципиально неполных посылок. В реальности решение о начале миграционного полёта принимается птицей под влиянием многих факторов (см. главу 8). Как минимум не менее важными факторами, чем энергетические (которые и рассматривает теория оптимальной миграции) являются погодные (Åkesson, Hedenström, 2000) и, возможно, временные, а именно положение мигранта на трассе по отношению к оптимальному расписанию миграции. Отказ от включения этих переменных в модель, описывающую поведение мигрантов на остановках, делает её явно нереалистичной. С другой стороны, если включать все эти параметры (многие из которых очень трудно количественно охарактеризовать и ещё труднее надёжно оценить), у модели оказывается так много степеней свободы, что сравнение её предсказаний с наблюдаемой реальностью становится практически бессмысленным. Именно поэтому попытки модифицировать теорию оптимальной миграции путём включения в модель большинства упомянутых переменных и параллельного использования всё более сложных алгоритмов моделирования (таких, как ABC-анализ на основе принципа Парето, см. Vrugt et al., 2007) нельзя признать удачными. Крайне изощрённые аналитические методы оказываются применимы только при крайне упрощённых исходных параметрах (например, присвоение одинаковых значений скорости жиронакопления всем птицам в заданном квадрате размером $0,5^\circ$ на $0,5^\circ$ и т.д.; Vrugt et al., 2007), что возвращает нас к проблеме нереалистичности исходных допущений.

Глава 4. Выбор и использование биотопов мигрантами

4.1. Вводные замечания

Успех остановки для мигранта следует измерять как скорость жиронакопления, или более непосредственно как скорость потребления пищи (при условии, что птица не погибла во время остановки). Эти показатели не одинаковы для всех особей, а варьируют в зависимости от пола и возраста птиц (Wang et al., 1998; Woodrey, 2000; Heise, Moore, 2003; Yosef, Chernetsov, 2004, 2005) и на индивидуальном уровне (Chernetsov et al., 2004b). Реальная скорость жиронакопления, которая достигается в данном районе остановки, является результатом взаимодействия между данной конкретной особью и параметрами данного конкретного места, среди которых качество местообитания является одним из наиболее важных. В моделях оптимальной миграции скорость жиронакопления и характер её вариации между местами остановки (локальная, глобальная или стохастическая) являются важнейшим фактором, определяющим продолжительность остановок и всю организацию миграции (Hedenström, Alerstam, 1997; Weber, Houston, 1997b; Houston, 1998; Chernetsov et al., 2004b). Таким образом, оптимальный выбор и использование биотопа критически важны для успешной миграции.

4.2. Точность выбора биотопа мигрантами

Когда мигрирующая птица делает остановку, она обычно оказывается в непривычном окружении, притом что её потребность в пище и уровень конкуренции за ресурсы могут быть высокими (Hutto, 1985b; Loria, Moore, 1990; Moore, Wang, 1991). Поэтому выбор оптимального биотопа крайне важен для успешного жиронакопления и продолжения миграции. Многие птицы, гнездящиеся в умеренных или высоких широтах и зимующие в тропиках, оказываются способны находить подходящие местообитания в лесной зоне, степях, пустынях, горных районах и в различных тропических биотопах.

Принято считать, что существует иерархическая последовательность критериев выбора оптимального местообитания, используемых птицами при миграционной остановке в незнакомом месте (Hutto, 1985b; Moore et al., 2005; Buler et al., 2007; Deppe, Rotenberry, 2008). Считается также, что из-за различия задач, диктуемых мигрантам их физиологическим состоянием, в зависимости от конкретной ситуации привлекаются разные критерии для оценки пригодности биотопа. Так, тощие птицы прежде всего нуждаются в пище, а более жирные — в наличии укрытий (Moore, Aborn, 2000). После броска через аридные районы, такие как Сахара или пустыни Средней Азии, ключевым ресурсом может быть вода.

Особенно остро проблема выбора биотопа стоит перед видами воробьиных птиц, мигрирующими ночью и, как правило, в одиночку. Данные отловов в раннеутренние часы сразу после окончания ночного полёта показывают, что у видов, для которых этот выбор жизненно необходим, он оказывается весьма точным. Так, на Куршской косе за

45 лет отлова ночных мигрантов большими ловушками, установленными на границе сосновых посадок и песчаных дюн, было поймано всего 175 тростниковых камышевок и 190 барсучков. В то же время за 9 лет отлова паутинными сетями в кустарниково-тростниковых зарослях в 11 км от первого района отлова были пойманы 8918 тростниковых камышевок и 6748 барсучков (Мухин и др., 2005). Ошибки в распознавании биотопа у мигрирующих ночью птиц редки и обычно приурочены к условиям плохой видимости, таким как туман или дождь (Jenni, 1996).

Вероятнее всего, выбор биотопа происходит в светлое время суток после завершения ночного полёта и основным источником информации для птиц является зрение. Не исключено, однако, что зрительные стимулы имеют значение при выборе биотопа камышевками и в тёмное время суток. Есть указание, что прекращающие ночной миграционный полёт тростниковые камышевки приняли вертикально структурированный биотоп кукурузного поля за тростниковые заросли. Ошибку птицы исправляли уже после рассвета путем дневных перемещений в оптимальное местообитание (Degen, Jenni, 1990). Следует, однако, заметить, что посадки кукурузы могут использоваться тростниковыми камышевками для кормежки, когда в этих посадках массово встречаются сливово-тростниковые тли. Таким образом, посадка на кукурузное поле не обязательно была результатом ошибки в выборе биотопа.

Иерархическая цепочка событий при выборе биотопа мигрантами выглядит следующим образом: посадка, перераспределение по биотопам, занятие индивидуального участка и затем эксплуатация выбранного участка в выбранном биотопе. Все эти процессы, скорее всего, сложным образом зависят от состояния птиц: особи с разным уровнем энергетических резервов преследуют разные цели во время остановки и могут оценивать биотопы по-разному. Так, Х. Бибах обнаруживал в оазисах в восточной Сахаре более тощих особей тех видов мигрантов, которые обитают в древесно-кустарниковых биотопах Евразии (в частности, пеночек-весничек), в то время как жирные птицы встречались в разных биотопах в пустыне (Biebach et al., 1986; Biebach, 1990). Такая же картина была обнаружена Ф. Байрляйном в западной части Сахары (Bairlein, 1987). Повидимому, птицы с большими энергетическими запасами не стремились кормиться, а лишь ждали наступления темноты и снижения температуры воздуха, чтобы продолжить миграцию. Возможно, по этой же причине и в Средней Азии пойманные в оазисах особи были в основном тощими, а в пустыне — более жирными (Dolnik, 1990).

Жирные птицы могут не стремиться к дальнейшему увеличению жировых резервов, а экономить существующие, и поэтому быть малоактивными. Особи с малыми запасами жира, стремящиеся пополнить запасы энергии, могут быть более требовательны к выбору оптимального участка, обеспечивающего быстрое жиронакопление (Chernetsov, 2005; Chernetsov, Mukhin, 2006). Однако с другой стороны, сильно истощенные мигранты могут быть очень нетребовательны к качеству места остановки и использовать любую возможность пополнить баланс энергии, без тщательного выбора биотопа (Chernetsov et al., 2004a).

4.3. Роль индивидуального опыта в выборе мест миграционных остановок

Водоплавающие и кулики, у которых количество удобных для миграционных остановок мест на трассе миграции весьма ограничено, несомненно, часто используют те

же самые места остановок из года в год (Pienkowski, 1976; Evans, Townsend, 1988; Pfister et al., 1998). Вопрос о повторном использовании остановок воробьиными, у которых возможность остановок обычно непрерывна, является дискуссионным.

Мечение воробьиных птиц на Биологической станции «Рыбачий» в течение более 50 лет не привело к получению данных об индивидуальной верности местам остановок, несмотря на значительные объемы кольцевания (десятки тысяч особей ежегодно, более 2,5 млн. особей в общей сложности; Bolshakov et al., 2002, 2003c, 2004, 2005). Впрочем, нельзя не отметить, что пойманные и окольцованные птицы составляют очень малую долю от числа ежегодно пролетающих над Куршской косой (Большаков, 1981; Дольник и др., 1981). С другой стороны, повторный пролёт над одним и тем же участком миграционной трассы (известный, например, для индийского и черногрудого воробья [Passer indicus, P. hispaniolensis] на перевале Чокпак в западном Тянь-Шане [Гаврилов, 1998]) — это проблема навигационных механизмов, используемых при миграции (Mouritsen, 2003); нас же интересует именно повторное использование теми же особями мест остановок.

Часто цитируемые работы, в которые утверждается, что значительная часть мигрантов повторно используют прошлогодние места остановок, были проведены в Испании (Cantos, Tellería, 1994) и в Израиле (Merom et al., 2000). В последнем исследовании процент возврата тростниковых камышевок в район миграционной остановки (22%, 27 из 123) не отличался значимо от процента возврата гнездящихся особей этого вида в тот же район (27%, 210 из 773; $\chi^2 = 1,48$, $P = 0,22$). Все случаи высокой верности местам остановок имели место среди птиц водно-болотных местообитаний (тростниковая камышевка, барсучок, варакушка), которых отлавливали в небольших участках подходящих биотопов посреди аридных ландшафтов Средиземноморья. Тщательный анализ данных отловов птиц, несомненно не являющихся местными (не гнездящихся в районе отлова и его окрестностях) в той же Испании показал, что в целом верность воробьиных птиц местам прошлогодних миграционных остановок не превышает значений, которые следует ожидать при случайном распределении птиц в пределах подходящих биотопов (Catry et al., 2004).

Из вышеизложенного можно сделать вывод, что роль прошлогоднего опыта в выборе конкретного места миграционной остановки даже у опытных мигрантов пренебрежимо мала.

4.4. Окончание ночного миграционного полёта

Полевых данных о том, когда и как именно происходит посадка после ночного миграционного полёта, очень немного. Обычно принято считать, что птицы, которые не пересекают экологические барьеры, взлетают в течение короткого периода после захода солнца, летят несколько часов и практически полностью прекращают полёт вскоре после полуночи, т.е. садятся в темноте задолго до рассвета (Moore, 1987; Kerlinger, Moore, 1989). Эти представления основаны на данных радарных наблюдений за ночной миграцией (критику этих представлений и новые данные см. в разделе 7.1). На основе этих представлений, а также исходя из того, что мигрирующие ночью птицы обычно весьма точно выбирают подходящий биотоп для посадки, было высказано предположение, что выбор происходит после рассвета, скорее всего рано утром (Moore

et al., 1993, 1995). Считается, что известные для многих видов ночных мигрантов «утренние полёты», в ходе которых ночные мигранты перемещаются на небольшой высоте в утренние часы, подтверждают эту точку зрения (Gauthreaux, 1978; Bingman, 1980; Wiedner et al., 1992). Следует, однако, учитывать, что утренние полёты могут иметь отношение не только (или не столько) к выбору подходящего для остановки биотопа, а быть направлены на исправление ошибок ориентации и компенсации произошедшего предыдущей ночью ветрового дрейфа (Bingman, 1980; Moore, 1990). Вопрос о времени окончания миграционного полёта подробно рассматривается в разделе 7.3.

Быстрый и правильный выбор оптимального биотопа для миграционных остановок дает мигрантам преимущества в борьбе за ресурсы (Thomson et al., 2003; Mettke-Hofmann, Gwinner, 2004). Особи, которые оказываются способны сделать выбор быстро, оказываются в более выгодном положении. Исходя из этого, следует ожидать, что естественный отбор будет поддерживать выбор биотопа мигрантами до посадки, в момент завершения миграционного полёта. Принято различать две основные тактики оценки качества биотопа: прямая, т.е. методом проб и ошибок, и косвенная, на основе определённых признаков, которые можно оценить с расстояния (Mönkkönen et al., 1999). Косвенная оценка, если она основана на надёжных признаках, является более быстрой и менее затратной.

Известен феномен осаждения летящих ночью птиц проигрыванием как песни своего вида (Herremans, 1990b; Mukhin, 2004), так и другого вида, обитающего в сходном биотопе (Herremans, 1990a). На этом основан метод звуковой ловушки (Herremans, 1990a,b; Schaub et al., 1999; Bulyuk et al., 2000; Mukhin, 2004; Мухин и др., 2005). Мы провели исследование, в ходе которого показали, что в определённых условиях (в частности, при посадке до рассвета), акустические стимулы могут превалировать над визуальными. Также было показано, что использование акустических стимулов характерно в первую очередь для стенотопных видов, в частности для птиц водных местообитаний; и что во время осенней миграции взрослые птицы более активно используют акустическую информацию, чем молодые особи, мигрирующие в первый раз (Mukhin et al., 2008).

Мы проанализировали данные отловов в двух точках на Куршской косе (в оптимальном местообитании на Росситтенском мысу и в субоптимальном местообитании на поросших кустарником песчаных дюнах), а также данные по птицам, которые разбились о маяки во время ночного миграционного полёта (Hansen, 1954). В 1999–2003 гг. на Куршской косе был организован пункт отлова птиц на звуковую ловушку на границе сосновых посадок и поросших ивняком песчаных дюн. Ближайшие тростниковые заросли находились в 4 км к юго-западу и в 10 км к северо-востоку от района отлова. Как показал ежегодный отлов мигрирующих птиц в расположенные в 200 м большие стационарные ловушки Рыбачинского типа (описание ловушек см.: Дольник, Паевский, 1976; Якшис, 1976), этот район в естественных условиях практически не используется камышевками (см. выше, раздел 4.2).

Ночью песни разных видов птиц (тростниковой камышевки, болотной камышевки, барсучка, мухоловки-пеструшки) проигрывали с помощью автомагнитолы с двумя колонками мощностью 30 Вт. Птиц отлавливали в паутинные сети, которые проверяли один раз в час в течение всей ночи. Птицы, пойманные не менее чем за 2 ч до восхода солнца, считались пойманными в течение глубокой ночи, пойманные менее чем за 2 ч до восхода — в утренних сумерках.

Данные по отлову птиц в неблагоприятном биотопе со звуковой ловушкой сравнивали с данными отлова в тростниково-кустарниковых зарослях на берегу Куршского залива в 11 км от первой точки. В этом оптимальном для камышевок и многих других дальних мигрантов месте отлавливали птиц, приземлившихся без акустического привлечения. Кроме того, результаты наших отловов сравнили с данными по птицам, которые разбились о маяки в Дании во время ночного миграционного полёта в 1886–1939 гг. (Hansen, 1954). Эти данные дают представление о соотношении разных видов в потоке ночных мигрантов.

Всего на звуковые сигналы были пойманы 2607 птиц 42 видов. Однако если исключить отловы в два предутренних часа, были пойманы птицы лишь 17 видов. Относительно этих особей можно с уверенностью утверждать, что они действительно были привлечены из ночного потока мигрантов проигрыванием акустических сигналов, а не отловлены в ходе утренних перемещений. Основную массу отловленных птиц составляли тростниковая камышевка, барсучок, садовая и черноголовая славки и обыкновенный сверчок (табл. 9–12). Доля птиц остальных видов была незначительной. Из

Таблица 9. Число птиц, пойманных на звуковой отлов в субоптимальном биотопе глубокой ночью осенью на Куршской косе в сравнении с числом птиц, разбившихся о маяки в Дании (птицы из ночного потока мигрантов). * — доля вида на звуковом отлове значимо выше, чем в ночном потоке; ** — доля на звуковом отлове значимо ниже.

Стенотопные виды выделены жирным шрифтом.

Вид	Звуковой отлов		Маяки, ночь		χ^2	P
	число	доля (%)	число	доля (%)		
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	3	0,84	1	0,02	21,5	<0,0001*
<i>A. palustris</i>	5	1,40	7	0,13	19,9	<0,0001*
<i>A. schoenobaenus</i>	27	7,56	142	2,66	26,2	<0,0001*
<i>A. scirpaceus</i>	224	62,75	62	1,16	2645	<0,0001*
<i>Anthus trivialis</i>	0	0,00	135	2,53	8,2	0,004**
<i>Luscinia svecica</i>	2	0,56	9	0,17	1,02	0,31
<i>Hippolais icterina</i>	0	0,00	68	1,28	3,59	0,058
<i>Lanius collurio</i>	1	0,28	16	0,30	0,19	0,66
<i>Locustella naevia</i>	2	0,56	16	0,30	0,13	0,72
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0	0,00	751	14,08	56,7	<0,0001**
<i>Muscicapa striata</i>	0	0,00	17	0,32	0,32	0,57
<i>Oenanthe oenanthe</i>	0	0,00	765	14,35	57,9	<0,0001**
<i>Ph. phoenicurus</i>	1	0,28	1178	22,09	95,6	<0,0001**
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0	0,00	757	14,20	57,2	<0,0001**
<i>Saxicola rubetra</i>	2	0,56	50	0,94	0,19	0,66
<i>Sylvia atricapilla</i>	22	6,16	267	5,01	0,70	0,40
<i>S. borin</i>	61	17,09	854	16,02	0,21	0,65
<i>S. communis</i>	4	1,12	163	3,06	3,75	0,053
<i>S. curruca</i>	2	0,56	59	1,11	0,50	0,48
<i>S. nisoria</i>	1	0,28	15	0,28	0,26	0,61

числа неворобьиных птиц были отловлены один пастушок *Rallus aquaticus*, два погоныша *Porzana porzana* и один перевозчик *Actitis hypoleucos*.

Как весной, так и осенью подавляющее большинство среди птиц, пойманных глубокой ночью, составляла тростниковая камышевка (63% весной и 91% осенью), в то время как доля этого вида в ночном потоке мигрантов была очень мала (табл. 9, 11). Весной и другие виды камышевек встречались относительно чаще в отловах на звуковую ловушку, чем в потоке мигрантов (табл. 11). В то же время горихвостка-лысушка *Phoenicurus phoenicurus*, обыкновенная каменка, мухоловка-пеструшка и некоторые другие виды чаще встречались в потоке ночных мигрантов, нежели в ночных отловах на звуковую ловушку (табл. 9, 11). Это указывает на то, что тростниковые и в некоторой степени другие камышевки привлекались проигрыванием песни тростниковой камышевки в дюны, где в норме они практически не встречаются (Мухин и др., 2005). Тот же вывод следует из сравнения утренних отловов на звуковую ловушку и в оптимальном биотопе без проигрывания песни: в первом случае доля камышевек в отловах была существенно выше (табл. 10, 12).

Наши данные указывают на важную роль звуковой информации в распознавании биотопов во время весенней, а потенциально также во время осенней миграции. Осенью взрослые тростниковые камышевки сильнее привлекались проигрыванием

Таблица 10. Число птиц, пойманных на звуковой отлов в субоптимальном биотопе в утренние сумерки осенью в сравнении с числом птиц, пойманных днем в оптимальном биотопе. * — доля на звуковом отлове значимо выше; ** — доля на звуковом отлове значимо ниже. Стенотопные виды выделены жирным шрифтом.

Вид	Звуковой отлов		День, опт. биотоп		χ^2	P
	число	доля (%)	число	доля (%)		
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	3	0,47	1	0,38	0,14	0,71
<i>A. palustris</i>	10	1,56	10	3,82	3,38	0,066
<i>A. schoenobaenus</i>	147	22,97	33	12,60	12,5	0,0004*
<i>A. scirpaceus</i>	242	37,81	61	23,28	17,6	< 0,0001*
<i>Anthus trivialis</i>	2	0,31	1	0,38	0,22	0,64
<i>Luscinia svecica</i>	5	0,78	5	1,91	1,35	0,26
<i>Hippolais icterina</i>	1	0,16	1	0,38	0,02	0,90
<i>Lanius collurio</i>	1	0,16	0	0,00	0,21	0,64
<i>Locustella naevia</i>	59	9,22	7	2,67	10,8	0,01*
<i>Ficedula hypoleuca</i>	4	0,63	7	2,67	4,88	0,027
<i>Muscicapa striata</i>	1	0,16	6	2,29	8,4	0,038**
<i>Oenanthe oenanthe</i>	3	0,47	0	0,00	0,22	0,64
<i>Ph. phoenicurus</i>	8	1,25	17	6,49	17,04	< 0,0001**
<i>Phylloscopus trochilus</i>	7	1,09	29	11,07	45,7	< 0,0001**
<i>Saxicola rubetra</i>	8	1,25	1	0,38	0,68	0,41
<i>Sylvia atricapilla</i>	49	7,66	55	20,99	31,1	< 0,0001**
<i>S. borin</i>	81	12,66	23	8,78	2,74	0,098
<i>S. communis</i>	6	0,94	0	0,00	1,26	0,26
<i>S. curruca</i>	3	0,47	5	1,91	2,9	0,089
<i>S. nisoria</i>	0	0,00	0	0,00	-	-

песни, чем молодые. В 1999–2001 гг. взрослые особи после 1 августа составляли 15,6% в звуковых отловах ($n = 546$) и лишь 6,0% в отловах в Рыбачьем ($n = 801$; $\chi^2 = 33,4$, $P < 0,001$). Причиной возрастных различий может быть то обстоятельство, что взрослые особи, в отличие от молодых, имеют опыт использования звуковой информации. С другой стороны, не исключено, что доля взрослых птиц в потоке мигрантов, летящих над местом отлова (откуда и происходит привлечение птиц звуковой ловушкой), выше, чем в районе отлова (см. обсуждение «эффекта побережья»: Паевский, 1985, 2008). Возможно, повышенное осаждение летящих птиц (среди которых относительно много взрослых особей) и приводит к повышению доли взрослых птиц в отловах на звуковую ловушку, которое наблюдалось у камышевок на Куршской косе (Мухин и др., 2005) и у варакушек на севере Карелии (Панов, Чернецов, 2010б).

Факт реакции на видовую песню молодыми птицами осенью (когда камышевки уже не поют) указывает на существование врожденного механизма распознавания биотопа на основе акустических стимулов. Такой механизм, который в нашем эксперименте искусственно включился осенью, в норме функционирует во время весенней миграции. Песня взрослых самцов, которые первыми прилетают на места размножения (Cherneysov, 1999), служат маркером оптимального биотопа. Мы высказали предположение

Таблица 11. Число птиц, пойманных на звуковой отлов в субоптимальном биотопе глубокой ночью весной на Куршской косе в сравнении с числом птиц, разбившихся о маяки в Дании (птицы из ночного потока мигрантов). * — доля вида на звуковом отлове значимо выше, чем в ночном потоке; ** — доля на звуковом отлове значимо ниже. Стенотопные виды выделены жирным шрифтом.

Species	Звуковой отлов		Маяки, ночь		χ^2	P
	число	доля (%)	число	доля (%)		
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	1	0,64	0	0,00	4,14	0,042*
<i>A. palustris</i>	1	0,64	1	0,03	1,63	0,20
<i>A. schoenobaenus</i>	4	2,56	162	5,61	2,1	0,15
<i>A. scirpaceus</i>	142	91,03	9	0,31	2564	<0,0001*
<i>Anthus trivialis</i>	0	0,00	39	1,35	1,2	0,27
<i>Luscinia svecica</i>	0	0,00	11	0,38	0,01	0,93
<i>Hippolais icterina</i>	0	0,00	5	0,17	0,24	0,62
<i>Lanius collurio</i>	3	1,92	15	0,52	2,86	0,09
<i>Locustella naevia</i>	0	0,00	2	0,07	1,63	0,20
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0	0,00	414	14,34	24,7	<0,0001**
<i>Muscicapa striata</i>	0	0,00	19	0,66	0,24	0,62
<i>Oenanthe oenanthe</i>	0	0,00	528	18,28	33,2	<0,0001**
<i>Ph. phoenicurus</i>	1	0,64	523	18,11	30,5	<0,0001**
<i>Phylloscopus trochilus</i>	1	0,64	734	25,42	48,2	<0,0001**
<i>Saxicola rubetra</i>	0	0,00	177	6,13	9,06	0,003**
<i>Sylvia atricapilla</i>	0	0,00	31	1,07	0,79	0,37
<i>S. borin</i>	0	0,00	36	1,25	1,05	0,31
<i>S. communis</i>	1	0,64	135	4,67	4,74	0,029**
<i>S. curruca</i>	1	0,64	44	1,52	0,3	0,58
<i>S. nisoria</i>	1	0,64	3	0,10	0,45	0,50

(Mukhin et al., 2008), что этот механизм может включаться уже в районах зимовок, где молодые тростниковые камышевки могут использовать при выборе биотопа пение африканских тростниковых камышевок *Acrocephalus baeticatus*, очень похожее на песню евразийского вида (Cramp, 1992). Недавнее исследование выбора места будущего размножения у синеспинного лесного певуна *Dendroica caerulescens* показало, что реакция на песню как источник информации о пригодности биотопа имеет место у молодых особей уже во время послегнездовых перемещений (Betts et al., 2008). В таком случае использование акустических стимулов для выбора биотопа молодыми особями во время осенней миграции неудивительно.

Крайне интересна реакция на чужую песню. На песню тростниковой камышевки за четыре года нам удалось поймать представителей 17 видов птиц (Мухин и др., 2005). В первую очередь это были другие камышевки. Сильнее других реагировал барсучок, как на собственную песню, так и при проигрывании песни тростниковой камышевки. С другой стороны, проигрывание песни белобровика 7–25 мая 2002 г. привлекло лишь девять птиц — трёх славок-завирушек, двух жуланов *Lanius collurio*, по одной болотной и тростниковой камышевке, одну зарянку и одного лугового чекана *Saxicola rubetra*. Лишь три особи были пойманы во время глубокой ночи. Таким образом, привлекательны не любые песни птиц, а лишь такие, которые принадлежат видам, ха-

Таблица 12. Число птиц, пойманных на звуковой отлов в субоптимальном биотопе в утренние сумерки весной в сравнении с числом птиц, пойманных днем в оптимальном биотопе. * — доля на звуковом отлове значимо выше; ** — доля на звуковом отлове значимо ниже. Стенотопные виды выделены жирным шрифтом.

Species	Звуковой отлов		День, опт. биотоп		χ^2	P
	число	доля (%)	число	доля (%)		
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	4	1,90	1	0,26	2,73	0,0990
<i>A. palustris</i>	2	0,95	60	15,35	29,00	< 0,0001
<i>A. schoenobaenus</i>	49	23,33	48	12,28	12,30	0,0004*
<i>A. scirpaceus</i>	116	55,24	122	31,20	27,40	< 0,0001*
<i>Anthus trivialis</i>	1	0,48	1	0,26	0,09	0,7700
<i>Luscinia svecica</i>	1	0,48	1	0,26	0,09	0,7700
<i>Hippolais icterina</i>	1	0,48	1	0,26	0,09	0,7700
<i>Lanius collurio</i>	0	0,00	1	0,26	0,10	0,7500
<i>Locustella naevia</i>	6	2,86	15	3,84	0,15	0,7000
<i>Ficedula hypoleuca</i>	2	0,95	15	3,84	3,15	0,7600
<i>Muscicapa striata</i>	1	0,48	5	1,28	0,26	0,6100
<i>Oenanthe oenanthe</i>	0	0,00	1	0,26	0,10	0,7500
<i>Ph. phoenicurus</i>	0	0,00	21	5,37	10,15	0,0014**
<i>Phylloscopus trochilus</i>	4	1,90	5	1,28	0,06	0,8000
<i>Saxicola rubetra</i>	7	3,33	11	2,81	0,01	0,9200
<i>Sylvia atricapilla</i>	1	0,48	35	8,95	15,90	0,0001**
<i>S. borin</i>	1	0,48	9	2,30	1,78	0,1800
<i>S. communis</i>	8	3,81	25	6,39	1,30	0,2500
<i>S. curruca</i>	6	2,86	14	3,58	0,05	0,8200
<i>S. nisoria</i>	0	0,00	0	0,00	—	—

рактерным для определённых биотопов, в частности водно-болотных, и могут служить акустическими маркерами биотопов (Мухин и др., 2005).

По-видимому, реакция разных видов ночных мигрантов на акустические маркеры биотопа была вызвана прежде всего различиями в их биотопических предпочтениях. Дистантные признаки, позволяющие точную косвенную оценку качества биотопа, особенно важны для стенотопных видов. Впрочем, и относительно эвритопные виды, такие как североамериканские дрозды, тоже явно используют дистантные признаки при выборе биотопа. По данным телеметрии, перед окончанием ночного полёта утром дрозды изменяют направление полёта и увеличивают частоту взмахов крыльев (Wolfin et al., 2005), что, скорее всего, соответствует снижению скорости полёта относительно воздуха. По-видимому, птицы рассматривают находящуюся под ними местность, выбирая место для посадки.

4.5. Поиск участка и закрепление на нём

4.5.1. Размах и характер утренних перемещений

После посадки остановившиеся мигранты оценивают качество биотопа, в который они сели. Перемещения приземлившихся птиц часто бывают выражены как утренний пик отловов в стандартизованных программах отлова (Дольник, Яблонкевич, 1985; Brensing, 1989; Berthold et al., 1991; Titov, 1999b). Следует подчеркнуть, что так называемые «утренние полёты» ночных мигрантов (см. предыдущий раздел) — это не утренний пик в отловах. Утренние полёты отмечаются не всегда и не везде. Они происходят над уровнем растительности и во всяком случае выше, чем стоят стандартные паутинные сети (обычно не выше 2–2,5 м от уровня земли). Птицы, участвующие в этих полётах, обычно не отлавливаются в паутинные сети. Эти утренние полёты, скорее всего, относятся к компенсации ветрового дрейфа или к движению вглубь суши вдаль от больших водных пространств (Gauthreaux, 1978; Bingman, 1980), а не к выбору биотопа. А вот утренний пик отловов перемещающихся в растительности мигрантов действительно указывает на то, что точный выбор (микро)местообитаний у многих ночных мигрантов из отряда воробьиных происходит в течение нескольких часов после восхода солнца.

У некоторых видов ночных мигрантов, в частности у зарянки, более дальние перемещения (на расстояния порядка 1–2 км) по большей части ограничены периодом после рассвета и могут продолжаться до нескольких часов (Chernetsov, 2005; Chernetsov, Mukhin, 2006; Цвей, 2008). Во время миграционных остановок индекс линейности перемещений (т.е. расстояние между точками первой и последней локации, делённое на сумму линейных отрезков между отдельными точками локаций), который указывает на степень сконцентрированности перемещений в ограниченном районе, значимо различался между днями остановки (однофакторный дисперсионный анализ, $F_{10,97} = 6,85$ для весны, $F_{9,149} = 6,69$ для осени; $P < 0,001$). При этом индекс линейности отличался от остальных дней для первого дня остановки весной (критерий действительно значимого различия Таки: $P < 0,008$) и первых двух дней осенью (критерий Таки: $P < 0,001$ для обоих дней). В первые дни индекс линейности был выше, т.е. перемещения были менее сконцентрированными. Летние танагры ведут себя аналогичным образом (Aborn, Moore, 1997). Однако у других видов ночных мигрантов, например мухоловок-пеструшек, относи-

тельно дальние перемещения (порядка нескольких километров) могут происходить на любой стадии миграционной остановки, в т.ч. и через несколько дней после прилёта (Chernetsov et al., 2004a; Chernetsov, 2005). В одном случае мухоловка три дня оставалась в пределах небольшого участка (несколько десятков метров в диаметре), а утром четвертого дня начала быстро перемещаться и была потеряна в 4 км от первоначального места остановки (Chernetsov et al., 2004a). Такие перемещения мухоловок-пеструшек и, возможно, других видов не следует рассматривать как поиск участка. На наш взгляд, правильнее говорить, что у некоторых видов стратегия эксплуатации ресурсов на миграционных остановках основывается на более широких перемещениях, чем у других видов, в частности, у зарянки.

4.5.2. *Время выбора участка*

Как уже было сказано, продолжительность периода выбора участка варьирует от нескольких часов (возможно, некоторые особи занимают участок практически сразу) до одного, редко двух дней. Зарянки начинают увеличивать массу только после того, как выберут участок (Titov, 1999a). По-видимому, период выбора участка обычно характеризуется отрицательной скоростью изменения массы. Поэтому время, которое мигрирующая птица готова инвестировать в поиск места остановки, является важным параметром, влияющим на её оптимальную стратегию миграции (Weber, Houston, 1997a; Chernetsov et al., 2004b). Скорее всего, этот параметр зависит от энергетического состояния птицы, прибывающей на остановку (Chernetsov et al., 2004b). Время, которое мигрант готов провести, исследуя окрестности места посадки, должно зависеть от временных и энергетических расходов на получение информации и от тех выгод, которые эта информация может принести (Aboon, Moore, 1997). По-видимому, как цена вопроса, так и потенциальная выгода зависят от текущего энергетического состояния мигранта. Логично предположить, что чем выше запасы жира у птицы, тем более «разборчивой» она может себе позволить быть, вплоть до того, что особенно жирные особи могут вообще не останавливаться в недостаточно хороших местах, а возобновлять миграционный полёт. С другой стороны, жирные птицы могут не инвестировать время и энергию в поиск хорошего участка, а быть заранее запрограммированными на продолжение полёта на следующую ночь. В таком случае они должны экономить энергию и мало перемещаться. Жирные тростниковые камышевки, искусственно осажённые на Куршской косе в неподходящих биотопах методом звуковой ловушки, вели себя именно таким образом (Kitorov et al., 2010).

В ходе исследований пространственного поведения зарянок на миграционных остановках на Куршской косе были получены следующие результаты. Из 17 особей, которые прибыли на остановку с малыми запасами жира (Chernetsov, Mukhin, 2006), десять (59%) остановились более чем на два дня, средняя продолжительность остановки составила 3,8 дня (SE = 0,75). Из 29 зарянок, прибывших со значительными запасами жира, более чем на два дня остались лишь семь (24%), средняя продолжительность остановки составила 2,6 дня (SE = 0,53). Различия в продолжительности остановки между исходно жирными и исходно тощими птицами не были значимы (тест Манна-Уитни, $z = 1,55$, $P = 0,12$).

Площадь индивидуального участка не различалась между жирными ($n = 5$) и тощими ($n = 8$) птицами (критерий Стьюдента, $t = 0,44$, $P = 0,67$). Индекс линейности пе-

ремещений также был сходен у птиц, прибывших жирными и прибывших тощими, в оба первые дня остановки (тест медианы, первый день: $\chi^2 = 0,30$, $P = 0,58$, $n_{fat} = 16$, $n_{lean} = 16$; второй день: $\chi^2 = 0,03$, $P = 0,86$, $n_{fat} = 11$, $n_{lean} = 6$). Пространственное поведение зарянок не было связано с уровнем энергетических запасов. Следует особо отметить, что индекс линейности перемещений в первый день миграционной остановки не различался между птицами, которые возобновили миграцию после первого дня, и которые остались на более продолжительную остановку (весна: $t = 1,21$, $P = 0,20$, $n_1 = 14$, $n_2 = 15$; осень: $t = 0,97$, $P = 0,34$, $n_1 = 28$, $n_2 = 27$). Таким образом, по характеру перемещений зарянки в первый день остановки невозможно определить, собирается ли птица задержаться на несколько дней или возобновит миграцию на следующую ночь.

4.5.3. «Береговой эффект»: подвижность зависит от возраста?

Уровень подвижности мигрантов сразу после посадки может зависеть также от возраста птиц. На это указывает анализ так называемого «эффекта побережья». Эффектом побережья, или береговым эффектом, принято называть непропорционально высокую долю молодых птиц среди ночных мигрантов, отлавливаемых на побережьях больших водоемов (Паевский, 1985, 2008; Payevsky, 1998). Причины этого явления остаются не вполне понятными. Принято считать, что эффект побережья вызывается различиями в поведении взрослых и молодых птиц при окончании полёта над большими водными пространствами (Паевский, 1985, 2008). Однако наши данные отлова певчих и чёрных дроздов на миграционных остановках на Куршской косе указывает на то, что у некоторых видов береговой эффект отчасти может быть объяснен различиями в подвижности молодых и взрослых особей. При так называемом «активном отлове» (когда птиц вспугивают, загоняя в паутинные сети) доля взрослых птиц в отловах была выше, чем при обычном «пассивном» отлове (табл. 13). Причиной более высокой подвижности молодых птиц могла быть их подчиненная социальная роль по отношению к взрослым особям (Gauthreaux, 1978), что наблюдали и на миграционных остановках (Woodrey, 2000). Из-за этого, возможно, молодым птицам труднее занять небольшой индивидуальный участок, и/или на это уходит больше времени.

Следует, однако, отметить, что при пассивном отлове мигрирующих певчих дроздов в паутинные сети в оазисе Джаныбек в глинистой полупустыне Северного Прикаспия

Таблица 13. Доля молодых певчих и чёрных дроздов в осенних отловах на Куршской косе (Рыбачинские стационарные ловушки, паутинные сети и активный отлов, наши данные) и в потоке ночных мигрантов над Балтикой (данные о птицах, разбившихся о маяки, Hansen, 1954).

Вид	Доля молодых птиц, %			
	В потоке	В больших ловушках	В паутинных сетях	При активном отлове
Певчий дрозд	37,4	6,5 ± 0,7	3,5 (1,5–4,4 в разные годы)	15,7 (n = 51)
Чёрный дрозд			♂♂ 13,6; ♀♀ 15,1 (7,7–18,3 в разные годы)	50 (n = 30)

(континентальная точка), доля взрослых особей осенью 2004 г. составила 18,4% ($n = 103$), т.е. была примерно такой же, как при активном отлове на Куршской косе (табл. 13; критерий χ^2 с поправкой Йейтса: $\chi^2 = 0,04$, $P = 0,84$). В Джаныбеке активный отлов не проводили, но существенно более высокая доля взрослых птиц по сравнению с Куршской косой указывает на то, что береговой эффект лишь отчасти может быть объяснен различиями в уровне подвижности разных возрастных групп во время миграционных остановок.

У зарянки на Куршской косе разница в доле взрослых птиц при активном и пассивном отлове в паутинные сети не была значимой ни весной (14,3 и 13,3%, $n = 233$ и $n = 389$, соответственно, $\chi^2 = 0,14$, $P = 0,70$), ни осенью (5,1 и 5,0%, $n = 156$ и $n = 685$, соответственно, $\chi^2 = 0,01$, $P = 0,93$). Для сравнения можно указать, что на миграционных остановках в Джаныбеке осенью 2004 г. доля взрослых зарянок в пассивных отловах в паутинные сети составила 25,0% ($n = 280$). У зарянки подвижность взрослых и молодых птиц в период поиска участка и закрепления на нем не различалась. Можно заметить, что социальный статус мигрантов на остановках не всегда зависит от их возраста. Так, у красноглазых виреонов возрастные различия не были обнаружены (Moore et al., 2003).

Одно из возможных объяснений эффекта побережья — это различия в миграционных стратегиях взрослых и молодых птиц. У варакушек в Карелии нами было показано, что молодые птицы имеют более низкую скорость жиронакопления и чаще делают продолжительные остановки, в то время как взрослые особи часто останавливаются на один день (Панов, Чернецов, 2010а). Взрослые варакушки могут быть недопредставлены в отловах на остановках именно из-за краткого пребывания на них, в то время как их доля в ночном потоке мигрантов может быть существенно выше и соответствовать реальному соотношению возрастов в популяции (Панов, Чернецов, 2010б). В районах, где возрастные отличия в длине миграционных бросков и продолжительности остановок менее существенны (как при пересечении глинистых полупустынь Прикаспия), «эффект побережья» также может не наблюдаться.

4.5.4. Широкие перемещения в ходе всей остановки

У видов, которые перемещаются в ходе миграционных остановок на дальние (порядка нескольких километров) расстояния, по-видимому, нет смысла говорить о периоде поиска участка, просто потому что они не занимают участков. Виды, которые для успешного набора массы должны занять участок ограниченной площади (как зарянки) или временную территорию, обычно либо занимают участок, либо покидают район миграционным полётом. Однако другие виды могут эксплуатировать ресурсы в районе остановки, широко перемещаясь. Такое поведение было обнаружено у части особей мухоловки-пеструшки во время весенних остановок на Куршской косе (Chernetsov et al., 2004а). Общая дальность перемещений семи прослеженных нами мухоловок-пеструшек за все время миграционной остановки варьировала от 0,27 до 4,00 км (табл. 14). Следует отметить, что значение 4 км является минимальной оценкой, так как птица была потеряна в ходе дневных перемещений и в реальности покрыла большее расстояние. Даже за один день дальность перемещений могла составлять до 3,80 км (табл. 14, рис. 8).

Такое поведение резко отличается от поведения зарянок, которые обычно держатся в гораздо более ограниченном районе (см. рис. 8, где данные по типичной зарядке при-

ведены на том же масштабе, и рис. 17–18). Такое поведение мухоловок-пеструшек на миграционных остановках может быть результатом того, что затраты на исследовательское поведение малы и/или выгоды исследования новых участков высоки, что, по-видимому, и имеет место весной на Куршской косе (см. главу 7). Интересно отметить, что во время осенних миграционных остановок в Португалии мухоловки-пеструшки занимают временные территории, то есть используют совершенно другую пространственную стратегию (Bibby, Green, 1980).

4.6. Эксплуатация биотопа

4.6.1. Неслучайность использования биотопа

После занятия индивидуального участка (если пространственная стратегия предусматривает занятие участков) или в ходе широких перемещений мигранты выбирают и используют биотопы явно неслучайным образом (Bairlein, 1981, 1983, 1992a; Hutto, 1985a,b; Ormerod, 1990, Moore et al., 1990, 1993). Как показывают результаты анализа отловов воробьиных мигрантов в разные годы на стандартизованном стационаре, где паутинные сети из года в год стоят на одних и тех же местах, характер использования биотопов постоянен в разные годы, при том что конкретное место остановки посещают разные особи (Bairlein, 1981). Это указывает на то, что наблюдаемая картина не случайна и является свойством каждого вида мигрантов. То обстоятельство, что мо-

Таблица 14. Параметры перемещений мухоловок-пеструшек во время дневных миграционных остановок на Куршской косе. Для особей, которые были потеряны в ходе дневных перемещений, указаны минимальные значения продолжительности остановок и дальности перемещений.

номер	Дата мечения	Время мечения	Продолжительность остановки, дней	Результаты прослеживания	Число локаций	Суммарная дальность перемещений, км	Дальность перемещений за день, км	Индекс линейности перемещений
006	28.04	7:50	≥1	Потеряна	8	3,80	3,80	0,910
013	29.04	9:50	≥3	Потеряна	20	4,00	3,04; 0,84; 1,02	0,589
021	30.04	14:50	2	Ночной старт	10	3,10	0,13; 3,10	0,730
027	02.05	11:50	1	Ночной старт	34	0,41	0,41	0,077
037	02.05	15:50	≥4	Потеряна	47	2,30	0,19; 0,17; 0,06; 2,30	0,108
041	08.05	14:10	1	Ночной старт	14	0,41	0,41	0,061
059	12.05	12:10	1	Ночной старт	8	0,27	0,27	0,474

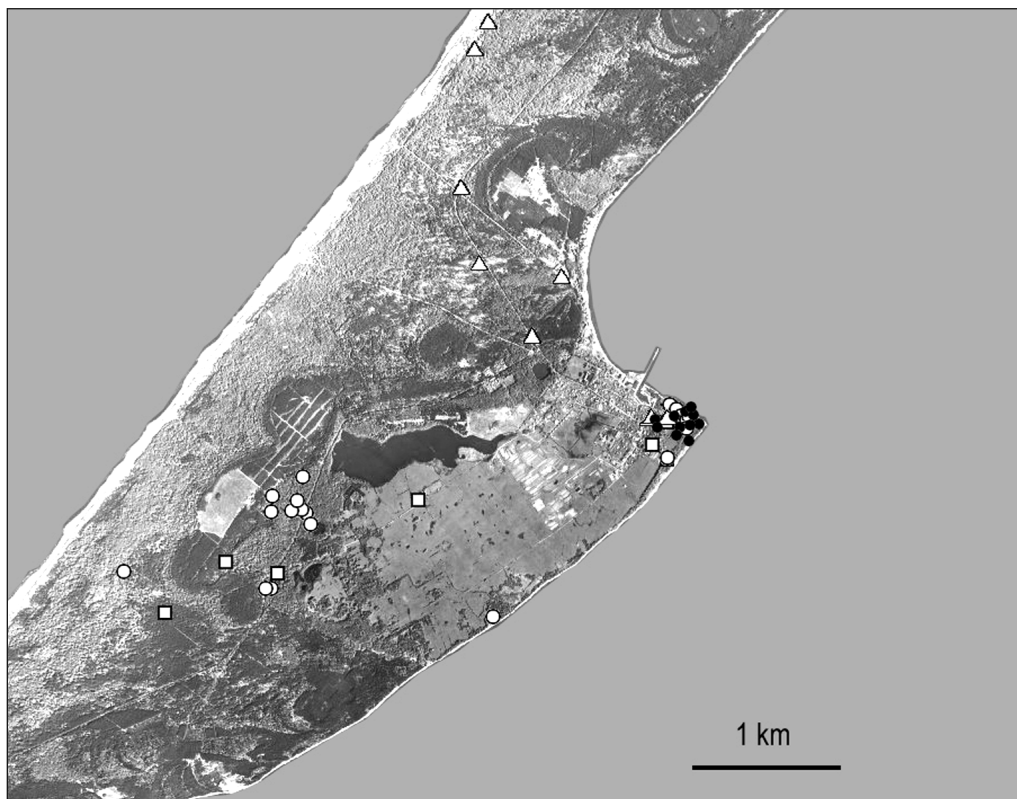


Рис. 8. Размах перемещений мухоловок-пеструшек (белые символы) и зарянок (чёрные точки) на Куршской косе (Калининградская область) во время миграционных остановок на пути весенней миграции. Разные белые символы обозначают локации разных особей мухоловки-пеструшки в мае 2003 г., чёрные точки относятся к одной особи зарянки в апреле 2003 г. Продолжительность остановки составляла 1–4 дня у мухоловок-пеструшек и 3 дня у зарянки.

Молодые особи обычно используют более широкий набор местообитаний, чем взрослые, обычно интерпретируется как свидетельство того, что их способность правильно выбирать биотоп менее совершенна, чем у взрослых (Bairlein, 1981, 1983). Другое возможное объяснение возрастных различий в использовании биотопов заключается в том, что молодые особи вытесняются взрослыми в субоптимальные биотопы. Некоторые виды изменяют свои биотопические предпочтения во время сезона миграции по сравнению с сезоном размножения. Так, барсучки, которые обычно не гнездятся в зарослях тростника, явно предпочитают их во время послегнездовых перемещений и во время осенней и весенней миграции (Chernetsov, 1998b). Тростниковые камышевки перераспределяются в пределах зарослей тростников: в период миграции они более активно используют редкие заросли, малопригодные для постройки гнезд (Chernetsov, 1998b). Мигрирующие зарянки и лазоревки *Parus caeruleus* осенью проводят много времени и активно питаются в тростниковых зарослях, которые совершенно не используются ими в период размножения (Н.С. Чернецов, неопubl. данные).

Степень селективности при использовании биотопов различна у разных видов. Дж. Парнелл обнаружил, что некоторые виды древесниц (сем. *Parulidae*) используют более широкий спектр биотопов, чем другие (Parnell, 1969). Аналогичным образом, и в Европе разные виды мигрантов показывают очень разную степень избирательности при использовании биотопов (Bairlein 1981, 1983; Berthold et al., 1991). На миграционных остановках в Израиле два вида славков р. *Sylvia* существенно отличались в отношении спектра местообитаний, в которых жиронакопление было успешным (Sapir et al., 2004). Как показало телеметрическое исследование на Куршской косе в Прибалтике, зарянки используют во время миграционных остановок большой спектр различных местообитаний, от разных типов леса до зарослей ивняка на песчаных дюнах (Цвей, 2008). В том же районе барсучки использовали исключительно тростниковые заросли (Chernetsov et al., 2004a).

4.6.2. Факторы, определяющие выбор биотопа мигрантами во время остановок

Характер использования биотопов определяется сочетанием нескольких факторов: эндогенных предпочтений и функциональной морфологии (Bairlein, 1983; 1992), стратегии кормодобывания и распределения пищевых ресурсов (Hutto, 1985a; Martin, Karr, 1986; Chernetsov, 1998; Titov, 2000; Чернецов, Титов, 2003), ёмкости биотопа и численности птиц (Hutto, 1985b). Кроме того, опасность нападения хищников также является важной характеристикой биотопа, существенно влияющей на его привлекательность для остановившихся мигрантов (Alerstam, Lindström, 1990; Dierschke, 2003; Lank, Ydenberg, 2003).

На этих факторах следует остановиться особо. Основанные на функциональной морфологии эндогенные предпочтения в период миграции, скорее всего, не отличаются от других этапов годового цикла. Во всяком случае, нет никаких данных об обратном. Понятно, что виды, морфологически адаптированные к обитанию, например, в тростниковых зарослях с их вертикальной структурой, такие как тростниковая и дроздовидная (*Acrocephalus arundinaceus*) камышевки (Winkler, Leisler, 1985; Leisler et al., 1989), будут по возможности использовать эти биотопы и во время миграции. Более того, у таких видов есть специальные поведенческие адаптации, облегчающие поиск этого специфического и весьма фрагментированного местообитания (см. раздел 4.3.2 об использовании акустических стимулов при окончании ночного миграционного полёта).

Не следует, однако, априорно полагать, что все виды перелётных птиц во время миграций и зимовок должны обязательно использовать те же биотопы, которые они предпочитают в период размножения и с которыми эти виды в первую очередь ассоциируются у исследователей, работающих в умеренных и высоких широтах Северного полушария. Активное использование тростниковых зарослей зарянками и лазоревками в период миграции уже упоминалось выше. Наши данные промывок пищеварительного тракта показывают, что в период осенней миграции пеночки-веснички активно питаются тростниково-сливовой тлём, которую собирают в тех же зарослях тростника. Зарянки на зимовках нередко используют биотопы, очень сильно отличающиеся от характерных для этого вида гнездовых местообитаний — лесов различного типа (Мальчевский, Пукинский, 1983). В Португалии зарянки зимуют, в частности, в разреженных саванноподобных плантациях пробкового дуба, а в прибрежных

районах Абхазии, где плотность этого вида на зимовке может быть очень высокой, они встречаются буквально в любых биотопах, вплоть до каменистых осыпей у побережья Черного моря (Н.С. Чернецов, неопубл. данные). Поэтому роль основанных на экоморфологических адаптациях эндогенных биотопических предпочтений каждого вида (существование которых было показано в эксперименте: Grünberger, Leisler, 1990, 1993) в выборе местообитаний во время миграции не следует преувеличивать.

Пространственное распределение пищевых ресурсов существенно влияет на пространственное поведение птиц на остановках (см. ниже, главу 6). Один и тот же вид птиц может эксплуатировать биотоп разными способами в разных условиях: мухоловки-пеструшки держатся в ограниченном районе и даже занимают охраняемые территории во время осенних миграционных остановок в Португалии (Bibby, Green, 1980), но перемещаются в очень широких пределах весной на Куршской косе (Chernetsov et al., 2004a). Охристые колибри *Selasphorus rufus* на миграционных остановках в зависимости от социального статуса могут занимать охраняемые территории, а могут вести себя как бродячие нетерриториальные особи (Carpenter et al., 1993b). Понятно, что в условиях высокой мозаичности биотопа размах перемещений животных существенно влияет на характер использования ими местообитаний.

Кроме того, качество биотопа существенно зависит не только от его кормности, но и от безопасности. В экспериментальном исследовании Т. Франссона и Т. Вебера находящиеся в миграционном состоянии черноголовые славки начинали питаться более интенсивно, если им демонстрировали чучело ястреба-перепелятника (Fransson, Weber, 1997). Не вполне понятно, почему контрольные особи в эксперименте не питались с максимально возможной скоростью, но в любом случае данное исследование показало, что мигрирующие воробьиные могут изменять своё поведение на остановках в зависимости от ситуации с хищниками. Полевое исследование поведения обыкновенных каменок во время осенних миграционных остановок на о. Гельголанд наоборот, показало, что мигранты значительно снижали скорость жиронакопления, когда уровень опасности (измеренный как число пролётов реальных пернатых хищников) был высоким (Schmaljohann, Dierschke, 2005). Данные об изменении скорости жиронакопления в зависимости от уровня опасности противоречивы, но указывают на значимое влияние этого фактора на качество биотопа. Другое дело, что к сделанному авторами последнего исследования выводу, что они «продемонстрировали, что вид воробьиных птиц [обыкновенная каменка — Н.Ч.] не минимизирует опасность погибнуть от хищников во время миграции», следует относиться осторожно. В главе 3 было показано, что вся теория оптимальной миграции очень чувствительна к исходным допущениям, которые к тому же часто делаются в неявной форме. Манипулируя допущениями, в рамках теории оптимальной миграции можно предсказать и «доказать» почти всё, что угодно.

4.6.3. Роль ландшафтного контекста

Кроме непосредственного, локального биотопического окружения, в котором находится мигрант на остановке, существенное значение может также иметь общий ландшафтный контекст. Реакция птиц на общую структуру ландшафта хорошо известна для гнездящихся особей (Hinsley et al., 1995), а в работах по экологии воробьиных птиц на миграционных остановках важность пространственного контекста на ландшафтном уровне недооценивается (Freemark et al., 1995). Интуитивно понятно, что мигрирую-

щие птицы, пересекающие обширные пространства таких биотопов, где возможности для остановки крайне ограничены или отсутствуют (например, водные пространства или аридные районы, Viebach, 1990; Dolnik, 1990; Chernetsov et al., 2007) должны руководствоваться при выборе местообитаний иными критериями, чем во время миграции над экологически благоприятными районами. В работе Т.Е. Мартина было показано, что во время весенней миграции плотность мигрантов была обратно пропорциональна площади островных лесных местообитаний на Великих Равнинах в США (Martin, 1980). Охрана индивидуальных территорий некоторыми мигрантами во время остановок (Rappole, Warner, 1976; Kodric-Brown, Brown, 1978; Bibby, Green, 1980, 1981; Carpenter et al., 1983, 1993a,b; подробнее см. главу 7) и занятие участков в зависимости от плотности остановившихся мигрантов (Veiga 1986; Hansson, Pettersson, 1989; Moore, Wang, 1991; Shochat et al., 2002; Kelly et al., 2002; Ottich, Dierschke, 2003) указывают на то, что во время остановок мигранты конкурируют друг с другом. Прямых доказательств конкуренции между птицами на миграционных остановках существует немного (см., например: Salewski et al., 2007a), но это связано скорее с трудностью формальной демонстрации конкуренции, чем с редкостью этого явления в природе.

В случае, когда биотопы фрагментированы (что является обычным явлением в районах с сильным антропогенным влиянием), такие характеристики ландшафта, как размеры фрагментов и степень их изоляции, существенно влияют на плотность мигрантов и, соответственно, на их конкурентные отношения. Можно ожидать, что эффективность жиронакопления будет зависеть от структуры биотопа. В Израиле было показано, что славки во время миграционных остановок чаще встречались в бедном биотопе, чем в богатом (Shochat et al., 2002). Наблюдавшаяся картина отличалась от того, чего следовало ожидать на основе модели идеального свободного распределения. Это заставило авторов сделать вывод о том, что причиной является изоляция фрагментов подходящих биотопов. Расстояние между фрагментами составляло при этом порядка 1 км (Shochat et al., 2002).

Наши данные об энергетическом состоянии мигрирующих воробьиных в разных биотопах в оазисе в западном Казахстане заставляют отнестись к этой интерпретации с осторожностью. Осенью 2004 г. мы проводили отлов мигрантов в двух биотопах в Джаныбекском оазисе в глинистой полупустыне Прикаспийской низменности (граница Западно-Казахстанской области Казахстана и Волгоградской области России). Одним из них были искусственные лесонасаждения разнообразного видового состава, включающего, среди прочих, и плодоносящие кустарники: рябину обыкновенную *Sorbus aucuparia*, боярышник однопестичный *Crataegus monogyna*, барбарис обыкновенный *Berberis vulgaris*, кизильник блестящий *Cotoneaster lucidus*. В рационе садовых славок ягоды составляли существенную долю, как показывал анализ их фекалий. Другой биотоп представлял из себя защитную лесополосу, состоящую из посадок вяза приземистого *Ulmus pumila*. Несмотря на то, что априорно дендрарий должен считаться оптимальным, а лесополоса — явно субоптимальным биотопом (особенно для садовых славок), из шести включенных в анализ видов различия в массе тела между биотопами были значимыми только у двух: горихвостки-лысушки и пеночки-теньковки (табл. 15). У первого из этих двух видов масса тела составила в среднем 15,22 г в дендрарии (SE = 0,099, n = 288) и 13,91 г в лесополосе (SE = 0,115, n = 172). У пеночки-теньковки средняя масса составляла 7,69 г в дендрарии (SE = 0,051, n = 290) и 8,10 г в лесополосе

Таблица 15. Значимость различий в массе тела мигрантов, пойманных в разных биотопах в Джаныбеке осенью 2004 г.

Вид	дендрарий	лесополоса	Различия в массе	Различия в длине крыла
<i>S. borin</i>	357	68	t = 0,69, P = 0,49	t = 0,08, P = 0,94
<i>Ph. phoenicurus</i>	288	172	t = 2,02, P = 0,044	t = 0,15, P = 0,88
<i>Ph. collybita</i>	290	25	t = 2,31, P = 0,028	t = 1,73, P = 0,09
<i>Ph. trochilus</i>	192	31	t = 1,26, P = 0,21	t = 0,09, P = 0,93
<i>E. rubecula</i>	193	18	t = 0,98, P = 0,34	t = 0,57, P = 0,58
<i>F. parva</i>	483	83	t = 0,27, P = 0,78	t = 1,08, P = 0,28

(SE= 0,167, n = 25), но и длина крыла была больше у птиц, пойманных в лесополосе, чем у пойманных в дендрарии (63,46 мм, SE = 0,60 и 62,37 мм, SE = 0,18, соответственно). Индекс состояния (масса тела, деленная на длину крыла) пеночек-теньковок, пойманных в разных биотопах, не показал значимых различий: t = 1,78, P = 0,086.

Состояние птиц в кажущемся бедном биотопе (лесополосе) в большинстве случаев было не хуже, чем в оптимальном (в дендрарии), причём различия не были значимыми даже у такого питающегося ягодами во время осенней миграции вида, как садовая славка (табл. 15). Этот пример показывает, что прежде чем считать какой-либо биотоп субоптимальным для остановившихся мигрантов, следует на основе конкретного материала (исследования состава пищи, интенсивности питания, скорости жиронакопления и т.д.) убедиться в том, что это действительно так.

С другой стороны, в работе П.С. Ктиторова и соавторов (Ktitorov et al., 2008) было показано, что доля лесных биотопов в радиусе 2–5 км от места отлова птиц существенно влияет на скорость жиронакопления пеночек-весничек и обыкновенных горихвосток во время осенней миграции через Европу. Данное исследование показывает, что ландшафтный контекст действительно влияет на качество мест остановки наряду с локальной биотопической ситуацией. Не исключено, что показать наличие значимой зависимости авторам удалось благодаря тому, что они использовали предельно упрощённую бинарную классификацию биотопов: лесные биотопы были противопоставлены всем остальным. В данном исследовании было показано влияние этого контекста не на плотность мигрантов (которая может влиять на конкуренцию и через неё на достигаемую скорость жиронакопления), а непосредственно на скорость набора массы остановившимися мигрантами, которая является одной из ключевых характеристик миграционной остановки (см. главу 2). Дж. Булер, который использовал в качестве зависимой переменной плотность мигрантов, получил сходный масштаб, на котором ландшафтные характеристики влияют на остановившихся птиц: в среднем 4,9 км (Buler et al., 2007).

Доля лесных биотопов объясняла значительную часть вариации скорости жиронакопления остановившихся мигрантов в тех случаях, когда лес занимал не более 10% площади окрестностей. Десять процентов было пороговым значением, при превышении которого дальнейшее увеличение доли леса существенно не влияло на скорость жиронакопления (Ktitorov et al., 2008). Это указывает на то, что роль ландшафтного контекста, хотя и существует, но важна по большей части в тех случаях, когда оптимальный биотоп занимает небольшие площади, т.е. является лимитирующим фактором.

Глава 5. Миграционные остановки в оазисах

5.1. Вводные замечания

Миграционные остановки на небольших островах и в оазисах среди аридных районов весьма показательны. В случае островов и оазисов можно сказать, что различия в качестве местообитаний между небольшими участками благоприятных биотопов (оазисы) и матриксом (окружающие аридные районы) очень велики. Использование оазисов может считаться предельным случаем выбора местообитаний. В таких местах возможности мигрантов по выбору места остановки резко ограничены. В такой ситуации частотное распределение наблюдаемых скоростей жиронакопления должно быть сдвинуто в сторону низких значений по сравнению с ситуацией в континентальных точках. Вариация наблюдаемых значений также должна быть существенно выше за счёт большего распространения низких значений.

5.2. Жиронакопление в оазисах

В.Р. Дольник (Dolnik, 1990) обобщил данные многочисленных исследований миграции и экологии на остановках воробьиных мигрантов в Средней Азии, проведенных Биологической станцией «Рыбачий» в 1980-е гг. (Дольник, 1982, 1985а,б, 1987). Он пришел к выводу, что изменение массы в ходе миграционных остановок в оазисах было положительным у 40% остановившихся мигрантов осенью и у 48% весной. При этом доля набравших массу птиц в оазисах была связана с их начальной жирностью обратно пропорциональной зависимостью. В целом, В.Р. Дольник пришёл к выводу, что небольшие оазисы не предоставляют мелким воробьиным мигрантам, пересекающим пустыню, адекватных возможностей для жиронакопления. Из-за конкуренции за пищу средняя скорость жиронакопления в среднеазиатских оазисах практически не отличалась от скорости жиронакопления в открытой пустыне (Dolnik, 1990).

5.3. Сравнение оазисов и более благоприятных районов

Мы исследовали скорость жиронакопления у нескольких видов дальних мигрантов в большом оазисе в Эйлате (Израиль) на северной оконечности Красного моря (Yosef, Chernetsov, 2004, 2005) и в маленьком оазисе в Джаныбеке на севере Прикаспийской низменности на границе Волгоградской области России и Западно-Казахстанской области Казахстана (Chernetsov et al., 2007; Чернецов и др., 2010). Мы сравнили эти данные со скоростью жиронакопления тех же видов в экологически благоприятном районе (Куршская коса Балтийского моря).

В Эйлате скорость жиронакопления у тростниковых камышевок варьировала от $-1,00$ г·день⁻¹ до $1,25$ г·день⁻¹ и в среднем составляла $0,117$ г·день⁻¹ \pm SE = $0,011$ (n = 429). При этом различия в скорости жиронакопления между весной (когда птицы восстанавливались после миграционного броска через Аравийскую пустыню) и осенью (когда они готовились к аналогичному броску в обратном направлении) были незначимы ($t_{230,197} = 0,26$,

Таблица 16. Изменения массы тела у воробьиных мигрантов осенью в Джаныбеке (западный Казахстан). У тех видов, изменение массы которых значимо зависело от продолжительности остановки и начальной массы, приведено пороговое значение этих показателей. Набор массы происходил при продолжительности остановки выше пороговой и начальной массе ниже пороговой.

Вид	Среднее изменение массы, г ± SE	Средняя скорость изменения массы, г·день ⁻¹ ± SE	Коэффициент вариации скорости жиронакопления	n	Пороговое значение продолжительности остановки, дни	Пороговое значение начальной массы, г
<i>S. borin</i>	0,20 ± 0,202	-0,11 ± 0,065	5,01	72	1,3	20,3
<i>Ph. phoenicurus</i>	0,16 ± 0,136	0,10 ± 0,082	6,56	64	0	15,7
<i>Ph. collybita</i>	-0,02 ± 0,115	-0,02 ± 0,041	11,04	29	2,6	7,8
<i>Ph. trochilus</i>	0,08 ± 0,202	0,09 ± 0,107	3,94	11	–	–
<i>E. rubecula</i>	-0,19 ± 0,090	-0,08 ± 0,047	4,24	52	–	–
<i>F. parva</i>	0,04 ± 0,048	0,03 ± 0,032	11,82	123	–	9,5

$P = 0,80$). У барсучка в этом же районе скорость жиронакопления варьировала от -1,50 до 2,40 г·день⁻¹ и в среднем составляла 0,140 г·день⁻¹ ± SE = 0,016 (n = 366). Как и у предыдущего вида, сезонные различия в скорости жиронакопления не были значимыми ($t_{315,49} = 1,32$, $P = 0,19$). Различия между двумя видами камышевок в скорости жиронакопления не были значимыми ($t_{365,428} = 1,16$, $P = 0,25$).

В экологически благоприятном районе Куршской косы у тростниковой камышевки скорость жиронакопления также не различалась по сезонам ($t_{747,111} = 1,50$, $P = 0,13$) и составляла в среднем 0,037 г·день⁻¹ ± SE = 0,008 (n = 859). Среднее значение скорости изменения массы было значимо меньшим, чем в Эйлате ($t_{858,428} = 5,70$, $P < 0,001$), а различия дисперсий не были значимыми (критерий Фишера, $F_{858,428} = 1,07$, $P = 0,21$). У барсучка на Куршской косе сезонные различия не были значимы ($t_{97,380} = 0,37$, $P = 0,71$), в среднем скорость изменения массы составляла 0,065 г·день⁻¹ ± SE = 0,011 (n = 479). Как и у тростниковой камышевки, среднее значение скорости набора массы у барсучка в экологически благоприятном районе было значимо ниже, чем в Эйлате ($t_{478,365} = 3,81$, $P < 0,001$), но у барсучка дисперсия значений была значимо меньше, чем в Эйлате ($F_{478,365} = 1,62$, $P < 0,001$). Коэффициент вариации скорости жиронакопления составлял в Рыбачьем 6,34 у тростниковой камышевки и 3,70 у барсучка. В Эйлате коэффициенты вариации скорости жиронакопления у этих же видов составляли 1,95 и 2,19, соответственно.

В маленьком оазисе на краю глинистой полупустыни в Джаныбеке среднее значение скорости изменения массы варьировало от -0,11 г·день⁻¹ ± SE = 0,065 у садовой славки (n = 72) до 0,10 г·день⁻¹ ± SE = 0,082 у обыкновенной горихвостки (n = 64, табл. 16). Коэффициент вариации наблюдаемых значений скорости жиронакопления составлял от 3,94 у пеночки-веснички до 11,82 у малой мухоловки. В Рыбачьем у этих же видов

(кроме малой мухоловки, которая на Куршской косе редка) коэффициенты вариации скорости жиронакопления составляли от 10,62 у пеночки-теньковки до 32,54 у зарянки (табл. 16).

У четырёх видов из пяти (кроме пеночки-теньковки) коэффициент вариации скорости жиронакопления в Джаныбеке был выше, чем на Куршской косе, причём у зарянки различия были на порядок. Скорость изменения массы не различалась между двумя точками у четырёх из пяти видов (критерий Стьюдента, $P > 0,05$), и лишь у садовой славки она была разной (критерий Стьюдента, $t = 1,99$; $P = 0,045$). Следует отметить, что скорость жиронакопления в Рыбачьем была близка к нулю, $0,03 \text{ г} \cdot \text{день}^{-1}$ ($SE = 0,024$), в то время как садовые славки в Джаныбеке в среднем теряли массу со скоростью $0,11 \text{ г} \cdot \text{день}^{-1}$ ($SE = 0,065$, табл. 16, 17). При этом среднее изменение массы за все время остановки в оазисе в среднем было положительным. Причина этого кажущегося парадокса заключалась в том, что птицы, остановившиеся на короткий срок, быстро теряли массу, в то время как те (немногочисленные) особи, которые останавливались на более продолжительное время (в среднем более 1,3 дня, табл. 16) массу в среднем увеличивали (Chernetsov et al., 2007; Чернецов и др., 2010).

По данным, полученным во время весенней миграции нескольких видов воробьиных — дальних ночных мигрантов в Мавритании, жирность и масса птиц, останавливающихся в оазисе, выше, чем у особей тех же видов, пойманных в пустыне. Более того, большинство птиц набирали массу в оазисе Уадан (Salewski et al., 2010b). Это подтверждает наши данные о существенной роли оазисов для жиронакопления тех особей, которые в них останавливаются.

5.4. Жиронакопление на островах

Скорость жиронакопления зарянок осенью на о. Гельголанд в Северном море (от 0,04 до $0,11 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$ в зависимости от прогресса сезона; Ottich, Dierschke, 2003) практически не отличалась от скорости жиронакопления у этого же вида на Куршской косе (в среднем $0,064 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$; Цвей, 2008). Среднее изменение массы зарянок, впервые пойманных во время мощной волны осенней миграции на о. Грайфсвальдер Ойе в западной части Балтийского моря составляло 0,26 г ($n = 175$), что при средней продолжительности остановки в 2,67 дня дает в среднем $0,097 \text{ г} \cdot \text{сутки}^{-1}$ (Mädlow, 1997). Это значение заметно выше, чем на Куршской косе. В обоих районах птицы, повторно пой-

Таблица 17. Средняя скорость изменения массы тела у воробьиных мигрантов осенью в Рыбачьем (Куршская коса).

Вид	Средняя скорость изменения массы, $\text{г} \cdot \text{день}^{-1} \pm SE$	Коэффициент вариации скорости жиронакопления	n
<i>S. borin</i>	$0,03 \pm 0,024$	14,56	391
<i>Ph. phoenicurus</i>	$0,02 \pm 0,038$	18,83	76
<i>Ph. collybita</i>	$0,02 \pm 0,014$	10,68	171
<i>Ph. trochilus</i>	$0,03 \pm 0,028$	12,23	173
<i>E. rubecula</i>	$-0,01 \pm 0,004$	32,54	6365

манные в первый и второй день остановки, теряли массу, а начиная с третьего дня, начинали набирать её (Mädlow, 1997; Titov, 1999a,c).

5.5. Заключительные замечания

Гипотеза о низкой средней скорости жиронакопления у воробьиных мигрантов в оазисах и высокой вариации значений этого показателя по сравнению с более благоприятными районами в целом не подтверждается данными по скорости жиронакопления ни из большого (Эйлат), ни из маленького оазиса (Джаныбек). По-видимому, те оазисы, где воробьиные — ночные мигранты останавливаются на более или менее продолжительный срок, предоставляют им адекватные возможности для жиронакопления. Там, где такие возможности отсутствуют, миграционные остановки совершаются не более чем на один день, после чего птицы возобновляют миграцию (см также Salewski et al., 2010b). Разумеется, нельзя исключить возможность того, что в каких-то случаях мелкие оазисы действительно могут быть «чёрными дырами» (Dolnik, 1990) для истощённых мигрирующих птиц, которые пытаются, но не могут набрать там жировые запасы, необходимые для продолжения миграции. Однако количественный анализ скорости жиронакопления показывает, что такие ситуации, как и случаи катастрофической смертности мигрирующих птиц (Паевский, 1999), редки и являются скорее исключением, а не правилом.

Есть ещё один косвенный аргумент в пользу того, что оазисы в аридных районах могут иметь существенное значение для мигрирующих воробьиных птиц. По крайней мере для двух видов мухоловок было показано, что их средняя жирность перед пересечением экологического барьера намного ниже, чем у других дальних мигрантов в тех же районах. Это касается серых мухоловок *Muscicapa striata* перед пересечением пустыни Сахара (Schaub, Jenni, 2000b) и малых мухоловок на северо-западном краю аридного пояса Средней Азии (Chernetsov et al., 2007). Нами было высказано предположение, что причина этого в том, что способ охоты мухоловок не позволяет им накапливать большие запасы жира: жирная мухоловка не сможет эффективно ловить насекомых в воздухе, применяя форсированный полёт (Chernetsov et al., 2007). Это ограничение наименее строго для мухоловок-пеструшек, которые изо всей своей «мухоловочьей» гильдии в наименьшей степени используют ловлю насекомых в воздухе (Alatalo, Alatalo, 1979). Но раз серые и малые мухоловки не накапливают достаточных запасов жира для пересечения пустыни без пополнения запасов жира в промежуточных точках, значит, они питаются по дороге, по-видимому, в первую очередь именно в оазисах (хотя в Сахаре серые мухоловки могут ловить журчалок [Syrphidae] и в открытой пустыне [Bairlein, 1992a]).

Сказанное об остановках в оазисах в полной мере относится и к островам в море. В этом случае тоже нельзя отрицать возможности того, что на очень маленьких островах, ещё меньше Гельгоганда (1,7 км², из которых менее половины представляют подходящий для зарянок биотоп) и Грайфсвальдер Ойе (0,62 км²), могут создаваться условия очень высокой плотности, препятствующей успешному жиронакоплению. Однако, как и в случае с оазисами в пустынях, такие ситуации, по-видимому, являются несчастными и затрагивают небольшое число птиц по отношению к общему числу мигрантов.

Глава 6. Пространственное поведение на миграционных остановках

6.1. Вводные замечания

С характером выбора и использования биотопа на миграционных остановках тесно связано пространственное, или, как его предложил называть В.В. Иваницкий (1998), пространственно-ориентированное поведение мигрантов. Следует особо отметить, что при тесной взаимосвязи этих аспектов остановочного поведения мигрантов они не являются идентичными. Одни виды мигрирующих птиц занимают на остановках временные территории (Rappole, Warner, 1976; Kodric-Brown, Brown, 1978; Bibby, Green, 1980, 1981; Carpenter et al., 1983, 1993a,b) или держатся в пределах участков очень небольшого размера, хотя и не охраняют их (Titov, 1999, 1999b; Lajda, 2001; Chernetsov, Titov, 2001a; Chernetsov, 2002a, 2005; Chernetsov, Mukhin, 2006). Другие виды широко перемещаются в районе остановки (Aborn, Moore, 1997; Chernetsov et al., 2004a). В некоторых случаях один и тот же вид птиц в одних условиях занимает небольшие участки, а в других — широко перемещается. Различающиеся результаты были получены для тростниковой камышевки (Bibby, Green, 1981 и Chernetsov, Titov, 2001a) и для мухоловки-пеструшки (Bibby, Green, 1980 и Chernetsov et al., 2004a). При этом биотопическое распределение может быть весьма сходным. Как будет показано ниже, в одном и том же биотопе пространственное поведение разных видов мигрантов и даже одного вида при разных условиях (например, разной плотности) может быть различным.

6.2. Дальность и направленность дневных перемещений ночных мигрантов

6.2.1. Проблематика и методические проблемы

Один из ключевых вопросов заключается в примерной оценке размаха дневных перемещений ночных мигрантов. Каков порядок этой величины: сотни метров, километры, десятки километров? Правильная оценка размаха перемещений позволит сделать обоснованные предположения и об их функции. Если речь идёт о перемещениях в пределах сотен метров или немногих километров, скорее всего, функция их прежде всего кормовая и направлена на поиск наиболее подходящих мест для пополнения запасов энергии. Если же птицы перемещаются на десятки километров, тем более в миграционном направлении, то можно допустить, что продвижение к цели миграции также является одной из функций дневных перемещений. Вопрос о существовании определённой географической направленности дневных перемещений тесно примыкает к вопросу об их дальности.

В литературе нередко встречается вторая точка зрения, а именно что во время миграционных остановок ночные мигранты, кормясь, днём продолжают двигаться в миграционном направлении (Hantge, Schmidt-Koenig, 1958; Schmidt-Koenig, 1980;

Schlenker, 1980; Шумаков, 1985). Несмотря на то, что наблюдения, на основе которых был сделан этот вывод, носили случайный характер, данный взгляд казался самоочевидным и как бы не нуждающимся в специальных доказательствах. Эта точка зрения разделяется многими исследователями и сегодня. Так, появившийся в 1990-е гг. и получивший определённое распространение новый метод изучения ориентации мигрирующих птиц с помощью так называемой «клетки Буссе» (Busse, 1995, 2000) исходит из допущения, что ночные мигранты днём мотивированы двигаться (и, по-видимому, при возможности двигаются) в миграционном направлении. Иначе невозможно объяснить, почему ориентационные эксперименты с ночными мигрантами предлагается проводить в дневное время.

Отловы на неизбежно ограниченных по площади полевых стационарах имеют ограниченную ценность для ответа на вопрос о размахе и направленности перемещений останавливающихся птиц. Это особенно касается отловов в Рыбачинские и Гельголандские стационарные ловушки, при которых мигранты ловятся в определённых зафиксированных местах. Птицы, переместившиеся уже на 50–100 м, уходят из района отлова: вероятность из поимки падает почти до нуля. Стационары, где для отлова используют паутинные сети, особенно если сети более или менее равномерно расположены на значительной площади (Chernetsov, Titov, 2000), несколько лучше подходят для изучения пространственно-ориентированного поведения птиц на остановках. Однако и в этом случае расстояние между наиболее удалёнными паутинными сетями обычно не превышает сотни метров.

Подробный анализ перемещений воробьиных птиц во время миграционных остановок в пределах полевого стационара Рыбачий приведен ниже (разделы 6.3 и 6.4). Следует, однако, помнить, что под «широкими перемещениями» в данном контексте имеются в виду перемещения в пределах стационара, т.е. на сотни метров. Анализ направленности перемещений на аналогичном стационаре Метгнау в юго-западной Германии был проведен А. Бастиан и показал отсутствие выраженной направленности перемещений (Bastian, 1992). Все дневные перемещения определялись мозаикой биотопов в районе отлова и носили локальный характер.

6.2.2. Масштабы дневных перемещений отдельных видов по данным отлова в близко расположенных пунктах

Чтобы оценить возможную дальность перемещений, следует использовать данные, полученные на двух или нескольких пунктах отлова птиц, расположенных поблизости друг от друга.

Послегнездовые и миграционные перемещения барчуков в западной Эстонии. Анализ отловов барсучков на расположенных поблизости (в 3–20 км друг от друга) полевых стационарах в западной Эстонии показали, что в предмиграционный период перемещения птиц с равной вероятностью происходили как с севера на юг, так и с юга на север (Чернецов, 1998). После начала осенней миграции повторные отловы стали значимо чаще происходить к югу от места кольцевания, чем к северу. Затем число повторных отловов птиц в пределах западной Эстонии резко сократилось, зато появились дальние находки в сотнях километрах к югу и юго-западу от места кольцевания. В послегнездовой период и начале периода осенней миграции локальные перемещения (на не-

сколько километров или десятков километров), по-видимому, действительно могут происходить преимущественно в миграционном направлении. Однако уверенности в том, что эти перемещения действительно происходили днём, а не ночью (ср. данные А.Л. Мухина [Mukhin, 2004; Mukhin et al., 2005] по тростниковой камышевке), нет.

Перемещения между полевыми стационарами «Фрингилла» и «Рыбачий» на Куршской косе. Я проанализировал данные повторных отловов шести видов ночных мигрантов (зарянка, пеночка-весничка, пеночка-теньковка, черноголовая славка, садовая славка, мухоловка-пеструшка), окольцованных на одном из двух полевых стационаров Биологической станции «Рыбачий» на Куршской косе и повторно пойманных на другом. Целью было оценить долю мигрантов, которые преодолевают 10,7 км между двумя точками отловов в ходе дневных перемещений, и понять, совершает ли скольконибудь значительная доля птиц перемещения на такие расстояния. Кроме того, было проверено, проявляли ли птицы во время сезона пролёта миграционное направление перемещений, или дневные перемещения в равной вероятностью происходили в миграционном и в обратном направлении.

Все птицы, пойманные на обоих стационарах в 1993–2006 гг., подвергались прижизненной обработке в соответствии со стандартами, принятыми на Биологической станции «Рыбачий» (Виноградова и др., 1976; Bairlein, 1995). За период весеннего пролёта было принято время от начала сезона отлова (27 марта на полевом стационаре «Рыбачий», 1 апреля на полевом стационаре «Фрингилла») до 10 мая для зарянки и пеночки-теньковки и до 20 мая для пеночки-веснички, черноголовой и садовой славки и мухоловки-пеструшки. Отлов начинали в самом начале сезона миграции или до него у всех видов. Осенью время пролёта считалось с 10 августа для пеночки-веснички, обеих славки и мухоловки-пеструшки и с 25 августа для зарянки и пеночки-теньковки. Пролёт всех видов заканчивался до окончания сезона отлова (1 ноября в Рыбачьем, 31 октября на Фрингилле).

В анализ были включены птицы, повторно пойманные на другом стационаре в течение 15 дней после кольцевания в период миграции. Особи, выглядевшие больными или травмированными, были исключены из анализа, т.к. их поведение могло не быть репрезентативным. У некоторых видов периоды послегнездовых перемещений и осенней миграции перекрываются, так что особи из поздних выводков ещё совершают послегнездовые перемещения в районе рождения, в то время как рано родившиеся птицы

Таблица 18. Число особей дальних мигрантов, пойманных и окольцованных на полевых стационарах «Рыбачий» и «Фрингилла» Биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН на Куршской косе в 1993–2006 гг.

Вид	<i>E. rubecula</i>	<i>Ph. trochilus</i>	<i>Ph. collybita</i>	<i>S. atricapilla</i>	<i>S. borin</i>	<i>F. hypoleuca</i>
Рыбачий						
весна	37325	2132	2088	1770	942	1783
осень	47652	7591	1262	6818	4308	1378
Фрингилла						
весна	9085	3566	1013	705	163	944
осень	17415	17556	870	1089	1597	1249

из более северных районов уже мигрируют через Куршскую косу. Поэтому несколько интенсивно линяющих особей (предположительно местных в широком смысле слова) также были исключены из анализа.

Помимо расчёта доли птиц, переместившихся между двумя полевыми стационарами, мы проверяли, отличалось ли соотношение особей, переместившихся в миграционном и в обратном направлении, от 1:1. Поскольку число переместившихся особей было мало, все значения критерия χ^2 приводятся с поправкой Йейтса.

Общее число птиц, пойманных в период миграции на обоих стационарах, представлено в табл. 18. Наибольшее число особей, переместившихся из одного района отлова в другой, было отмечено у зарянки — 32, из них 11 весной и 21 осенью (табл. 19). Весной пять зарянок переместились в миграционном направлении и шесть — в обратном, но если считать долю от птиц, окольцованных на соответствующем стационаре, окажется, что в миграционном направлении зарянки перемещались чаще. Различия были на грани статистической значимости (табл. 20). Осенью, наоборот, большая доля зарянок перемещалась в направлении, обратном миграционному.

Таблица 19. Количество особей дальних мигрантов, переместившихся между стационарами «Рыбачий» и «Фрингилла» на Куршской косе (10,7 км) в миграционном и в обратном миграционном направлении.

Вид	<i>E. rubecula</i>	<i>Ph. trochilus</i>	<i>Ph. collybita</i>	<i>S. atricapilla</i>	<i>F. hypoleuca</i>
Весна	11	9	6	1	
Мигр. направление	5	7	5		
0 ночей		5	1		
1 ночь	3		3		
> 1 ночи	2	2	1		
Обр. направление	6	2	1	1	
0 ночей			1	1	
1 ночь	4	1			
> 1 ночи	2	1			
Осень	21	6	3	1	1
Мигр. направление	8	4	1		
0 ночей					
1 ночь	2	3			
> 1 ночи	6	1	1		
Обр. направление	13	2	2	1	1
0 ночей	3				1
1 ночь	5		1		
> 1 ночи	5	2	1	1	

Таблица 20. Доля особей, переместившихся в миграционном и в обратном направлении между районами отлова (Рыбачий и Фрингилла) и значимость различий между долями весной и осенью (критерий χ^2 с поправкой Йейтса).

Вид	<i>E. rubecula</i>	<i>Ph. trochilus</i>	<i>Ph. collybita</i>	<i>S. atricapilla</i>	<i>S. borin</i>	<i>F. hypoleuca</i>
Весна	3,18; P = 0,075	0,36; P = 0,55	4,90; P = 0,027	0,23; P = 0,63		
Миграц.	0,055%	0,196%	0,494%	0	0	0
Обратное	0,016%	0,094%	0,048%	0,056%	0	0
Осень	11,50; P = 0,0007	2,26; P = 0,13	0,11; P = 0,75	1,11; P = 0,29		0,00; P = 0,96
Миграц.	0,017%	0,053%	0,079%	0	0	0
Обратное	0,075%	0,011%	0,230%	0,092%	0	0,080%

Всего три зарянки преодолели 10,7 км между полевыми стационарами в течение одного светового дня, т.е. несомненно в ходе дневных перемещений. Все эти три птицы сместились осенью в направлении, противоположном миграционному. Другие птиц могли начать ночной миграционный полёт, но прервать его через короткое время, например, из-за встречного ветра. Это доказано для особи, которая была помечена радиопередатчиком на Фрингилле утром 15 апреля 2005 г., провела день в окрестностях стационара, ночью начала миграционный полёт, а утром 16 апреля была поймана в Рыбачьем.

Доли пеночек-весничек, переместившихся в миграционном и в обратном направлении, не различались в оба сезона (таб. 6-3). Пять особей этого вида преодолели 10,7 км, отделяющие Фрингиллу от Рыбачьего, в течение одного светового дня, т.е. несомненно в ходе дневных перемещений (все в миграционном направлении).

Пеночки-теньковки значимо чаще смещались в миграционном направлении весной, осенью различия не были значимы (табл. 20). Весной две особи преодолели 10,7 км в течение одного светового дня, по одной в каждом из направлений.

Из 8588 особей черноголовой славки, пойманных в Рыбачьем, и 1794, пойманных на Фрингилле, одна особь переместилась между стационарами весной и одна осенью (табл. 20). Осенняя птица была обнаружена в 10,7 км от места кольцевания через 8 дней, и она находилась на последней стадии линьки. Возможно, она ещё совершала полегнездовые перемещения и не была птицей на осенней миграционной остановке. Весной самка-первогодок в ходе дневных перемещений переместилась в направлении, противоположном миграционному, за 5 часов. При такой редкости перемещений на 10,7 км о предпочтении какого-либо направления говорить не приходится (табл. 20).

Из 5250 садовых славков, пойманных в Рыбачьем, и 1760, пойманных на Фрингилле, ни одна птица не переместилась между стационарами в сезоны миграции. Даже мухоловки-пеструшки, дальность перемещений которых по данным телеметрического прослеживания была самой большой (см. раздел 6.3.3, табл. 14), практически не перемещались между стационарами. Из 3161 птиц, пойманных в Рыбачьем и 2193, пой-

маных на Фрингилле, только одна особь осенью преодолела 10,7 км, переместившись с Фрингиллы в Рыбачий днём за 5 ч.

Все вышеперечисленные виды — чисто ночные мигранты (Большаков, 1977). В 1993-2006 гг. на Фрингилле были пойманы 102546 желтоголовых королюков, в Рыбачьем — 43119. Из этих птиц 116 особей были пойманы и на одном, и на другом стационаре, что составляет 0,080%. У желтоголового королюка есть дневная фаза миграционной активности, он не является чисто ночным мигрантом (Большаков, 1977). Весной расстояние между стационарами преодолели 14 королюков, осенью — 102. Весной из 14 птиц пять двигались в миграционном направлении, а 9 — в обратном (χ^2 с поправкой Йейтса = 0,15; $P = 0,70$), а осенью 83 особи переместились из Рыбачьего на Фрингиллу, и лишь 19 — обратно (χ^2 с поправкой Йейтса = 20,9; $P < 0,001$). Направленность перемещений у желтоголового королюка осенью явно выражена, и причиной её является смешанный (не только ночной, но и дневной) ритм миграционной активности этого вида.

Из представленных материалов следует, что число ночных мигрантов, преодолевающих расстояние в 10,7 км днём (как весной, так и осенью), измеряется долями процента и колеблется от нуля (садовая славка) до 0,49% (пеночка-теньковка в миграционном направлении весной). Следует подчеркнуть, что часть птиц могли на самом деле совершить это перемещение в ходе прерванных ночных миграционных бросков. На самом деле, только особи, переместившиеся между стационарами в течение одного светового дня (пять пеночек-весничек, три зарянки, две пеночки-теньковки, одна черноголовая славка и одна мухоловка-пеструшка) несомненно сделали это в ходе дневных перемещений. Подавляющее большинство настоящих ночных мигрантов во время дневных остановок перемещаются в пределах значительно более ограниченной площади, и 10,7 км — это самый верхний предел дальности их дневных перемещений, который достигается ничтожно малой долей особей.

По данным телеметрического прослеживания, дальность перемещений птиц на миграционных остановках посередине пути осенней и весенней миграции измеряется сотнями метров, максимум несколькими километрами (Aborn, Moore, 1997; Chernetsov et al., 2004a; Chernetsov, 2005; Chernetsov, Mukhin, 2006; см. раздел 6.4). Данные по обмену птицами между двумя стационарами на Куршской косе это подтверждают. Это явно свидетельствует против предположения, что дневные перемещения сколь угодно существенно приближают птиц к цели миграции, которая, как правило, расположена в сотнях или тысячах километров. Что касается направленности, наши данные полностью подтверждают выводы А. Бастиан (Bastian, 1992) об отсутствии выраженной направленности локальных перемещений на миграционных остановках. О том же говорят и данные А.Л. Цвея (2008), который прослеживал направления перемещений зарянок, помеченных микропередатчиками немедленно после окончания ночного миграционного полёта. Ни осенью, ни весной не было отмечено значимого предпочтения миграционного направления мигрантами во время дневных перемещений.

Все имеющиеся данные, как оригинальные, так и литературные, как основанные на анализе отловов остановившихся мигрантов (Bastian, 1992; Titov, 1999a; Chernetsov, Titov, 2001b; наши данные перемещений между Рыбачьем и Фрингиллой), так и на телеметрическом прослеживании мигрантов на остановках (Aborn, Moore, 1997; Chernetsov et al., 2004a; Chernetsov, 2005; Chernetsov, Mukhin, 2006; Цвей, 2008) ясно

указывают, что целью дневных перемещений ночных мигрантов является поиск благоприятных с точки зрения кормежки и безопасности биотопов. Ночной миграционный полёт есть совершенно иная форма локомоторной активности, чем дневные кормовые перемещения во время остановок. Это подтверждается и исследованиями суточных ритмов активности птиц в неволе: дневную активность от ночной всегда отделяет период покоя (Дольник, 1975; Gwinner, 1996; Ramenofsky et al., 2003; Agatsuma, Ramenofsky, 2006). На это же указывают и данные В. Вильчко и Х. Хёк, которые показали, что зарянки в круглых клетках в дневное время не показывают ориентации в миграционном направлении, и на их ориентацию не влияют манипуляции с магнитным полем (Wiltschko, Höck, 1972).

6.3. Территориальность и широкие перемещения: данные визуальных наблюдений и анализ отловов

6.3.1. Ограничения метода визуальных наблюдений

Для изучения пространственного поведения воробьиных мигрантов на остановках первоначально применяли визуальные наблюдения (Bibby, Green, 1980, 1981). С помощью этого метода было показано, что во время осенних остановок в Португалии мухоловки-пеструшки занимают временные охраняемые территории (Bibby, Green, 1980), а два вида камышевок, тростниковая и барсучок, ведут себя по-разному: барсучки, питающиеся тростниково-сливовой тлём, активно перемещаются в районе остановок и часто кормятся на небольшом расстоянии друг от друга; тростниковые камышевки, основной пищей которых служат двукрылые, занимают неперекрывающиеся участки, по крайней мере иногда являющиеся охраняемыми территориями (Bibby, Green, 1981). К сожалению, авторы не приводят количественных данных, которые подтверждали бы их наблюдения. Кроме того, дальнейшие исследования состава пищи тростниковых камышевок и барсучков в период осенней миграции не подтвердили мнение британских авторов о четких различиях в предпочитаемой пище у этих двух видов камышевок (Chernetsov, Manukyan, 1999a,b, 2000). Как было показано нами, в случае обилия тростниково-сливовой тли тростниковые камышевки поедают её столь же охотно, как и барсучки (Chernetsov, Manukyan, 1999a). Это вызывает некоторые сомнения в существовании различий в пространственном поведении этих видов птиц.

В случае воробьиных птиц изучение пространственно-ориентированного поведения на миграционных остановках методом визуальных наблюдений сопряжено с большими методическими трудностями. Проблема не только в том, что индивидуально меченых птиц необходимо визуально контролировать регулярно на протяжении достаточно короткого времени миграционной остановки. Учитывая, что многие воробьиные — ночные мигранты являются обитателями древесно-кустарниковых биотопов (а упомянутые выше камышевки — тростниковых зарослей), эта задача крайне сложна сама по себе. Она усложняется практически до невыполнимости ещё и тем, что во время миграционных остановок воробьиные птицы часто используют биотопы на ранних и средних стадиях сукцессии (Bairlein, 1981), в которых очень высока мозаичность. В гетерогенном ландшафте обеспечить сходную вероятность обнаружения меченой птицы на разных участках (без чего любые оценки пространственного

поведения будут нерепрезентативными) с помощью визуальных наблюдений практически невозможно.

6.3.2. Анализ отловов меченых птиц

С целью преодоления этой методической проблемы Н.В. Титовым и автором был разработан метод оценки пространственно-ориентированного поведения мигрирующих птиц на остановках с помощью анализа отловов меченых птиц, без визуальных наблюдений (Titov, 1999a,c; Chernetsov, Titov, 2001b). Суть метода заключается в анализе расстояний между точками первого и повторных отловов птиц в паутинные сети во время миграционных остановок на специальном образом организованном полевом стационаре. В качестве примера можно привести примерную схему расположения паутинных сетей на полевом стационаре «Рыбачий» Биологической станции ЗИН РАН в 1994–2003 гг. (рис. 9). Если известен номер сети, в которую происходит каждый отлов, место отлова оказывается известно с точностью до нескольких метров. Это позволяет рассчитать расстояние между всеми возможными на данном стационаре парами сетей. Таким образом, для каждого повторного отлова известно расстояние от точки предыдущего отлова. Благодаря этому становится возможным рассчитать частотное распределение расстояний между точками отлова птиц в ходе миграционной остановки. Такое распределение можно сравнивать с нулевой (нейтральной) моделью, предполагающей случайный отлов в любой точке стационара. Для этого моделируется ситуация, когда отлов происходит случайным образом в любую паутинную сеть на стационаре, и рассчитывается частотное распределение расстояний между местами виртуальных «отло-

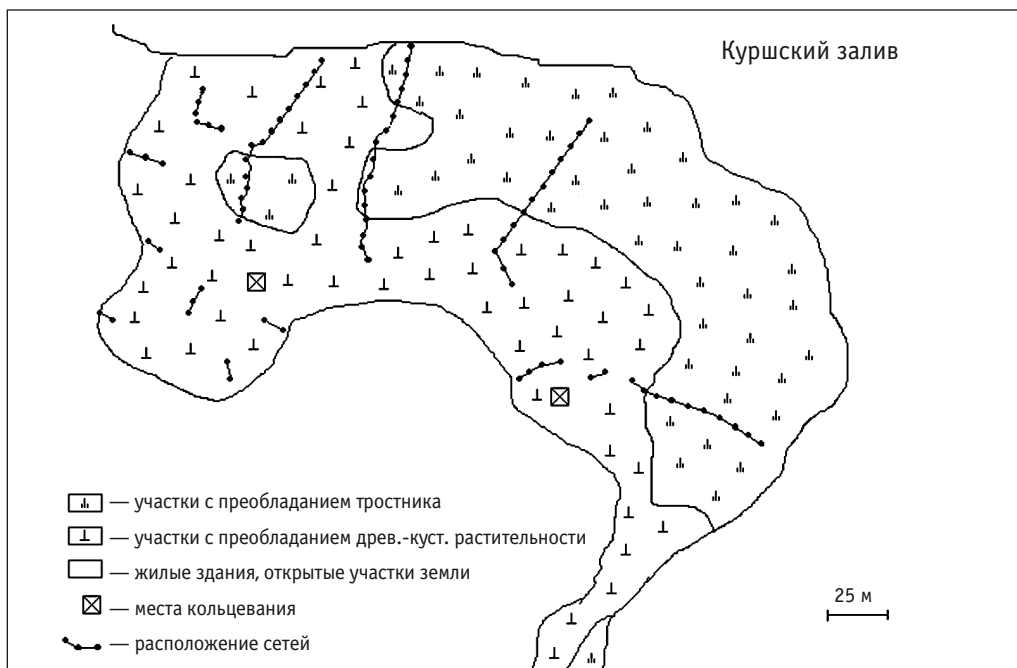


Рис. 9. Схема расположения паутинных сетей на полевом стационаре «Рыбачий» Биологической станции ЗИН РАН в 1994–2003 гг.

вов». В нулевой модели можно также учесть биотопические предпочтения изучаемого вида птиц. Для этого вероятность «выпадения» сети с тем или иным номером надо сделать равной доле отловов в эту сеть на реальном стационаре по отношению к общему числу отловов данного вида. Такой подход позволяет существенно увеличить реалистичность нейтральной модели.

Суть метода заключается в том, чтобы сравнить частотное распределение расстояний между отловами в реальности и в нулевой модели, которая построена исходя из допущения, что птицы случайно перемещаются по всему стационару и с равной вероятностью отлавливаются в любую паутинную сеть (с поправкой на индивидуальную уловистость сетей, см. выше). Это и есть метод нейтральной модели, когда влияние некоторого фактора изучают, сравнивая реальное положение вещей с моделью, построенной при допущении, что фактор не действует (Бигон и др., 1989). В случае, если между двумя распределениями нет значимой разницы, нет основания отвергать нулевую гипотезу о том, что индивидуальные участки мигрантов по крайней мере не меньше размера всего стационара. Обычно это означает, что индивидуальные участки слишком велики, чтобы быть охраняемыми территориями и совместно используются несколькими (часто очень многими) особями.

Если же в реальности птицы попадают в среднем значимо ближе к месту предыдущего отлова, чем предсказывает нейтральная модель, это значит, что они держатся

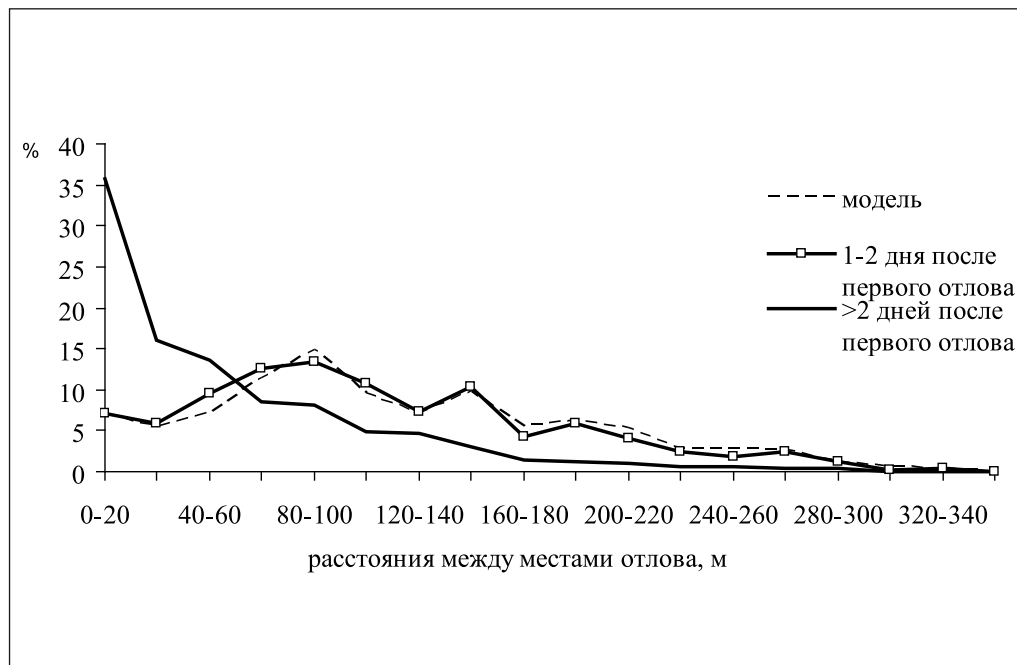


Рис. 10. Частотное распределение расстояний между точками повторных отловов зарянок осенью 1994–1996 гг. на Росситенском мысу Куршской косы. Показаны повторные отловы в первые 1–2 дня после первого отлова; повторные отловы более чем через 2 дня после первого отлова и нейтральная модель, предполагающая беспорядочные перемещения птиц по полевому стационару.

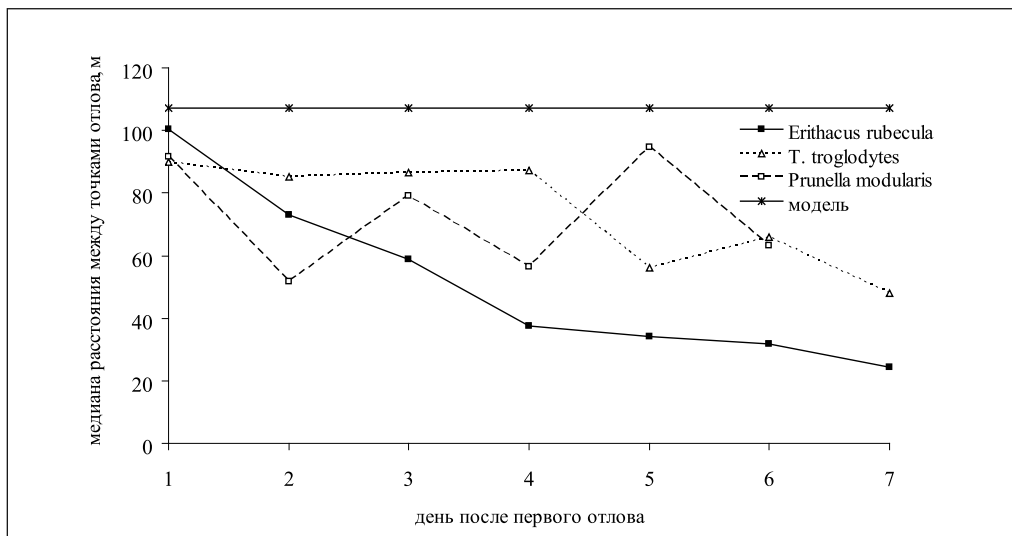


Рис. 11. Медиана расстояний между точками отлова в зависимости от дня остановки у зарянок, крапивников и лесных завирушек в ходе осенних миграционных остановок на Куршской косе.

на индивидуальных участках, размеры которых меньше размера стационара. С помощью этого метода невозможно выяснить, являются ли эти участки охраняемыми территориями, или совместно используются несколькими особями. Гипотетическая ситуация, когда отловы происходят в среднем дальше, чем предсказано нейтральной моделью, означала бы, что птицы избегают места предыдущего отлова. Пока такая ситуация ни разу не была отмечена в природе (Titov, 1999a,c; Chernetsov, Titov, 2001a; Lajda, 2001; Chernetsov, 2002a), но теоретически она не исключена.

6.3.3. Пространственное поведение разных видов птиц

Мигранты на средние дистанции (зарянка, крапивник, лесная завирушка). Данные по повторным отловам зарянок в Рыбачьем в 1994–1996 гг. показывают, что в первые два дня после первого отлова распределение расстояний между точками первого и повторных отловов практически не отличается от распределения, предсказанного нулевой моделью (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 0,24$, $P = 0,81$; рис. 10). Однако отловы на третий и в последующие дни происходили значимо ближе к месту предыдущего отлова, чем предполагает модель (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 2,59$, $P = 0,009$; рис. 10). Это означает, что в первые два дня зарянки свободно перемещались по району отлова (полевому стационару Рыбачий), а начиная с третьего дня остановки задержавшиеся на такой срок птицы придерживались индивидуальных участков, которые были статистически значимо меньше, чем вся площадь стационара.

Сходная ситуация наблюдалась у двух других видов ближних мигрантов — крапивника и лесной завирушки. На рис. 11 показана медиана расстояний между точками отлова в зависимости от дня остановки у зарянок, крапивников и лесных завирушек. У зарянок и крапивников размах перемещений явно уменьшался в ходе пребывания на остановке. У всех трёх видов динамика медианной дальности перемещений значимо отличалась от пред-

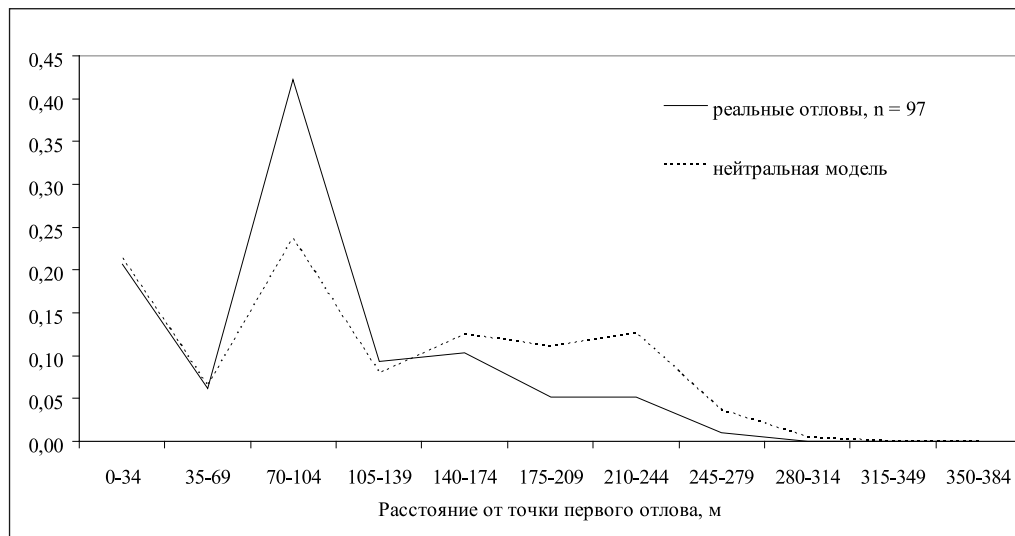


Рис. 12. Частотное распределение расстояний от места предыдущего отлова при летне-осенних отловах перелинявших (мигрирующих) тростниковых камышевок на Куршской косе Балтийского моря и сравнение его с нейтральной моделью. Различия незначимы (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 1,12$, $P = 0,26$).

сказания нейтральной модели (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 2,37$, $P = 0,018$ для зарянки и крапивника; $z = 2,20$, $P = 0,028$ для лесной завирушки).

Дальние мигранты (тростниковая камышевка, барсучок, черноголовая славка). Иной была ситуация у тростниковой камышевки и барсучка. И перелинявшие тростниковые камышевки (по-видимому, в основном транзитные особи из более северных районов, см. Chernetsov, 1998с), и линяющие птицы (среди которых было значительное число особей из района Куршского залива, то есть местных в широком смысле этого слова) отлавливались в разные сети с вероятностью, которая не отличалась статистически значимо от случайной (с учетом биотопических предпочтений). В первом случае критерий сопряженных пар Уилкоксона дает значение $z = 1,12$, $P = 0,26$ (рис. 12), во втором — $z = 0,97$, $P = 0,33$ (рис. 13).

Такая же картина наблюдалась и у барсучков во время послегнездовых перемещений и осенних миграционных остановок на Куршской косе (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 0,77$, $P = 0,44$, рис. 14). К сожалению, у этого вида разделить птиц в миграционном состоянии и совершающих послегнездовых перемещения на основании критерия линьки, как у тростниковой камышевки (ср. Bulyuk et al., 2000; Mukhin, 2004), было невозможно: постювенальная линька контурного оперения у большинства европейских популяций барсучка (но у не всех, см. Зехтинджиев, 1989) почти полностью редуцирована (Фёдоров, 1990; Redfern, Alker, 1996).

Следует подчеркнуть, что широкие перемещения камышевок, с одной стороны, не были характерны только для начального периода пребывания птиц в изучаемом районе, а с другой — не были результатом более продолжительного, чем у зарянок, пребывания в районе остановки. Сравнение распределения расстояний между местами повторных отловов у тростниковых камышевок, остановившихся на 1–3 и более чем

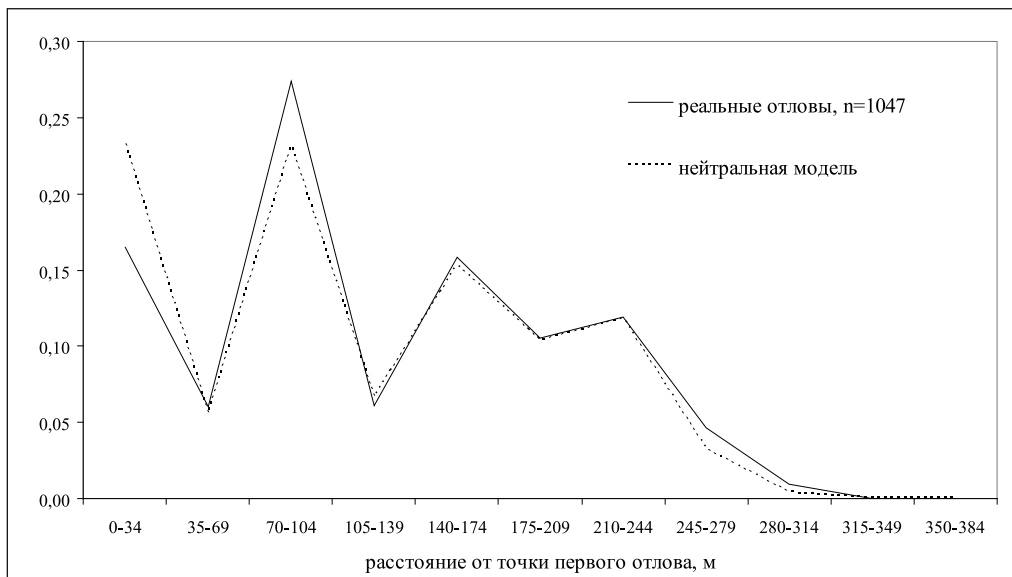


Рис. 13. Частотное распределение расстояний от места предыдущего отлова при летне-осенних отловах линияющих (не начавших миграцию) тростниковых камышевок на Куршской косе Балтийского моря и сравнение его с нейтральной моделью. Различия незначимы (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 0,97$, $P = 0,33$).

на 3 дня с нейтральной моделью (рис. 15), не показало значимых различий между этими тремя кривыми: ANOVA по Фридману, $\chi^2_{2,9} = 4,67$, $P > 0,05$.

Аналогичные результаты были получены и для черноголовой славки в Рыбачьем. Перемещения не отличались значимо от случайных ни у линияющих (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 0,35$, $P = 0,73$), ни у перелинявших птиц ($z = 0,03$, $P = 0,99$). Камышевки и славки-черноголовки широко перемещались по всему стационару. Одновременно находившиеся на Росситтенском мысу птицы использовали этот район совместно. Такая картина наблюдалась как в период послегнездовых перемещений, так и во время миграционных остановок.

Наши результаты для тростниковой камышевки (широкие перемещения, как у барсучка, и совместное использование территории многими особями) противоречат данным, полученным для этого вида К. Бибби и Р. Грином в западной Европе (Bibby, Green, 1981). Однако и данные по питанию двух видов камышевок, тростниковой и барсучка, также не совпадают для юго-западной Европы и балтийского побережья. Британские авторы объясняли приуроченность тростниковых камышевок к ограниченным участкам тем, что они питаются в основном двукрылыми, которых легко распугать. Они показали, что эффективность кормежки камышевок, рассчитанная как число клевков в единицу времени, положительно зависит от времени, прошедшего с последнего кормового визита камышевки на данный участок.

В то же время барсучки, которые питаются в основном неподвижной тростниково-сливовой глём, широко перемещаются в поисках скоплений пищи и могут кормиться на расстоянии нескольких метров друг от друга. В нашем районе работы, где как бар-

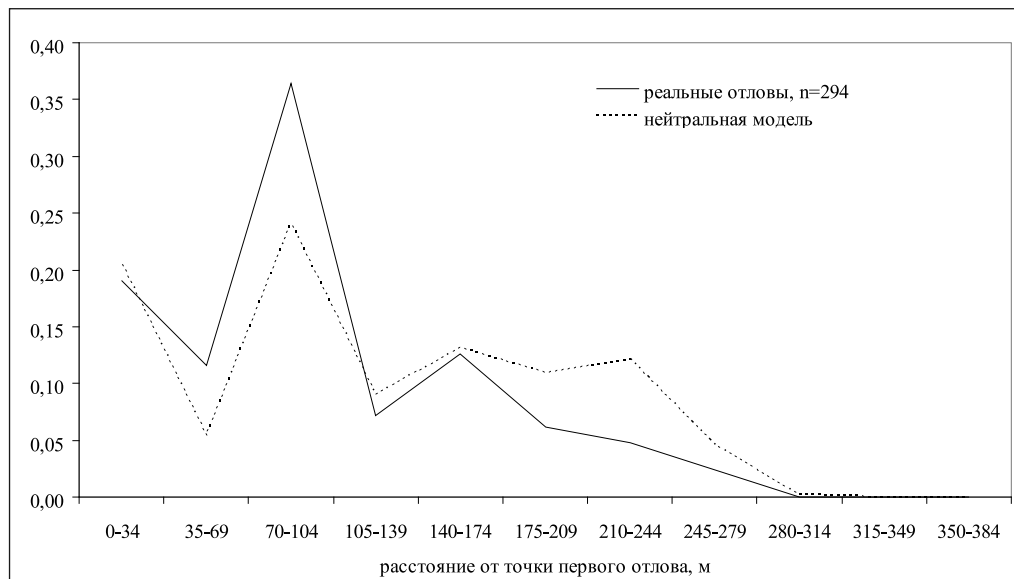


Рис. 14. Частотное распределение расстояний от места предыдущего отлова при летне-осенних отловах барсучков на Куршской косе Балтийского моря и сравнение его с нейтральной моделью. Различия незначимы (критерий сопряженных пар Уилкоксона, $z = 0,77$, $P = 0,44$).

сучок, так и тростниковая камышевка активно поедают тростниково-сливовую тлю, различий в пространственном поведении этих видов не выявлено. Заметим, что питание тлей было обнаружено у тростниковой камышевки и в другом районе Прибалтики, в юго-западной Эстонии (Mäll, 1995).

6.4. Пространственное поведение мигрантов на остановках по данным телеметрии

6.4.1. Ограничения метода повторных отловов меченых птиц

Анализ данных повторных отловов позволил добиться существенного прогресса в понимании характера пространственно-ориентированного поведения мигрантов на остановках по сравнению с данными визуальных наблюдений. Однако этот метод имеет принципиальное ограничение, связанное с тем, что вероятность регистрации (отлова) птицы зависит от её активности. Чтобы быть пойманной в стационарную паутинную сеть, птицы должна перемещаться. Вероятность отлова неподвижной птицы близка к нулю.

Если характер перемещений изменяется в ходе миграционной остановки (как это происходит у зарянок), изменяется и вероятность регистрации птицы. Зарянка, занявшая индивидуальный участок малой площади внутри исследуемого района, но относительно далеко от линий паутинных сетей, имеет очень низкую вероятность быть проконтролированной. Это наглядно показывают данные по отлову зарянок в высокие сети на стационаре «Рыбачий». Всего 78 зарянок, ранее окольцованных в рамках стандартизованной программы отлова, были пойманы ночью во время начала миграцион-

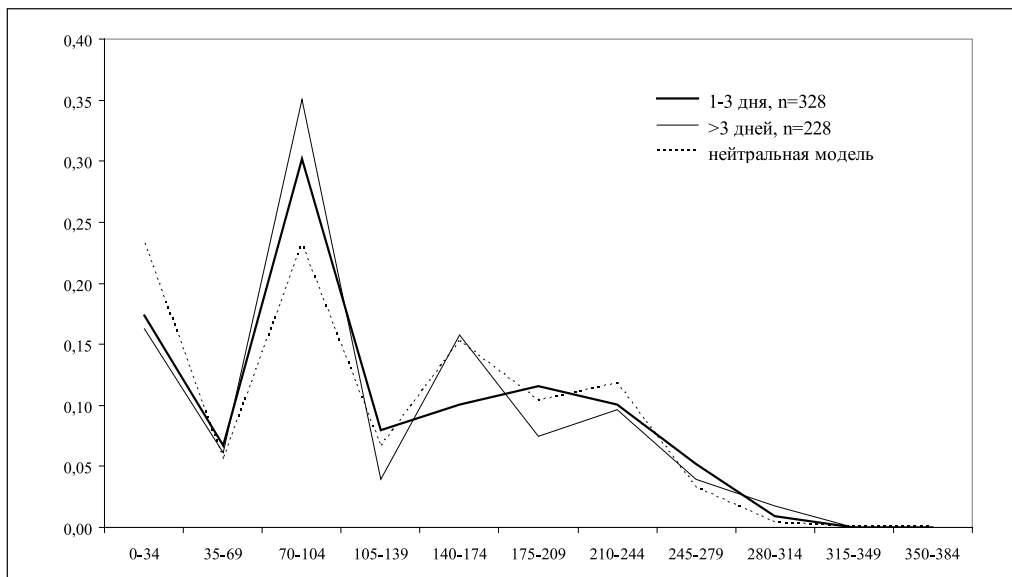


Рис. 15. Частотное распределение расстояний от места предыдущего отлёва при летне-осенних отловах тростниковых камышевок на Куршской косе Балтийского моря и сравнение его с нейтральной моделью. Отдельно рассмотрены птицы, остановившиеся на 1–3 дня и более чем на 3 дня. Различия незначимы (ANOVA по Фридману, $\chi^2_{2,9} = 4,67$, $P > 0,05$).

ного полёта в специально установленные «высокие» паутинные сети. Минимальная продолжительность остановки этих птиц, оцененная как время, прошедшее от первого отлёва в стандартную сеть до отлёва в момент старта в высокую сеть, варьировала от 1 до 12 дней и составляла в среднем 4,0 дня ($SD = 2,84$, $n = 78$). Однако если отвлечься от дополнительных отлёвов в высокие сети и анализировать только отлёвы этих же птиц в стандартные сети, их средняя продолжительность остановок составит 1,8 дня ($SD = 1,66$), размах вариации от 1 до 9 дней. Разница между двумя оценками составляет у отдельных птиц от 0 до 10 дней, или от 0 до 91%, в среднем 46%. Понятно, что такими различиями нельзя пренебречь, и оценки, основанные на стандартизованных программах отлёва, следует считать сильно заниженными.

Единственным способом решить эту проблему является мечение птиц микропередатчиками и телеметрическое прослеживание. Такое исследование было проведено нами на трёх видах мигрантов с различным пространственно-ориентированным поведением: зарянке, мухоловке-пеструшке и барсучке.

6.4.2. Технические параметры телеметрии и методы обработки данных

Мы использовали передатчики модели LB-2 производства Holohil Systems (Канада) для зарянок и модели Micro-Pip производства Biotrack (Великобритания) для мухоловок-пеструшек и барсучков. Передатчики закрепляли с помощью хомутиков (Rappole, Tipton, 1991), масса передатчика вместе с хомутиком составлял 0,61 г в случае передатчиков Holohil и 0,50 г в случае передатчиков Biotrack. Масса передатчика составляла 3,2–4,1% от массы птицы для зарянок, 3,4–4,1% для мухоловок-пеструшек и

3,4–4,3% для барсучков. Таким образом, во всех случаях масса передатчика не превышала 5% от массы птицы, что принято считать верхним пределом массы, которую можно добавлять без существенного влияния на аэродинамику и поведение птицы (Caccamise, Hedin, 1985; Naef-Daenzer, 1993). Продолжительность работы передатчиков составляла не менее 10 дней при мечении мухоловок-пеструшек, барсучков и зарянок весной и не менее 21 дня при мечении зарянок осенью. Использовали приемники производства Wildlife Materials и Advanced Telemetry Systems (обе США) с четырехэлементными антеннами.

Положение птиц на местности определяли с помощью биангуляции или триангуляции. От каждой особи в течение светлого времени суток брали одну локацию в час, начиная с начала дневной активности в утренних сумерках и заканчивая вечерними гражданскими сумерками. Число локаций, полученных в день от одной особи, варьировало между 11 и 17 в зависимости от продолжительности светлого времени суток. Локации наносили на электронную карту местности. От заката до рассвета всех птиц, которые находились в относительной близости от места выпуска, непрерывно прослеживали со стационарной вышки.

Локации проверяли на статистическую независимость с помощью индекса Шёнера (Swihart, Slade, 1985). Формально локация не были независимыми ни у одного вида, то есть последовательные локация были агрегированы с вероятностью, превышающей случайную. Тем не менее, данные можно использовать для анализа пространственных отношений, если следовать эмпирическому правилу, предложенному Уайтом и Гэрротом (White, Garrott, 1990). Согласно этому правилу, локация можно считать статистически независимыми, если промежуток времени между двумя последовательными локациями достаточен для того, чтобы животное могло пересечь свой индивидуальный участок с одного конца до другого. В нашей практике между засечками проходило не менее 45 минут. Зарянки и барсучки могли свободно пересечь свои участки за это время. Что касается перемещающихся мухоловок-пеструшек, мы воздержались от оценок размеров их индивидуальных участков и рассматривали лишь их перемещения.

Мы старались подойти к птицам как можно ближе, чтобы минимизировать ошибку локация. В большинстве случаев нам удавалось добиться точности локация ± 5 м. Площадь индивидуального участка зарянок определяли на основе всех имеющихся локаций как 95% кернел с помощью расширения Animal Movement для программы ArcView 3.2 (Hooge, Eichenlaub, 2000). Было показано, что площадь индивидуального участка возрастает, пока число засечек не достигнет 40–50 (Lajda, 2001). Поэтому площадь индивидуального участка оценивали только для тех птиц, от которых было получено не менее 38 локаций. Из-за этого ограничения удалось оценить площадь участка лишь для всего периода остановки в целом и только для тех зарянок, которые остановились не менее чем на 4 дня ($n = 30$).

В качестве показателя, указывающего на наличие у остановившейся зарядки ограниченного индивидуального участка, было произвольно выбрано значение индекса линейности 0,10. Птицы, индекс линейности перемещений которых был ниже этого значения, считались находящимися на индивидуальном участке. Пороговое значение, выбранное нами, было довольно консервативным. Так, Д. Аборн и Ф. Мур считали, что летние танагры закрепились на небольшом участке во время миграционных остановок на северном берегу Мексиканского залива, если индекс извилистости их пере-

мещений превышал 4,8 (Aborn, Moore, 1997). Это соответствует индексу линейности, не превышающему 0,21.

Чтобы оценить степень сконцентрированности локаций за более короткие промежутки времени, использовали индекс линейности. Индекс линейности — это пройденный путь (расстояние между начальной и конечной точками), поделенный на сумму расстояний между всеми последовательными локациями. Индекс линейности может быть рассчитан за определённый интервал времени (например, за один день или за весь период остановки) и является мерой того, насколько перемещения ограничены определёнными участком. Это величина, обратная индексу извилистости (meander ratio, Williamson, Gray, 1975). В отличие от индекса извилистости, который изменяется от 1 до плюс бесконечности, индекс линейности изменяется от 0 до 1. Он был предпочтен индексу извилистости по формальным причинам (из-за своих статистических свойств).

6.4.3. Зарянка

Пространственное поведение зарянок изучали во время сезонов весенней и осенней миграции 2002 и 2003 гг. на полевом стационаре «Рыбачий». Работу проводили с 1 апреля по 4 мая 2002 г., с 13 апреля по 7 мая 2003 г., со 2 сентября по 29 октября 2002 г. и с 6 сентября по 8 ноября 2003 г. Всего радиопередатчиками были снабжены 116 зарянок (табл. 21). Чтобы получить репрезентативные оценки продолжительности миграционных остановок (см. раздел 1.3) и изучать поведение мигрирующих птиц с момента их прибытия в район остановки, птиц старались метить в первый день остановки. На Куршской косе, как и во многих других районах, особенно прибрежных, количество пойманных птиц (включая зарянок) сильно колеблется по дням, образуя так называемые волны миграции (Дольник, 1975, 1981; Большаков, 1981; Титов, Чернецов, 1999; Chernetsov, Titov, 2000). Анализ обратной подневной сохранности птиц на остановках (seniority, γ), основанный на моделях мечения — повторного отлова, обращённых назад во времени (Pradel, 1996), показал, что птицы, впервые пойманные в день миграционной волны, действительно с высокой вероят-

Таблица 21. Количество зарянок, помеченных радиопередатчиками и прослеженных весной и осенью 2002–2003 гг. на Куршской косе.

Сезон	Всего помечено	Прослежены с 1-го дня остановки	Прослежены с 1-го до последнего дня остановки	Жирные	Тощие
Весна					
2002	21	12	10	13	4
2003	30	30	29	16	14
Всего весной	51	42	39	29	18
Осень					
2002	29	25	24	10	19
2003	36	36	35	17	19
Всего осенью	65	61	59	27	38

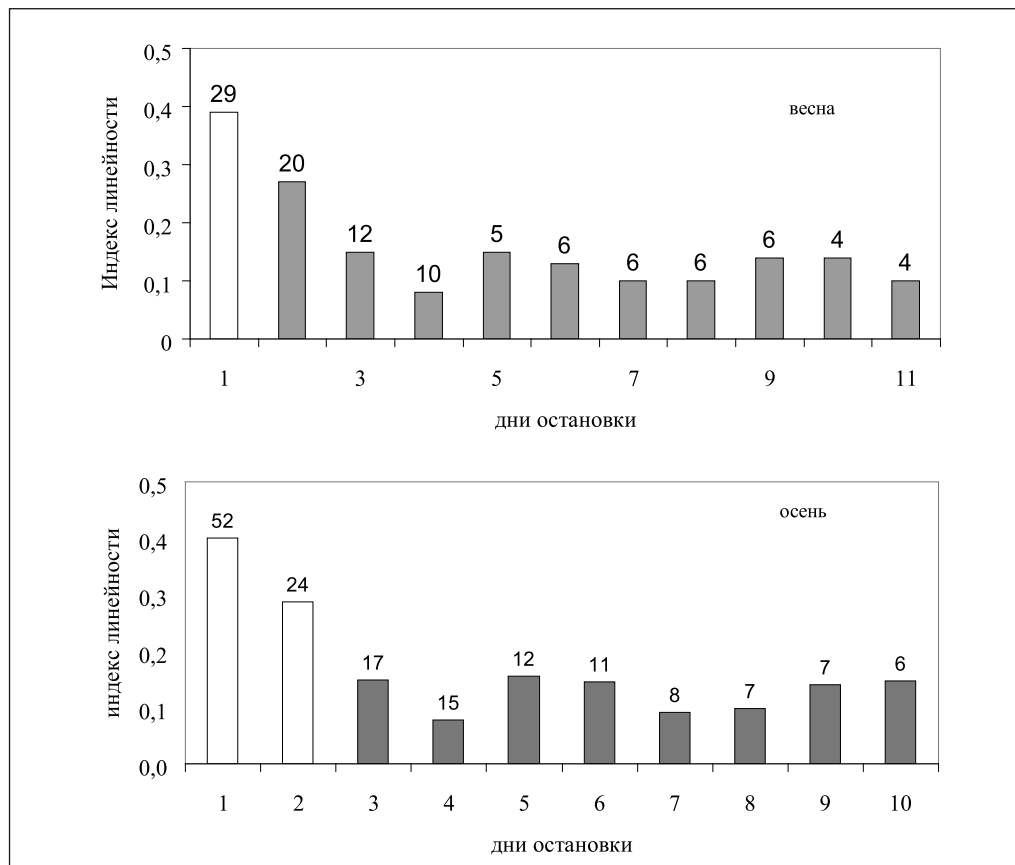


Рис. 16. Подневные значения индекса линейности перемещений зарянок во время миграционных остановок на Росситненском мысу Куршской косы. Ось абсцисс: день с момента прибытия на остановку. Осень ординат: среднее значение индекса линейности. Цифры над столбцами указывают величину выборки для каждого дня. Тёмные столбцы показывают дни, средний индекс линейности которых значимо отличался от остальных дней (однофакторный дисперсионный анализ с post hoc тестами Таки, см. текст).

ностью только что прибыли на остановку (см. табл. 2, разделы 1.1.2 и 1.5; также Титов, Чернецов, 1999).

В 2003 г. все зарянки ($n = 66$) были помечены в первый день волны миграции, т.е. с высокой вероятностью в день прибытия на остановку. В 2002 г. большинство птиц было помечены в первый день волны ($n = 37$), но часть особей ($n = 13$) были помечены на второй или третий (в одном случае на пятый) день после прилёта. Следует отметить, что все особи, которые были снабжены передатчиком не в первый день волны миграции, были впервые пойманы и окольцованы в первый день, то есть продолжительность их остановок была оценена с такой же точностью, как и у остальных птиц.

Все помеченные зарянки были отнесены либо к категории «жирных», или к категории тощих или маложирных, которых для краткости будем называть «тощими». Масса тела птиц из второй группы превышала рассчитанную тощую массу не более чем на

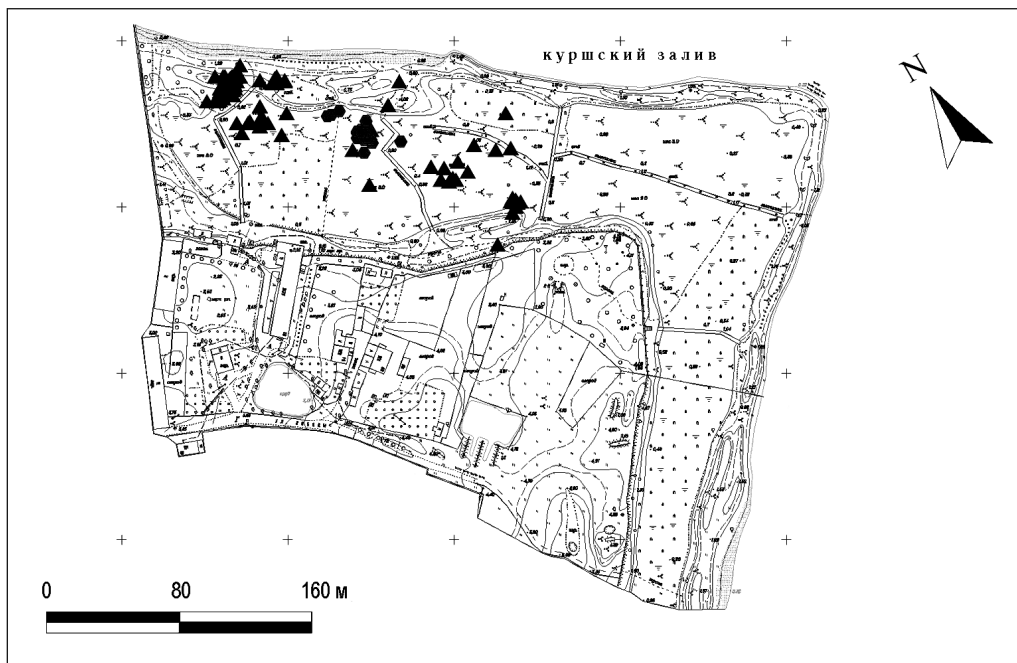


Рис. 17. Характерные примеры расположения локаций нескольких зарядок во время миграционных остановок на Куршской косе. Разные символы относятся к разным особям, один символ представляет одну локацию.

1,2 г (не более чем на 0,5 г в 64% случаев). Масса тела птиц из первой группы превышала их тощую массу более чем на 1,5 г (более чем на 2,0 г в 94% случаев). Тощую массу рассчитывали по линейной регрессии массы тела зарядок без видимых подкожных жировых запасов (балл жирности 0 по шкале Кайзера [Kaiser, 1993b]) по длине крыла. Таким образом вычисляли среднюю массу тела зарядок с минимальным баллом жирности для каждой длины крыла. В случае, если птицу метили не при первом, а при повторном отлове (что иногда случалось в 2002 г., см. выше) учитывали запасы жира при мечении передатчиком, а не при первом отлове особи.

С первого до последнего дня остановки с нанесением локаций на карту удалось проследить перемещения 33 зарядок весной и 42 осенью. Число засечек составляло 6–92 весной и 4–172 осенью (за 1–6 и 1–14 дней, соответственно). Индекс линейности варьировал от 0,008 весной и 0,003 осенью (очень агрегированные локации) до 0,65 весной и 0,93 осенью (во втором случае — практически прямолинейное движение). В оба сезона индекс линейности был значимо отрицательно скоррелирован как с числом полученных от птицы засечек (коэффициент ранговой корреляции Спирмена, $r_s = -0,69$ весной и $r_s = -0,55$ осенью), так и с продолжительностью остановки в днях ($r_s = -0,58$ весной и $r_s = -0,56$ осенью; все $P < 0,001$). Чем более продолжительной была миграционная остановка зарядки, тем более агрегированы были получаемые от неё локации, то есть в более ограниченном районе она держалась.

Индекс линейности был рассчитан не только за весь период остановки, но и за каждый день (рис. 16). В оба сезона картина была сходной: широкие перемещения в ходе

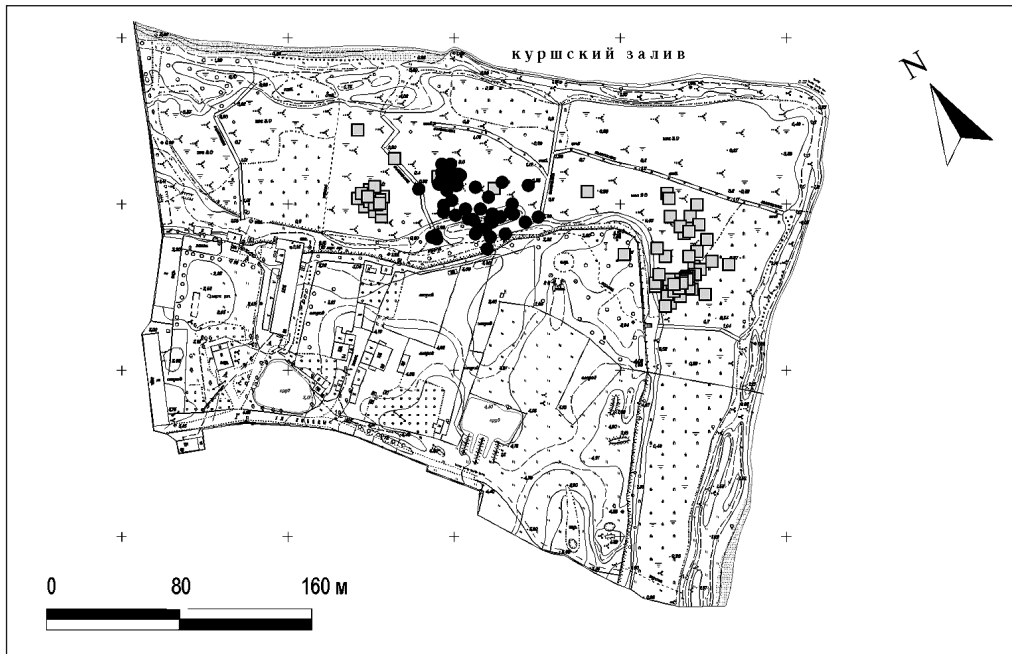


Рис. 18. Характерные примеры расположения локаций нескольких зарядок во время миграционных остановок на Куршской косе. Разные символы относятся к разным особям, один символ представляет одну локацию.

первого дня (весной) или первых двух дней остановки (осенью), после чего птицы начинали держаться в более ограниченном районе. Различия между днями остановки были значимы в оба сезона (однофакторный дисперсионный анализ, $F_{10,97} = 6,85$ для весны, $F_{9,149} = 6,69$ для осени; $P < 0,001$). При этом индекс линейности отличался от остальных дней для первого дня остановки весной (критерий действительно значимого различия Таки: $P < 0,008$) и первых двух дней осенью (критерий Таки: $P < 0,001$ для обоих дней). Характер перемещений в первые два дня осенью не различался (критерий Таки: $P = 0,564$). Начиная с третьего дня, индекс линейности перемещений не показывал значимых различий между днями остановки (все post-hoc тесты: $P > 0,05$).

В дальнейшем очень сходные результаты были получены К.Л. Пакстон и соавторами на малых вильсониях во время весенних миграционных остановок в нижнем течении р. Колорадо (Paxton et al., 2008). Хотя авторы и утверждают, что значение индекса линейности снижалось на 32% с каждым днём остановки (т.е. снижение было линейным), внимательное рассмотрение рис. 4 в данной работе явно показывает, что индекс линейности отличался от остальных дней только в первый день остановки — так же, как и у зарядок на Куршской косе.

Следует подчеркнуть, что пространственное поведение в первый день миграционной остановки не позволяет предсказать, возобновит ли зарядка миграционный полёт после однодневного пребывания или останется на более продолжительный срок. Как весной, так и осенью индекс линейности в первый день не отличался у птиц, которые стартовали после первого дня и которые остались на более продолжительную оста-

Таблица 22. Площадь индивидуальных участков (m^2) зарядок на миграционных остановках в Калининградской области (наши данные) и в ЮЗ Германии (Lajda, 2001).

	размах вариации, m^2	среднее, m^2	медиана, m^2	SE	n	источник данных
весна, Рыбачий	1932–9215	4320	4091	545	15	наши данные
осень, Рыбачий	1060–10083	3562	2801	598	15	наши данные
осень, Германия	1900–7600	4264	4400	421	14	Lajda (2001)

новку (тест Стьюдента, весна: $t = 1,21$, $P = 0,20$, $n_1 = 14$, $n_2 = 15$; осень: $t = 0,97$, $P = 0,34$, $n_1 = 28$, $n_2 = 27$). Характер пространственных перемещений в последний день перед ночным миграционным стартом тоже никак не указывает на предстоящий отлёт. По сравнению с предыдущим днём, у 15 птиц индекс линейности перемещений уменьшился, у 12 увеличился (птицы, остановившиеся не менее чем на 3 дня, данные по весне и осени объединены). Эта пропорция не отличается статистически значимо от соотношения 1 : 1 ($\chi^2_{1,1} = 0,16$, $P = 0,69$).

На рис. 17–18 приведены характерные примеры расположения локаций нескольких зарядок. У некоторых птиц практически все локации находятся внутри небольшого участка, в то время как у других часть локаций отражает поисковое поведение (если они относятся к началу остановки) или поисковые вылазки за пределы индивидуального участка. Такие вылазки неоднократно наблюдались мной и были также отмечены М. Лайдой (Lajda, 2001).

Площади индивидуальных участков, оцененные за все время остановки методом 95% керна, составляли в среднем $4320 m^2$ весной и $3562 m^2$ осенью (табл. 22). Значимых сезонных различий в площади участков не было (тест Стьюдента, $t = 0,94$, $P = 0,38$). Осенью площадь индивидуальных участков на Куршской косе не отличались от данных, полученных на побережье Боденского озера в ЮЗ Германии (табл. 22, $t = 0,95$, $P = 0,35$). По-видимому, участки площадью порядка $4000 m^2$ характерны для зарядок, остановившихся надолго. Следует особо отметить, что это площадь, которая использовалась птицей в течение всего периода остановки, включая первоначальный период поиска участка. В последние дни остановки зарядки могут оставаться районе, на порядок меньшем по площади, чем указанная величина.

С другой стороны, как показали исследования А.Л. Цвея (2008), с учётом периода интенсивных перемещений непосредственно после посадки общая площадь, использованная зарядками в ходе миграционной остановки, значительно больше, чем наша оценка. Мы метили птиц передатчиками не менее чем через несколько часов после окончания миграционного полёта, когда у части птиц наиболее интенсивная фаза поисков могла уже завершиться. В работе А.Л. Цвея (2008), проведённой на другом участке Куршской косы (на стационаре «Фрингила» и в его окрестностях) зарядки были помечены передатчиками немедленно после окончания ночного миграционного полёта, поэтому период поиска подходящего биотопа и участка был полностью охвачен телеметрическим прослеживанием. Кроме того, местность на стационаре «Фрингила» (сосновый

и смешанный сосново-мелколиственный лес) менее благоприятна для остановки и жироаккумуляции зарянок, чем в районе Росситтенского мыса, что также было причиной более дальних перемещений в поисках благоприятного места для остановки.

6.4.4. Дальние мигранты

Барсучок. В период с 21 по 30 мая 2003 г. на Куршской косе были помечены передатчиками 12 барсучков. Пол и возраст птиц не был установлен. Все птицы контролировались вплоть до ночного отлёта с миграционной остановки. Последняя из контролировавшихся птиц стартовала ночью 30/31 мая. Все барсучки были помечены в первый день волны отловов, то есть с большой вероятностью сразу после прибытия на остановку.

Барсучки были прослежены на протяжении 1–3 дней, от них было получено 9–40 локаций (табл. 23), что недостаточно для оценки площади занимаемого индивидуального участка методом ячеек (Lajda, 2001). Наш опыт оценки площади индивидуальных участков остановившихся мигрантов говорит о том, что 40 — это минимальное число локаций, при котором оценка является более или менее надёжной (Chernetsov, Mukhin, 2006). Поэтому пришлось ограничиться линейной оценкой размаха дневных перемещений по наиболее далеко отстоящим друг от друга точкам.

Продолжительность остановок барсучков составила 1–3 дней (табл. 23), в среднем 1,6 дня (SE = 0,23, медиана 1 день, n = 12). Максимальное расстояние между точками

Таблица 23. Параметры перемещений барсучков во время дневных миграционных остановок на Куршской косе. Все птицы покинули район ночным миграционным полетом.

Номер	дата мече- ния	время ме- чения	продолжи- тельность остановки, дни	число засе- чек	Суммарная дальность перемеще- ний, м	подневная дальность перемеще- ний, м	Индекс ли- нейности
070	21.05	19:00	3	35	105	41; 76; 16	0,072
076	22.05	18:30	2	20	69	25; 56	0,135
085	22.05	19:30	2	20	98	35; 61	0,252
091	22.05	19:50	2	18	121	34; 100	0,043
114	22.05	10:35	3	40	335	224; 54; 154	0,055
189	26.05	12:30	1	10	53	53	0,177
122	26.05	10:30	1	11	44	44	0,199
149	26.05	10:50	1	11	80	80	0,010
167	26.05	11:00	1	11	103	103	0,315
989	26.05	12:30	1	9	70	70	0,137
132	30.05	10:30	1	10	44	44	0,147
180	30.05	11:30	1	10	45	45	0,220

локаций одной птицы составило в среднем 97 м (SE = 22,9, медиана 75 м, n = 12), наибольшее значение было всего 335 м. Пример расположения засечек, полученных от барсучков, приведен на рис. 19. При этом индивидуальные участки барсучков, по-видимому, не являлись охраняемыми территориями, как и у зарянок. Участки одновременно находившихся в районе исследований особей, определённые методом минимального выпуклого полигона, перекрывались на 50% и более (рис. 20). Индекс линейности перемещений варьировал между 0,010–0,315 (табл. 23), в среднем составляя 0,147 (SE = 0,026, медиана 0,142, n = 12).

Мухоловка-пеструшка. В период с 28 апреля по 12 мая 2003 г. поместили передатчиками 7 мухоловок-пеструшек (табл. 14). Все помеченные птицы были самцами. Перемещения четырёх мухоловок были прослежены вплоть до возобновления ими миграции (начала ночного миграционного полёта), а три птицы были потеряны в ходе дневных перемещений. Последняя из помеченных птиц стартовала ночью 12/13 мая. У мухоловок не наблюдалось таких явно выраженных волн отлова, как у зарянок, поэтому не может быть полной уверенности в том, что птицы были помечены сразу после прибытия на остановку после ночного миграционного полёта. Не исключено, что часть птиц перед тем как были помечены, уже пробыли на остановке один или несколько дней.

Из семи мухоловок-пеструшек точную продолжительность остановок удалось установить для четырёх особей. Три из них остановились на один день, одна — на два дня. Так как три мухоловки были потеряны в ходе дневных перемещений (см. выше), можно лишь утверждать, что продолжительность их остановок составила не менее одного,

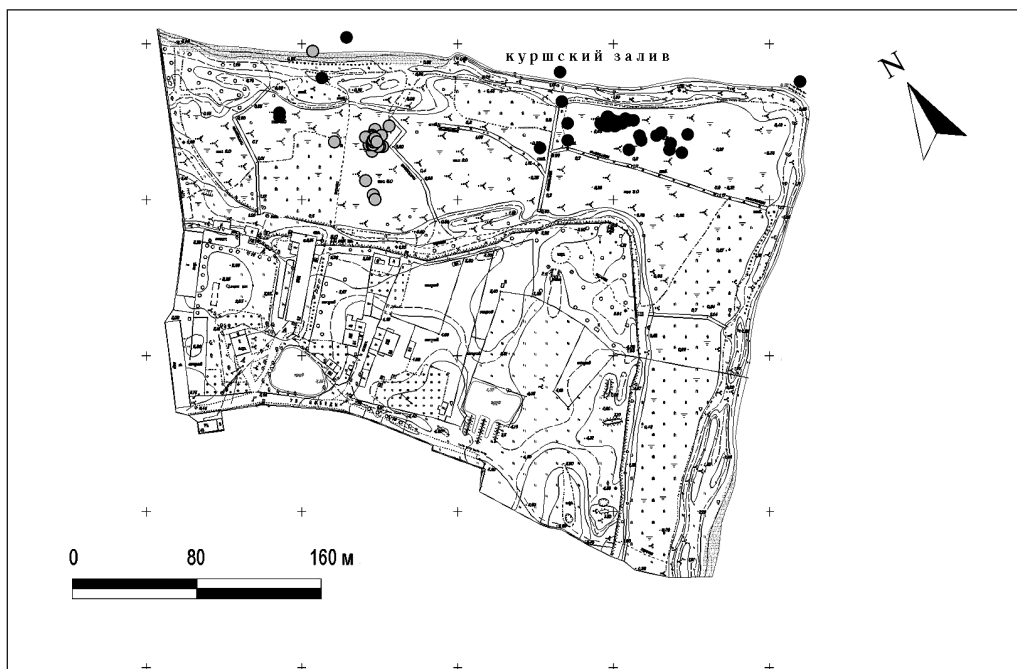


Рис. 19. Примеры расположения локаций нескольких барсучков во время весенних миграционных остановок на Куршской косе. Разные символы относятся к разным особям, один символ представляет одну локацию.

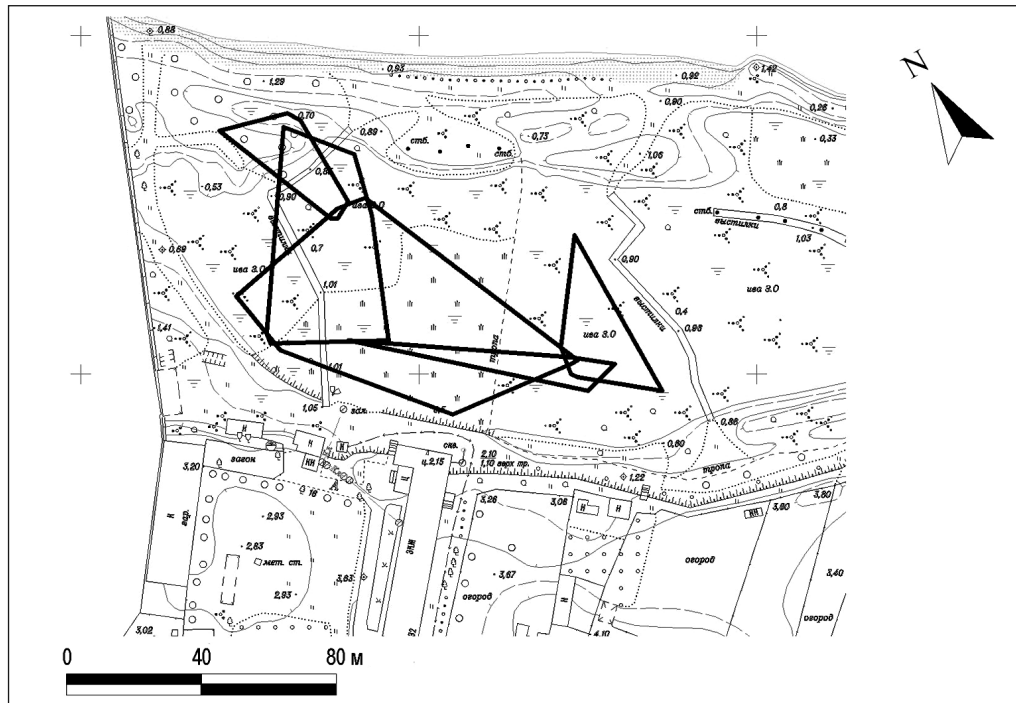


Рис. 20. Индивидуальные участки одновременно находившихся на Росситтенском мысу Куршской косы барсучков, определённые методом минимального выпуклого полигона.

трёх и четырёх дней, соответственно. Расстояние между наиболее удаленными точками локаций мухоловок составило от 0,27 до 4,0 км (табл. 14), в среднем 2,0 км ($SE = 0,63$, медиана 2,3 км, $n = 7$). Различия между барсучками и мухоловками-пеструшками в размахе перемещений высоко значимы (критерий Стьюдента, $t = 3,73$, $P < 0,002$). Различия в вариации признаков тоже были значимы: $F = 492$, $P < 0,001$. Следует подчеркнуть, что дальность перемещений некоторых мухоловок была недооценена нами, так как птицы, потерянные в ходе дневных перемещений, реально переместились на большее расстояние, чем указано в табл. 14.

Особенно любопытным было поведение мухоловки с передатчиком 037. В течение трёх дней эта особь перемещалась на расстояние не более 270 м; площадь её участка, оцененная методом 95% кернела, составила 13650 м². Утром четвертого дня (в 8:26 местного времени, то есть через 2,5 ч после восхода солнца) птица неожиданно начала очень быстро смещаться в северном направлении. Эта мухоловка была потеряна нами в 2,3 км от места, где провела предыдущие дни.

У мухоловок индекс линейности перемещений варьировал в более широких пределах, чем у барсучков: от 0,061 до 0,910, в среднем 0,421 ($SE = 0,130$, медиана 0,474, $n = 7$). Различия между видами в среднем значении индекса линейности были статистически значимы ($t = 2,65$, $P = 0,017$), как и различия в размахе вариации ($F = 14,16$, $P < 0,001$). Несмотря на малое число прослеженных мухоловок, можно отметить, что среди них имеются две группы: у трёх птиц значения индекса были менее 0,11, а у четырёх превышали 0,45. Похоже, что мухоловки или остаются в пределах неболь-

шого участка, как это делают большинство других видов ночных мигрантов, или же перемещаются в пределах участков, линейные размеры которых превышают на порядок (а площадь, соответственно — на два порядка) размеры участков, используемых барсучками или зарянками.

Летняя танагра. Летние танагры во время весенних миграционных остановок на северном побережье Мексиканского залива перемещались в среднем на 328 м (76–1166 м, $n = 24$, $SD = 277$; Aborn, Moore, 1997). Правда, надо учесть, что прослеживание танагр продолжалось всего 4–11 часов после мечения, после чего за птицами больше не следили. Из-за этого данные американских исследователей не вполне сопоставимы с нашими: общая дальность перемещений танагр могла быть заметно занижена. Средняя дальность перемещений в ходе первого дня миграционной остановки (383 м, $SD = 277$, $n = 13$) не отличалась значимо от дальности птиц, которые к моменту мечения уже пробыли в районе исследований не менее одного дня (357 м, $SD = 396$, $n = 5$; $t = 0,136$, $P = 0,896$). Средний индекс извилистости перемещений летних танагр составлял 3,6 ($n = 24$; Aborn, Moore, 1997), что соответствует индексу линейности 0,28. Средний индекс линейности перемещений в первый день остановки составлял 0,34 ($n = 13$), что практически совпадает с аналогичным значением у зарянок весной в Рыбачьем (0,33, $n = 27$).

Тростниковая камышевка. П.С. Ктиторов и соавторы изучали пространственное поведение тростниковых камышевок, привлеченных с помощью звуковой ловушки в неблагоприятный биотоп (песчаные дюны, поросшие ивняком) на Куршской косе во время осенней миграции (Ktitorov et al., 2010). Даже в явно субоптимальном биотопе дальность перемещений этих птиц была небольшой (от 30 до 310 м, $n = 10$). При этом она явно зависела от энергетического состояния птиц: тощие особи перемещались за большие расстояния, чем жирные ($F_{1,8} = 8,2$; $r^2 = 0,51$, $P = 0,021$, $n = 10$).

Садовая славка. Очень интересные данные были получены о перемещениях садовых слявок в ходе осенних миграционных остановок на о. Крит, перед пересечением Средиземного моря и Сахары (Fransson et al., 2008). Многие особи оставались в одном районе в течение всей весьма продолжительной (>12 дней) остановки, во время как другие перемещались на 2–4 км уже после того, как проводили в выбранном месте 2–3 дня. Одна особь дважды в ходе 14-дневной остановки совершила такие перемещения (рис. 3 в Fransson et al., 2008). Таким образом, пространственное поведение садовых слявок на Крите было своего рода комбинацией поведения зарянок и мухоловок-пеструшек на Куршской косе.

6.5. Влияние запасов жира на пространственное поведение

Одним из очевидных кандидатов на роль фактора, ответственного за внутривидовую вариацию пространственного поведения мигрантов на остановках являются запасы жира, с которыми они на остановку прибывают. Этот вопрос изучали с помощью телеметрии, как анализируя описательные данные, так и с помощью полевых экспериментов.

6.5.1. Телеметрическое прослеживание зарянок

Из 51 зарянки, дневные перемещения которых были прослежены весной, 18 в момент мечения были тощими, 29 жирными, а 4 имели промежуточные запасы жира

(определение тощих и жирных птиц см. выше, раздел 6.2.2). Из 18 тощих птиц 11 остановились более чем на 2 дня, и у всех них индекс линейности перемещений был меньше 0,10. Семь особей остановились на 1–2 дня, из них от двух было получено слишком мало засечек, а из оставшихся пяти три имели индекс линейности $>0,25$, а у двух они были меньше этого значения.

Из 29 исходно жирных птиц, более чем на два дня остановились 7 (24%), и у всех них индекс линейности перемещений был меньше 0,10. Из 22 птиц, стартовавших после одного или двух дней остановки, 11 перемещались широко (индекс линейности $>0,25$).

Площадь индивидуальных участков не отличалась у зарянок, прибывших на остановку жирными ($4101 \pm 493 \text{ м}^2$, $n = 5$) и прибывших тощими ($4683 \pm 976 \text{ м}^2$, $n = 8$; критерий Стьюдента, $t = 0,44$, $P = 0,67$). Индекс линейности перемещений также не различался между этими двумя категориями птиц ни на первый (жирные: $0,34 \pm 0,039$, $n = 16$; тощие: $0,32 \pm 0,059$, $n = 11$; тест медианы: $\chi^2 = 0,30$, $P = 0,58$), ни на второй день остановки (жирные: $0,18 \pm 0,037$, $n = 11$; тощие: $0,15 \pm 0,040$, $n = 6$; тест медианы: $\chi^2 = 0,03$, $P = 0,86$). Мы не сравнивали индексы линейности в последующие дни остановки, так как вероятность того, что запасы жира птиц уже изменились, была слишком велика.

Осенью из 65 прослеженных зарянок 38 были тощими и 27 жирными (табл. 21). Из 19 тощих птиц, что остановились более чем на 2 дня, 18 заняли индивидуальный участок (индекс линейности перемещений $<0,10$). Единственная птица с более высоким индексом линейности перемещений (0,22) остановилась на 3 дня. Из 19 особей, остановившихся на 1–2 дня, у 10 индекс линейности был больше 0,25. Из 27 исходно жирных птиц более чем на 2 дня остановились 9. Во всех случаях, когда данные позволяли рассчитать индекс линейности их перемещений ($n = 6$), он был меньше 0,10. Из числа жирных птиц, остановившихся на 1–2 дня, индекс линейности перемещений можно было рассчитать у 13. Десять из них имели индекс линейности перемещений, больший 0,25. Так же, как и весной, площадь участков не различалась у изначально жирных ($2970 \pm 518 \text{ м}^2$, $n = 6$) и изначально тощих птиц ($957 \pm 939 \text{ м}^2$, $n = 9$; $t = 0,80$, $P = 0,44$). Как и весной, индекс линейности перемещений не различался у тощих и у жирных птиц ни на первый (жирные: $0,44 \pm 0,059$, $n = 22$; тощие: $0,37 \pm 0,048$, $n = 30$; тест медианы: $\chi^2 = 1,26$, $P = 0,26$), ни на второй день остановки (жирные: $0,21 \pm 0,063$, $n = 10$; тощие: $0,34 \pm 0,062$, $n = 14$; тест медианы: $\chi^2 = 2,74$, $P = 0,10$).

Взятые вместе, эти данные указывают, что уровень жирности не оказывал какого-либо влияния на характер пространственно-ориентированного поведения зарянок на миграционных остановках на Куршской косе, а также на его закономерное изменение в ходе остановки. В оба сезона как жирные, так и тощие птицы более широко перемещались в течение первых 1–2 дней после прибытия, после чего оставшиеся на остановке птицы держались в ограниченном районе.

Телеметрические данные о перемещениях малых вильсоний во время весенних миграционных остановок в Аризоне также не показали связи между энергетическим состоянием птиц и характером перемещений (Raxton et al., 2008). Не исключено, что жирные особи могут перемещаться менее активно, т.к. для них безопасность является более высоким приоритетом, чем высокая скорость жиронакопления. С другой стороны, самые тощие особи не имеют возможности инвестировать время и энергию в разведку наиболее благоприятных участков. В результате получается, что особи разной жирности могут показывать сходный характер перемещений на остановках, что и приводит к от-

сутствию зависимости. В других телеметрических исследованиях было показано, что тощие особи в ходе миграционных остановок перемещались на большие расстояния и быстрее, чем жирные (летние танагры; Moore, Aborn, 2000; золотоголовые дроздовые певуны *Seiurus aurocapilla*; Buler, 2006). В клеточных условиях активность дроздов четырёх разных видов весной после пересечения Мексиканского залива также зависела от жирности: тощие особи были более активны, чем жирные (Wang, Moore, 1993). Та же картина наблюдалась у европейско-африканских ночных мигрантов, которые делали остановки в Сахаре (Biebach et al., 1986). Жирные птиц останавливались в пустыне, их устраивала любая тень, и они не кормились. Тощие особи пытались найти благоприятное место для остановки и чаще встречались в оазисах (Biebach, 1985; Biebach et al., 1986).

6.5.2. Эксперимент с тростниковыми камышевками

Полевой эксперимент, направленный на изучение дальности дневных перемещений мигрирующих молодых тростниковых камышевок в зависимости от биотопа и уровня жировых запасов птиц, показал наличие связи между этими параметрами (Ktitorov et al., 2010). Индекс состояния птиц (рассчитанный как масса тела, деленная на длину крыла) значимо влиял на дальность перемещений: жирные тростниковые камышевки практически не перемещались, в то время как тощие птицы перемещались на расстояние до 300 м. Одна особь, исключённая авторами из анализа как выброс, сместилась на 1000 м, причём она покинула большой участок тростниковых зарослей и заняла участок в маленькой куртине тростника. В среднем (без этой особи) в оптимальном биотопе (заросли тростника) перемещения камышевок были несколько менее дальними, чем в неблагоприятном (в среднем на 100 м).

Впрочем, несмотря на статистическую значимость этого результата, следует признать, что влияние жирности на дальность перемещений тростниковых камышевок было очень небольшим.

6.5.3. Анализ повторных отловов меченых зарянок

Весьма интересный анализ влияния жирности на характер перемещений птиц на миграционных остановках был сделан не на основе телеметрического прослеживания, а методом анализа повторных отловов (Titov, 1999b). Н.В. Титов показал с помощью простого и изящного анализа, что во время осенней миграции жирные зарянки (балл жирности 3 и более по шкале Кайзера [Kaiser, 1993b]) во время второго дня остановки отлавливались много реже, чем тощие (балл жирности 0). Среди птиц, минимальная продолжительность остановки которых была не менее двух дней, более 40% тощих птиц были пойманы на второй день. Среди жирных эта доля составила менее 10% (критерий Стьюдента для различия долей, $t = 7,9$, $P < 0,05$). При этом эти птицы заведомо находились в районе исследований, так как были отловлены впоследствии.

Кроме того, Н.В. Титов показал, что жирные зарянки значимо более активны вечером (за час до захода солнца и позже), чем тощие (табл. 24; Titov, 1999b)*. Эти разли-

* В табл. 1 в статье Н.В. Титова (Titov, 1999b) ошибочно указано, что тощие зарянки — это птицы с баллом жирности от 0 до 2 по шкале Кайзера. В табл. 24 указано верно: тощие птицы — это птицы с баллом жирности 0.

Таблица 24. Суточный график отлова тощих и жирных зарянок осенью на Куршской косе (из Titov, 1999a, с изменениями).

балл жирности	доля в отловах			N
	утро	день	вечер	
0	0,346	0,575	0,079	1187
> 2	0,224	0,520	0,256	246
χ^2, P	13,97; P = 0,0002	2,52; P = 0,11	65,45; P < 0,0001	

чия были особенно ярко выражены в первый день после прибытия на остановку. В последующие дни они становились несколько менее резкими, хотя и оставались высоко значимыми (табл. 25; $\chi^2_{1,1} = 19,1, P < 0,0001$). Особенно важно и интересно, что высокая вечерняя активность жирных зарянок достигалась за счёт отловов в зарослях тростника, то есть в открытых биотопах (табл. 26). В ивняке доля отловов в последний час перед заходом солнца и в вечерних сумерках среди всех отловов жирных зарянок не в первый день после прибытия не отличалась значимо от аналогичной доли у тощих птиц ($\chi^2_{1,1} = 2,19, P = 0,14$).

По-видимому, жирные зарядки выходят на открытые места вечером, как в первый день после прибытия на остановку, так и в последующие дни (хотя немного менее активно). Учитывая, что жирные птицы — это в первую очередь особи, готовые продолжить миграцию и совершить следующий миграционный бросок, следует иметь в виду возможность того, что эти перемещения не носят кормового характера, а связаны с подготовкой к ночному миграционному броску. Такое предположение кажется тем более логичным в свете данных о том, что мигрирующие птицы калибруют магнитный компас по точке захода Солнца, и что эта калибровка происходит заново перед каждым миграционным броском (Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006, 2007). По-видимому, зарядки стремятся переместиться в такие участки района остановки, откуда садящееся Солнце лучше видно.

Таблица 25. Суточный график отлова зарянок в зависимости от жирности и дня остановки осенью на Куршской косе (из Titov, 1999a, с изменениями).

балл жирности		доля в отловах			N
		утро	день	вечер	
0	первый день	0,359	0,553	0,088	409
	последующие дни	0,339	0,586	0,075	778
	χ^2, P	0,48; P = 0,49	1,23; P = 0,27	0,67; P = 0,41	
> 2	первый день	0,252	0,443	0,305	131
	последующие дни	0,191	0,609	0,200	115
	χ^2, P	1,30; P = 0,25	6,76; P = 0,009	3,57; P = 0,059	

Таблица 26. Отловы жирных зарянок (балл жирности >2) в разных биотопах в дни, следующие за днем первого отлова (из Titov 1999a, с изменениями).

биотоп	доля в отловах			N
	утро	день	вечер	
тростник	0,262	0,405	0,333	42
ивняк	0,251	0,726	0,123	73
χ^2 , P	0,03; P = 0,86	11,55; P = 0,0007	7,35; P = 0,007	

6.6. Пространственно-ориентированное поведение и характер распределения пищи

К сожалению, у нас нет данных экспериментальных исследований, которые показывали бы связь между характером пространственно-ориентированного поведения птиц на миграционных остановках и распределением пищи. Однако целый ряд материалов сравнительного характера указывает на существование такой связи.

Зарянка. Среди видов птиц, изученных нами и другими авторами на предмет характера дневных перемещений на остановках, стремление занимать индивидуальные участки небольшой площади наиболее явно выражено у зарянок. Основу питания зарянок во время миграции составляют многоножки, пауки, жесткокрылые, муравьи, наземники (Titov, 2000; Чернецов, Титов, 2003). Визуальные наблюдения за кормящимися птицами показывают, что зарядки обычно собирают корм на поверхности почвы или на крупных стволах и ветвях деревьев и кустарников, находящихся невысоко над землей. Большинство беспозвоночных, обнаруженных в пище зарянок, чаще всего встречаются именно на поверхности почвы и в подстилке. В пределах соответствующих биотопов (заросли кустарников, лес с подлеском) распределение кормов зарянок является относительно равномерным в пространстве и предсказуемым во времени.

Тростниковая камышевка. Другой вид воробьиных мигрантов, у которого были обнаружены индивидуальные участки — это тростниковые камышевки на остановках в Португалии и Франции (Bibby, Green, 1981). Авторы связывали это с питанием легко вспугиваемой (и равномерно распределённой в пространстве — Н.Ч.) добычей, в основном двукрылыми насекомыми. Наши обширные данные по питанию тростниковой камышевки не подтверждают ни такого характера пространственно-ориентированного поведения (см. раздел 6.1), ни данных британских авторов по составу пищи этого вида мигрантов (Chernetsov, Manukyan, 1999a,b). В Прибалтике и тростниковые камышевки, и барсучки (Chernetsov, Manukyan, 2000), и болотные камышевки (Чернецов, 1999) охотно поедают тростниково-сливовую тлю, которая может образовывать большие скопления, но распределена крайне неравномерно (Chernetsov, 1998b). Следует отметить, что широко цитируемое и вошедшее в учебники (Bairlein, 1996) исследование британских авторов (Bibby, Green, 1981) основано на одном годе исследований и неясной методике изучения пространственно-ориентированного поведения и состава пищи птиц.

Мухоловка-пеструшка. Данные об индивидуальных участках и даже охраняемых территориях у мухоловок-пеструшек во время осенней миграции в Португалии (Bibby,

Green, 1980) также не соответствуют тому, что было обнаружено нами во время весенней миграции на Куршской косе. Обнаруженные нами очень широкие перемещения части птиц, которые (в отличие от картины, наблюдавшейся у зарянок) не были приурочены к начальному периоду остановки, исключают возможность занятия территорий. Впрочем, нельзя исключать возможность того, что и характер распределения летающих насекомых, которые являются основной пищей мухоловок-пеструшек во время миграции (в большей степени, чем во время размножения и на зимовках, Alatalo, Alatalo, 1979; Salewski, 1999; Salewski et al., 2002, 2006; Chernetsov et al., 2004a) существенно различается в сентябре в Португалии и в мае в Прибалтике. В нашем районе исследований скопления летающих насекомых наблюдались локально, в наиболее хорошо прогреваемых солнцем и защищенных от ветра местах. По-видимому, основной целью перемещений мухоловок был поиск таких мест локальных концентраций корма. Возможно, что в начале осени в посадках пробкового дуба на Иберийском полуострове летающие насекомые распределены в пространстве более равномерно, чем в начале мая в Прибалтике.

Охристый колибри. Занятие территорий во время миграционных остановок отмечали также у охристых колибри (Carpenter et al., 1993b). У этих птиц наблюдалась интересная территориальная структура: часть особей охраняли территории, на которых находилось некоторое количество цветков, нектаром которых колибри питаются, а часть птиц вели образ жизни нетерриториальных бродячих особей. Неизвестно, были ли бродячие особи вынуждены использовать такую территориальную стратегию (например, из-за их более низкого социального статуса, не позволявшего им занять территорию), или такое поведение при определённом сочетании условий является оптимальным. Наши сравнительные данные по другим видам не позволяют априорно исключить вторую возможность.

Черноголовая и садовая славки. Черноголовая славка во время осенней миграции переключается на питание ягодами (Berthold, 1976; Bairlein, 1990, 1998; Eggers, 2000), причём на Куршской косе большую роль в её питании, особенно в сентябре – октябре, играет чёрная бузина (*Sambucus nigra*; Zelenova, 2001). Кусты чёрной бузины распределены в пространстве неравномерно, в то же время каждый плодоносящий куст представляет собой слишком обильный источник пищи, чтобы его охрана от конкурентов была энергетически оправданной и реалистичной. Садовые славки, также активно поедающие ягоды во время осенней миграции, в эксперименте использовали тактику исследования большой площади, в отличие от оседлого подвида средиземноморской славки (*Sylvia melanocephala totius*; Mettke-Hoffmann, Gwinner, 2004).

Все изученные виды мигрантов, которые во время миграционных остановок перемещаются в широких пределах и не занимают не только охраняемых территорий, но и индивидуальных участков малой площади (тростниковая камышевка, барсучок, мухоловка-пеструшка, черноголовая славка), используют корма, которые крайне неравномерно распределены в пространстве. Взятые вместе, все эти данные сравнительного характера указывают на то, что более или менее равномерно распределённый корм побуждает мигрантов на остановках занимать участки ограниченной площади, а резко неравномерное распределение корма в пространстве и непредсказуемость запасов во времени стимулирует широкие перемещения в поисках пищи. Птицы, которые находят пищу, обычно используют локально обильные запасы, не охраняя их от других

особей того же вида или других близких по составу пищи видов. Наши полевые данные подтверждают предсказание теоретической модели: животные, которые используют неравномерно распределённый, локально обильный корм должны кормиться в группах (и, соответственно, не защищать ресурсы от особей своего вида); виды, которые используют равномерно распределённый корм, не должны кормиться в группах (Clark, Mangel, 1986).

Разумеется, в реальности эта схема сильно усложняется зависимостью ситуации от общего обилия пищи и количества птиц на остановке, то есть от жёсткости конкурентных отношений. К сожалению, как уже указывалось в разделе 4.5.3, очень немногие исследователи показывали наличие конкуренции между мигрантами на остановках (Moore, Wang, 1991; Kelly et al., 2002; Ottich, Dierschke, 2003; Salewski et al., 2007a). Причиной такого положения, по-видимому, является трудность формальной демонстрации наличия конкуренции в полевых исследованиях, а не редкость конкурентных взаимоотношений в природе. Однако несмотря на наличие большого количества факторов, которые могут влиять на ситуацию и в той или иной степени затемнять картину, основной принцип прослеживается достаточно чётко: равномерное распределение корма обычно приводит к более или менее равномерному распределению птиц за счёт занятия индивидуальных участков или территорий. Следует учитывать, что миграционная остановка является очень простой ситуацией с точки зрения оптимизационных критериев: птицы должны максимизировать моментальную скорость жиронакопления, минимизируя риск стать жертвой хищника (см. главу 3). Нет необходимости учитывать благоприятность биотопа для устройства гнезда (которая часто не совпадает с благоприятностью биотопа с точки зрения кормодобывания), защищённость гнезда, обилие пищи в будущем, когда потребность птенцов в корме будет максимальной, и тому подобное. Поэтому поведение птиц во время миграционных остановок может быть упрощённой моделью, которая помогает понять организацию пространственно-ориентированного поведения во время других этапов годового цикла.

Глава 7. Временное расписание и энергетическая цена миграционного полёта

7.1. Время начала ночного миграционного полёта

7.1.1. Современная концепция временного расписания ночных полётов

Современные представления о временном расписании ночных миграционных полётов воробьиных птиц основаны прежде всего на данных исследований с помощью обзорных радиолокаторов (Drury, Nisbet, 1964; Casement, 1966; Parslow, 1969; Gauthreaux, 1971; Alerstam, 1976). На основе этих данных была сформулирована концепция, согласно которой практически у всех видов ночных мигрантов старт происходит синхронно в течение интервала между 1 ч после захода солнца и окончанием вечерних навигационных сумерек. Принято считать, что мигранты летят в течение 1–4 часов после захода солнца (Moore, 1987; Kerlinger, Moore, 1989) и около полуночи постепенно садятся. Отклонения от этой схемы, которая считается достаточно универсальной для разных видов мигрантов, обычно объясняют ландшафтными особенностями отрезков миграционного маршрута, например необходимостью пересекать водные пространства (Martin, 1990). Основной причиной начала миграционного полёта в начале ночи принято считать возможность использовать разные источники ориентационной информации для выбора направления полёта (Emlen 1975, 1980; Moore 1987; Able 1982, 1989, 1993; Sandberg 1991) и калибровать разные компасные механизмы (Cochran et al., 2004; Muheim et al., 2006, 2007). Период покоя, в течение которого воробьиные — ночные мигранты неактивны (Palmgren, 1949; Ramenofsky et al., 2003, 2008; Agatsuma, Ramenofsky, 2006), приходится на вечерние сумерки и может быть связан с принятием решения о начале миграционного полёта в конкретную ночь и с решением ориентационных задач (Emlen, 1980). Наличие этого периода, по-видимому, обязательно не только для чисто ночных мигрантов, но и для птиц со смешанным ритмом миграционной активности. В частности, рябинники *Turdus pilaris*, которые мигрируют и днём, и ночью, обязательно прекращают дневной миграционный полёт не позднее чем за 30 минут до захода солнца, так что всегда имеется пауза перед началом ночного полёта (Большаков, 1992).

7.1.2. Данные визуальных наблюдений и отловов, противоречащие концепции старта в начале ночи

Выше изложена общая концепция, господствующая в настоящее время в науке о миграциях птиц и отраженная в наиболее авторитетных сводках, в том числе самых последних (Alerstam, 1990; Berthold, 2000; Newton, 2008). При этом результаты немногочисленных специальных визуальных наблюдений (Bolshakov, Bulyuk, 1999, 2001) и весьма скудные данные телеметрического прослеживания указывают на то, что некоторые птицы могут взлетать гораздо позже начала ночи (Cochran et al., 1967, 2004; Åkesson et al., 1996a, 2001). Эти данные дают основания сомневаться в право-

мерности идеи существования единого временного окна ночных стартов и позволяют предполагать, что время начала ночного миграционного полёта у воробьиных — ночных мигрантов варьирует между видами, широтами и временем года (Åkesson et al., 1996, 2001; Bolshakov, Bulyuk, 1999, 2001).

Данные визуальных наблюдений за ночными стартами зарянок в горизонтально направленных лучах прожекторов указывали на то, что во время весенней миграции ночной полёт у этого вида может начинаться вплоть до десятого часа после захода солнца, медианное время старта составляло 152 минуты после захода (Bolshakov, Bulyuk, 1999). До конца навигационных сумерек (то есть в пределах общепринятого временного окна миграционных стартов) полёт начали всего 26% всех взлетевших зарянок ($n = 156$).

Осенью ситуация ещё сильнее отличается от общепринятых представлений. Ночные старты зарянок также продолжались вплоть до десятого часа после захода солнца, медианное время старта составляло 283 минуты после захода, а в первые два часа после захода стартовали всего 4,6% птиц ($n = 741$, Bolshakov, Bulyuk, 2001). Через 4,5 часа после захода солнца, когда ночные мигранты уже должны заканчивать ночной миграционный полёт, половина птиц ещё не стартовали. Медианное время ночных стартов певчих дроздов *Turdus philomelos* составляло 172 минуты после захода, белобровиков *T. iliacus* — 250 минут, чёрных дроздов *T. merula* — 386 минут после захода солнца (табл. 27, Bolshakov et al., 2002). Певчие дрозды стартовали значительно раньше в первой половине сезона осенней миграции (т.е. при более короткой ночи), чем во второй (табл. 28). Птицы из объединённой группы дальних мигрантов (пеночки, камышевки, мухоловки) стартовали с первого по восьмой час после захода, медианное время составляло 152 минуты после захода солнца ($n = 752$, Bolshakov, Bulyuk, 2001). У этой группы мигрирующих воробьиных время старта также сдвигалось на более поздний час после захода во второй половине сезона миграции (6 сентября – 1 октября) по сравнению с первой (12 августа – 5 сентября).

Помимо данных наблюдений за миграционными стартами в свете прожекторов, на более растянутый, чем принято считать, период начала ночных миграционных полётов указывают также и данные отловов в высокие паутинные сети, поднятые над уровнем растительности (Bolshakov et al., 2000, 2003a,b). Отловы как тростниковых камышевок, так и барсучков во время весенней миграции на Куршской косе происходили в течение

Таблица 27. Время ночных миграционных стартов дроздов на Куршской косе по данным наблюдений осенью 1990–1995 гг. (из Bolshakov et al., 2002).

	Сезон массовой миграции	Продолжительность ночи, ч	Число опознанных особей	Период стартов, часы после захода Солнца	Медиана времени стартов, мин после захода	Доля стартов в 1-2 часу после захода (%)
Певчий дрозд	10.9–12.10	10,9–13,3	745	I–X	172	30,2
Белобровик	4–21.10	12,7–14,0	102	I–XII	250	20,5
Чёрный дрозд	12–23.10	13,3–14,1	63	I– XII	386	24,7

Таблица 28. Время начала ночного миграционного полета у певчих дроздов в первой и второй половине сезона осенней миграции на Куршской косе по данным визуальных наблюдений в 1990–1995 гг. (из Bolshakov et al., 2002).

Даты	Продолжительность ночи, ч	Число опознанных особей	Период стартов, часы после захода	Медиана времени старта, мин после захода	Значимость различий, критерий Колмогорова-Смирнова
10–25.9	10,9–12,1	272	I - X	142	$\lambda = 3,32 > 1,95;$ $P < 0,001$
26.9–2.10	12,1–13,3	385	I - X	201	

всей ночи (рис. 21–22). Однако птицы, до того окольцованные в рамках стандартизованного отлова (то есть заведомо взлетающие, а не садившиеся и не летевшие ночным миграционным полётом на очень малой высоте), отлавливались лишь в промежутке от первого до четвертого часа после захода солнца. Отловы птиц без колец чётко разваливались на две группы: одни птицы были пойманы в первой половине ночи одновременно с заведомо взлетающими ранее окольцованными особями, а другие — во второй половине ночи, когда ни одна окольцованная птица не была поймана. Средняя масса птиц без колец, пойманных в начале ночи, не отличалась значимо от средней массы окольцованных особей ни у тростниковых камышевок (критерий Стьюдента, $t = 0,16$; $P > 0,10$), ни у барсучков ($t = 1,10$; $P > 0,10$). Логично предположить, что все или по

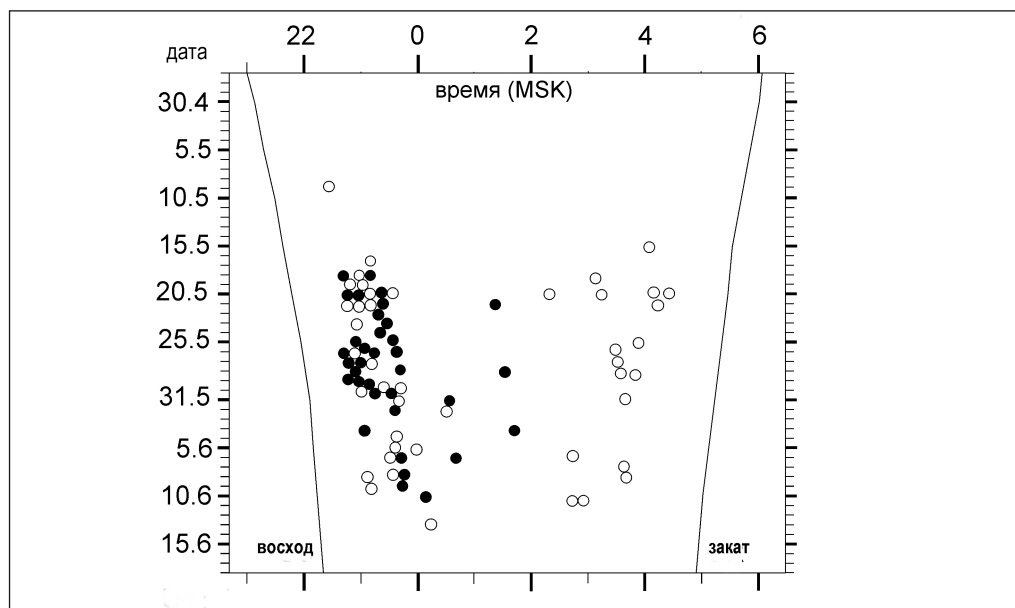


Рис. 21. Время начала ночного полёта тростниковых камышевок весной на Куршской косе. Точки — птицы с кольцами (заведомо взлетающие), кружки — птицы без колец (взлетающие или садящиеся). На горизонтальной оси — зимнее московское время. Сплошными линиями указаны время восхода и захода солнца в пункте исследований.

крайней мере подавляющее большинство тростниковых камышевок и барсучков, пойманные в первой половине ночи без колец, начинали ночной миграционный полёт. Время начала миграционного полёта по данным отлова в высокие сети варьировало у тростниковых камышевок от 45 до 240 минут после захода солнца, медиана распределения составила 84 минуты ($n = 60$). У барсучков временной интервал стартов был таким же, как у тростниковых камышевок, медиана составляла 94 минуты ($n = 36$). Старты обоих видов камышевок были достаточно синхронизированы, 85% всех тростниковых камышевок и 83% барсучков начали миграционный полёт в относительно коротком временном интервале 45–20 минут после захода солнца.

У болотной камышевки временное распределение отловов окольцованных птиц не разваливается на два части, как у тростниковых камышевок и барсучков, а представляют собой единое облако (рис. 23). Из-за этого невозможно судить о том, садились или взлетали болотные камышевки, пойманные без колец. Даже если считать, что отловы ранее окольцованных болотных камышевок в конце ночи не имеют отношения к началу ночного полёта, а отражают начало дневной активности, всё равно ясно, что болотные камышевки весной в Прибалтике могут начинать ночные полёты в более позднее время, чем два других вида камышевок.

Данные по стартам зарянок во время осенней миграции были подробно проанализированы В.Н. Булюком и А.Л. Цвеем (Bulyuk, Tsvey, 2006). Ночные старты происходили, начиная со второго и вплоть до 12-го часа после захода солнца, медиана составляла 260 минут после захода солнца ($n = 74$). Больше всего птиц взлетали во втором и третьем часу после захода солнца (рис. 24), в общей сложности в это время

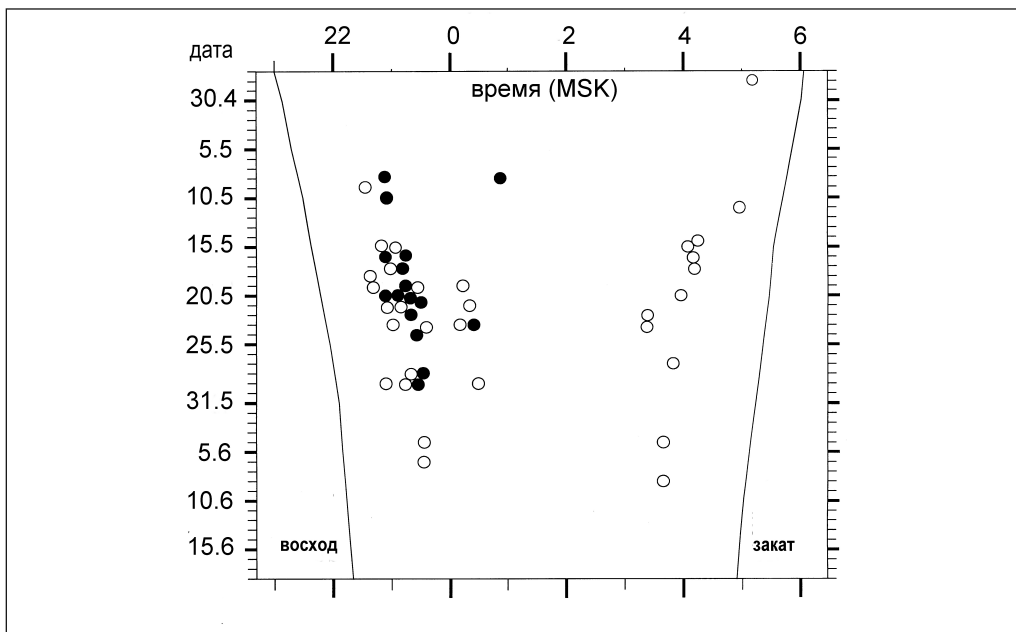


Рис. 22. Время начала ночного полёта барсучков весной на Куршской косе. Точки — птицы с кольцами (заведомо взлетающие), кружки — птицы без колец (взлетающие или садящиеся). Другие обозначения как на рис. 21.

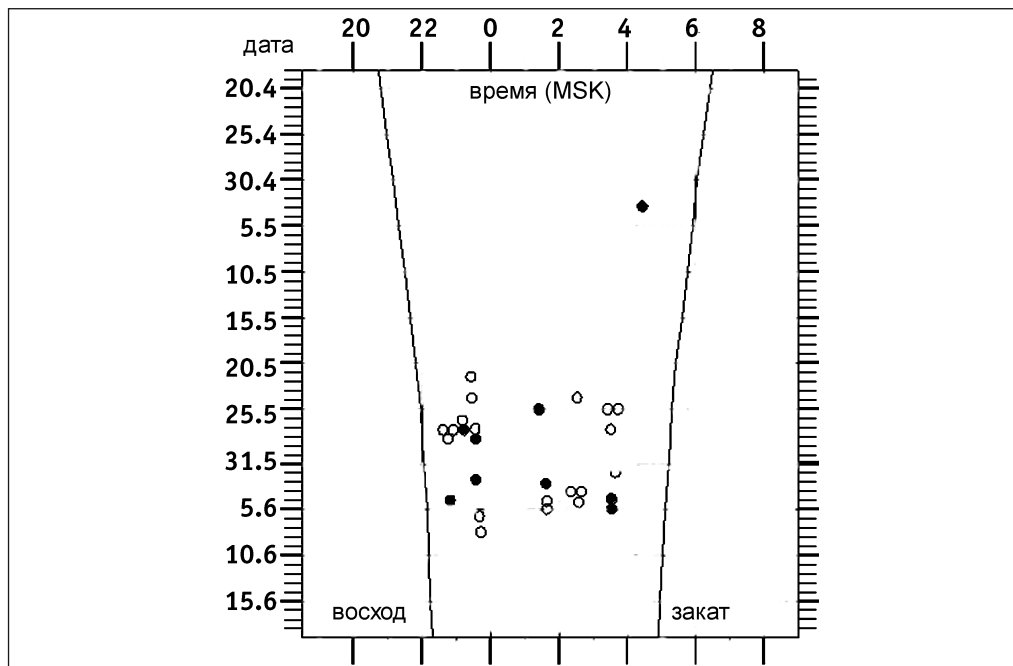


Рис. 23. Время начала ночного полёта болотными камышевками весной на Куршской косе. Точки — птицы с кольцами (заведомо взлетающие), кружки — птицы без колец (взлетающие или садящиеся). Другие обозначения как на рис. 21.

наблюдалось 40% всех стартов. Зарянки взлетали в среднем несколько раньше в первой половине сезона осенней миграции (рис. 25), но различия не были статистически значимыми (критерий Манна-Уитни, $U = 590$, $P = 0,37$).

Общепринятые представления о строгой приуроченности времени ночных стартов к началу ночи более или менее подтверждаются данными для дальних мигрантов, особенно при миграции весной в условиях короткой ночи (и тростниковые камышевки, и барсучки мигрируют весной в Прибалтике в мае – начале июня). Уже при миграции дальних мигрантов осенью, когда ночь более длинная (особенно во второй половине сезона миграции, в сентябре, по сравнению с августом), ночные старты происходят существенно позже после захода солнца. Старты ближних мигрантов, зарянок, певчих и чёрных дроздов и белобровиков (а также желтоголовых королек, Bolshakov, Vulyuk, 2001) происходили в течение практически всей ночи и никак не укладываются в схему начала миграционного полёта в начале ночи.

7.1.3. Телеметрические данные о времени ночных стартов

Против изложенных выше данных можно выдвинуть методическое возражение, а именно что свет прожекторов, которыми освещали воздушное пространство над местом старта, мог спровоцировать старт. Поэтому нами было проведено исследование начала ночного миграционного полёта у зарянок, помеченных микропередатчиками (Bolshakov et al., 2007).

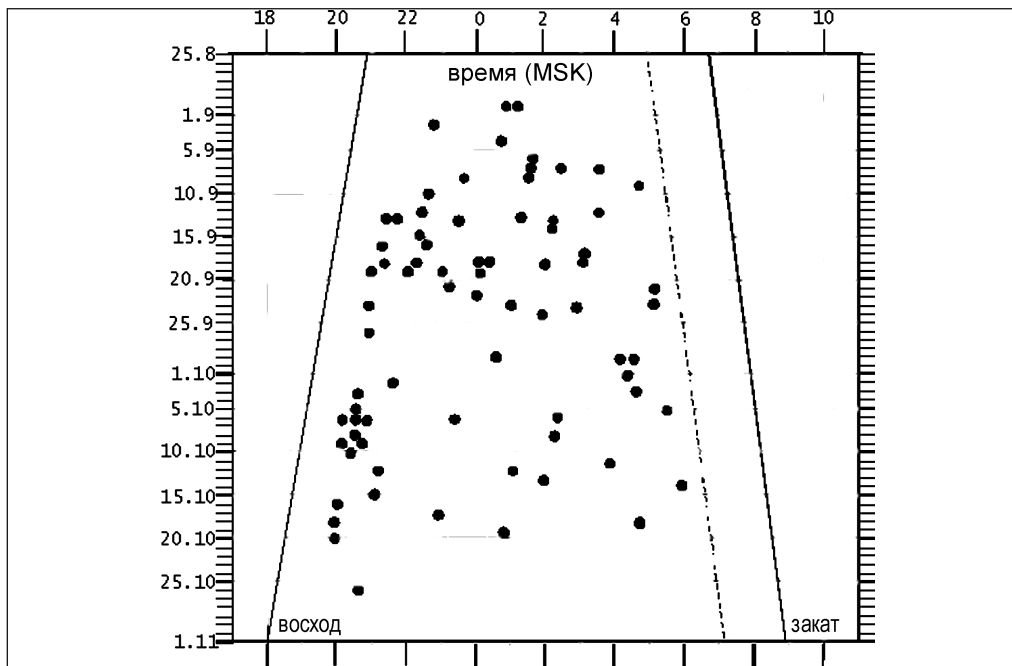


Рис. 24. Время ночных миграционных стартов зарянок осенью 1997–2003 гг. на Куршской косе Балтийского моря по данным отлова в высокие паутинные сети (из Bulyuk, Tsvey, 2006).

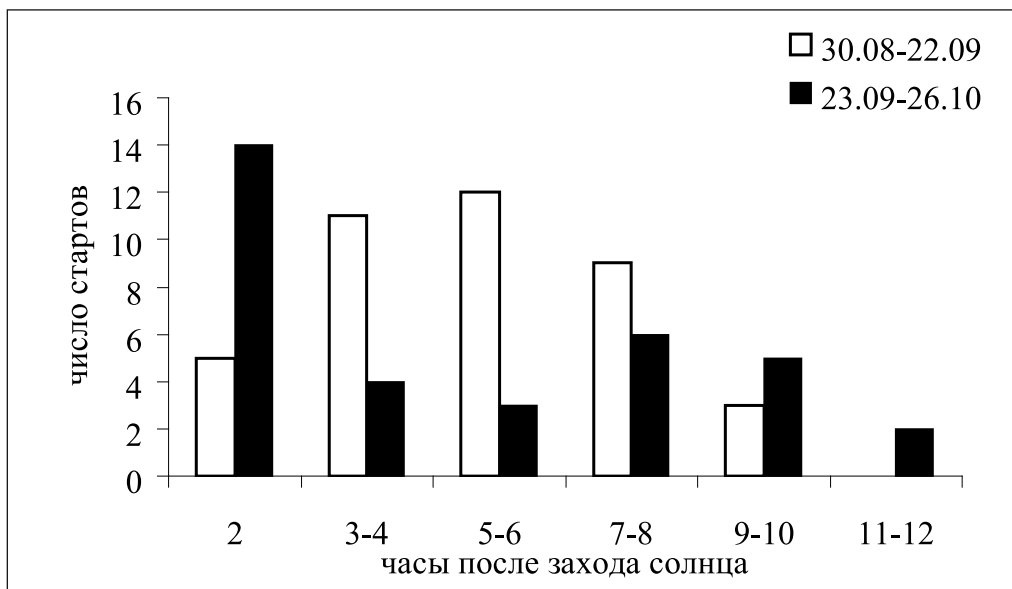


Рис. 25. Временное распределение ночных миграционных стартов зарянок, пойманных в высокие паутинные сети во время начала ночного миграционного полёта на Куршской косе, в первой и второй половине сезона осенней миграции (из Bulyuk, Tsvey, 2006).

Зарянок метили передатчиками на Куршской косе Балтийского моря поблизости от здания Биологической станции «Рыбачий» весной и осенью 2002–2003 гг. Осенью было помечено 69 молодых зарянок в период со 2 сентября по 20 октября, весной — 52 зарядки, из них 47 молодых птиц (родившихся в предыдущем году) и 5 взрослых, в период 1–30 апреля. Мы прилагали все усилия к тому, чтобы метить птиц сразу после прибытия на миграционную остановку (см. раздел 7.2.2). В тех случаях, когда зарядки не были помечены передатчиками сразу после прибытия, дата прибытия всё равно была известна. С целью изучения влияния запасов жира на время миграционного старта, среди пойманных зарянок для мечения были выбраны птицы с малыми и с большими запасами жира, в дальнейшем для краткости называемые тощими и жирными (см. раздел 6.2.2).

Данные телеметрии не показали существования у зарянок временного окна ночных миграционных стартов, приуроченного к вечерним навигационным сумеркам ни весной, ни осенью. Более того, время старта зарянок вообще не было приурочено к определённом положению солнца ниже уровня горизонта (рис. 26, 27). В промежутке между заходом солнца и началом глубокой ночи (когда солнце находится $>18^\circ$ ниже уровня горизонта) стартовали лишь 14% зарянок осенью и 33% весной. Половина всех ночных стартов происходили более чем через 5 часов после захода солнца осенью и через 3,5 часа весной, а 14% и, соответственно, 7% птиц начинали миграционный полёт уже во время утренних астрономических и навигационных сумерек.

Медиана времени старта зарянок составляла 319 минут после захода солнца осенью (размах вариации 83–743 минут, $n = 58$) и 208 минут весной (70–450 минут, $n = 42$). Различия между сезонами были статистически значимы (критерий Манна-Уитни, $z = 3,69$; $P < 0,001$), весной птицы взлетали в среднем на 1,8 часа раньше после захода солнца. Положение солнца относительно горизонта в момент взлета различалось между сезонами: весной птицы влетали, когда солнце было не так глубоко ниже горизонта, как осенью ($z = 3,49$, $P < 0,001$).

Таким образом, данные по времени ночных миграционных стартов зарянок, помеченных микропередатчиками, полностью соответствовали данным о времени старта, полученных другими методами: путём наблюдений за взлетами в лучах прожекторов и путём анализа отловов взлетающих птиц в паутинные сети, расположенные выше уровня растительности. Это поддерживает предположение, что эти два метода позволяют получить репрезентативные данные о времени старта мигрантов (не только зарянок), а свет прожекторов не влияет на решение птиц о начале миграционного полёта. Необходимо также подчеркнуть, что данные о старте птиц, помеченных передатчиками, не зависят от погодных условий (силы и направления ветра, тумана, условий видимости), которые могут влиять на материал, полученный с помощью наблюдений и отловов. Кроме того, в случае взлёта помеченных птиц вскоре после мечения (через 1–2 дня) мы, как и в случае отловов взлетающих птиц, знаем их стартовую массу.

Кроме обширного телеметрического материала по времени старта зарянок, существуют также телеметрические данные по времени ночных миграционных стартов тростниковых камышевок осенью на мысе Фальстербу в Швеции (Åkesson et al., 2001), а также барсучков и мухоловок-пеструшек весной на Куршской косе (Bolshakov, Chernetsov, 2004). Тростниковые камышевки осенью взлетали в промежутке от 32 до 634 минут после захода солнца (медиана 128 минут, $n = 29$). В среднем старты осенью при

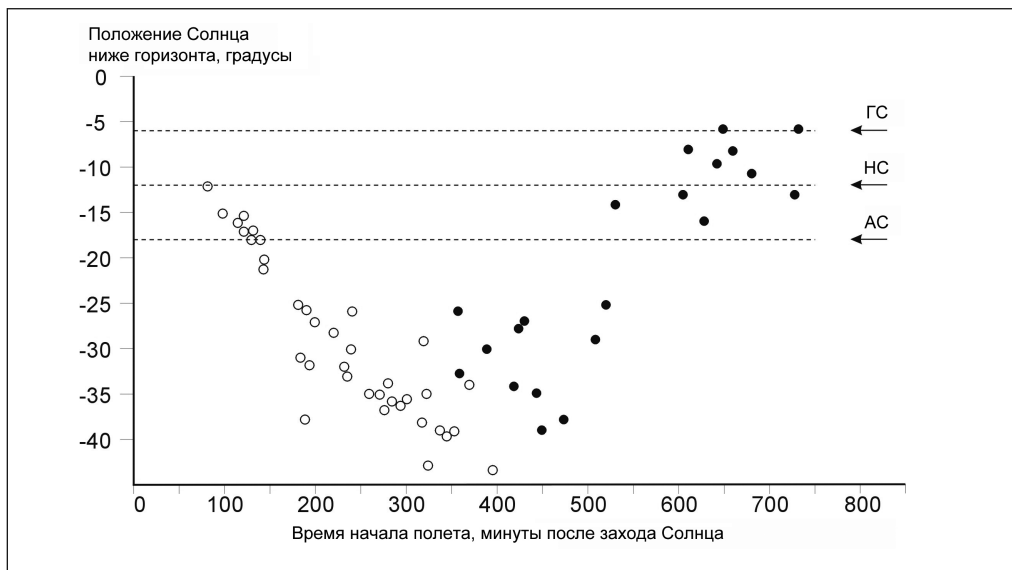


Рис. 26. Время начала ночного миграционного полёта помеченных передатчиками зарянок по отношению к положению Солнца ниже горизонта на Куршской косе весной. Стрелки указывают на время окончания гражданских (ГС), навигационных (НС) и астрономических (АС) сумерек. Белые кружки обозначают старты при снижающемся Солнце, чёрные кружки — старты при поднимающемся Солнце.

более длинной ночи происходили значительно позже, чем весной по данным отлова в паутинные сети (медиана 84 минуты, критерий Манна-Уитни, $z = 3,68$, $P < 0,001$).

Барсучки весной стартовали через 62–137 минут после захода солнца (медиана 100 минут, $n = 12$). Все птицы стартовали довольно синхронно во время вечерних навигационных сумерек, когда солнце находилось 7–12° ниже уровня горизонта. Одна из мухоловок-пеструшек стартовала во второй половине ночи при сплошной облачности (317 минут после захода солнца), но приземлилась в 1 км от места старта. На следующую ночь эта птица взлетела в промежутке между 75 и 240 минутой после захода. Медианное время старта составило 145 минут после захода солнца (41–317 минут, $n = 4$).

Из 18 летних танагр во время весенней миграции на северном побережье Мексиканского залива более чем через 4–5 часов после захода солнца стартовали 14 (Moore, Aborn, 1996). К сожалению, прослеживание птиц прекращали после 22–23 ч местного времени, так что точное время старта большинства особей осталось неизвестным. Однако интересно, что в условиях относительно длинной ночи в апреле на 30° с.ш. и дальние ночные мигранты могут стартовать далеко не в начале ночи.

7.1.4. Влияние погоды на время ночного старта

Время старта прослеженных телеметрическим методом зарянок в оба сезона не зависело от облачности, которая затрудняла видимость астрономических навигационных ориентиров (табл. 29). Около 40% зарянок осенью и 21% стартовали при сильной или полной облачности (балл облачности 8–10). Такие же результаты были получены телеметрическим методом для дальних мигрантов, барсучков и мухоловок-пеструшек

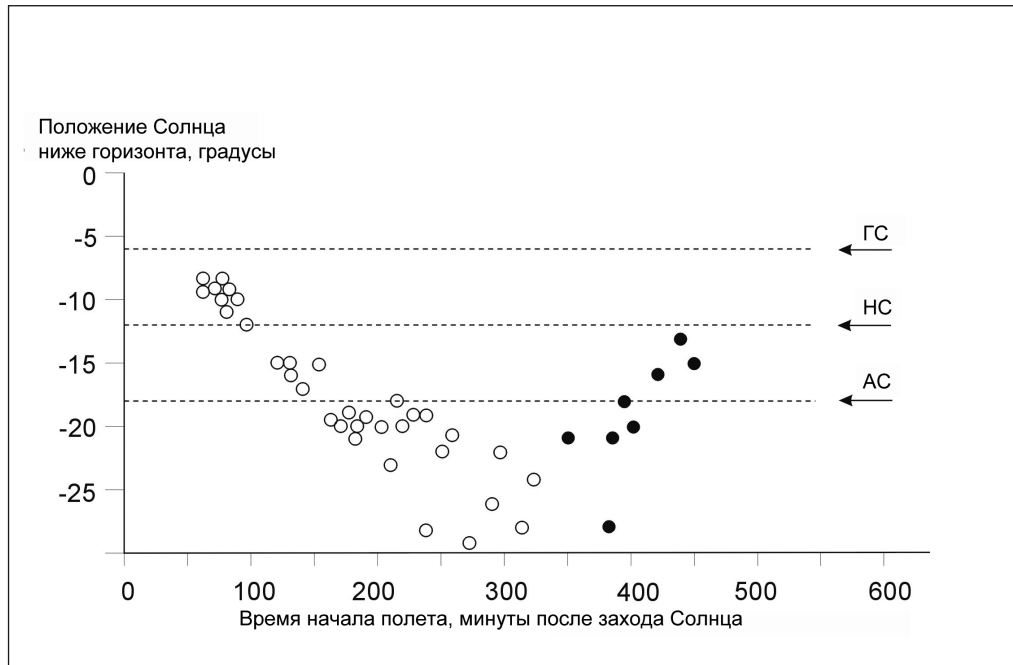


Рис. 27. Время начала ночного миграционного полёта помеченных передатчиками зарянок по отношению к положению Солнца ниже горизонта на Куршской косе осенью. Обозначения как на рис. 26.

(Bolshakov, Chernetsov, 2004). Аналогичные результаты дал подробный анализ погодных факторов, влияющих на старт зарянок, сделанный В.Н. Булюком и А.Л. Цвеем на основе данных о птицах, пойманных в паутинные сети в момент взлета (Bulyuk, Tsvey, 2006). Множественный пошаговый регрессионный анализ привел к модели, которая объясняла всего 8,5% вариации времени старта, то есть была совершенно неудовлетворительной. Однако отдельный анализ времени старта зарянок, взлетающих после однодневной остановки, привел к модели, объяснявшей 55% вариации и включавшей погодные параметры, относящиеся к облачности и осадкам, а также синоптическую ситуацию. Как указывают авторы, синоптическая ситуация была сильно скоррелирована с попутной компонентой ветра. Множественный пошаговый регрессионный анализ зависимости времени старта зарянок, взлетающих после многодневных остановок, от погодных параметров вообще не привел к значимым моделям (Bulyuk, Tsvey, 2006).

Авторы полагают, что такие различия в степени реакции на погодные условия у зарянок, возобновляющих ночную миграцию после однодневных и после более продолжительных остановок указывает на существенные мотивационные и, возможно, физиологические различия между этими группами мигрантов. С этой интерпретацией можно согласиться. По-видимому, благоприятные погодные (в первую очередь ветровые) условия стимулировали зарянок продолжить миграцию на следующую же ночь. Чем более благоприятными были ветровые условия, тем менее жирные птицы были склонны к продолжению миграции: среди птиц, остановившихся на один день, наблюдалась отрицательная корреляция между попутной компонентой ветра и запасами

Таблица 29. Ночные старты помеченных передатчиками зарянок с миграционных остановок на Куршской косе при ясном небе и средней облачности (балл облачности 7–10) и почти полной облачности (балл облачности 8–10).

	осень		весна	
	Балл облачности при старте			
	0–7, среднее 4,7	8–10, среднее 9,5	0–7, среднее 1,5	8–10, среднее 9,2
n	15	15	33	9
Медианная дата	6/7.10	6/7.10	21/22.04	19/20.04
Медиана времени взлёта, мин после захода	290	271	204	250
Размах вариации, мин после захода	83–740	114–743	72–450	70–440
Доля стартов во время глубокой ночи (Солнце ниже 18° под горизонтом)	80% (n = 11)	73% (n = 11)	54% (n = 12)	56% (n = 5)

жира ($r = -0,55$, $n = 27$, $P = 0,003$; Bulyuk, Tsvey, 2006). Анализ погодных условий при ночных миграционных стартах тростниковых камышевок на юге Швеции также показал связь между готовностью птиц взлетать и направлением ветра: камышевки более охотно взлетали при попутных ветрах (Åkesson et al., 2002). Попутные ветра являются важнейшим фактором, который влияет на готовность птиц начать ночной миграционный полёт (Richardson, 1978, 1990; Švažas, 1993; Åkesson, Hedenström, 2000). Влияние этого фактора на время старта гораздо менее очевидно (Bulyuk, Tsvey, 2006).

7.2. Масса тела и жирность птиц, начинающих ночной миграционный полёт

Данные по жирности птиц в момент начала ночного миграционного полёта крайне интересны для понимания характера взаимосвязей между двумя основными компонентами миграции — полётом и остановками. Такие данные могут быть получены либо путем отлова взлетающих птиц в паутинные сети, либо методом телеметрии. Во втором случае речь идет только о тех птицах, которые взлетели через 1–2 дня после мечения, так как жирность птиц, остановившихся на более продолжительный срок, могла существенно измениться до времени старта.

Данные по массе птиц, пойманных в ходе начала ночного миграционного полёта, довольно скудны. Масса тела тростниковых камышевок, начинавших ночные полёты во время весенней миграции на Куршской косе, составляла 12,8 г (от 11,2 до 14,6 г, $SD = 0,66$, $n = 60$, рис. 28). Запасы жира, рассчитанные как превышение масса тела над тощей массой птиц с данной длиной крыла, составляли от 0 до 3,35 г (в среднем 1,29 г, $SD = 0,62$, $n = 60$). Жирность, рассчитанная как процент от тощей массы тела, составляла в среднем 9,9% ($SD = 4,43$, $n = 60$). Энергетическую ценность запасенной

массы я принимаю равной $21,6 \text{ кДж}\cdot\text{г}^{-1}$. Это значение было получено в эксперименте с обыкновенным соловьём, который на протяжении многих часов летел в аэродинамической трубе (Klaassen et al., 2000), и близко к значению $25,3 \text{ кДж}\cdot\text{г}^{-1}$, полученному В.Р. Дольником и В.М. Гавриловым для зяблика на заре исследований энергетической цены полёта воробьиных птиц (Дольник, Гаврилов, 1971б). Данное значение существенно меньше энергетической ценности чистого жира, которую мы ранее принимали за основу для расчётов (Bolshakov et al., 2003a,b). Расход энергии на 1 ч полёта составлял у обыкновенного соловья $6,876 \text{ кДж}$ (Klaassen et al., 2000), что при введении поправки на массу тростниковой камышевки на основе уравнения цена полёта $\sim m^{0,665}$ (уравнение 5.8 из: Дольник 1995) дает для камышевки цену полёта $3,65 \text{ кДж}\cdot\text{ч}^{-1}$. В таком случае, 1 г накопленной массы позволяет камышевке лететь в течение 5,9 ч, а в среднем запасы жира у стартовавших весной на Куршской косе камышевок позволяли им лететь в течение 7,6 ч (от 0 до 19,8 ч). Следует отметить, что оценки возможной продолжительности полёта, сделанные здесь, существенно выше, чем приведённые в ранее опубликованной статье (Bolshakov et al., 2003a), из-за использования иных оценок энергетической стоимости миграционного полёта. Они основаны на новых экспериментальных данных, которые я полагаю более достоверными. При этом оценки как запасов жира у взлетающих птиц, так и вытекающей из величины этих запасов возможной дальности полёта являются весьма консервативными. Недавно было показано, что мигрирующие воробьиные птицы, в т.ч. камышевки, в экстремальной ситуации пересечения Сахары могут иметь очень низкую массу, существенно ниже обычно принимаемой за тощую массу этих видов, и оставаться живыми и в дальнейшем увеличивать массу и продолжать миграцию (Salewski et al., 2010a). Каркасный анализ садовых камышевок *Acrocephalus dumetorum*, пойманных во время миграции в Средней Азии, показал, что птицы с минимальным баллом жира (которых условно считали

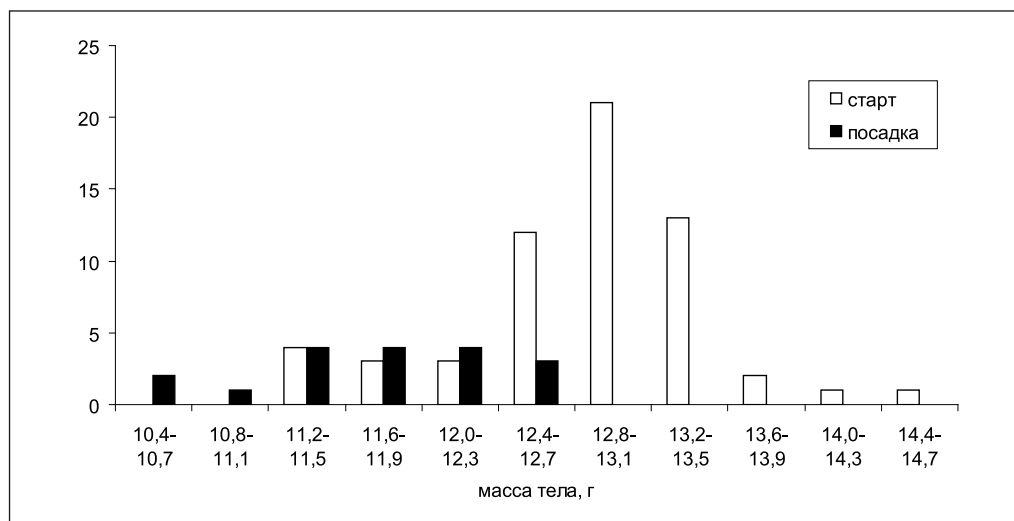


Рис. 28. Частотное распределение масса тела тростниковых камышевок в момент начала и окончания весеннего ночного миграционного полёта по данным отлова в высокие сети на Куршской косе.

«тощими») на самом деле содержат в среднем 0,5 г жира ($SD = 0,1$, $n = 13$); у индийских камышевок *A. agricola* соответствующее значение составляло 0,4 г ($SD = 0,1$, $n = 13$; Яблонкевич, 1987). У желтогорлых масковых певунов *Geothlypis trichas*, золотоголовых дроздовых певунов и Свэнсоновых дроздов *Catharus ustulatus* экстрагируемый жир у птиц с минимальным баллом жирности составляет от 9,8 до 19,7% от сухой массы тела (Seewagen, 2008). Следует, однако, помнить, что часть экстрагируемых липидов «тощих» особей — это резерв, который используется для полёта только в форсмажорных обстоятельствах или вовсе не может быть использован для метаболических целей (Blem, 1990; Viebach, 1996).

Средняя масса барсучков при миграционном старте весной на Куршской косе составляла 13,7 г (от 11,6 до 17,0 г, $SD = 1,17$, $n = 36$). Запасы жира составляли от 0,14 до 4,62 г (в среднем 2,05 г, $SD = 1,06$, $n = 36$), в процентах от тощей массы — 14,5% ($SD = 6,49$). Средние запасы жира позволяли барсучкам лететь 12,1 часа, от 0,8 до 27,3 ч. Эти наши оценки возможной продолжительности полёта также отличаются от оценок, сделанных в оригинальной статье (Bolshakov et al., 2003b), в сторону увеличения.

Масса тела болотных камышевок в момент начала ночного миграционного полёта весной на Куршской косе (только окольцованные ранее птицы) составляла 11,8 до 13,9 г, в среднем 13,0 г ($SD = 0,66$; $n = 9$). Окольцованные болотные камышевки были пойманы в промежутке от первого часа после захода до второго часа перед восходом (рис. 23). Масса особей, взлетевших в конце ночи, составила 13,1; 13,0 и 11,8 г. Реально эти птицы были вынуты из сетей за 65–60 мин до восхода, т.е. в сумеречное время. Поэтому у нас нет полной уверенности в том, что эти особи были пойманы в момент начала ночного миграционного полёта. Они были исключены из расчётов возможной дальности полёта.

Средняя масса птиц, начавших полёт в первом–четвёртом часу ночи, была 12,6–13,9 г, в среднем $13,2 \pm 0,25$ г ($n = 6$). Запасы жира этих птиц составляли 1,6–3,2 г, что позволяло им лететь на протяжении 9,0–17,9 ч.

Масса тела зарянок, пойманных в момент начала миграционного полёта, варьировала от 13,6 до 23,2 г и составляла в среднем 16,2 г ($SD = 1,31$, медиана 16,1 г, $n = 78$). Запасы жира, выраженные в абсолютных величинах, составляли в среднем 1,08 г (0–7,99 г, $SD = 1,17$, медиана 0,87 г, $n = 78$), в процентах от тощей массы — 6,2% ($SD = 5,85$, $n = 78$). Такие запасы жира теоретически могли позволить зарянкам лететь в среднем в течение 5,1 ч (принимая цену полёта у этого вида за $4,57$ кДж·ч⁻¹).

Средняя масса тростниковых камышевок, пойманных в момент начала ночного миграционного полёта весной на Куршской косе, превышала среднюю массу всех птиц, пойманных во время дневных перемещений в том же районе (12,15 г, $SD = 0,84$, $n = 1211$; критерий Стьюдента: $t = 5,82$, $P < 0,001$). Однако если взять только особей, пойманных вечером после 18 ч по местному времени (то есть когда масса тела сравнима с массой птиц, стартующих в начале ночи), различия перестают быть значимыми (12,88 г, $SD = 0,91$, $n = 47$; $t = 0,60$, $P = 0,55$). Точно такая же картина наблюдалась и у барсучков: масса птиц, пойманных в момент миграционного старта, превышала массу особей, пойманных в течение всего дня (12,70 г, $SD = 1,06$, $n = 652$; $t = 5,35$, $P < 0,001$), но не массу птиц, пойманных в вечерние часы (13,72 г, $SD = 0,97$, $n = 21$; $t = 0,14$, $P = 0,87$). У зарянок во время осенней миграции на Куршской косе средняя масса всех птиц, пойманных во время дневных перемещений, была практически такой же, как и у особей, пойманных в момент ночного старта (16,10 г, $SD = 1,17$, $n = 23420$, $t = 0,86$,

$P = 0,39$). Птицы же, пойманные вечером, весили даже больше, чем особи, пойманные в момент миграционного старта (16,77 г, $SD = 1,15$, $n = 1419$, $t = 4,10$, $P < 0,001$). Причиной этого, по-видимому, было то обстоятельство, что старт зарядок происходит более равномерно в течение ночи, и птицы, стартовавшие во второй половине ночи, весят меньше из-за метаболических потерь массы между моментом окончания дневной активности и стартом (Zimin, 2003).

В целом масса воробьиных мигрантов, начинающих ночной миграционный полёт, не отличается от средней массы птиц, находящихся на остановке — при том, что отловы на остановке включают особей, недавно завершивших предыдущий ночной полёт, птиц, пополняющих запасы жира, и птиц, готовых стартовать.

7.3. Ночные старты тощих птиц: существует ли обратная ночная миграция?

Среди начинающих ночной миграционной полёт тощие особи, масса которых не превышает среднюю тощую массу птиц с соответствующей длиной крыла. Даже учитывая, что наши оценки запасов жира весьма консервативны (см. выше), приходится признать, что птицы с очень небольшими запасами жира иногда начинают ночной миграционной полёт. Одно из возможных объяснений заключается в том, что тощие птицы совершают ночную обратную миграцию в поисках благоприятных мест для жиракопления (Åkesson et al., 1996b; Åkesson, 1999). Однако все аргументы, приводившиеся до недавнего времени в пользу существования ночной обратной миграции, на наш взгляд, допускали возможность иной интерпретации (Chernetsov, 2006). Различия в массе тростниковых камышевок, стартовавших осенью в миграционном и в обратном направлении в Фальстербу в южной Швеции, были на грани статистической значимости (в среднем 14,7 г, $n = 21$ и 13,6 г, $n = 6$; однофакторный дисперсионный анализ: $F_{1,25} = 3,78$, $P = 0,063$, Åkesson et al., 2002). Однако, во-первых, масса тростниковых камышевок, которые были снабжены передатчиками в данном исследовании, колебалась от 12,3 до 17,0 г (Åkesson et al., 2001), то есть действительно тощих птиц среди них не было вообще. Учитывая общее юго-западное направление миграции и тот факт, что расстояние от мыса Фальстербу до побережья о. Зеландия на юго-западе составляет ок. 25 км, даже самые тощие из помеченных особей могли без труда преодолеть этот «экологический барьер». Во-вторых, точность определения направления полёта при миграционном старте мелких воробьиных птиц, помеченных передатчиками VD-2В компании Holohil Systems (Åkesson et al., 2001, 2002) вызывает у нас серьёзные сомнения. Наш опыт прослеживания взлетающих мелких воробьиных птиц (размера зарядки или камышевки) не позволяет с уверенностью утверждать, что прием сигнала от летящей птицы всегда продолжается до момента, когда происходит выбор окончательного направления полёта.

Повторные отловы мигрантов к северу от места кольцевания осенью, которые в основном происходят с тощими особями (Åkesson, 1999), ещё менее убедительны. Поскольку большинство таких событий происходили в августе, они могли относиться к птицам, не начавшим миграцию, а совершающим послегнездовые перемещения, в т.ч. и ночные (Bulyuk et al., 2000; Mukhin, 2004; Mukhin et al., 2005, 2009). Точно так же могут объясняться и радарные наблюдения летящих ночью в северном направлении птиц на

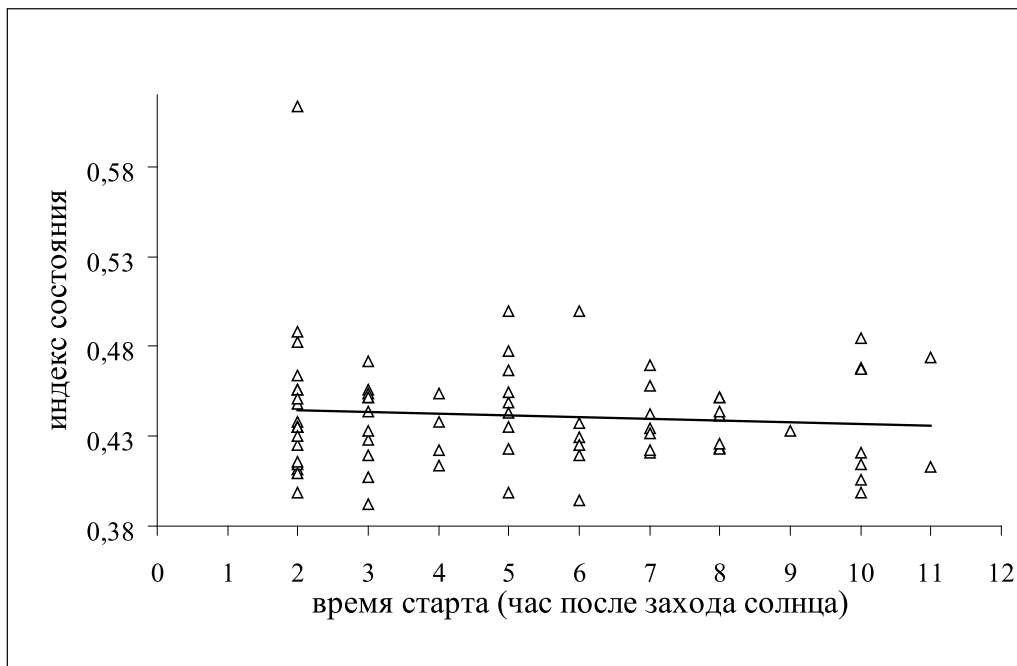


Рис. 29. Зависимость времени ночного старта у зарянок, пойманных в высокие сети осенью на Куршской косе, от индекса состояния в момент старта, пересчитанного на начало ночи (из Bulyuk, Tsvey, 2006).

юге Швеции (Zehnder et al., 2002) и в Израиле (Komenda-Zehnder et al., 2002). Впрочем, следует признать, что радарные треки в южном направлении, отмеченные в Израиле весной, скорее всего, относятся к мигрирующим птицам (Komenda-Zehnder et al., 2002).

Лишь в самое последнее время были получены убедительные доказательства того, что маложирные особи Свэнсонова дрозда (с баллом жирности, не превышающим 2 по 6-балльной шкале) действительно стартуют ночью в северном направлении во время осенней миграции на п-ве Форт Морган, северное побережье Мексиканского залива (Дж. Смолински, личн. сообщ.). Ночные старты в северном направлении были чётко зафиксированы автоматическими станциями слежения; дальность обнаружения передатчиков составляла не менее 25 км. Птицы улетали на север через залив Мобил, расстояние до северного кута которого составляет ок. 50 км. Дальность таких ночных бросков в направлении, противоположном миграционному, остаётся пока неизвестной. Минимальная оценка дальности — ок. 20 км.

По крайней мере перед пересечением такого серьёзного барьера, как Мексиканский залив (минимальное расстояние до п-ва Юкатан — ок. 1000 км), Свэнсоновы дрозды действительно иногда летят в направлении, обратном миграционному — по-видимому, в поисках оптимальных районов остановки. Неизвестно, насколько распространено это явление при миграции над районами с непрерывной возможностью остановки. Возможно, что в таком случае оно встречается заметно реже.

7.4. Связь между запасами жира и временем ночного миграционного старта

Первые гипотеза о зависимости времени начала ночного полёта от жирности птиц была высказана Ф. Муром и Д. Аборном на основе данных о времени старта 18 летних танагр, снабженных радиопередатчиками во время весенней миграции на юге США (Moore, Aborn, 1996). Эта мысль казалась логичной и заменила представления о существовании стартового порога жирности (Biebach, 1985), когда выяснилось, что среди начинающих миграционный полёт птиц были особи с небольшими запасами жира (Moore, Aborn, 1996). К сожалению, исследование американских авторов было проведено на небольшом материале, но самое главное — точное время миграционного старта 14 из 18 птиц не было ими точно определено (см. раздел 7.1.3).

Два недавних исследования посвящены подробному анализу связи между запасами жира и временем ночного миграционного старта воробьиных мигрантов (Bulyuk, Tvsey, 2006; Bolshakov et al., 2007). Обе работы выполнены на зарянках, что неудивительно: у этого вида, как мы уже видели, период ночных стартов растянут практически на всю ночь. Одна работа анализирует ночные отловы в высокие паутинные сети (Bulyuk, Tvsey, 2006), другая — старты птиц, помеченных микропередатчиками (Bolshakov et al., 2007). В.Н. Булюк и А.Л. Цвей обнаружили зависимости между индексом состояния зарянок в момент отлова (пересчитанным на начало ночи) и временем ночного старта (рис. 29, из Bulyuk, Tsvey, 2006). Анализ ковариации также не показал влияния взаимодействий между состоянием птиц при первом отлове (прибытии на миграционную остановку), продолжительности и эффективности остановки на время ночного старта (ANCOVA, $F_{3,70} = 0,627$, $P = 0,60$). На основании этих данных В.Н. Булюк и А.Л. Цвей отвергли энергетическую гипотезу контроля времени старта для зарянок, мигрирующих осенью.

Наша группа работала на телеметрическом материале и поэтому включила в анализ лишь тех зарянок, которые стартовали ночью после коротких остановок продолжительностью не более 2 дней (Bolshakov et al., 2007). Размах вариации времени ночных стартов был сходным у «тощих» (строго говоря, маложирных) и у среднежирных зарянок. Как весной, так и осенью жирные птицы стартовали в среднем несколько раньше, чем тощие (на 0,9 ч весной и на 2,0 ч осенью), но различия не были статистически значимыми (табл. 30, критерий Манна-Уитни: весна $W = 42$, $P = 0,66$; осень $W = 135$, $P = 0,13$). При этом тощие птицы стартовали осенью в среднем на 2,8 ч позже,

Таблица 30. Время ночных стартов зарянок на Куршской косе после 1–2-дневных остановок в зависимости от жирности при прибытии на остановку (из Bolshakov et al., 2007).

	Жирность при прибытии, г (среднее \pm SD)	<i>N</i>	Время взлета, мин после захода (медиана, размах)
Осень	малая (0,44 \pm 0,41)	21	429 (144–740)
	большая (2,89 \pm 0,66)	18	310 (122–743)
Весна	малая (0,53 \pm 0,49)	6	264 (123–450)
	большая (2,60 \pm 0,44)	16	207 (79–440)

чем весной (критерий Манна-Уитни: $U = 24$, $n_1 = 21$, $n_2 = 6$, $P = 0,02$), а жирные — на 1,7 ч позже ($U = 83$, $n_1 = 18$, $n_2 = 16$, $P = 0,035$, табл. 30).

Как осенью, так и весной зарядки, возобновляющие ночной полёт после продолжительных остановок, стартовали в среднем раньше после захода солнца, чем птицы, стартовые после коротких остановок. Корреляция между временем старта и продолжительностью остановки была отрицательной и значимой ($r = -0,43$, $P = 0,0008$, $n = 58$ для осени, $r = -0,50$, $P = 0,0007$, $n = 42$ для весны). Осенью эта зависимость наблюдалась лишь у птиц, прибывших на остановку тощими и предположительно пополнивших запасы жира ($r = -0,52$, $P = 0,002$, $n = 33$), но не у особей, прибывших жирными ($r = -0,34$, $P = 0,10$, $n = 25$). Весной корреляция между временем старта и продолжительностью остановки была значимой как у зарядок, прибывших тощими ($r = -0,52$, $P = 0,021$, $n = 19$), так и у особей, прибывших жирными ($r = -0,48$, $P = 0,019$, $n = 23$). Следует, однако, учесть, что в обеих группах птиц корреляции оказывались значимыми за счёт особей, сделавших действительно продолжительные остановки (>4 дней среди тощих птиц и >10 дней среди жирных).

По-видимому, запасы жира оказывают некоторое влияние на время старта зарядок, но это влияние было, во-первых, опосредовано погодными условиями, а во-вторых, проявлялось в первую очередь у птиц, которые совершают продолжительные миграционные остановки. Зарядки, которые остановились на продолжительный срок и, вероятнее всего, существенно увеличили запасы жира, начинали миграционный полёт в начале ночи. Птицы, возобновляющие миграцию на первую или вторую ночь после посадки, при сохранении благоприятных для полёта погодных условий (прежде всего попутного ветра) склонны к раннему относительно захода солнца началу миграционного полёта, даже если их запасы жира невелики.

7.5. Время окончания ночного миграционного полёта

Данных по времени окончания миграционного полёта значительно меньше, чем по времени его начала. Причины этого — методического характера, причём положение дополнительно усложняется тем, что по крайней мере некоторые ночные мигранты могут начинать миграционный полёт в течение всей ночи (см. выше). Из-за этого птица, пойманная в высокие сети без кольца, может быть как заканчивающей, так и начинающей миграционный полёт, и отличить их обычно невозможно. Традиционное представление о том, что посадка мигрантов происходит в основном в середине ночи (Moore, 1987; Kerlinger, Moore, 1989), не может быть принято, поскольку вся концепция приуроченности ночной миграции к первой половине ночи не соответствует современным данным (см. выше). Впервые на посадку утром как основную стратегию ночного полёта указал К.В. Большаков (1981) на основе данных визуальных наблюдений за ночной миграцией.

Наши данные по времени начала и окончания ночного полёта у пойманных в высокие паутинные сети птиц показывают, что тростниковые камышевки и барсучки во время весенней миграции заканчивают ночной полёт во второй половине ночи, начиная с начала третьего часа перед восходом (рис. 21, 22). У болотных камышевок определить время начала посадки невозможно, поскольку она, по-видимому, перекрывается по времени со стартом (рис. 23). Тем более это справедливо для зарядок, которые продолжают взлетать в течение всей ночи.

Очень интересные данные по окончанию ночного полёта несколькими видами дальних мигрантов содержатся в статье В.Н. Булюка (Bulyuk, 2006). Это данные по птицам, которые завершали последний ночной миграционный бросок весной и были пойманы в высокие паутинные сети в районе рождения. Факт размножения в месте отлова подтвержден отловами этих же особей в гнездовой сезон в другие годы. Из 10 особей трёх видов (шесть тростниковых камышевок, три болотные камышевки и одна славка-завирушка) 7 были впервые пойманы этой весной в навигационные сумерки в промежуток 120–60 мин до восхода. Одна тростниковая и одна болотная камышевки были пойманы в четвертом часу до восхода в астрономических сумерках, и единственная славка-завирушка попала также в четвертом часу до восхода, но глубокой ночью.

Не исключено, что многие или даже большинство птиц весной заканчивают миграционный полёт в последнем часу ночи перед восходом солнца. Однако таких птиц, даже если они попадают в высоко стоящие паутинные сети, невозможно отличить от особей, начинающих дневную активность.

Нет сомнений, что часть мигрантов заканчивают ночной полёт в полной темноте. На это указывают, в частности, отловы в неподходящих биотопах мигрантов, привлеченных песней своего или чужого вида (см. раздел 4.4). Значительная часть птиц, которые были обмануты акустическими стимулами, явно садились в условиях ограниченной видимости. У мигрирующих осенью дроздов посадка в конце ночи в общем не может считаться основным типом посадочного поведения, однако при попутных ветрах не менее 75% птиц завершают полёт в конце ночи (Bolshakov et al., 2002). При сильных встречных и встречно-боковых ветрах доля птиц, прекращающих ночной полёт в начале или середине ночи существенно возрастает, до 45–60%. Весной большинство дроздов продолжают ночной полёт до конца ночи (Bolshakov et al., 2002).

Об этом же свидетельствуют многочисленные прямые наблюдения на станциях кольцевания, в частности, на стационаре «Фрингилла» (Шаповал, 1981). В конце ночи в камерах ловушки могут оказываться птицы, которых там ранее не было и которые явно закончили миграционный полёт до рассвета.

Существующие данные указывают на то, что при благоприятных погодных условиях посадка начинается во второй половине ночи и, по-видимому, в основном происходит на рассвете. Разумеется, в случае резкого ухудшения погоды в течение ночи возможна массовая посадка в первой половине ночи. В качестве примера можно привести массовую посадку дроздов, наблюдавшуюся в свете теплиц 23 октября 1990 г. в Литве, когда более 200 птиц (в основном певчих дроздов) было отмечено на 100 м фронта миграции (Bolshakov et al., 2002). Это произошло в четвертом часу после захода солнца, когда благоприятная для миграции погода резко сменилась низкой облачностью и сильным туманом. При посадке некоторые птицы сталкивались с объектами на земле, погибали или были травмированы. Сотни экстренно приземлившихся дроздов привлекли большое количество ушастых сов *Asio otus*, которые успешно охотились на сидящих на земле птиц. Очевидно, посадка в первой половине ночи была для этих птиц вынужденной, сопровождалась повышенной смертностью и не является частью нормальной стратегии ночной миграции дроздов.

Кроме того, следует учитывать, что описанное выше расписание ночной миграции характерно для ситуации непрерывной возможности остановки. Данные радарных исследований в Сахаре показали, что хотя на рассвете плотность потока воробьиных ми-

грантов над этим экологическим барьером постепенно снижается, небольшое количество мигрантов продолжают лететь вплоть до вечера (Schmaljohann et al., 2007a,b). Впрочем, поскольку радар не позволяет определять виды летящих птиц, нет уверенности в том, что эти наблюдения относятся к типичным ночным мигрантам. Ясно, что пересекающие водные барьеры наземные птицы, которых рассвет застаёт над морем, вынуждены продолжать полёт, пока не достигнут суши. Но, повторим, мигрирующие над сушей ночные мигранты, не попавшие в форсмажорные погодные условия, заканчивают ночной полёт во второй половине ночи, обычно в утренних сумерках.

7.6. Масса тела птиц после миграционного броска

В нашем распоряжении имеются данные о состоянии птиц, пойманных в высокие паутинные весты в момент окончания миграционного полёта весной на Куршской косе для двух видов ночных мигрантов. Масса тростниковых камышевок, завершавших ночной миграционный полёт, составляла от 10,5 до 12,4 г, в среднем 11,7 г (SD = 0,67, n = 18, рис. 25, Bolshakov et al., 2003a). Она была в среднем на 1,1 г ниже, чем у взлетающих особей, различия были значимыми (критерий Стьюдента, $t = 6,31$, $P < 0,001$). Запасы жира садящихся особей варьировали от нуля до 1,07 г, составляя в среднем 0,36 г (SD = 0,35, n = 18). Масса тростниковых камышевок, пойманных в районе размножения в момент окончания последнего ночного миграционного броска весной, составляла от 11,0 до 12,7 г, в среднем 11,9 г (SD = 0,60, n = 6, Bulyuk, 2006). Масса птиц того же вида, пойманных во второй половине ночи на звуковую ловушку, составляла в среднем 11,9 г (от 10,1 до 14,0 г, SD = 0,75, n = 140). Все эти значения очень близки и, по-видимому, объективно отражают среднюю массу тростниковых камышевок, завершающих ночной миграционный полёт весной в Прибалтике.

Масса барсучков, пойманных в момент окончания весеннего ночного миграционного полёта на Куршской косе, составляла от 11,7 до 15,8 г, в среднем 13,1 г (SD = 1,41, n = 12, Bolshakov et al., 2003b). Она была в среднем на 0,6 г ниже, чем при миграционном старте, но эти различия не были статистически значимы ($t = 1,27$, $P > 0,10$). При этом средняя масса барсучков, пойманных на звуковую ловушку в конце ночи, была равна 12,1 г (от 10,5 до 15,7, SD = 0,96, n = 46). Это значение было значимо ниже, чем у птиц, пойманных без звуковой ловушки (критерий Стьюдента, $t_{12,46} = 2,84$, $P = 0,006$). По-видимому, привлеченные на звуковую ловушку барсучки (см. раздел 4.3) были в среднем более тощими, чем птицы, приземляющиеся в оптимальном биотопе без привлечения звуком. Поэтому я воздерживаюсь от того, чтобы приводить данные по массе других видов птиц, пойманных на звуковую ловушку. Неизвестно, насколько они репрезентативны для прекращающих миграционный полёт особей: не исключено, что тощие птицы более склонны реагировать на звуковую ловушку.

Этими данными практически исчерпывается материал по массе птиц, пойманных непосредственно в момент окончания миграционного полёта. Несомненно, однако, что масса мигрантов, пойманных в утренние часы в дни начала волн миграции в основном отражает массу недавно приземлившихся птиц. Как было формально показано нами с помощью моделей мечения — повторного отлова (Титов, Чернецов, 1999), вероятность того, что птица, впервые пойманная в первый день волны миграции, действительно только что прибыла, а не находилась в районе отлова ранее незамеченной, весьма ве-

лика (для зарянок осенью на Куршской косе — не менее 88%). Поэтому можно утверждать, что масса большинства птиц, пойманных в первые 1–2 часа после восхода солнца в дни начала миграционной волны, действительно отражает их посадочную массу. Проблема, однако, в том, что нет уверенности в том, что подвижность (которая в первую очередь определяет вероятность отлова) птиц, завершивших ночной миграционный полёт, не зависит от их жирности. Данные на этот счёт противоречивы (см. раздел 6.3) и не позволяют считать, что выборка птиц, пойманных в утренние часы, репрезентативна по массе в отношении всех только что приземлившихся особей.

7.7. Оценки энергетической цены миграционного полёта

Цену полёта птиц, выраженную в единицах базального метаболизма, обычно оценивают в 12 BMR (Дольник, 1995) или 10 BMR (Berthold, 2001). Имеется в виду, что при полёте птицы расходуют энергию в 10–12 раз быстрее, чем в состоянии покоя. Считается, что из-за биоэнергетического подобия птиц соотношение расхода энергии на полёт и уровня базального метаболизма остаётся приблизительно одинаковым у самых разных видов, несмотря на существенные различия в базальном метаболизме (Дольник, 1995). Это не касается только птиц, морфологически адаптированных к более эффективному полёту, чем другие виды, в частности ласточек и стрижей (Людеева, 1970; Дольник, Кинжевская, 1980).

Однако прямые измерения в аэродинамической трубе показали, что обыкновенный соловей расходует энергию при продолжительном миграционном полёте со скоростью $1,91 \pm 0,07$ Вт (Klaassen et al., 2000), что равняется $6,876$ кДж·ч⁻¹, или 6,0 BMR. Данные об уровне базального метаболизма обыкновенного соловья пересчитаны из другой работы тех же авторов (Lindström et al., 1999). Получается, что мигрирующий соловей расходует на полёт не больше энергии, чем ласточки — специализированные к полёту виды с высоким аэродинамическим качеством. Эти данные подтверждают ранние предположения В.Р. Дольника (1969, 1971) о том, что энергетическая цена миграционного полёта может оказаться существенно ниже, чем было принято считать.

Наши данные о начале и окончании ночного миграционного полёта в сочетании с данными о массе и жирности мигрантов, начинающих и заканчивающих миграционные броски, могут послужить основанием для независимой оценки энергетической цены миграционного полёта. У тростниковых камышевок средняя разница между массой взлетающих и массой садящихся птиц весной на Куршской косе составляла 1,1 г, что соответствует 23,76 кДж, если принимать энергетическую ценность запасенной массы равной $21,6$ кДж·г⁻¹ (Klaassen et al., 2000). Средняя продолжительность миграционного полёта тростниковых камышевок весной составляла ок. 4,1 ч (рис. 21, Bolshakov et al., 2003a), причём эта оценка, возможно, занижена за счёт того, что принято слишком раннее среднее время посадки. Как уже упоминалось, весьма вероятно, что часть птиц приземлялись в течение последнего часа ночи, когда их было не отличить от местных тростниковых камышевок или пролётных птиц, начавших утреннюю активность. В таком случае энергетическая цена миграционного полёта тростниковой камышевки составляет $5,80$ кДж·ч⁻¹.

Для расчётов были выбраны тростниковые камышевки, поскольку у этого вида оценки массы садящихся птиц, полученные разными методами, очень близки и, по-

видимому, репрезентативны. У других видов, например у барсучка, масса взлетающих и садящихся птиц не имеет статистически значимых различий. У зарянок масса птиц, пойманных в высокие сети в момент начала миграционного полёта (в среднем 16,2 г, раздел 7.4) была значимо выше, чем у птиц, пойманных в первые два утренних часа (15,57 г, SD = 0,98, n = 2463, t = 5,70, P < 0,001), однако различия составляли в среднем всего 0,63 г. Учитывая, что старты зарядок происходили в течение всей ночи, и у нас нет данных о среднем времени окончания ночного миграционного полёта, точно оценить расходы энергии на полёт не представляется возможным. В любом случае, оценки, сделанные на основе данных о массе мигрантов, начинающих и заканчивающих ночной миграционный полёт, указывают на цену полёта, существенно более низкую, чем 10 (Berthold, 2001) или 12 BMR (Дольник, 1995). Наши данные по тростниковым камышевкам говорят о цене миграционного полёта в 7,1 BMR. Это близко к оценке, сделанной для обыкновенного соловья в аэродинамической трубе (6,876 кДж·ч⁻¹, или 6,0 BMR) и несколько ниже оценки, сделанной для двух видов североамериканских дроздов (Свэнсонов дрозд и дрозд-отшельник *C. guttatus*). Дрозды тратили 15,5 кДж на час миграционного полёта в естественных условиях (Wikelski et al., 2003), BMR равняется 41,0 кДж·сутки⁻¹ у дрозда-отшельника и 40,2 кДж·сутки⁻¹ у Свэнсонова дрозда (Holmes, Sawyer, 1975), в среднем для двух видов 40,6 кДж·сутки⁻¹. Таким образом, в полёте дрозды тратили энергию в 9,2 раза быстрее, чем в покое.

Следует отметить, что опубликованная нами ранее оценка энергетической стоимости полёта барсучков, основанная на массе двух птиц, пойманных в Финляндии и на следующий день после ночного миграционного броска в Эстонии (Bulyuk, Chernetsov, 2000), скорее всего, завышена. Мы исходили из энергетической ценности потерь массы (1,0 и 1,2 г, соответственно) в 39 кДж·г⁻¹, т.е. предполагали их равными энергетической ценности жира. Это допущение некорректно. Если принять цену потерь массы равной 21,6 кДж·г⁻¹ (Klaassen et al., 2000), цену полёта оказывается 4,91 и 9,26 кДж·ч⁻¹, что соответствует 6,0 и 11,4 BMR, соответственно. Как указано в оригинальной публикации (Bulyuk, Chernetsov, 2000), второе значение, возможно, отражает высокую цену полёта в холодном фронте.

Сравним оценки цены миграционного полёта тростниковой камышевки, полученные различными методами. Как показано выше, расчёты, основанные на различиях между средней массой взлетающих и садящихся птиц, дают значение 5,80 кДж·ч⁻¹. Данные о скорости расходе энергии у летящего в аэродинамической трубе обыкновенного соловья можно пересчитать для тростниковой камышевки двумя разными способами. Если считать на основе формулы В.Р. Дольника для цены миграционного полёта (уравнение 5.8 из: Дольник, 1995), расход энергии на час полёта должен составить 3,65 кДж (см. раздел 7.2). Если исходить из системы универсальных энергетических коэффициентов (Дольник, 1995) и того, что соловей тратил на полёт энергию, эквивалентную 6,0 BMR, а базальный метаболизм тростниковой камышевки составляет ок. 19,5 кДж·день⁻¹ (Bolshakov et al., 2003a), цена полёта оказывается равной 4,87 кДж·ч⁻¹.

Полученные разными способами значения заметно различаются. Однако они в любом случае существенно ниже, чем значение, основанное на цене полёта в 12 BMR (Дольник, 1995), которое составляет 9,75 кДж·ч⁻¹. В настоящий момент наиболее реалистичным способом оценки расхода энергии птицами на миграционный полёт пред-

ставляется концепция, согласно которой адаптированные к дальней миграции виды птиц расходуют в природных условиях на полёт энергию, эквивалентную 6–7 значениям базального метаболизма у данного вида. Результаты измерений энергетической стоимости полёта, которые были проведены на вспугнутых птицах, летевших в течение короткого времени в режиме форсированного полёта (и дали результат 10–12 BMR), нельзя переносить на птиц, часами летящих миграционным полётом. И полевые данные, и экспериментальный материал однозначно указывают, что энергетическая цена миграционного полёта существенно ниже, чем принято считать. Наши расчёты подтверждаются недавно опубликованными телеметрическими данными по частоте взмахов крыльев нескольких видов североамериканских дроздов (Cochran et al., 2008). Частота взмахов крыльев тесно скоррелирована с мощностью полёта, и во время ночных миграционных бросков она была в среднем в 1,5 раза ниже, чем у тех же особей во время дневных кормовых полётов.

Взятые вместе, эти данные подтверждают давнее предположение В.Р. Дольника (1969, 1971) об относительной дешевизне миграционного полёта за счёт способности птиц изменять своё аэродинамическое качество.

Глава 8. Связь остановок и миграционного полёта: принципы организации миграции воробьиных птиц

Понятно, что чередование миграционных бросков и остановок определённым образом организовано. Целью нашего исследования миграционных остановок и бросков было выяснить, каким принципам эта организация подчиняется. Миграционный полёт зависит от остановок очевидным способом: во время полёта расходуется энергия, которая накапливается во время остановок. Поэтому необходимо иметь оценки как скорости накопления энергии во время остановок, так и скорости её расходования во время полёта.

8.1. Теоретически возможная скорость жиронакопления

Как было показано ранее (глава 2), обычно скорость жиронакопления в природе мала, максимальные известные значения описываются формулой $FDR_{\max} = 2,17 \text{ BM}^{-0,34}$, где BM — масса тела, выраженная в кг (Lindström, 2003). К примеру, тростниковая камышевка с тощей массой тела 10,0 г в оптимальных условиях может увеличивать массу на 1,04 г в сутки (следует напомнить, что речь идет о чистой скорости жиронакопления, после внесения поправки на суточные колебания массы). Если исходить из энергетической цены изменений массы тела в $21,6 \text{ кДж}\cdot\text{г}^{-1}$ и нашей оценки цены миграционного полёта в $4,87 \text{ кДж}\cdot\text{ч}^{-1}$ (как 6 BMR, см. раздел 7.7), сутки жиронакопления позволяют тростниковой камышевке накопить энергию, необходимую для 4,6 ч полёта. Учитывая, что средняя продолжительность ночного миграционного броска этого вида весной составляет ок. 4,1 ч (Bolshakov et al., 2003a), получается, что в оптимальных условиях энергию для одного весеннего броска средней продолжительности тростниковая камышевка может накопить менее чем за одни сутки остановки. Для сравнения, зарянка может накапливать за сутки до 29,2 кДж энергии, что при базальном метаболизме в $26,45 \text{ кДж}\cdot\text{сутки}^{-1}$ (среднее из четырёх опубликованных значений — 26,0 (Гаврилов, 1980); 29,1 (Gavrilov, 1985); 24,3 и 26,4 кДж·сутки⁻¹ (Гаврилов, 1981) и цене полёта в 6 BMR позволяет ей лететь в течение 4,4 ч.

В общем случае, максимальное количество усваиваемой за сутки энергии (daily metabolised energy, DME_{\max}) пропорционально массе тела в степени 0,72 (Kirkwood, 1983), а скорость расходования энергии в полёте пропорциональна массе тела в степени 0,67 (Дольник, 1995). Поэтому продолжительность полёта, возможного за счёт накопленной за сутки энергии, пропорциональна массе тела в степени 0,05. Иначе говоря, время, которое необходимо потратить для накопления энергии на час полёта, почти не зависит от массы птицы.

Эти расчёты исходят из максимальной скорости жиронакопления. Достигаемая в природе реальная скорость жиронакопления обычно существенно ниже (гл. 2). Кроме

того, в первые 1–2 дня после прибытия на миграционную остановку скорость жиронакопления может быть существенно ниже средней, нулевой или даже отрицательной (см. раздел 2.5). Поэтому в реальном мире птицам требуется существенно больше одних суток, чтобы накопить энергию на 4 часа ночного миграционного полёта.

8.2. Факторы, влияющие на решение начать миграционный полёт

Основной валютой во время миграции является энергия (а также безопасность, см. главу 3). Жирные птицы более склонны начинать миграционный полёт, чем тощие (Дольник, 1975; Wang, Moore, 1993; Jenni, Schaub, 2003; Fusani et al., 2009). Однако на основе одних лишь энергетических соображений невозможно построить реалистическую и вообще эвристически ценную модель, которая количественно описывала бы стратегию миграции воробьиных птиц. Как было показано в главе 3, попытки сделать это, предпринятые в рамках теории оптимальной миграции, не могут быть признаны удачными. Они не привели к созданию удовлетворительно описывающей эмпирические данные модели в первую очередь из-за того, что поведение птиц определяется не только энергетическими соображениями, но и очень сильно модифицируется внешней средой. Теоретически мелкие воробьиные в оптимальных условиях могут за сутки миграционной остановки накопить энергию для 4 ч миграционного полёта. На практике, однако, период устройства на миграционной остановке (search/settling) продолжается от нескольких часов до одних, иногда двух дней (раздел 6.3.2, рис. 16). Скорость жиронакопления в это время много ниже оптимальной, она может оказаться нулевой или даже отрицательной (Szulc-Olech, 1965; Pettersson, 1983; Hansson, Pettersson, 1989; Mädlow, 1997; Titov, 1999a; раздел 2.6). Естественно, такая «заминка на старте» существенно снижает среднюю скорость жиронакопления за все время остановки. Даже после окончания начального периода, когда скорость жиронакопления мала, у большинства особей она далеко не достигает максимальных значений, описываемых аллометрическим уравнением $FDR_{\max} = 2,17 BM^{-0,34}$ (Lindström, 1991, 2003). Скорость набора массы мигрантами сильно варьирует, причём значимые предикторы (например, исходная жирность) объясняют далеко не всю вариацию (Chernetsov, Titov, 2001a; Chernetsov et al., 2007).

В качестве примера можно привести проанализированные М. Шаубом и Л. Йенни данные по скорости жиронакопления у тростниковых камышевок, камышевок-барсучков и садовых славков в нескольких точках Европы и Северной Африки во время осенней миграции (Schaub, Jenni, 2000a). У тростниковых камышевок доля объясненной вариации скорости жиронакопления в лучшей генерализованной линейной модели составляла от 21,2 до 64,9% (13 точек); у барсучков от 26,0 до 38,4% (7 точек; сильно выпадающее значение 97,4% для стационара Меттнау отбрасываем, так как оно основано на анализе всего 10 особей); у садовых славков от 0,1 до 69,2% (12 точек). Самая высокая доля объясненной вариации из числа значений, основанных на анализе достаточно большой выборки ($n > 100$) составила 42,5% (скорость жиронакопления тростниковых камышевок на Меттнау). Предикторами были продолжительность остановки, начальная масса, дата (прогресс сезона) и линька. Таким образом, больше половины вариации скорости жиронакопления обычно остаётся не объясненной.

Кроме вариации скорости жиронакопления в течение остановки, влияние на миграционную стратегию, в частности на решение о начале полёта, могут оказывать погод-

ные условия, в первую очередь сила и направление ветра (Åkesson, Hedenström, 2000; Schaub et al., 2004; Tsvey et al., 2007). В.Н. Булюк и А.Л. Цвей проанализировали погодные условия, при которых стартовали зарянки, остановившиеся на Куршской косе более чем на один день и пойманные в момент начала ночного миграционного полёта в паутинные сети (Bulyuk, Tsvey, in prep.). Погода в ночь старта таких птиц не отличалась значительно от погоды в предшествующие ночи. По-видимому, начало миграционного полёта в значительной степени определяется эндогенными причинами (в том числе и энергетическими) и мало модифицируется погодными условиями. Возникает вопрос: если зарянки, совершившие продолжительные остановки, не выбирали благоприятную погоду для старта, почему они прилетали в среднем при значительно более высоком давлении и лучших ветровых условиях, чем отлетали? По-видимому, значительная часть птиц, стартовавших в неблагоприятных погодных (прежде всего ветровых) условиях, завершают полёт вскоре после старта, так что волны миграции не возникают. Наши данные по телеметрическому прослеживанию стартовых птиц подтверждают это: некоторые зарянки, взлетевшие при сильном встречном ветре, прекращают полёт и садятся в 1–2 км от места старта (Bolshakov et al., 2007).

После неудачной попытки миграционного старта птица на практике продолжает остановку. Что происходит с мигрантом в таком случае? Продолжает ли он увеличивать энергетические запасы, если экологические условия на остановке это позволяют? Такая ситуация может нередко складываться в сентябре – октябре в Европе, в частности в Прибалтике, когда условия, неблагоприятные для миграционного полёта (встречный западный и юго-западный ветер), благоприятны для жиронакопления на миграционных остановках (относительно высокая температура воздуха, Chernetsov, 2002b). Отдельные случаи отловов птиц с очень высокой жирностью, например, зарянок с массой >20 г, камышевок-барсучков с массой 18–19 г, дроздовидной камышевки с массой 45,5 г (Koleček, 2006) кажутся подтверждением такой точки зрения. С другой стороны, случаев отлова таких очень жирных птиц мало, и они носят редкий и случайный характер. С третьей стороны, как уже неоднократно подчеркивалось, вероятность отлова птицы сильно зависит от её подвижности, а подвижность птиц с очень большой жирностью может быть очень слабой. Из-за этого очень жирные особи могут быть встречаться в отловах заметно реже, чем в реальности, и представлять не такое редкое явление, как принято считать на основе данных отлова птиц на миграционных остановках.

Ветровые условия могут влиять не только на начало миграционного полёта, но и на его окончание. По крайней мере во время пересечения такого экологического барьера, как Сахара, воробьиные — ночные мигранты продолжают полёт после наступления рассвета, если ветер попутный, и садятся в пустыне, если он неблагоприятен для продолжения полёта (Schmaljohann et al., 2007a).

Наиболее приближенную к действительности качественную модель поведения птиц на миграционной остановке можно, на наш взгляд, представить следующим образом. На мигранта действуют четыре основные группы факторов, которые с определённой долей условности можно считать независимыми друг от друга и поэтому представлять в виде ортогональных осей в 4-мерном гиперпространстве: (1) текущее энергетическое состояние; (2) качество местообитания, действующее через скорость жиронакопления, которой можно достичь в данном районе остановки; (3) погодные условия, прежде всего благоприятность ветра; (4) положение на трассе миграции относительно

индивидуального расписания миграции. Наиболее склонны продолжить миграцию жирные птицы в бедном месте остановки в благоприятных для миграционного полёта погодных условиях, сильно задержавшиеся на трассе (например, из-за неблагоприятной погоды в предшествующие дни). Положение мигранта относительно каждой из этих осей влияет на его готовность начать миграцию: при благоприятных погодных условиях взлетают как жирные птицы (которые взлетели бы и в менее благоприятных условиях), так и менее жирные, которые в худшую погоду остались бы на остановке. В настоящее время есть сведения, что оптимальное временное расписание миграции может быть индивидуальным, как показывают данные о начале весенней миграции малыми веретенниками из Новой Зеландии на Аляску (Battley, 2006). В случае сильной задержки миграции (как, например, в мае – начале июня 1974 г. на южном побережье Финского залива у зарянки, Bolshakov, Rezvuy, 1998) готовы взлетать почти все особи, в том числе и такие, энергетические запасы которых малы. По-видимому, именно это явление лежит в основе того, что В.Р. Дольник называл увлечением мало-жирных птиц жирными, из-за чего образуются волны миграции (Блюменталь и др., 1967; Dolnik, Blyumental, 1967; Дольник, 1975). Увлечение было постулировано на примере дневных мигрантов из семейства вьюрковых (Дольник, 1975); его существование у одиночных ночных мигрантов кажется сомнительным. После периода сильных встречных ветров (крайне неблагоприятных для миграционного полёта) на Куршской косе наблюдается существенное увеличение числа ночных миграционных стартов зарянок в ночи при слабых и умеренных скоростях встречных ветров, т.е. при умеренно неблагоприятных условиях (Bulyuk, Tsvey, in prep.).

Влияние качества местообитания на решение о миграционном старте (и, таким образом, на продолжительность миграционной остановки) было показано в экспериментальных условиях. Зарянки и мухоловки-пеструшки в миграционном состоянии прекращали проявлять ночное беспокойство, если после периода голодания (имитирующего дальний миграционный бросок) им давали много корма. Беспокойство возобновлялось, если корм лимитировали, имитируя плохое для жиронакопления место остановки (Merkel, 1938, 1958; Viebach, 1985). В полевом эксперименте тростниковые камышевки, привлеченные в явно субоптимальный биотоп (поросшие ивняком песчаные дюны на Куршской косе) с помощью звуковой ловушки, покидали место остановки ночным миграционным полётом (Ktitorov et al., 2010). В первую же ночь стартовали все экспериментальные особи, даже самые тощие ($n = 10$).

Наша модель исходит из того, что разрешающее миграционный старт значение каждого из факторов не зафиксировано жёстко, а варьирует в определённом диапазоне, который определяется значениями других факторов. Это позволяет объяснить тот факт, что у птиц, пойманных в момент начала миграционного полёта, наблюдается широкий разброс значений массы (у тростниковой камышевки весной 11,2–14,6 г, $n = 60$; у барсучка 11,6–17,0 г, $n = 36$; у зарянки осенью 13,6–23,2 г, $n = 78$; раздел 7.2). Столь широкий разброс значений не позволяет говорить о некоей пороговой массе ночных мигрантов, «разрешающей» старт. Также и погодные условия, при которых наблюдаются миграционные старты (Bulyuk, Tsvey, 2006; Bolshakov et al., 2007; Tsvey et al., 2007) и фиксируются птицы, летящие ночным миграционным полётом (Richardson, 1978; Большаков, 1981), варьируют в очень широких пределах. Есть особи, которые начинают и совершают миграционный полёт при весьма неблагоприятных погодных условиях, что

и позволило В.Р. Дольнику написать, что «в отношении птиц ошибочно само понятие «лётная и нелётная погода»: перелётные птицы практически всепогодные летательные аппараты» (Дольник, 1975, с. 41). Разумеется, это не значит, что погодные условия вовсе не влияют на миграцию птиц. Но какой бы фактор мы ни рассматривали в отдельности, миграционный полёт может происходить (и начинаться) при столь большом диапазоне его значений, что создается впечатление, что бросок может быть начат любой особью в любом состоянии. Только совместное рассмотрение указанных групп факторов позволяет выделить закономерности.

В заключение стоит отметить, что предложенная модель является приложением к экологии миграций птиц широко известного закона ограничивающего фактора (Нинбург, 2005): из четырёх предложенных групп факторов наибольшее влияние на решение о начале миграционного полёта оказывает тот, который ближе всего к критическому значению.

Не следует также забывать, что независимость четырёх выделенных групп факторов (и, как следствие, ортогональность представляющих их осей) в большой степени условна. Текущее энергетическое состояние мигранта не зависит от качества биотопов в районе остановки только немедленно после прибытия на остановку. В дальнейшем второй параметр начинает влиять на первый. Текущая погода (ее благоприятность для миграционного полёта) обычно бывает скоррелирована с погодой в предшествующие дни, которая может влиять и на скорость жиронакопления (особенно у ближних, т.е. ранних, мигрантов весной), и на положение особи на трассе миграции. Однако утверждение, что «каждый фактор зависит от всех остальных», хотя формально верно, имеет небольшую эвристическую ценность. Поэтому есть смысл выделять группы относительно независимых друг от друга факторов, сознавая условность такого выделения.

8.3. Серии миграционных бросков и волнообразность пролёта

По-видимому, мелкие воробьиные птицы после продолжительной остановки, в ходе которой они накапливают значительное количество жира, чаще всего совершают несколько ночных миграционных бросков подряд. Миграционный бросок начинается, когда птицы накопят достаточное количество жира и определяется энергетическими соображениями и пространственно-временной программой миграции (Dolnik, Blyumental, 1967; Дольник, 1968, 1975; Berthold, 1990, 1996; Jenni, Schaub, 2003). Во всяком случае, мигранты, стартующие после продолжительных остановок, не ждут особо благоприятных условий для старта (Bulyuk, Tsvey, in prep.). В том случае, если погодные условия позволяют продвигаться по трассе миграции, затрачивая на полёт не слишком много энергии (турбулентность воздуха невелика, ветер благоприятствует полёту в миграционном направлении), полёт продолжается и в следующую ночь. Если благоприятная погода продолжается несколько суток, то жировые запасы мигранта расходуются не очень быстро и позволяют ему совершать миграционные броски в течение нескольких ночей подряд. Между этими бросками мигрирующая птица совершает однодневные остановки, т.е. является транзитной особью (transient в терминах моделей мечения — повторного отлова) в тех местах, где она останавливается. Такая тактика миграционного поведения характерна для воробьиных — ночных мигрантов как весной (Bolshakov et al., 2003a,b), так и осенью, как показывает анализ возвратов колец (Hall-Karlsson, Fransson, 2008).

При исследовании временного графика ночных миграционных стартов зарянок было показано, что готовность стартовать после однодневных остановок и отчасти время ночного старта определялись в основном погодой в предыдущую ночь, когда птица совершала предыдущий миграционный бросок (Bulyuk, Tsvey 2006). Зарянки могут продолжать серию ночных бросков, если до этого они мигрировали при попутных ветрах и сохранили достаточное количество энергоресурсов. Если же полёт происходил в неблагоприятных ветровых условиях и сопровождался большими затратами энергии, серия бросков заканчивается (Dolnik, Blyumental, 1967; Дольник, 1975). Не исключено, что на решение продолжить серию полётов может также влиять прогресс в продвижении в выбранном направлении в предыдущую ночь. Принято считать, что молодые птицы, мигрирующие в первый раз в жизни, не знают точного расположения конечной цели (Gwinner, Wiltschko, 1978; Berthold, 1990, 1996). Однако накапливается все больше данных в пользу того, что молодые особи могут контролировать своё положение на трассе миграции по внешним источникам информации, в частности, по параметрам геомагнитного поля (Beck, Wiltschko, 1988; Wiltschko, Wiltschko, 1992; Fransson et al., 2001; Kullberg et al., 2007; Chernetsov et al., 2008a; Henshaw et al., 2008, 2009).

В любом случае, как бы птицы ни реагировали на ветровые условия: через энергетические затраты или успех при продвижении к цели, этот погодный фактор является, по-видимому, одним из наиболее важных внешних факторов, который оказывает влияние на решение птиц продолжать миграцию в следующую ночь или нет. Изменения в ветровых условиях могут оказывать синхронизирующий эффект на циклы миграционной активности отдельных птиц (Dolnik, Blyumental, 1967; Дольник, 1975; Schaub et al., 2004). В результате динамика пролёта имеет выраженный волнообразный характер (Большаков 1981, Erni et al., 2002). Поскольку некоторые мигранты могут находиться на разных стадиях серии миграционных бросков (одни начинают, а другие — продолжают или завершают её), то у отдельных особей, прибывающих на остановку в одну и ту же ночь, может наблюдаться большая вариация в их продолжительности остановки и запасах жира (Tsvey et al., 2007).

Серия миграционных бросков завершается, когда запасы жира у мигрантов достигают нижнего допустимого порога и/или погода ухудшается. Использование такой миграционной стратегии во время осенней миграции может быть адаптивно к непредсказуемым и часто меняющимся погодным условиям. Такая стратегия позволяет птицам мигрировать при доминирующих осенью встречных ветрах и с максимальной выгодой использовать улучшение в погодных условиях. Эта же стратегия оптимальна и во время весенней миграции, когда резкие потепления, существенно улучшающие кормовую базу для насекомоядных птиц, вызываются вторжениями теплого воздуха с юга, которые одновременно создают благоприятные ветровые условия для миграции на север (Chernetsov, 2002b; Bolshakov et al., 2003a).

Количественное отражение подобной стратегии хорошо видно при анализе численности ежедневных отловов зарянок на остановке. Новые птицы появляются на остановке после ночей с любыми направлениями ветров. Их численность, однако, максимальна после ночей с попутными ветрами (Bulyuk, Tsvey, in prep.). В некоторых случаях заметное увеличение числа впервые пойманных зарянок можно было наблюдать также после ночей со слабыми или умеренными скоростями встречных ветров, если до этого в течение нескольких ночей подряд были сильные встречные ветра

(Baumgartner, 1997; Bolshakov, Rezvyi, 1998; Erni et al., 2002). Это могло быть связано с миграцией тех птиц, которые до этого длительное время оставались на миграционных остановках, не могли взлететь или сразу после старта прекращали миграцию при сильных встречных ветрах. Погодные условия могут синхронизировать серии бросков, совершаемых мигрирующими птицами, и создавать волны пролёта, которые отмечаются при проведении отловов или визуальных наблюдений (Блюменталь и др., 1967; Дольник, 1975).

Птицы стартуют при разных ветрах, но в случае неблагоприятной ветровой обстановки быстро прекращают полёт. Если же ветер благоприятный (весной или осенью) или хотя бы менее неблагоприятный, чем в предыдущие дни (осенью), большое число птиц продолжают полёт и формируется волна пролёта. Если на следующую ночь погода ухудшается, волна продолжается одну ночь и выражена не очень сильно. Если благоприятная погода продолжается, то жировые запасы мигранта расходуются не очень быстро и позволяют ему совершать миграционные броски в течение нескольких ночей подряд. В таком случае формируется выраженная сильная волна миграции, как было показано для рябинников во время весенней миграции (Большаков, 1992).

8.4. Отличия между весенней и осенней миграцией

Весенняя и осенняя миграции отличаются друг от друга прежде всего тем, что весной большинство взрослых птиц возвращаются в район своего предыдущего размножения (проявляют верность гнездовой территории), а многие молодые птицы возвращаются в район, который он запечатлели как место будущего размножения во время послегнездовых перемещений в предыдущем году (проявляют натальную филопатрию; Соколов, 1988, 1991, Sokolov, 1997). Не вдаваясь в дискуссию о доле молодых птиц разных видов, проявляющих филопатрию (или, если угодно, о дальности натальной дисперсии у разных видов птиц: Соколов и др., 1987; Соколов, 1991; Бардин, 1993; Высоцкий, 1994; Артемьев, 1994; Vysotsky, 2001; Chernetsov et al., 2006a,b), отметим, что факт возвращения значительного числа первогодков в район, линейные размеры которого на два–три порядка меньше дальности миграции, неоспорим и подтвержден многочисленными данными кольцевания. Это означает, что во время весенней миграции все или большинство мигрантов имеют цель, к которой они стремятся, в то время как во время осенней миграции цель перемещений могут иметь только взрослые особи, мигрирующие не в первый раз. Молодые птицы во время первой в своей жизни осенней миграции летят туда, где они раньше никогда не были. Господствующая в настоящее время в науке о регуляции миграций птиц концепция «часов и компаса» (которую правильнее было бы называть концепцией «календаря и компаса», Chernetsov et al., 2008b) исходит из того, что молодые особи летят определённое время в определённом направлении, затем меняют курс и снова летят в определённом направлении в течение известного времени, и т.д.; и в итоге оказываются в районе зимовки (Gwinner, Wiltschko, 1978; Berthold, 1990, 1996, 2001). Эта концепция с самого начала подвергалась критике на основании теоретических соображений (Rabøl, 1985), а в последнее время появляются и экспериментальные данные о том, что мигрирующие первогодки могут контролировать своё положение на трассе миграции на основе врождённой информации о «реперных» районах, т.е. некоторого, возможно прими-

тивного, подобия карты (Fransson et al., 2001; Kullberg et al., 2003, 2007; Chernetsov et al., 2008a). Однако даже если у молодых мигрантов есть некоторое подобие врождённой «карты» местности (Freake et al., 2006), её нельзя сравнивать с ситуацией весной, когда птицы осуществляют истинную навигацию по отношению к району размножения (Соколов, 1991). Молодые мигранты осенью в любом случае летят в незнакомые им места и точной цели миграции не имеют.

Не исключено, что наличие цели миграции весной и её отсутствие у большинства мигрантов осенью оказывает существенное влияние на миграционное поведение в эти сезоны. В.Н. Булюк показал, что по крайней мере некоторые особи дальних мигрантов из отряда воробьиных прибывают в места размножения весной ночным миграционным полётом, а не ищут их в ходе дневных перемещений после окончания последнего ночного миграционного броска (Bulyuk, 2006). Эти данные указывают на высочайшую точность навигации летящих ночным полётом мигрантов (порядка одного километра). Кроме того, большая часть птиц заканчивали полёт в конце ночи. Трудно представить, что все 10 особей, которые были пойманы в паутинные сети ночью в момент прибытия в район размножения (Bulyuk, 2006), стартовали с одного и того же расстояния до цели и летели в течение всей ночи. Очевидно, часть из них начинали полёт в середине или даже во второй половине ночи, с тем чтобы завершить его под утро. Расстояние до цели считается одним из основных факторов, которые определяют время начала ночного миграционного полёта весной (Bolshakov, Bulyuk, 1999; Bolshakov et al., 2007).

Помимо вышеупомянутых различий между весенней и осенней миграцией, которые равно действуют в любой части земного шара, возможно и существование различий, вызванных региональными особенностями погодных условий, в частности господствующих ветров. Так, в центральной и восточной Европе весной потепления, при которых резко возрастает активность насекомых и, таким образом, существенно улучшается кормовая база для насекомоядных птиц (каковыми являются большинство дальних мигрантов), обычно связаны со вторжениями теплого средиземноморского воздуха с юга или юго-запада. Именно эти ветра являются попутными для большинства мигрирующих воробьиных в этом регионе. Получается, что весной одни и те же синоптические погодные ситуации благоприятны как для миграционного полёта, так и для миграционных остановок. Это позволяет птицам совершать несколько миграционных бросков подряд, наиболее полно используя такие ситуации и быстро продвигаясь в миграционном направлении (Bolshakov et al., 2003a,b). Такое миграционное поведение тем более обосновано, если учесть, что весной перед многими мигрантами (в первую очередь перед самцами) стоит задача как можно скорее занять гнездовой участок высокого качества, и премия за прибытие в район размножения раньше конкурентов может быть весьма высока (Kokko, 1999).

Осенью в том же регионе теплые юго-западные ветра благоприятны для кормовой базы насекомоядных птиц, но являются встречными и тем самым неблагоприятны для миграционного полёта. Из-за этого миграционные броски часто происходят после продолжительных остановок. Кроме того, селективность мигрантов в отношении погодных условий может значимо варьировать по годам (Tsvey et al., 2007). В некоторые годы птицы мигрируют при менее благоприятных погодных условиях, чем в другие — по-видимому, из-за более редкой встречаемости благоприятных условий. Данная ситуация является частным случаем общего правила, описанного в разделе 8.2.

Очевидно, что в других регионах господствующие в разные сезоны погодные (в первую очередь ветровые) условия могут по-разному влиять на миграцию птиц. Относительно неплохо изучены в этом отношении запад Евразии и восток Северной Америки. Ситуации, которые складываются в других частях света, остаются крайне слабо изученными и представляют широкое поле для исследований региональных аспектов миграций птиц (см., например, работы по миграции в Средней Азии: Dolnik, 1990; Большаков, 2001; Bolshakov, 2002, 2003; Raess, 2008). Эти исследования позволяют лучше понять и некоторые фундаментальные закономерности миграции птиц.

8.5. Характеристика миграции типичного дальнего ночного мигранта из отряда воробьиных

Представим типичного дальнего мигранта, например тростниковую камышевку, гнездящуюся в Восточной Европе. Молодые тростниковые камышевки начинают дальние миграционные перемещения в возрасте ок. 50–55 дней (Mukhin, 2004), во всяком случае, не позже 60 дней (Chernetsov, Mukhin, 2001). Таким образом, осенняя миграция большинства особей начинается во второй половине августа. По крайней мере у некоторых видов настоящей ночной осенней миграции предшествуют ночные полёты в более или менее широких окрестностях района рождения. Функция этих полётов до конца не ясна. Возможно, они нужны для исследования окрестностей места рождения, куда выжившие особи будут стремиться вернуться на следующий год (Соколов, 1991), или для развития ориентационных и/или навигационных способностей (Mukhin et al., 2005).

Для взрослых воробьиных нескольких видов (наиболее заметный материал получен для тростниковой камышевки) было показано, что первый осенний ночной миграционный бросок начинается с заметной массой и жирностью, в среднем 17,6% от тощей массы ($SD = 5,6$; $n = 6$; Bulyuk, 2010). Средняя масса взрослых тростниковых камышевок, которые начинали миграционные броски с места размножения, практически не отличалась от значений, характерных для транзитных взрослых особей этого вида (Bulyuk, 2010). Это позволяет предположить, что птицы начинают миграцию с развитым миграционным состоянием, и первый же ночной миграционный бросок может быть весьма дальним. Предварительные данные телеметрического прослеживания позволяют предположить, что сходная ситуация наблюдается и у молодых особей (Косарев, Кобылков, 2010).

Тростниковые камышевки из восточной Прибалтики мигрируют через Пиренейский полуостров (Чернецов, 1999), расстояние до которого составляет ок. 2000 км; другие виды дальних мигрантов преодолевают ок. 1500 км до Средиземноморского побережья. Средняя скорость осенней миграции (продвижения по трассе с учётом остановок) у окольцованных в Швеции тростниковых камышевок составляла в среднем $39 \text{ км}\cdot\text{день}^{-1}$ (Bensch, Nielsen, 1999), т.е. на преодоление 2000 км птиц должны потратить ок. 50 дней. Возможно, впрочем, что в данном исследовании скорость движения по трассе была несколько занижена, т.к. часть особей были окольцованы в период послегнездовых перемещений до начала осенней миграции. У других видов дальних мигрантов оценки скорости миграции выше; так, у шведских барсучков она составляла в среднем $55 \text{ км}\cdot\text{день}^{-1}$ (Bensch, Nielsen, 1999), а у славков р. *Sylvia* колеба-

лась от 43 до 93 км·день⁻¹ в зависимости от вида и района происхождения (Fransson, 1995). В таком случае на достижение Средиземноморья может быть потрачено меньше времени, от 25 до 40 дней.

В первой половине октября молодая прибалтийская тростниковая камышевка достигает северного края экологического барьера, который представляет Средиземное море и Сахару, и начинает накапливать запасы жира, необходимые для его пересечения. Если до этого большая часть миграции происходила без накопления больших запасов жира, которые существенно увеличивали бы энергетическую цену полёта (см. раздел 3.5), то теперь мигрант оказывается перед необходимостью накапливать большие запасы жира (более 50% от тощей массы, возможно, до 100%), которые радикально увеличивают расход энергии при полёте.

Современные данные широкомасштабных радарных исследований миграции воробьиных птиц в Сахаре ясно показывают, что основной стратегией пересечения пустыни является полёт в течение ночи и посадка днём (Schmaljohann et al., 2007a,b). Выдвинутая Р.Э. Моро около полувека назад концепция беспосадочного пересечения Сахары, предполагающая непрерывный полёт в течение нескольких суток (Moreau, 1961), уже давно вызывала вопросы (Bairlein, 1985, 1988; Viebach et al., 1986), а теперь может считаться отвергнутой (Schmaljohann et al., 2007a; Salewski et al., 2010b). Правда, с энергетической точки зрения это не упрощает, а лишь усугубляет ситуацию для мигрантов, т.к. во время дневного отдыха в пустыне расстояние до цели (относительно благоприятных районов в Сахеле) не сокращается, а энергия продолжает расходоваться (считается, что со скоростью ок. 0,5% массы тела в час; Meijer et al., 1994; Salewski et al., 2010b).

После пересечения Сахары в тропической Африке различные воробьиные — дальние мигранты используют очень разные пространственные стратегии. Некоторые виды, такие как мухоловка-пеструшка (Salewski et al., 2002) или варакушка (Markovets, Yosef, 2005), имеют определённую территорию, где они проводят весь период зимовки и куда они возвращаются из года в год. Другие дальние мигранты, такие как пеночка-весничка, широко перемещаются внутри Африки, так что их перемещения вполне можно называть внутриафриканскими миграциями (Jones, 1995; Salewski et al., 2002). Эти перемещения могут быть более или менее регулярными, но об их физиологической основе известно немного (но см. Terrill, 1990a). Впрочем, их рассмотрение увело бы нас далеко от основной темы — характеристики сезонных миграций, осенней и весенней.

Начало весенней миграции изучено очень слабо. Это один из наименее изученных периодов годового цикла у дальних мигрантов, а в последнее время, когда благодаря применению микропередатчиков достигнут существенный прогресс в исследовании послегнездового периода жизни воробьиных птиц перед началом осенней миграции (Vega Rivera et al., 1998, 2003; Mukhin, 2004; Mukhin et al., 2005), наверное, самый малоизученный.

Считается, что начало весенней миграции находится под эндогенным контролем (Berthold, 1996), но в последнее время появляются данные, что и этот параметр может модифицироваться влиянием внешней среды, в частности, количества осадков в районе зимовки (Sokolov, Kosarev, 2003). Так или иначе, скорость движения птиц по трассе весной обычно бывает выше, чем осенью (Hall-Karlsson, Fransson, 2008). Принято счи-

тать, что основная причина этого — в необходимости как можно раньше оказаться в районе размножения, т.к. особи, прибывшие первыми, имеют возможность занять оптимальные для размножения участки (Kokko, 1999). В первую очередь это, конечно, относится к самцам. Как было указано в предыдущем разделе, весной у европейских дальних мигрантов погодные ситуации, благоприятные для миграционного полёта, совпадают с ситуациями, благоприятными для питания и жиронакопления, т.е. для успешных остановок. Это также способствует быстрому движению по трассе весенней миграции. Мы не знаем, сколько времени уходит у палеарктико-африканских мигрантов на перемещения внутри Африки и особенно на жиротложение, необходимое для пересечения Сахары и Средиземного моря. После пересечения Средиземного моря миграционные перемещения внутри Европы к районам размножения занимают, по-видимому, не более 30 дней.

В последние десятилетия сезон весенней миграции большинства воробьиных птиц, в том числе дальних мигрантов, сдвинулся на более ранние календарные сроки (Moritz, 1993; Mason, 1995; Соколов и др., 1999а,б; Sokolov et al., 1998; Sokolov, Payevsky, 1998; Sokolov, 2000). Есть данные, что в западной Европе, где зимы стали гораздо мягче, а вёсны — намного более ранними, этот сдвиг весенней миграции недостаточен и приводит к тому, что несмотря на более ранние календарные сроки прилёта и размножения, фенологически размножение происходит позднее, чем несколько десятилетий назад (Both, Visser, 2001; Both et al., 2005). В результате, в частности, мухоловки-пеструшки в Нидерландах в настоящее время размножаются слишком поздно, в субоптимальные фенологические сроки. Предполагается, что причина этого — в недостаточной лабильности эндогенно запрограммированных сроков начала весенней миграции у дальних мигрантов. В районах, где сроки весенних фенологических явлений сдвинулись не настолько радикально (например, в Европейской части России), такого рассогласования сроков начала размножения пока не наблюдается.

Заключение

Основные положения, которые были выработаны в результате анализа собственных и литературных данных по миграционным остановкам и полёту воробьиных птиц из категории ночных мигрантов, сформулированы в виде следующих выводов.

1. Воробьиные птицы совершают миграционные остановки на 1–15 суток и только перед пересечением экологических барьеров (водных пространств, больших пустынь) и сразу после них, продолжительность остановок может достигать 20–25 дней. Значительная часть птиц останавливаются на один день и совершают несколько ночных миграционных бросков подряд. Остальные особи останавливаются на больший срок. При оценках средней продолжительности остановок с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова наиболее корректно оценивать долю птиц, остановившихся на один день («транзитных» особей), и среднюю продолжительность остановки остальных особей.

Остановки птиц на один день не означают, что район исследований «неблагоприятен для миграционных остановок», а основная масса мигрантов останавливаются на продолжительный срок и существенно увеличивают массу тела в других местах. Такое представление ошибочно: в каждой точке значительная доля мигрантов останавливаются на один день просто потому, что многие особи совершают несколько ночных миграционных бросков подряд, и такое поведение широко распространено среди воробьиных — ночных мигрантов.

2. Средняя скорость увеличения массы во время миграционных остановок варьирует от нулевой или даже отрицательной до ок. 0,5% от тощей массы тела в сутки, но может достигать 10% в сутки. Скорость жиронакопления не является постоянной в ходе миграционной остановки: она часто бывает нулевой или отрицательной в первые 1–2 дня после прибытия на остановку, затем возрастает и может снова падать в последние дни остановки, особенно если начало миграционного броска откладывается из-за неблагоприятных погодных условий. Средняя скорость жиронакопления часто отрицательно зависит от начальной массы птицы. Осенью скорость жиронакопления может увеличиваться от начала сезона к его концу, даже при уменьшении обилия и доступности пищи. Значительную часть индивидуальных вариаций средней скорости жиронакопления не удастся объяснить с помощью независимых факторов, вводимых в модели множественной линейной регрессии.

Распространённое мнение, что наблюдаемая широкая вариация скорости жиронакопления в ходе миграционных остановок есть артефакт, вызванный методами оценки этого показателя (действительно весьма несовершенными), ошибочно. Данная вариация, в том числе и индивидуальная — это естественный феномен, вызванный разнородностью особей, которые совершают миграцию, и различиями в условиях мест остановки. Существование в природе столь широкой индивидуальной вариации скорости жиронакопления подрывает основу концепции оптимальной миграции, сог-

ласно которой каждому набору внешних условий соответствует единственное оптимальное значение этого параметра.

3. Зависимости между энергетическими параметрами миграционных остановок (скоростью жиронакопления, продолжительностью остановок и запасами энергии при начале миграционного броска) принято описывать с помощью теории оптимальной миграции. Эта теория является практически общепринятой парадигмой в современной науке о миграциях птиц, и все рассуждения о существующем миграционном поведении и об эволюции миграции принято вести в её рамках. Непредвзятый анализ оригинальных и литературных данных заставляет признать попытки вывести количественные закономерности, предпринятые в рамках этой теории, неудачными. Фундаментальное для теории оптимальной миграции представление об U-образной зависимости мощности полёта птиц от его скорости неверно. У птиц с высоким аэродинамическим качеством затраты энергии на полёт независимы от его скорости в широком диапазоне скоростей. Вплоть до жирности ок. 25–30% от тощей массы воробьиных мигрантов, транспорт излишков массы является практически бесплатным, т.е. возможная дальность полёта прямо пропорциональна запасам жира. Существующие представления являются попыткой приложения стационарной аэродинамики полёта самолётов к нестационарному случаю — полёту птиц.

Глобальный недостаток теории оптимальной миграции заключается также в том, что её исходные допущения принципиально непроверяемы. Варьируя эти исходные допущения, можно изменить предсказания моделей так, что они будут удовлетворительно объяснять практически любые наборы полевых данных. Хотя саму идею поиска количественных и качественных зависимостей между параметрами миграционных остановок следует признать интересной и плодотворной, эвристическая ценность теории оптимальной миграции в её нынешнем виде весьма ограничена.

4. Правильный выбор оптимального биотопа во время миграционных остановок имеет большое (часто решающее) значение для успешного совершения миграции. Ночные мигранты, как правило, успешно решают эту задачу визуально уже в момент окончания миграционного полёта. Число птиц, которые приземляются в совершенно непригодных для их обитания биотопах, весьма ограничено. Обычно это происходит в условиях экстремально ограниченной видимости (дождь, туман). Птицы водно-болотных местообитаний для выбора биотопа используют не только визуальные, но и акустические стимулы; причем реагируют не только на песню своего вида, но и на песню других видов, характерных для данного биотопа (т.е. являющуюся его акустическим маркёром). Реакция на песню, по-видимому, является врождённой или вырабатывается в первые недели жизни.

Во время миграции птицы часто активно используют биотопы, сильно отличающиеся от предпочитаемых в период размножения. Кроме выбранных биотопов, существенное значение для скорости жиронакопления мигрирующих птиц имеет и более широкий ландшафтный контекст (на масштабе в несколько километров).

5. Предельным случаем выбора оптимального участка среди малопригодной для жиронакопления (или даже существования) матрицы являются остановки на островах в море или в оазисах в пустыне. Предположение, что подобные островные местообитания являются «экологическими ловушками» для остановившихся там птиц, которые не могут увеличивать свои запасы энергии из-за их низкой ёмкости и высокой концен-

трации птиц, не подтверждается полевым материалом. Даже на небольших островах и в небольших оазисах средняя скорость жиронакопления мигрантов обычно не ниже, чем в непрерывных местообитаниях.

6. Дневные перемещения ночных мигрантов не являются видом полётной миграционной активности и направлены на поиск оптимальных с точки зрения возможности жиронакопления и безопасности мест остановки. Как правильно, они происходят в пределах оптимального макростообитания и не в миграционном направлении. Исключениями являются т.н. утренние перемещения, цель которых — компенсация ветрового дрейфа, произошедшего во время предыдущего ночного полёта, и миграционные перемещения птиц со смешанным ритмом полётной активности (дроздов, желтоголовых королек и др.).

Характер пространственно-ориентированного поведения воробьиных мигрантов на остановках сильно варьирует. Одни виды птиц (например, зарянка) после окончания ночного миграционного броска перемещаются на масштабе сотен метров, после чего или возобновляют миграционный полёт в первую или вторую ночь после прилёта, или занимают индивидуальный участок и остаются на нем в течение всего периода остановки (до 15 дней). Другие виды (в частности, мухоловка-пеструшка весной) широко перемещаются в поисках локальных скоплений корма в течение всего периода миграционной остановки. Не исключено, что в разных экологических условиях даже один и тот же вид воробьиных птиц на миграционных остановках может придерживаться разных пространственных стратегий. Такие случаи, однако, пока не были показаны с помощью телеметрического прослеживания, которое является наиболее корректным методом изучения пространственных перемещений остановившихся мигрантов.

Основным фактором, который определяет пространственное поведение мигрантов во время остановок, является распределение в пространстве и времени предпочитаемого ими корма. Если корм равномерно распределён в пространстве и предсказуем во времени, мигранты занимают (и в некоторых случаях охраняют) индивидуальные участки. Виды, корм которых непредсказуемо распределён во времени и пространстве и образует локальные скопления, совершают широкие перемещения.

7. Господствующие представления о временном расписании ночного миграционного полёта неточны. Синхронное начало ночного полёта во время вечерних сумерек характерно только для дальних мигрантов в условиях короткой ночи весной. Старты мигрантов на ближние и средние дистанции происходят в течение всей ночи. Жирность птиц, начинающих ночной миграционный полёт, варьирует в весьма широких пределах и не отличается значительно от средней жирности птиц, находящихся на миграционной остановке. Среди стартующих птиц встречаются особи с очень небольшими запасами энергии, явно недостаточными для полёта в течение всей ночи. После коротких остановок (1–2 дня) время миграционного старта не зависит от запасов энергии птиц. После более продолжительных остановок птицы с большими запасами энергии (т.е. способные лететь долго) взлетают в начале ночи, а особи с запасами энергии, достаточными для непродолжительного полёта — ближе к концу ночи. Не исключено, что начало миграции во второй половине ночи связано со стремлением закончить миграционный полёт в период утренних сумерек, чтобы иметь больше возможностей для выбора оптимального биотопа.

8. Оригинальные полевые данные о массе птиц в момент начала и окончания ночного полёта позволяют оценить расходы энергии на миграционный полёт. У адаптирован-

ных к дальним перелетам мелких воробьиных птиц они превышают уровень их базального метаболизма в 6–7 раз. Это существенно меньше, чем оценка стоимости полёта в 12 BMR (Дольник, 1995), полученная в результате измерений на вспугнутых птицах в течение короткого времени в режиме форсированного полёта. Эти оценки нельзя переносить на птиц, которые летят миграционным полётом в течение нескольких (иногда многих) часов подряд. И полевые данные, и экспериментальный материал указывают, что энергетическая цена миграционного полёта ниже, чем принято считать.

9. Решение о начале миграционного полёта принимается птицей под воздействием многих факторов, которые могут быть объединены в четыре основные группы. Эти группы факторов можно считать независимыми друг от друга и представлять в виде осей в 4-мерном гиперпространстве: (1) имеющиеся запасы энергии; (2) качество местообитания, выраженное через скорость жиронакопления; (3) погодные условия, в первую очередь благоприятность ветра для полёта; (4) положение птицы на трассе относительно индивидуального расписания миграции. В этом гиперпространстве существует зона, в которой миграционные старты разрешены. Чем более благоприятны погодные условия, тем меньше нужно запасов энергии для начала полёта. Чем более птица задержана на трассе миграции, тем более она мотивирована стартовать, несмотря на неблагоприятные погодные условия для полёта и невысокие уровень жировых резервов.

Перспективы исследований экологии и поведения воробьиных птиц во время миграции

На данном этапе развития миграционных исследований предложенная модель остаётся качественной. Создание количественной модели пока не представляется возможным из-за трудностей, связанных с оценкой качества местообитания: оценить его через скорость жиронакопления можно только для тех особей, которые остались, но не для тех, которые его покинули. Не меньшую трудность представляет оценка положения птицы на трассе относительно неизвестного нам индивидуального расписания миграции, которое определяет мотивацию к продолжению миграции («чистую» мотивацию, свободную от влияния качества местообитания, запасов энергии и погодных условий). В настоящее время даже создание качественной модели представляется шагом вперед в понимании принципов организации миграции птиц.

Целенаправленные исследования экологии и поведения птиц на миграционных остановках начались в конце 1980-х гг. и интенсивно развивались в последующие два десятилетия. В оценке продолжительности миграционных остановок был достигнут очень большой прогресс с помощью стохастических моделей мечения — повторного отлова и телеметрического прослеживания. Модели мечения — повторного отлова позволили оценить продолжительность миграционных остановок статистически корректно на основе биологически реалистичных предположений. Кроме того, и это следует подчеркнуть, использование этого метода позволило не только оценивать среднюю продолжительность остановок, но и анализировать внутривидовую изменчивость этого показателя, очень важную для понимания стратегии миграционных бросков и остановок.

Метод телеметрии позволил получить надёжные данные о пространственном поведении мигрантов во время остановок. Однако проблема достоверной оценки скорости

жиронакопления не может считаться удовлетворительно решённой. Чтобы охарактеризовать принципы организации остановок и полёта (т.е. организации миграции птиц), необходимо не только знать усреднённую за весь период остановки скорость жиронакопления, но и иметь ежедневные оценки этой скорости в течение каждого дня остановки, причём птицы не должны многократно подвергаться отлову и не должны получать дополнительный корм в большом количестве.

В настоящее время в области изучения экологии и поведения воробьиных птиц на миграционных остановках наблюдается определённый застой, что позволяет подвести некоторые промежуточные итоги. Дальнейший прогресс может быть достигнут, во-первых, за счёт расширения пространственного масштаба телеметрического прослеживания благодаря переходу от наземной к спутниковой телеметрии мелких воробьиных птиц. Это позволило бы точно оценивать время начала и окончания и дальность миграционных бросков особей с известной массой и запасами жира. Не исключено, что такая возможность появится в обозримом будущем, если будет реализована инициатива ICARUS, целью которой является спутниковое прослеживание мелких животных, в т.ч. птиц, с помощью обычных миниатюрных VHF-передатчиков (Wikelski et al., 2007; Robinson et al., 2010). Другая возможность приблизиться к достижению этой цели — усовершенствование геолокаторов, которые позволяют отслеживать перемещения мелких воробьиных птиц с точностью до 100–200 км (Stutchbury et al., 2009, 2010; Bächler et al., 2010). Второе направление — это возможность многократно повторно оценивать массу остановившихся мигрантов в природе без существенного воздействия на них. Это позволило бы измерять скорость жиронакопления и её изменения в ходе остановки и оценивать её зависимость от биотопических и ландшафтных условий, текущего энергетического состояния птицы, погоды и множества других факторов. В таком случае предложенная качественная модель миграционного поведения мигрирующих воробьиных могла бы стать количественной.

Литература

- Артемьев А.В. 1994. Отношение мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) к территории в юго-восточном Приладожье // В.Б. Зимин (ред.). Территориальное поведение птиц. Петрозаводск: изд-во КНЦ РАН. С.92–112.
- Бардин А.В. 1988. Оценка выживаемости пухляков и хохлатых синиц с помощью стохастических методов мечения и повторного отлова // М. Жалакявичюс (ред.). Тезисы докл. XII Прибалтийской орнитол. конф. Вильнюс. С.11–13.
- Бардин А.В. 1990. Оценка ежегодной сохраняемости взрослых особей в населении зяблика (*Fringilla coelebs*) на Куршской косе // Р.Л. Потапов (ред.). Орнитологические исследования в Палеарктике. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.210. С.18–34.
- Бардин А.В. 1993. Филопатрия, дисперсия и процент возврата // Рус. орнитол. журн. Т.2. Вып.1. С.109–118.
- Бардин А.В. 1998. Опыт приложения ридит-анализа к данным визуальной оценки жировых резервов (на примере анализа суточной динамики жирности больших синиц *Parus major* в зимний период) // Рус. орнитол. журн. Вып.49: экспресс-выпуск. С.17–24.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир. Т.1. 667 с. Т.2. 477 с.
- Блюменталь Т.И., Гаврилов В.М., Дольник В.Р. 1967. О причинах волнообразности миграции зяблика // Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц. Таллин. Вып.4. С.69–80.
- Большаков К.В. 1977. Изучение ночных миграций птиц (методический аспект) // В.Д. Ильичев (ред.). Методы изучения миграций птиц (Матер. Всес. школы-семинара). М.: Наука. С.77–96.
- Большаков К.В. 1981. Реконструкция полной картины ночного пролета и эффективность обнаружения ее разными методами // В.Р. Дольник (ред.). Методы обнаружения и учета миграций птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.104. С.95–123.
- Большаков К.В. 1992. Вечерние перемещения и старт ночного миграционного полета у дрозда-рябинника (*Turdus pilaris*): предварительные результаты // В.А. Паевский (ред.). Вопросы экологии популяции птиц. Труды Зоол. ин-та РАН. СПб. Т.247. С. 18–42.
- Большаков К.В. 2001. Итоги крупномасштабного исследования ночной миграции птиц в аридно-высокогорной зоне запада Центральной Азии (программа «Азия») // Е.Н. Курочкин, И.И. Рахимов (ред.). Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Труды Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Казань: Магариф. С.372–393.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М.: Наука. 189 с.
- Высоцкий В.Г. 1994. Анализ некоторых случаев дальней дисперсии у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* // Рус. орнитол. журн. Т.3. Вып.2/3. С.207–212.
- Высоцкий В.Г. 1998. Простой способ расчёта истинной средней продолжительности остановки у мигрирующих птиц // Рус. орнитол. журн. Вып.52: экспресс-выпуск. С. 3–19.
- Гаврилов В.М. 1974. Метаболизм линяющих птиц // Зоол. журн. Т.53. Вып.9. С.1363–1375.
- Гаврилов В.М. 1980. Направления биоэнергетических адаптаций к сезонности климата у птиц // И.А. Нейфельдт (ред.). Экология, география и охрана птиц. Сб. пленарных докладов VII Всес. орнитол. конф. Л.: ЗИН АН СССР. С.83–97.
- Гаврилов В.М. 1981. Суточные изменения метаболизма покоя у птиц // Орнитология. Вып.16. С.42–50.
- Гаврилов Э.И. 1998. Индивидуальные сроки пролета индийского и черногрудого воробьев в предгорьях Западного Тянь-Шаня // Е.Н. Курочкин (ред.). Современная орнитология 1998. М.: Наука. С.204–223.

- Дольник В.Р. 1968. Роль жировых депо в регуляции метаболизма и поведения птиц по время миграции // Зоол. журн. Т.47. Вып.8. С.1205–1216.
- Дольник В.Р. 1969. Биоэнергетика летящей птицы // Журн. общей биол. Т.30. С.273–291.
- Дольник В.Р. 1971. Энергетика перелетов птиц // Л.П. Познанин (ред.). Вопросы орнитологии. Итоги науки. Серия Биология. Зоология позвоночных. М. Т.2. С.52–81.
- Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 399 с.
- Дольник В.Р. 1981. Прогноз осеннего дневного пролета птиц на основе динамической модели // Дольник В.Р. (ред.). Методы обнаружения и учета миграций птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.104. С.133–143.
- Дольник В.Р. 1982. Проблемы миграций птиц над аридными и горными районами Средней Азии // Орнитология. Вып.17. С.13–17.
- Дольник В.Р. (ред.). 1985а. Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.137. 197 с.
- Дольник В.Р. (ред.). 1985б. Ночные миграции птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.138. 149 с.
- Дольник В.Р. (ред.). 1987. Исследование миграции птиц в аридных и горных районах Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.173. 169 с.
- Дольник В.Р. 1995. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. // Труды Зоол. ин-та РАН. СПб.: Наука. Т.179. 360 с.
- Дольник В.Р., Большаков К.В., Жалакявичюс М.М. 1981. Реконструкция полной картины дневного пролета и эффективность обнаружения её разными методами // В.Р. Дольник (ред.). Методы обнаружения и учета миграций птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.104. С.70–79.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М. 1971а. Калорический эквивалент изменения веса тела у зяблика (*Fringilla coelebs*) // Р.Л. Потапов (ред.). Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.50. С. 226–235.
- Дольник В.Р., Гаврилов В.М. 1971б. Расход энергии на полет у некоторых воробьиных птиц // Р.Л. Потапов (ред.). Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.50. С. 236–242.
- Дольник В.Р., Кинжевская Л.И. 1980. Бюджеты времени и энергии в гнездовой период у стрижа (*Apus apus*) и ласточек (*Delichon urbica*, *Hirundo rustica*) // Зоол. журн. Т.59. Вып.12. С.1841–1851.
- Дольник В.Р., Паевский В.А. 1976. Рыбачинская ловушка // В.Д. Ильичев (ред.). Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М.: Наука. С.73–81.
- Зехтинджиев П.Х. 1989. Характеристика явлений годового цикла камышевок (*Acrocephalus* spp.) южного Причерноморья Болгарии и их географическая изменчивость. Диплом. работа. Л.: ЛГУ. 53 с.
- Иваницкий В.В. 1998. Пространственно-ориентированное поведение птиц // Орнитология. Вып.28. С.6–25.
- Косарев В., Кобылков Д. 2010. Развитие предмиграционного ожирения на местах размножения у тростниковых камышевок (*Acrocephalus scirpaceus*) перед началом осенней миграции по данным радиотелеметрии // Е.Н. Курочкин, А.В. Давыгора (ред.). Орнитология в Северной Евразии. Матер. XIII Междунар. орнитол. конф. Северной Евразии. Оренбург: Изд-во ОПГУ. С.163.
- Люлеева Д.С. 1970. Энергия полёта у ласточек и стрижей // Доклады АН СССР. Сер. биол. Т.190. №6. С.1467–1469.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий: история, биология, охрана. Т.2: Певчие птицы. Л.: Изд-во ЛГУ. 504 с.
- Мухин А.Л., Чернецов Н.С., Кишкинев Д.А. 2005. Песня тростниковой камышевки, *Acrocephalus scirpaceus* (Aves, Sylviidae), как акустический маркер водно-болотного биотопа во время миграции // Зоол. журн. Т.85. Вып.8. С.995–1002.
- Нинбург Е.А. 2005. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Т-во научных изданий КМК. 138 с.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2005. Формы миграционной активности в годовом цикле птиц // Н.П. Иовченко (ред.). Орнитологические исследования в Приладожье. СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета. С.18–60.

- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2008. Миграционная активность в годовом цикле воробьиных птиц и формы ее проявления // Зоол. журн. Т.87. Вып.4. С.446–457.
- Паевский В.А. 1985. Демография птиц. // Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука. Т.125. 285 с.
- Паевский В.А. 1999. Адаптивная сущность миграций: опасны ли для птиц их ежегодные перелеты? // Зоол. журн. Т. 78. Вып.3. С.303–310.
- Паевский В.А. 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. СПб., М.: Т-во научных изданий КМК. 235 с.
- Панов И.Н., Чернецов Н.С. 2010а. Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 1: Основные параметры миграционных остановок // Труды Зоол. ин-та РАН. Т.314. №1. С.93–104.
- Панов И.Н., Чернецов Н.С. 2010б. Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 2: Реакция на акустические маркёры и выбор биотопа на миграционной остановке // Труды Зоол. ин-та РАН. Т.314. №2. С.173–183.
- Попельных В.В. 2002. Экология камышевок *Acrocephalus* spp. в юго-восточном Приладожье. СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета. 144 с.
- Соколов Л.В. 1988. Филопатрия перелетных птиц // Орнитология. Вып.23. С.11–25.
- Соколов Л.В. 1991. Филопатрия и дисперсия птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.230. 233 с.
- Соколов Л.В., Высоцкий В.Г., Бардин А.В. 1987. Послегнездовая дисперсия мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) на Куршской косе // Р.Л. Потапов (ред.). Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.163. С. 126–135.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., Морозов Ю.Г. 1999а. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 1. Динамика сроков миграции // Зоол. журн. Т.78. Вып.6. С. 709–717.
- Соколов Л.В., Марковец М.Ю., Шаповал А.П., Морозов Ю.Г. 1999б. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции у воробьиных птиц на Куршской косе Балтийского моря. 2. Влияние температурного фактора на сроки миграции // Зоол. журн. Т.78. Вып.9. С.1102–1109.
- Титов Н.В., Чернецов Н.С. 1999. Стохастические модели как новый метод оценки продолжительности миграционных остановок птиц // Успехи соврем. биол. Т.119. №4. С.396–403.
- Фёдоров В.А. 1990. Барсучок — *Acrocephalus schoenobaenus* (L.) // Т.А. Рымкевич (ред.). Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. С.86–88.
- Фёдоров В.А., Мухин А.Л. 1998. О постювенильной линьке тростниковой камышевки *Acrocephalus scirpaceus* // Рус. орнитол. журн. Вып. 39: экспресс-выпуск. С.3–7.
- Цвей А.Л. 2008. Стратегии миграции зарянки (*Erithacus rubecula*) в восточной Прибалтике. Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН. 201 с.
- Чернецов Н.С. 1998. К вопросу о направленности послегнездовой дисперсии у барсучка *Acrocephalus schoenobaenus* (Passeriformes, Sylviidae) // Зоол. журн. Т.77. Вып.12. С.1394–1396.
- Чернецов Н.С. 1999. Миграционные стратегии камышевок *Acrocephalus* spp. в пределах Европы. Дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН. 167 с.
- Чернецов Н.С. 2003. Экология и поведение воробьиных птиц на миграционных остановках: постановка проблемы // Орнитология. Вып.30. С.136–146.
- Чернецов Н.С., Булок В.Н., Ктиторов П.С. 2010. Роль Джаныбекского оазиса как места миграционных остановок дендрофильных видов воробьиных птиц // Поволжский экол. журн. №2. С.204–216.
- Чернецов Н.С., Титов Н.В. 2003. Питание и стратегия весенней миграции зарянки, *Erithacus rubecula* (Aves, Turdidae), в юго-восточной Прибалтике // Зоол. журн. Т.82. Вып.12. С. 1525–1529.
- Шаповал А.П. 1981. Видовой и количественный состав мигрирующих птиц, попадающих ночью в стационарные ловушки на Куршской косе // Х.А. Михельсон (ред.). Тезисы докл. X Прибалтийской орнитол. конф. Ч. 1: Фаунистика и биотопическое распределение птиц. Миграция и миграционная ориентация птиц. Рига. С.180–183.
- Шумаков М.Е. 1985. Ориентация некоторых видов ночных мигрантов, останавливающихся осенью в северной части Памиро-Алая (Алайская долина) // В.Р. Дольник (ред.). Ночные миграции птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.138. С.136–142.

- Яблонкевич М.Л. 1987. Масса тела, водные и энергетические компоненты птиц в периоды весеннего и осеннего пролетов на о. Барсакельмес Аральского моря // В.Р. Дольник (ред.). Исследование миграции птиц в аридных и горных районах Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.173. С.49–71.
- Яблонкевич М.Л., Большаков К.В., Булюк В.Н., Елисеев Д.О., Ефремов В.Д., Шамурадов А.К. 1985. Масса тела и жирность птиц, пролетающих весной через пустыни Средней Азии // В.Р. Дольник (ред.). Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.137. С.11–59.
- Яблонкевич М.Л., Шаповал А.П. 1987. Масса тела, энергетические резервы и поведение некоторых видов ночных мигрантов во время дневной остановки в период осеннего пролета на острове Барсакельмес Аральского моря // В.Р. Дольник (ред.). Исследование миграции птиц в аридных и горных районах Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Л. Т.173. С.13–47.
- Якшис Я.Я. 1976. Поведение птиц в ловушках // В.Д. Ильичев (ред.). Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. М.: Наука. С.81–85.
- Able K.P. 1982. Skylight polarization patterns at dusk influence migratory orientation in birds // *Nature*. Vol.299. No.5883. P.550–551.
- Able K.P. 1989. Skylight polarization and the orientation of migratory birds // *J. Exp. Biol.* Vol.141. No.1. P.241–256.
- Able K.P. 1993. Orientation cues used by migratory birds: A review of cue-conflict experiments // *Trends Ecol. Evol.* Vol.8. No.10. P.367–371.
- Aborn D.A., Moore F.R. 1997. Pattern of movement by Summer Tanagers (*Piranga rubra*) during migratory stopover: a telemetry study // *Behaviour*. Vol.134. No.13–14. P.1077–1100.
- Agatsuma R., Ramenofsky M. 2006. Migratory behaviour of captive white-crowned sparrows, *Zonotrichia leucophrys gambelii*, differs during autumn and spring migration // *Behaviour*. Vol.143. No.10. P.1219–1240.
- Åkesson S. 1999. Do passerine migrants captured at an inland site perform temporary reverse migration in autumn? // *Ardea*. Vol.87. No.1. P.129–137.
- Åkesson S., Alerstam T., Hedenström A. 1996a. Flight initiation of nocturnal passerine migrants in relation to celestial orientation conditions at twilight // *J. Avian Biol.* Vol.27. No.1. P.95–102.
- Åkesson S., Hedenström A. 2000. Wind selectivity of migratory flight departures in birds // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.47. No.3. P.140–144.
- Åkesson S., Karlsson L., Walinder G., Alerstam T. 1996b. Bimodal orientation and the occurrence of temporary reverse bird migration during autumn in south Scandinavia // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.38. No.5. P.293–302.
- Åkesson S., Walinder G., Karlsson L., Ehnбом S. 2001. Reed warbler orientation: initiation of nocturnal migratory flights in relation to visibility of celestial cues at dusk // *Anim. Behav.* Vol.61. No.1. P.181–189.
- Åkesson S., Walinder G., Karlsson L., Ehnбом S. 2002. Nocturnal migratory flight initiation in reed warblers *Acrocephalus scirpaceus*: effect of wind on orientation and timing of migration // *J. Avian Biol.* Vol.33. No.4. P.349–357.
- Alatalo R.V., Alatalo R.H. 1979. Resource partitioning among a flycatcher guild in Finland // *Oikos*. Vol.33. No.1. P.46–54.
- Alerstam T. 1976. Nocturnal migration of thrushes (*Turdus* spp.) in southern Sweden // *Oikos*. Vol.27. No.3. P.457–475.
- Alerstam T. 1990. *Bird Migration*. Cambridge, N.Y.: Cambridge Univ. Press. 420 p.
- Alerstam T., Hedenström A. 1998. The development of bird migration theory // *J. Avian Biol.* Vol.29. No.4. P.343–369.
- Alerstam T., Hedenström A., Åkesson S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants // *Oikos*. Vol.103. No.2. P.247–260.
- Alerstam T., Lindström Å. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety // E. Gwinner (ed.). *Bird Migration*. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P.331–351.
- Alerstam T., Rosén M., Bäckman J., Ericson P.G.P., Hellgren O. 2007. Flight speeds among bird species: allometric and phylogenetic effects // *PLoS Biology*. Vol.5. No.8. P.1656–1662.

- Bächler E., Hahn S., Schaub M., Arlettaz R., Jenni L., Fox J.M., Afanasyev V., Liechti F. 2010. Year-round tracking of small trans-Saharan migrants using light-level geolocators // PLoS ONE. Vol.5. No.3. P.e9566.
- Baggot G.K. 1986. The fat contents and flight ranges of four warbler species on migration in North Wales // Ringing and Migration. Vol.7. No.1. P.25–36.
- Bairlein F. 1981. Ökosystemanalyse der Rastplätze von Zugvögeln // Ökol. Vögel (Ecol. Birds). Bd.3. S.7–137.
- Bairlein F. 1983. Habitat selection and associations of species in European passerine birds during southward, post-breeding migrations // Ornis Scand. Vol.14. P.239–245.
- Bairlein F. 1985. Body weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in the central Sahara // Oecologia. Vol.66. No.1. P.141–146.
- Bairlein F. 1987. The migratory strategy of the garden warbler: a survey of field and laboratory data // Ringing and Migration. Vol. 8. No.1. P.59–72.
- Bairlein F. 1988. How do migratory songbirds cross the Sahara? // Trends Ecol. Evol. Vol.3. No.8. P.191–194.
- Bairlein F. 1992a. Recent prospects on trans-Saharan migration of songbirds // Ibis. Vol.134. Suppl.1. P.41–46.
- Bairlein F. 1992b. Morphology-habitat relationships in migrating songbirds // J.M. Hagan III, D.W. Johnston (eds.). Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. P. 356–369.
- Bairlein F. 1995. Manual of field methods. European-African Songbird Migration Network. Wilhelmshaven: Inst. für Vogelforschung. 26 p.
- Bairlein F. 1996. Ökologie der Vögel. Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm: G. Fischer. 149 S.
- Bairlein F. 1998. The European-African songbird migration network: new challenges for large-scale study of bird migration // Biol. Cons. Fauna. Vol.102. No.1. P.13–27.
- Bairlein F. 2000. Photoperiode und Nahrungsangebot beeinflussen zugzeitliche Fettdeposition // Jahresh. Inst. für Vogelforschung. Bd.4. S.5.
- Balança G., Schaub M. 2006. Post-breeding migration ecology of Reed *Acrocephalus scirpaceus*, Moustached *A. melanopogon* and Cetti's Warbler *Cettia cetti* at a Mediterranean stopover site // Ardea. Vol.93. No.2. P.245–257.
- Barriocanal C., Robson D., Montserrat D. 2002. Synoptic situation on long-step night migration by a Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* on outward migration // Revista Catalana d'Ornitologia. Vol.19. No.1. P.30–34.
- Bastian A. 1992. Mobilität von Kleinvögeln in einem süddeutschen Rastgebiet während der Wegzugperiode // Ökol. Vögel (Ecol. Birds). Bd.12. H.2. S.121–163.
- Battley P.F. 2006. Consistent annual schedules in a migratory shorebird // Biol. Lett. Vol.2. No.4. P.517–520.
- Bauchinger U., Biebach H. 2001. Differential catabolism of muscle protein in garden warblers (*Sylvia borin*): flight and leg muscle act as a protein source during long-distance migration // J. Comp. Physiol. B. Vol.171. No.4. P.293–301.
- Bauchinger U., Biebach H. 2005. Phenotypic flexibility of skeletal muscles during long-distance migration of garden warblers: muscle changes are differentially related to body mass // Annals New York Acad. Sci. Vol.1046. P.271–281.
- Bauchinger U., Wohlmann A., Biebach H. 2005. Flexible remodeling of organ size during spring migration of the garden warbler (*Sylvia borin*) // Zoology. Vol.108. No.1. P. 97–106.
- Bayly N.J. 2006. Optimality in avian migratory fuelling behaviour: a study of a trans-Saharan migrant // Anim. Behav. Vol.71. No.1. P.173–182.
- Bayly N.J. 2007. Extreme fattening by sedge warblers, *Acrocephalus schoenobaenus*, is not triggered by food availability alone // Anim. Behav. Vol.74. No.3. P.471–479.
- Bayly N.J., Rumsey S.J.R. 2007. Grasshopper Warbler *Locustella naevia* autumn migration — findings from a study in southeast Britain // Ringing and Migration. Vol.23. No.3. P.147–155.
- Beck W., Wiltshko W. 1988. Magnetic factors control the migratory direction of Pied Flycatchers (*Ficedula hypoleuca* Pallas) // H. Ouellet (ed.). Acta XIX Congr. Int. Ornithol. Vol.2. Ottawa: Univ. of Ottawa Press. P.1955–1962.

- Bensch S., Hasselquist D., Hedenström A., Ottosson U. 1991. Rapid moult among palaeartic passerines in West Africa: an adaptation to the oncoming dry season? // *Ibis*. Vol.133. No.1. P.47–52.
- Bensch S., Nielsen B. 1999. Autumn migration speed of juvenile Reed and Sedge Warblers in relation to date and fat loads // *Condor*. Vol.101. No.1. P.153–156.
- Bernstein M.H., Thomas S.P., Schmidt-Nielsen K. 1973. Power input during flight in the fish crow *Corvus ossifragus* // *J. Exp. Biol.* Vol.58. No.2. P.401–410.
- Berthold P. 1990. Spatiotemporal programmes and genetics of orientation // *Experientia*. Vol.46. No.4. P.363–371.
- Berthold P. 1996. Control of bird migration. London: Chapman and Hall. 355 p.
- Berthold P. 2001. Bird Migration: a general survey. 2nd ed. Oxford, N.Y.: Oxford Univ. Press. 253 p.
- Betts M.G., Hadley A.S., Rodenhouse N., Nocera J.J. 2008. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird // *Proc. R. Soc. B*. Vol.275. No.1648. P.2257–2263.
- Bibby C.J., Green R.E. 1980. Foraging behaviour of migrant Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories // *J. Anim. Ecol.* Vol.49. No.2. P.507–521.
- Bibby C.J., Green R.E. 1981. Autumn migration strategies of Reed and Sedge Warblers // *Ornis Scand.* Vol.12. No.1. P.1–12.
- Bibby C.J., Green R.E., Pepler G.R.M., Pepler P.A. 1976. Sedge Warbler migration and reed aphids // *Brit. Birds*. Vol.69. No.10. P.384–399.
- Biebach H. 1985. Sahara stopover in migratory flycatchers: fat and food affect the time program // *Experientia*. Vol.41. No.5. P.695–697.
- Biebach H. 1990. Strategies of trans-Saharan migrants // E. Gwinner (ed.). *Bird Migration*. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P.352–367.
- Biebach H. 1996. Energetics of winter and migratory fattening // C. Carey (ed.). *Avian energetics and nutritional ecology*. N.Y.: Chapman & Hall. P. 280–323.
- Biebach H. 1998. Phenotypic organ flexibility in garden warblers *Sylvia borin* during long-distance migration // *J. Avian Biol.* Vol.29. No.4. P.529–535.
- Biebach H., Friedrich W., Heine G. 1986. Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-Saharan migrating passerine birds // *Oecologia*. Vol.69. No.3. P.370–379.
- Bingman V. 1980. Inland morning flight behavior of nocturnal passerine migrants in eastern New York // *Auk*. Vol.97. No.3. P.465–472.
- Blem C.R. 1976. Patterns of lipid storage and utilization in birds // *Am. Zool.* Vol.16. No.4. P.671–684.
- Blem C.R. 1990. Avian energy storage // D.M. Power (ed.). *Current Ornithology*. Vol.7. N.Y.: Plenum Press. P.59–113.
- Blem C.R. 2000. Energy balance // G.C. Whitton (ed.). *Sturkie's Avian Physiology*. San Diego: Academic Press. P.327–341.
- Bolshakov C.V. 2002. The Palaearctic-African bird migration system: The role of desert and highland barrier of western Asia // *Ardea*. Vol.90. No.3. P.515–523.
- Bolshakov C.V. 2003. Nocturnal migration of passerines in the desert-highland zone of western Central Asia: selected aspects // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (eds.). *Avian migration*. Berlin, Heidelberg: Springer. P.225–236.
- Bolshakov C.V., Bulyuk V.N. 1999. Time of nocturnal flight initiation (take-off activity) in the European Robin *Erithacus rubecula* during spring migration: direct observations between sunset and sunrise // *Avian Ecol. Behav.* Vol.2. P.51–74.
- Bolshakov C.V., Bulyuk V.N. 2001. New comprehensive systematic data concerning the time of nocturnal departure in some passerine migrants in autumn // *Ring*. Vol.23. No.1–2. P.131–137.
- Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Sinelschikova A. 2000. Study of nocturnal departures in small passerine migrants: retrapping of ringed birds in high mist-nets // *Vogelwarte*. Vol.40. No.4. P.250–258.
- Bolshakov C., Bulyuk V., Chernetsov N. 2003a. Spring nocturnal migration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*: departure, landing and body condition // *Ibis*. Vol.145. No.1. P.106–112.
- Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Mukhin A., Chernetsov N. 2003b. Body mass and fat reserves of Sedge Warblers during vernal nocturnal migration: departure versus arrival // *J. Field Ornithol.* Vol.74. No.1. P.81–89.

- Bolshakov C.V., Chernetsov N. 2004. Initiation of nocturnal flight in two species of long-distance migrants (*Ficedula hypoleuca* and *Acrocephalus schoenobaenus*) in spring: a telemetry study // *Avian Ecol. Behav.* Vol.12. P.63–76.
- Bolshakov C.V., Chernetsov N., Mukhin A., Bulyuk V.N., Kosarev V., Ktitorov P., Leoke D., Tsvey A. 2007. Time of nocturnal departures in European robins, *Erithacus rubecula*, in relation to celestial cues, season, stopover duration and fat stores // *Anim. Behav.* Vol.74. No.4. P.855–865.
- Bolshakov C.V., Rezvyi S.P. 1998. Time of nocturnal flight initiation (take-off activity) in the European Robin *Erithacus rubecula* during spring migration: visual observations between sunset and darkness // *Avian Ecol. Behav.* Vol.1. P.37–49.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. 2002. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 2001 // *Avian Ecol. Behav.* Vol.9. P.67–114.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. 2003c. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 2002 // *Avian Ecol. Behav.* Vol.10. P.67–114.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. 2004. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 2003 // *Avian Ecol. Behav.* Vol.12. P.77–132.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. 2005. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 2004 // *Avian Ecol. Behav.* Vol.13. P.47–95.
- Bolshakov C.V., Švažas S., Žalakevičius M. 2002. Nocturnal migration of thrushes in the Eastern Baltic region. Vilnius: Akstis. 117 p.
- Both C., Bijlsma R.G., Visser M.E. 2005. Climatic effects on spring migration and breeding in a long-distance migrant, the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca* // *J. Avian. Biol.* Vol.36. No.5. P.368–373.
- Both C., Visser M.E. 2001. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird // *Nature.* Vol.411. No.6835. P.296–298.
- Bowlin M.S., Bisson I.-A., Shamoun-Baranes J., Reichard J.D., Sapir N., Marra P.P., Kunz T.H., Wilcove D.S., Hedenström A., Guglielmo C.G., Åkesson S., Ramenofsky M., Wikelski M. 2010. Grand challenges in migration biology // *Integr. Comp. Biol.* Vol.50.No.3. P.261–279.
- Bowlin M.S., Cochran W.W., Wikelski M.C. 2005. Biotelemetry of New World thrushes during migration: Physiology, energetics and orientation in the wild // *Integr. Comp. Biol.* Vol.45. P.295–304.
- Brensing D. 1989. Ökologische Untersuchungen der Tagesperiodik von Kleinvögeln // *Ökol. Vögel (Ecol. Birds).* Bd.11. S.1–148.
- Bruderer B. 2001. Recent studies modifying current views of nocturnal bird migration in the Mediterranean // *Avian Ecol. Behav.* Vol.7. P.11–25.
- Bruderer B., Salewski V., Liechti F. 2008. Gedanken zur Evolution des Vogelzuges // *Orn. Beob.* Bd.105. H.2. S.165–177.
- Buler J.J. 2006. Understanding of habitat use by land birds during migration along the Mississippi Gulf coast using scale-dependent approach. Ph.D. dissertation. Hattiesburg: University of Southern Mississippi.
- Buler J.J., Moore F.R., Woltmann S. 2007. A multi-scale examination of stopover habitat use by birds // *Ecology.* Vol.88. No.7. P.1789–1802.
- Bulyuk V.N. 2006. At what time of the day do passerine nocturnal migrants arrive at their breeding sites? // *Ardea.* Vol.94. No.1. P.132–139.
- Bulyuk V.N. 2010. Autumn departure of adult nocturnally migrating passerines from their breeding sites // *Avian Ecol. Behav.* Vol.17. P.3–12.
- Bulyuk V., Chernetsov N. 2006. Two migratory flights of Sedge Warblers *Acrocephalus schoenobaenus* from Finland to Estonia // *Ornis Svecica.* Vol.10. No.2. P.79–83.
- Bulyuk V.N., Mukhin A., Fedorov V.A., Tsvey A., Kishkinev D. 2000. Juvenile dispersal in Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* at night // *Avian Ecol. Behav.* Vol.5. P.45–63.
- Bulyuk V.N., Tsvey A. 2006. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors // *J. Ornithol.* Vol.147. No.2. P.298–309.
- Bundle M.W., Hansen K.S., Dial K.P. 2007. Does the metabolic rate–flight speed relationship vary among geometrically similar birds of different mass? // *J. Exp. Biol.* Vol.210. No.6. P.1075–1083.
- Burnham K.P., Anderson D.R. 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. N.Y.: Springer. 354 p.

- Busse P. 1995. New technique of a field study of directional preferences of night passerine migrants // Ring. Vol.17. No.1–2. P.51–75.
- Busse P. 2000. Bird Station Manual. Gdańsk: SEEN, University of Gdańsk. 24 p.
- Butler P.J., Bishop C.M. 2000. Flight // G.C. Whittow (ed.). Sturkie's Avian Physiology. San Diego: Academic Press. P. 391–434.
- Caccamise D.F., Hedin R.F. 1985. An aerodynamic basis for selecting transmitter loads in birds // Wilson Bull. Vol.97. No.3. P.306–318.
- Cantos F.J., Tellería J.L. 1994. Stopover site fidelity of four migrant warblers in the Iberian Peninsula // J. Avian Biol. Vol.25. No.2. P.131–134.
- Carpenter F.L., Paton D.C., Hixon M.A. 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol.80. P.7259–7263.
- Carpenter F.L., Hixon M.A., Russel R.W., Paton D.C., Temeles E.J. 1993a. Interference asymmetries among age-classes of rufous hummingbirds during migratory stopover // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.33. No.5. P.297–304.
- Carpenter F.L., Hixon M.A., Temeles E.J., Russel R.W., Paton D.C. 1993b. Exploitative compensation by subordinate age-classes of migrant rufous hummingbirds // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.33. No.5. P.305–312.
- Casement M.B. 1966. Migration across the Mediterranean observed by radar // Ibis. Vol.108. No.4. P. 461–491.
- Catry P., Encarnação V., Araújo A., Fearon P., Fearon A., Armelin M., Delaloye P. 2004. Are long-distance migrant passerines faithful to their stopover sites? // J. Avian Biol. Vol.35. No.2. P.170–181.
- Cerasale D.J., Guglielmo C.J. 2006. Plasma metabolite profiles: effects of dietary phospholipids in a migratory passerine (*Zonotrichia leucophrys gambelii*) // Physiol. Biochem. Zoology. Vol.79. No.4. P.754–762.
- Charnov E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem // Theor. Popul. Biol. Vol.9. No.2. P.129–136.
- Chernetsov N. 1998a. Autumn migration strategies of Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) and Sedge Warblers (*A. schoenobaenus*) within Europe // L.T. Costa, H. Costa, M. Araújo, M.A. Silva (eds.). Simpósio sobre Aves Migradoras na Península Ibérica. Évora: SPEA e Universidade de Évora. P.62–65.
- Chernetsov N. 1998b. Habitat distribution during the post-breeding and post-fledging period in the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warbler *A. schoenobaenus* depends on food abundance // Ornis Svecica. Vol.8. No.3. P.77–82.
- Chernetsov N. 1998c. Stopover length and weight change in juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* in autumn in the Eastern Baltic // Avian Ecol. Behav. Vol.1. P.68–75.
- Chernetsov N. 1999. Timing of spring migration, body condition, and fat score in local and passage populations of the Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* on the Courish Spit // Avian Ecol. Behav. Vol.2. P.75–88.
- Chernetsov N. 2001. Fuel storage in migrating Blackcaps *Sylvia atricapilla* in autumn: which factors are important? // C. Both, T. Piersma (eds.). The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. Programme and Abstracts of 3rd EOU Conference. Haren/Groningen. P.35.
- Chernetsov N. 2002a. Spatial behaviour of first-year Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) during the pre-migratory period and during autumn migratory stopovers // J. Ornithol. Vol.143. No.4. P.424–429.
- Chernetsov N. 2002b. Efficiency of migratory stopovers of Song Thrushes *Turdus philomelos* and Redwings *T. iliacus* and their migration strategies in the Eastern Baltic // Avian Ecol. Behav. Vol.9. P.15–22.
- Chernetsov N. 2005. Spatial behavior of medium and long-distance migrants at stopovers studied by radio tracking // Annals New York Acad. Sci. Vol.1046. P. 242–252.
- Chernetsov N. 2006. Habitat selection by nocturnal passerine migrants en route: mechanisms and results // J. Ornithol. Vol.147. No.2. P.185–191.
- Chernetsov N. 2010a. Recent experimental data on the energy costs of avian flight call for a revision of optimal migration theory // Auk. Vol.127. No.1. P.232–234.
- Chernetsov N. 2010b. Migratory stopovers of Wrens *Troglodytes troglodytes* on the south-eastern Baltic coast // Avian Ecol. Behav. Vol.17. P.13–22.

- Chernetsov N., Bulyuk V.N., Ktitorov P. 2007. Migratory stopovers of passerines in an oasis at the cross-road of the African and Indian flyways // *Ring. and Migration*. Vol.23. No.4. P.243–251.
- Chernetsov N., Chromik W., Dolata P.T., Profus P., Tryjanowski P. 2006. Sex-related natal dispersal of White Storks (*Ciconia ciconia*) in Poland: how far and where to? // *Auk*. Vol.123. No.4. P.1103–1109.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Gashkov S., Kosarev V., Bolshakov C.V. 2008a. Migratory programme of juvenile pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia // *Anim. Behav.* Vol.75. No.2. P.539–545.
- Chernetsov N., Kishkinev D., Mouritsen H. 2008b. A long-distance avian migrant compensates for longitudinal displacement during spring migration // *Curr. Biol.* Vol.18. No.3. P.188–190.
- Chernetsov N., Manukyan A. 1999a. Feeding strategy of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* on migration // *Avian Ecol. Behav.* Vol.3. P.59–68.
- Chernetsov N., Manukyan A. 1999b. Foraging strategies of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) and the Reed Warbler (*A. scirpaceus*) on migration // *Zoological Sessions (Annual reports 1998)*. St. Petersburg. P.101–106. (Proceed. Zool. Inst. RAS. Vol.281).
- Chernetsov N., Manukyan A. 2000. Foraging strategy of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) on migration // *Vogelwarte*. Vol.40. No.3. P.189–197.
- Chernetsov N., Mukhin A. 2001. Possible endogenous basis of juvenile dispersal in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*) // *Ring.* Vol.23. No.1–2. P.173–177.
- Chernetsov N., Mukhin A. 2006. Spatial behaviour of European robins *Erithacus rubecula* during migratory stopovers: a telemetry study // *Wilson J. Ornithol.* Vol.118. No.3. P.364–373.
- Chernetsov N., Mukhin A., Ktitorov P. 2004a. Contrasting spatial behaviour of two long-distance passerine migrants at spring stopovers // *Avian Ecol. Behav.* Vol.12. P.53–61.
- Chernetsov N.S., Skutina E.A., Bulyuk V.N., Tsvey A.L. 2004b. Optimal stopover decisions of migrating birds under variable stopover quality: model predictions and the field data // *Журн. общей биол.* Т.65. №3. С.211–217.
- Chernetsov N., Sokolov L.V., Kosarev V., Leoke D., Markovets M., Tsvey A., Shapoval A.P. 2006b. Sex-related natal dispersal of Pied Flycatchers: How far away from home? // *Condor*. Vol.108. No.3. P.711–716.
- Chernetsov N., Titov N. 2000. Design of a trapping station for studying migratory stopovers by capture-mark-recapture analysis // *Avian Ecol. Behav.* Vol.5. P.27–33.
- Chernetsov N., Titov N. 2001a. Movement patterns of European Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* and Sedge Warblers *A. schoenobaenus* before and during autumn migration // *Ardea*. Vol.89. No.3. P.509–515.
- Chernetsov N., Titov N. 2001b. Migratory stopovers of juvenile Blackcaps *Sylvia atricapilla* in autumn: stopover length, fuel deposition rate, and an attempt to predict departure body mass // *Avian Ecol. Behav.* Vol.6. P.27–28.
- Cimprich D.A., Woodrey M.S., Moore F.R. 2005. Passerine migrants respond to variation in predation risk during stopover // *Anim. Behav.* Vol.69. No.5. P.1173–1179.
- Clark C.W., Mangel M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging // *Theor. Popul. Biol.* Vol.30. No.1. P.45–75.
- Cochran W.W., Bowlin M.S., Wikelski M. 2008. Wingbeat frequency and flap-pause ratio during natural migratory flight in thrushes // *Integr. Comp. Biol.* Vol.48. No.1. P.143–151.
- Cochran W.W., Montgomery G.G., Graber R.R. 1967. Migratory flights of *Hylocichla* thrushes in spring: a radiotelemetry study // *Living Bird*. Vol.6. P.213–225.
- Cochran W.W., Mouritsen H., Wikelski M. 2004. Migrating songbirds recalibrate their magnetic compass daily from twilight cues // *Science*. Vol.304. No.5669. P.405–408.
- Connell C.E., Odum E.P., Kale H. 1960. Fat-free weights of birds // *Auk*. Vol.77. No.1. P.1–9.
- Cooch E., White E. 2005. Program MARK: a gentle introduction. 5th ed. 313 p. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Cramp S. (ed.). 1992. The birds of the Western Palaearctic. Vol. 6. Cambridge: Cambridge University Press. 735 p.
- Cuadrado M. 1997. Why are migrant Robins (*Erithacus rubecula*) territorial in winter?: the importance of the anti-predatory behaviour // *Ethol. Ecol. Evol.* Vol.9. No.1. P.77–88.

- Dänhardt J., Lindström Å. 2001. Optimal departure decisions of songbirds from an experimental stopover site and the significance of weather // *Anim. Behav.* Vol.62. No.2. P.235–243.
- Davies N.B., Houston A.I. 1983. Time allocation between territories and flocks and owner-satellite conflict in foraging Pied Wagtails // *J. Anim. Ecol.* Vol.52. No.2. P.621–624.
- Delingat J., Bairlein F., Hedenström A. 2008. Obligatory barrier crossing and adaptive fuel management in migratory birds: the case of the Atlantic crossing in Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.62. No.7. P.1069–1078.
- Deppe J.L., Rotenberry J.T. 2008. Scale-dependent habitat use by fall migratory birds: vegetation structure, floristics, and geography // *Ecol. Monogr.* Vol.78. No.3. P.461–487.
- Dial K.P., Biewener A.A., Tobalske B.W., Warrick D.R. 1997. Mechanical power output of bird flight // *Nature.* Vol.390. No.6655. P.67–70.
- Dierschke V. 2003. Predation hazard during migratory stopover: are light or heavy birds under risk? // *J. Avian Biol.* Vol.24. No.1. P.24–29.
- Dolnik V.R. 1990. Bird migration across arid and mountainous regions of Middle Asia and Kazakhstan // E. Gwinner (ed.). *Bird Migration.* Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P.368–386.
- Dolnik V.R., Blyumetal T.I. 1967. Autumnal premigratory and migratory periods in the Chaffinch (*Fringilla coelebs coelebs*) and some other temperate-zone passerine birds // *Condor.* Vol.69. No.5. P.435–468.
- Drury W.H., Nisbet I.C.T. 1964. Radar studies of orientation of songbird migrants in southeastern New England // *Bird-Banding.* Vol.35. No.2. P.69–119.
- Dunn E.H. 2000. Temporal and spatial patterns in daily mass gain of Magnolia Warblers during migratory stopover // *Auk.* Vol.117. No.1. P.12–21.
- Dunn E.H. 2001. Mass change during migration stopover: a comparison of species groups and sites // *J. Field Ornithol.* Vol.73. No.3. P.419–432.
- Dunn E.H. 2002. A cross-Canada comparison of mass change in birds during migration stopover // *Wilson Bull.* Vol.114. No.3. P.368–379.
- Efford M. 2005. Migrating birds stop over longer than usually thought: comment // *Ecology.* Vol.86. No.12. P.3415–3418.
- Egevang C., Stenhouse I.J., Phillips R.A., Petersen A., Fox J.W., Silk J.R.D. 2010. Tracking of Arctic terns *Sterna paradisaea* reveals longest animal migration // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol.107. No.5. P.2078–2081.
- Eggers S. 2000. Compensatory frugivory in migratory *Sylvia* warblers: geographical responses to season length // *J. Avian Biol.* Vol.31. No.1. P.63–74.
- Ellegren H. 1993. Speed of migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden // *Ornis Scand.* Vol.24. No.3. P.220–228.
- Emlen S.T. 1975. Migration: Orientation and navigation // D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes (eds.). *Avian Biology.* Vol. 5. N.Y.: Academic Press. P.129–219.
- Emlen S.T. 1980. Decision making by nocturnal bird migrants: the integration of multiple cues // R. Nohring (ed.). *Acta XVII Int. Ornithol. Congr.* Berlin: Deutsche Ornithologen-Gesellschaft. P.553–560.
- Engel S., Biebach H., Visser G.H. 2006. Metabolic cost of avian flight in relation to flight velocity: a study in Rose-Coloured Starlings (*Sturnus roseus* Linnaeus) // *J. Comp. Physiol. B.* Vol.176. No.5. P.415–427.
- Engel S., Bowlin M.S., Hedenström A. 2010. The role of wind-tunnel studies in integrative research on migration biology // *Integr. Comp. Biol.* Vol.50. No.3. P.323–335.
- Erni B., Liechti F., Bruderer B. 2002. Stopover strategies in passerine bird migration: a simulation study // *J. Theor. Biol.* Vol.219. No.4. P.479–493.
- Evans P.R., Townsend D.J. 1988. Site faithfulness of waders away from the breeding grounds: how individual migration patterns are established // H. Ouellet (ed.). *Acta XIX Congr. Int. Ornithol.* Vol.1. Ottawa: Univ. of Ottawa Press. P.594–603.
- Floerike C. 1893. Vogelleben auf der Kurischen Nehrung // *Ornithol. Jahrb.* Bd.4. H.1. S.1–11.
- Fransson T. 1995. Timing and speed of migration in North and West European populations of *Sylvia* warblers // *J. Avian Biol.* Vol.26. No.1. P.39–48.
- Fransson T. 1998. Patterns of migratory fuelling in Whitethroats *Sylvia communis* in relation to departure // *J. Avian Biol.* Vol.29. No.4. P.569–573.

- Fransson T., Barboutis C., Mellroth R., Akriotis T. 2008. When and where to fuel before crossing the Sahara desert — extended stopover and migratory fuelling in first-year garden warblers *Sylvia borin* // J. Avian Biol. Vol.39. No.1. P.133–138.
- Fransson T., Jakobsson S., Johansson P., Kullberg C., Lind J., Vallin A. 2001. Magnetic cues trigger extensive refuelling // Nature. Vol.414. No.6859. P.35–36.
- Fransson T., Weber T.P. 1997. Migratory fuelling in blackcaps (*Sylvia atricapilla*) under perceived risk of predation // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.41. No.1. P.75–80.
- Freake M., Muheim R., Phillips J.B. 2006. Magnetic maps in animals: a theory comes of age? // Quart. Rev. Biol. Vol.81. No.4. P.327–347.
- Freemark K.E., Dunning J.B., Hejl S.J., Probst J.R. 1995. A landscape ecology perspective for research, conservation, and management // T.E. Martin, D.M. Finch (eds.). Ecology and management of Neotropical migratory birds: a synthesis and review of critical issues. N.Y.: Oxford Univ. Press. P.381–427.
- Fusani L., Cardinale M., Carere C., Goymann W. 2009. Stopover decision during migration: physiological conditions predict nocturnal restlessness in wild passerines // Biol. Lett. Vol.5. No.3. P.302–305.
- Gauthreaux S.A. Jr. 1971. A radar and direct visual study of passerine spring migration in southern Louisiana // Auk. Vol.88. No.2. P.343–365.
- Gauthreaux S.A. Jr. 1972. Behavioral responses of migrating birds to daylight and darkness: a radar and direct visual study // Wilson Bull. Vol.84. No.2. P.136–148.
- Gauthreaux S.A. Jr. 1978. The ecological significance of behavioral dominance // P.P.G. Bateson, P.H. Klopfer (eds.). Perspectives in Ethology. Vol.3. N.Y.: Plenum Press. P.17–54.
- Gauthreaux S.A. Jr. 1982. The ecology and evolution of avian migration systems // D.S. Farner, J.R. King (eds.). Avian Biology. Vol.6. N.Y.: Academic Press. P.93–167.
- Gavrilov V.M. 1985. Seasonal and circadian changes of thermoregulation in passerine and non-passerine birds: which is more important? // V.D. Iljichev, V.M. Gavrilov (eds.). Acta XVIII Congressus Int. Ornithol. Moscow: Nauka. P.1254–1277.
- Gill R.E. Jr., Piersma T., Hufford G., Servranckx R., Riegen A. 2005. Crossing the ultimate ecological barrier: evidence for an 11,000-km-long nonstop flight from Alaska to New Zealand and Eastern Australia by Bar-tailed Godwits // Condor. Vol.107. No.1. P.1–20.
- Gill R.E. Jr., Tibbitts T.L., Douglas D.C., Handel C.M., Mulcahy D.M., Gottschalck J.C., Warnock N., McCaffery B.J., Battley P.F., Piersma T. 2009. Extreme endurance flights by landbirds crossing the Pacific Ocean: ecological corridor rather than barrier? // Proc. R. Soc. B. Vol.276. No.1656. P.447–457.
- Gladwin T.W. 1963. Increases in weights of *Acrocephali* // Bird Migration. Vol.2. No.5. P.319–324.
- Grandío J.M. 1998. Comparacion del peso y su incremento, del tiempo de estancia y de la abundancia del carricerin comun (*Acrocephalus schoenobaenus*) entre dos zonas de la marisma de Txingudi (N de España) // Ardeola. Vol.45. No.2. P.137–142.
- Grüll A., Zwicker E. 1981. Nachbrutzeitliche Ortsveränderungen von Schilfrohrsänger (*Acrocephalus schoenobaenus*) und Teichrohrsänger (*A. scirpaceus*) // Egretta. Bd.25. H.1. S.23–26.
- Grünberger S., Leisler B. 1990. Angeborene und erfahrungsbedingte Komponenten der Habitatwahl der Tannenmeise (*Parus ater*) // J. Ornithol. Bd.131. H.4. S.460–464.
- Grünberger S., Leisler B. 1993. Die Ausbildung von Habitatpräferenzen bei der Tannenmeise (*Parus ater*): genetische Prädisposition und Einfluß der Jugenderfahrung // J. Ornithol. Bd.134. H.3. S.355–358.
- Gwinner E. 1996. Circadian and circannual programmes in avian migration // J. Exp. Biol. Vol.99. No.1. P.39–48.
- Gwinner E., Wiltschko W. 1978. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin* // J. Comp. Physiol. Vol.125. No.3. P.267–273.
- Hall-Karlsson K.S.S., Fransson T. 2008. How far do birds fly during one migratory flight stage? // Ringing and Migration. Vol.24. No.2. P.95–100.
- Hantge E., Schmidt-Koenig K. 1958. Vom Herbstzug des Steinschmätzers (*Oenanthe oenanthe* L.) auf Wangerooge und Langeoog // J. Ornithol. Bd.99. H.2. S.142–159.
- Hansen L. 1954. Birds killed at lights in Denmark 1886–1939 // Vidensk Medd. den naturhist. Foren. i København. Vol.116. P.269–368.

- Hansson M., Pettersson J. 1989. Competition and fat deposition in Goldcrests (*Regulus regulus*) at a migration stopover site // Vogelwarte. Vol.35. No.1. P.21–31.
- Hargrove J.W., Borland C.H. 1994. Pooled population parameter estimates from mark-recapture data // Biometrics. Vol.50. No.4. P.1129–1141.
- Harrison J.F., Roberts S.P. 2000. Flight respiration and energetics // Annu. Rev. Physiol. Vol.62. No.1. P.179–205.
- Hedenström A. 2002. Aerodynamics, evolution and ecology of bird flight // Trends Ecol. Evol. Vol.17. No.9. P.415–422.
- Hedenström A. 2008. Adaptations to migration in birds: behavioural strategies, morphology and scaling effects // Phil. Trans. R. Soc. B. Vol.363. No.1490. P.287–299.
- Hedenström A., Ålerstam T. 1997. Optimum fuel loads in migratory birds: distinguishing between time and energy minimization // J. Theor. Biol. Vol.189. No.3. P.227–234.
- Henshaw I., Fransson T., Jakobsson S., Jenni-Eiermann S., Kullberg C. 2009. Information from the geomagnetic field triggers a reduced adrenocortical response in a migratory bird // J. Exp. Biol. Vol.212. No.18. P.2902–2907.
- Henshaw I., Fransson T., Jakobsson S., Lind J., Vallin A., Kullberg C. 2008. Food intake and fuel deposition in a migratory bird is affected by multiple as well as single-step changes in the magnetic field // J. Exp. Biol. Vol.211. No.5. P.649–653.
- Herremans M. 1990a. Can night migrants use interspecific song recognition to assess habitat? // Gerfaut. Vol.80. No.1–4. P.141–148.
- Herremans M. 1990b. Body-moult and migration overlap in reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) trapped during nocturnal migration // Gerfaut. Vol.80. No.1–4. P.149–158.
- Hinsley S.A., Bellamy P.E., Newton I., Sparks T.H. 1995. Habitat and landscape factors influencing the presence of individual breeding bird species in woodland fragments // J. Avian Biol. Vol.26. No.2. P.94–104.
- Holmes R.T., Sawyer R.H. 1975. Oxygen consumption in relation to ambient temperature in five species of forest-dwelling thrushes (*Hylocichla* and *Catharus*) // Comp. Biochem. Physiol. A. Vol.50. No.3. P.527–531.
- Hooge P.N., Eichenlaub B. 2000. Animal movement extension to Arcview. Ver. 2.0. Anchorage: Alaska Science Center, Biological Science Office, USGS.
- Houston A.I. 1998. Models of optimal avian migration: state, time and predation // J. Avian Biol. Vol.29. No.4. P.395–404.
- Hutto R.L. 1985a. Seasonal changes in the habitat distribution of transient insectivorous birds in south-eastern Arizona: competition mediated? // Auk. Vol.102. No.1. P.120–132.
- Hutto R.L. 1985b. Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds // M.L. Cody (ed.). Habitat selection in birds. N.Y.: Academic Press. P.455–476.
- Jenni L. 1996. Habitatwahl nachziehender Kleinvögel bei Bodennebel // J. Ornithol. Bd.137. H.4. S.425–434.
- Jenni L., Schaub M. 2003. Behavioural and physiological reactions to environmental variables in bird migration: a review // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (eds.) Avian Migration. Berlin, Heidelberg: Springer. P.155–171.
- Jenni L., Schilch R. 2001. Plasma metabolite levels indicate change in body mass in reed warblers *Acrocephalus scirpaceus* // Avian Science. Vol.1. No.1. P.55–65.
- Jenni-Eiermann S., Jenni L. 1994. Plasma metabolite levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant, the Garden Warbler // Auk. Vol.111. No.4. P.888–899.
- Jenni-Eiermann S., Jenni L. 2003. Interdependence of flight and stopover in migrating birds: possible effects of metabolic constraints during refuelling on flight metabolism // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (eds.) Avian Migration. Berlin, Heidelberg: Springer. P.293–306.
- Johnson A.B., Winker K. 2008. Autumn stopover near the Gulf of Honduras by Nearctic-Neotropical migrants // Wilson J. Ornithol. Vol.120. No.2. P.277–285.
- Jones P. 1995. Migration strategies of Palearctic passerines in Africa // Isr. J. Zool. Vol.41. No.3. P.393–406.
- Kaiser A. 1993a. Rast- und Durchzugstrategien mitteleuropäischer Singvögel. Analysen von Fang- und Wiederfangdaten von Fangstationen zur Beschreibung der Ökophysiologie und des Verhaltens rastender Populationen. Doktorarbeit. Konstanz: Universität Konstanz. 244 S.

- Kaiser A. 1993b. A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits on song birds // J. Field Ornithol. Vol.64. No.2. P.246–255.
- Kaiser A. 1995. Estimating turnover, movements and capture parameters of resting passerines in standardized capture-recapture studies // J. Appl. Statistics. Vol.22. No.5–6. P.1039–1047.
- Kaiser A. 1999. Stopover strategies in birds: a review of methods for estimating stopover length // Bird Study. Vol.46. Suppl. P.S299–S308.
- Karasov W.H., Pinshow B. 1998. Changes in lean mass and in organs of nutrient assimilation in a long-distance passerine migrant at a springtime stopover site // Phys. Zool. Vol.71. No.4. P.435–448.
- Kelly J.F., Delay L.S., Finch D.M. 2002. Density-dependent mass gain by Wilson's Warblers during stopover // Auk. Vol.119. No.1. P.210–213.
- Kerlinger P., Moore F.R. 1989. Atmospheric structure and avian migration // R.F. Johnston (ed.). Current Ornithology. Vol.6. N.Y.: Plenum Press. P.109–142.
- Kirkwood J.K. 1983. A limit to metabolisable energy intake in mammals and birds // Comp. Biochem. Physiol. A. Vol.75. No.1. P.1–3.
- Klaassen M., Biebach H. 1994. Energetics of fattening and starvation in the long-distance migratory Garden Warbler, *Sylvia borin*, during the migratory phase // J. Comp. Physiol. B. Vol.164. No.5. P.362–371.
- Klaassen M., Kvist A., Lindström Å. 2000. Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel // Condor. Vol.102. No.2. P.444–451.
- Klaassen M., Lindström Å. 1996. Departure fuel loads in time-minimizing migrating birds can be explained by the energy costs of being heavy // J. theor. Biol. Vol.183. No.1. P.29–34.
- Klaassen M., Lindström Å., Zijlstra R. 1997. Composition of fuel stores and digestive limitations to fuel deposition rate in the long-distance migratory Thrush Nightingale, *Luscinia luscinia* // Physiol. Zool. Vol.70. No.1. P.125–133.
- Klein H., Berthold P., Gwinner E. 1971. Vergleichende Untersuchung tageszeitlicher Aktivitätsmuster und tageszeitlichen Körpergewichtsänderungen gekäfertiger und freilebender Grasmücken (*Sylvia*) // Oecologia. Bd.8. No.2. S.218–222.
- Kodric-Brown A., Brown J.H. 1978. Influence of economics, interspecific competition, and sexual dimorphism on territoriality in migrant Rufous Hummingbirds // Ecology. Vol.49. No.2. P.285–296.
- Kokko H. 1999. Competition for early arrival in migratory birds // J. Anim. Ecol. Vol.68. No.5. P.940–950.
- Koleček J. 2006. Nadměrná hmotnost a tučnost u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) // Sylvia. Vol.42. P.126–129.
- Komenda-Zehnder S., Liechti F., Bruderer B. 2002. Is reverse migration a common feature of nocturnal bird migration? — an analysis of radar data from Israel // Ardea. Vol.90. No.2. P.325–334.
- Krebs J.R., Davies N.B. (eds.). 1991. Behavioural ecology: an evolutionary approach. 3rd ed. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 482 p.
- Ktitorov P., Bairlein F., Dubinin M. 2008. The importance of landscape context for songbirds on migration: body mass gain is related to habitat cover // Landscape Ecol. Vol.23. No.2. P.169–179.
- Ktitorov P., Tsvey A., Mukhin A. 2010. The good and the bad stopover: behaviours of migrant reed warblers at two contrasting sites // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.65. No.7. P.1135–1143.
- Kullberg C., Fransson T., Jakobsson S. 1996. Impaired predator evasion in fat blackcaps (*Sylvia atricapilla*) // Proc. R. Soc. B. Vol.263. No.1377. P.1671–1675.
- Kullberg C., Henshaw I., Jakobsson S., Johansson P., Fransson T. 2007. Fuelling decisions in migratory birds: geomagnetic cues override the seasonal effect // Proc. R. Soc. B. Vol.274. No.1622. P.2145–2151.
- Kullberg C., Jakobsson S., Fransson T. 2000. High migratory fuel load impair predator evasion in sedge warblers // Auk. Vol.117. No.4. P.1034–1038.
- Kullberg C., Lind J., Fransson T., Jakobsson S., Vallin A. 2003. Magnetic cues and time of season affect fuel deposition in migratory thrush nightingales (*Luscinia luscinia*) // Proc. R. Soc. B. Vol.270. No.1513. P.373–378.
- Kvist A., Lindström Å., Green M., Piersma T., Visser G.H. 2001. Carrying large fuel loads during sustained bird flight is cheaper than expected // Nature. Vol.413. No.6857. P.730–732.
- Lajda M. 2001. Telemetrische Untersuchung zum Rastverhalten des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula*) in Südwestdeutschland während des Herbstzuges. Diplomarbeit. Zürich: Universität Zürich. 56 S.

- Lank D., Ydenberg R. 2003. Death and danger at migratory stopovers: problems with “predation risk” // J. Avian Biol. Vol.34. No.3. P.225–228.
- Lavée D., Safriel U.N., Meilijson I. 1991. For how long do trans-Saharan migrants stop over at an oasis? // Ornithol. Scand. Vol.22. No.1. P.33–44.
- Lebreton J.-D. 2001. The use of bird rings in the study of survival // Ardea. Vol.89. No.1(special issue). P.85–100.
- Lebreton J.-D., Burnham K.P., Clobert J., Anderson D.R. 1992. Modelling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies // Ecol. Monogr. Vol.62. No.1. P.67–118.
- Leisler B., Ley H.-W., Winkler H. 1989. Habitat, behaviour and morphology of *Acrocephalus* warblers: an integrated analysis // Ornithol. Scand. Vol.20. No.3. P.181–186.
- Leist A.J. 2007. The importance of fruit to Swainson's thrushes, *Catharus ustulatus*, during fall migration: a field test of plasma metabolite analysis. M.Sc. thesis. Arcata: Humboldt State University. 42 p.
- Liechti F. 1995. Modelling optimal heading and airspeed of migrating birds in relation to energy expenditure and wind influence // J. Avian Biol. Vol.26. No.3. P.330–336.
- Liechti F. 2006. Birds: blown' by the wind? // J. Ornithol. Vol.147. No.2. P.202–211.
- Liechti F., Bruderer B. 1998. The relevance of wind for optimal migration theory // J. Avian Biol. Vol.29. No.4. P.561–568.
- Lind J. 2004. What determines probability of surviving predator attacks in bird migration? The relative importance of vigilance and fuel load // J. theor. Biol. Vol.231. No.2. P.223–227.
- Lind J., Cresswell W. 2006. Anti-predation behaviour during bird migration; the benefit of studying multiple behavioural dimensions // J. Ornithol. Vol.147. No.2. P.310–316.
- Lind J., Fransson T., Jakobsson S., Kullberg C. 1999. Reduced take-off ability in robins (*Erithacus rubecula*) due to migratory fuel load // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.46. No.1. P.65–70.
- Lindhe Norberg U.M. 2004. Bird flight // Acta Zoologica Sinica. Vol.50. No.6. P.921–935.
- Lindström Å. 1990. Stopover ecology of migrating birds. Ph.D. thesis. Lund: Lund University.
- Lindström Å. 1991. Maximum fat deposition rates in migrating birds // Ornithol. Scand. Vol.22. No.1. P.12–19.
- Lindström Å. 2003. Fuel deposition rates in migrating birds: causes, constraints and consequences // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (ed.). Avian Migration. Berlin, Heidelberg: Springer. P.307–320.
- Lindström Å., Alerstam T. 1992. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time-minimization hypothesis // Amer. Natur. Vol.140. No.3. P.477–491.
- Lindström Å., Klaassen M., Kvist A. 1999. Variation in energy intake and basal metabolic rate of a bird migrating in a wind tunnel // Funct. Ecology. Vol.13. No.3. P.352–359.
- Lindström Å., Piersma T. 1993. Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined // Ibis. Vol.135. No.1. P.70–78.
- Loria D.E., Moore F.R. 1990. Energy demands of migration on red-eyed vireos, *Vireo olivaceus* // Behav. Ecol. Vol.1. No.1. P.24–35.
- Mädlow W. 1997. Durchzug und Rastverhalten des Rotkehlchens (*Erithacus rubecula*) im Herbst 1995 auf der Greifswalder Oie: Situation während eines Masseneinzugs // Seevögel. Bd.18. H.3. S.75–81.
- Mäll K. 1995. Roolindude (*Acrocephalus*) rondestrateegiatest Eestis. Diploma thesis. Tartu: University of Tartu. 58 p.
- Markovets M., Yosef R. 2005. Phenology, duration and site fidelity of wintering bluethroat (*Luscinia svecica*) at Eilat, Israel // J. Arid Environments. Vol.61. No.1. P.93–100.
- Martin G. 1990. Birds by night. London: A & C Black. 227 p.
- Martin T.E. 1980. Diversity and abundance of spring migratory birds using habitat islands on the Great Plains // Condor. Vol.82. No.4. P.430–439.
- Mason C.F. 1995. Long-term trends in the arrival dates of spring migrants // Bird Study. Vol.42. P.182–189.
- McLandress M.R., Raveling D.G. 1981. Changes in diet and body composition of Canada geese before spring migration // Auk. Vol.98. No.1. P.65–79.
- Meijer T., Möhring F.J., Trillmich F. 1994. Annual and daily variation in body mass and fat of starlings *Sturnus vulgaris* // J. Avian Biol. Vol.25. No.2. P.98–104.
- Merkel F.W. 1938. Zur Physiologie der Zugunruhe bei Vögeln // Ber. Vereins schles. Ornithol. Bd.25. S.1–72.

- Merkel F.W. 1958. Untersuchungen zur künstlichen Beeinflussung der Aktivität gekäfigter Zugvögel // Vogelwarte. Bd.19. H.3. S.173–185.
- Merom K., Yom-Tov Y., McClery R. 2000. Philopatry to stopover site and body condition of transient reed warblers during autumn migration through Israel // Condor. Vol.102. No.2. P.441–444.
- Mettke-Hofmann C., Gwinner E. 2004. Differential assessment of environmental information in a migratory and a nonmigratory passerine // Anim. Behav. Vol.68. No.5. P.1079–1086.
- Mönkkönen M., Härdling R., Forsman J.T., Tuomi J. 1999. Evolution of heterospecific attraction: using other species as cues in habitat selection // Evol. Ecol. Vol.13. No.1. P.91–104.
- Moore F.R. 1987. Sunset and the orientation behaviour of migrating birds // Biol. Reviews. Vol.62. No.1. P.65–86.
- Moore F.R. 1990. Evidence for redetermination of migratory direction following wind displacement // Auk. Vol.107. No.2. P.425–428.
- Moore F.R. 1994. Resumption of feeding under risk of predation: effect of migratory condition // Anim. Behav. Vol.48. No.4. P.975–977.
- Moore F.R., Aborn D.A. 1996. Time of departure by Summer Tanagers (*Piranga rubra*) from a stopover site following spring trans-Gulf migration // Auk. Vol.113. No.4. P.949–952.
- Moore F.R., Aborn D.A. 2000. Mechanisms of en route habitat selection: how do migrants make habitat decisions during stopover? // Studies Avian Biol. Vol.20. P.34–42.
- Moore F.R., Gauthreaux S.A., Kerlinger P., Simons T.R. 1993. Stopover habitat: Management implications and guidelines // D.M. Finch, P.W. Stangel (eds.) Status and management of neotropical migratory birds. General Technical Report RM-229. Fort Collins: Rocky Mountain Research Station, Forest Service, U.S.D.A. P.58–69.
- Moore F.R., Gauthreaux S.A., Kerlinger P., Simons T.R. 1995. Habitat requirements during migration: important link in conservation // T.E. Martin, D.M. Finch (eds.) Ecology and management of Neotropical migratory birds: a synthesis and review of critical issues. N.Y.: Oxford Univ. Press. P.121–144.
- Moore F.R., Kerlinger P. 1987. Stopover and fat deposition by North American wood-warblers (Parulinae) following spring migration over the Gulf of Mexico // Oecologia. Vol.74. No.1. P.47–54.
- Moore F.R., Kerlinger P., Simons T.R. 1990. Stopover on a Gulf coast barrier island by spring trans-Gulf migrants // Wilson Bull. Vol.102. No.3. P.487–500.
- Moore F.R., Mabey S., Woodrey M. 2003. Priority access to food in migratory birds: age, sex and motivational asymmetries // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (eds.) Avian Migration. Berlin, Heidelberg: Springer. P.281–292.
- Moore F.R., Wang Y. 1991. Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol.28. No.1. P.85–90.
- Moore F.R., Woodrey M.S., Buler J.J., Woltmann S., Simons T.R. 2005. Understanding the stopover of migratory birds: a scale-dependent approach // C.J. Ralph, T.D. Rich (eds.) Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the 3rd International Partners in Flight Conference 2002. Albany: USDA Forest Service General Technical Report PSW-191. P. 684–689.
- Moreau R.E. 1961. Problems of Mediterranean-Saharan migration // Ibis. Vol.103a. No.3. P.373–427.
- Moritz D. 1993. Long-term monitoring of Palaearctic-African migrants at Helgoland (German Bight, North Sea) // E.T. Wilson (ed.) Proceed. 8th Pan African Ornithol. Congr. Tervuren: Musee Royal de Afrique Centrale. P.579–586.
- Morris S.R., Liebner D.A., Larracuente A.M., Escamilla E.M., Sheets H.D. 2005a. Multiple-day constancy as an alternative to pooling for estimating mark-recapture stopover length in Nearctic-Neotropical migrant landbirds // Auk. Vol.122. No.1. P.319–328.
- Morris S.R., Turner E.M., Liebner D.A., Larracuente A.M., Sheets H.D. 2005b. Problems associated with pooling mark-recapture data prior to estimating stopover length for migratory passerines // C.J. Ralph, T.D. Rich (eds.) Bird Conservation Implementation and Integration in the Americas: Proceedings of the 3rd International Partners in Flight Conference 2002. Albany: USDA Forest Service General Technical Report PSW-191. P.673–679.
- Muheim R., Åkesson S., Phillips J.B. 2007. Magnetic compass of migratory Savannah sparrows is calibrated by skylight polarization at sunrise and sunset // J. Ornithol. Vol.148. Suppl.2. P.S485–S494.

- Muheim R., Phillips J.B., Åkesson S. 2006. Polarized light cues underlie compass calibration in migratory songbirds // *Science*. Vol.313. No.5788. P.837–839.
- Muheim R., Phillips J.B., Deutschlander M.E. 2009. White-throated sparrows calibrate their magnetic compass by polarized light cues during both autumn and spring migration // *J. Exp. Biol.* Vol.212. No.21. P.3466–3472.
- Mukhin A. 2004. Night movements of young Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) in summer: is it postfledging dispersal? // *Auk*. Vol.121. No.1. P.203–209.
- Mukhin A., Chernetsov N., Kishkinev D. 2008. Acoustic information as a distant cue for habitat recognition by nocturnally migrating passerines during landfall // *Behav. Ecol.* Vol.19. No.4. P.716–723.
- Mukhin A., Grinkevich V., Helm B. 2009. Under cover of darkness: nocturnal life of diurnal birds // *J. Biol. Rhythms*. Vol.24. No.3. P.225–231.
- Mukhin A., Kosarev V., Ktitorov P. 2005. Nocturnal life of young songbirds well before migration // *Proc. R. Soc. B*. Vol.272. No.1572. P.1535–1539.
- Murphy M.E. 1991. Energetics and nutrition of molt // C. Carey (ed.). *Avian energetics and nutritional ecology*. N.Y.: Chapman & Hall. P.158–198.
- Naef-Daenzer B. 1993. A new transmitter for small animals and enhanced methods of home range analysis // *J. Wildl. Management*. Vol.57. No.4. P.680–689.
- Nathan R., Perry G., Cronin J.T., Strand A.E., Cain M.L. 2003. Methods for estimating long-distance dispersal // *Oikos*. Vol.103. No.2. P.261–273.
- Neto J.M., Encarnação V., Fearon P., Gosler A.G. 2008. Autumn migration of Savi's Warblers *Locustella luscinoides* in Portugal: differences in timing, fuel deposition rate and non-stop flight range between the age classes // *Bird Study*. Vol.55. No.1. P.78–85.
- Newton I. 2008. *The migration ecology of birds*. London: Academic Press. 976 p.
- Norberg U.M. 1990. *Vertebrate flight. Mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution*. Berlin, N.Y.: Springer. 291 p.
- Norberg U.M. 1996. Energetics of flight // C. Carey (ed.). *Avian energetics and nutritional ecology*. N.Y.: Chapman & Hall. P.199–249.
- Odum E.P., Marshall S.G., Marples T.G. 1965. The caloric content of migrating birds // *Ecology*. Vol.46. No.6. P.901–904.
- Odum E.P., Rogers D.T., Hicks D.L. 1964. Homeostasis of the nonfat components of migrating birds // *Science*. Vol.143. No.3610. P.1037–1039.
- Ottich I., Dierschke V. 2003. Exploration of resources modulates stopover behaviour of passerine migrants // *J. Ornithol.* Vol.144. No.3. P.307–316.
- Ormerod S.J. 1990. Time of passage, habitat use and mass change of *Acrocephalus* warblers in a South Wales reedswamp // *Ringing and Migration*. Vol.11. No.1. P.1–11.
- Palmgren P. 1949. On the diurnal rhythm of activity and rest in birds // *Ibis*. Vol.91. No.4. P.561–576.
- Parslow J.L.F. 1969. The migration of passerine night migrants across the English Channel studied by radar // *Ibis*. Vol.111. No.1. P.48–79.
- Payevsky V.A. 1998. Age structure of passerine migrants at the eastern Baltic coast: the analysis of the “coastal effect” // *Ornis Svecica*. Vol.8. No.4. P.171–178.
- Paxton K.L., Van Riper III Ch., O'Brien C. 2008. Movements patterns and stopover ecology of Wilson's Warblers during spring migration on the lower Colorado river in southwestern Arizona // *Condor*. Vol.110. No.4. P.672–681.
- Pennycuik C.J. 1968. Power requirements for horizontal flight in the pigeon *Columba livia* // *J. Exp. Biol.* Vol.49. No.3. P.527–555.
- Pennycuik C.J. 1975. *Mechanics of flight* // D.S. Farner, J.R. King, K.C. Parkes (eds.). *Avian Biology*. Vol.5. N.Y.: Academic Press. P.1–75.
- Pennycuik C.J. 1989. *Bird Flight Performance: A Practical Manual*. N.Y.: Oxford Univ. Press. 153 p.
- Pettersson J. 1983. Rödihakens *Erithacus rubecula* höstflyttning vid Ottenby // *Vår Fågelvärld*. Vol.42. No.5. P.333–342.
- Pfister C., Kasprzyk M.J., Harrington B.A. 1998. Body fat levels and annual return in migrating Semipalmated Sandpipers // *Auk*. Vol.115. No.4. P.904–915.

- Pienkowski M.W. 1976. Recurrence of waders on autumn migration at sites in Morocco // *Vogelwarte*. Vol.28. No.4. P.293–297.
- Piersma T. 1990. Pre-migratory 'fattening' usually involved more than the deposition of fat alone // *Ring-ing and Migration*. Vol.11. No.2. P.113–115.
- Piersma T. 1998. Phenotypic flexibility during migration: physiological optimization contingent on the risks and rewards of fuelling and flight // *J. Avian Biol.* Vol.29. No.4. P.511–520
- Piersma T., Dietz M.W., Ekinga A.D., Nebel S., Van Gils J., Battley P.F., Spaans B. 1999. Reversible size-changes in stomachs of shorebirds: when, to what extent, and why? // *Acta Ornithol.* Vol.34. No.2. P.175–181.
- Piersma T., Gill R.E. 1998. Guts don't fly: small digestive organs in obese bar-tailed godwits // *Auk*. Vol.115. No.1. P.196–203.
- Pradel R. 1996. Utilization of capture–mark–recapture for the study of recruitment and population growth rate // *Biometrics*. Vol.52. No.2. P.703–709.
- Pradel R., Hines J.E., Lebreton J.-D., Nichols J.D. 1997. Capture-recapture survival models taking account of transients // *Biometrics*. Vol.53. No.1. P.60–72.
- Pradel R., Schaub M., Jenni L., Lebreton J.-D. 2005. Migrating birds stop over longer than usually thought: reply // *Ecology*. Vol.86. No.12. P.3418–3419.
- Rabøl J. 1985. The moving goal area and the orientation system of migrant birds // *Dansk Orn. Foren. Tidsskr.* Vol.79. No.1/2. P.29–42.
- Raess M. 2008. Continental efforts: migration speed in spring and autumn in an inner-Asian migrant // *J. Avian Biol.* Vol.39. No.1. P.13–18.
- Ramenofsky M., Agatsuma R., Barga M., Cameron R., Harm J., Landys M., Ramfar T. 2003. Migratory behavior: new insights from captive studies // P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein (eds.). *Avian Migration*. Berlin, Heidelberg: Springer. P.97–111.
- Ramenofsky M., Agatsuma R., Ramfar T. 2008. Environmental conditions affect the behavior of captive, migratory White-crowned Sparrows // *Condor*. Vol.110. No.4. P.658–671.
- Rappole J.H. 2005. Evolution of old and new world migration systems: a response to Bell // *Ardea*. Vol.93. No.1. P.125–131.
- Rappole J.H., Tipton A.R. 1991. New harness design for attachment of radio-transmitters to small passerines // *J. Field Ornithol.* Vol.62. No.3. P.335–337.
- Rappole J.H., Warner D.W. 1976. Relationships between behavior, physiology and weather in avian transients at a migration stopover site // *Oecologia*. Vol.26. No.3. P.193–212.
- Rayner J.M.V. 1979. A vortex theory of animal flight, Part 1. The vortex wake of a hovering animal // *J. Fluid Mechanics*. Vol.91. No.4. P.697–730.
- Rayner J.M.V. 1990. The mechanics of flight and bird migration performance // E. Gwinner (ed.) *Bird Migration*. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P. 283–299.
- Redfern C.P.F., Alker P.J. 1996. Plumage development and post-juvenile moult in the Sedge Warbler *Acrocephalus schoenobaenus* // *J. Avian Biol.* Vol.27. No.2. P.157–163.
- Rguibi-Idrissi H., Julliard R., Bairlein F. 2003. Variation in the stopover duration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* in Morocco: effects of season, age and site // *Ibis*. Vol.145. No.4. P.650–656.
- Richardson W. 1978. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review // *Oikos*. Vol.30. No.2. P.224–272.
- Richardson W. 1990. Timing of bird migration in relation to weather: updated review // E. Gwinner (ed.). *Bird Migration*. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P.78–101.
- Robinson W.D., Bowlin M.S., Bisson I., Shamoun-Baranes J., Thorup K., Diehl R., Kunz T.H., Mabey S., Winkler D.W. 2010. Integrating concepts and technologies to advance the study of bird migration // *Front. Ecol. Environ.* Vol.8. No.7. P.354–361.
- Rohwer S., Hobson K.A., Rohwer V.G. 2009. Migratory double breeding in Neotropical migrant birds // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol.106. No.45. P.19050–19055.
- Rothe H.J., Biesel, W., Nachtigall W. 1987. Pigeon flight in a wind tunnel. II. Gas exchange and power requirements // *J. Comp. Physiol. B*. Vol.157. No.1. P.99–109.
- Salewski V. 1999. Untersuchungen zur Überwinterungsökologie paläarktischer Singvögel in Westafrika unter besonderer Berücksichtigung der Wechselwirkungen zu residenten Arten. Berlin: W&T Verlag. 178 S.

- Salewski V., Almasi B., Heuman A., Thoma M., Schlageter A. 2007a. Agonistic behaviour of Palearctic passerine migrants at a stopover site suggests interference competition // *Ostrich*. Vol.78. No.2. P.349–355.
- Salewski V., Bairlein F., Leisler B. 2002. Different wintering strategies of two Palearctic migrants in West Africa — a consequence of foraging strategies? // *Ibis*. Vol.144. No.1. P.85–93.
- Salewski V., Bairlein F., Leisler B. 2006. Paläarktische Zugvögel in Afrika – Konkurrenz mit tropischen Arten? // *Vogelwarte*. Bd.44. H.1. S.1–15.
- Salewski V., Bruderer B. 2007. The evolution of bird migration — a synthesis // *Naturwiss*. Vol. 94. No.4. P.268–279.
- Salewski V., Herremans M., Liechi F. 2010a. Migrating passerines can lose more body mass reversibly than previously thought // *Ring and Migration*. Vol.25. No.1. P.22–28.
- Salewski V., Jones P. 2006. Palearctic passerines in Afrotropical environments: a review // *J. Ornithol*. Vol.147. No.2. P.192–201.
- Salewski V., Schaub M. 2007. Stopover duration of Palearctic passerine migrants in the western Sahara – independent of fat stores? // *Ibis*. Vol.149. No.2. P.223–236.
- Salewski V., Schmaljohann H., Liechi F. 2010b. Spring passerine migrants stopping over in the Sahara are not fall-outs // *J. Ornithol*. Vol.151. No.2. P.371–378.
- Salewski V., Thoma M., Schaub M. 2007b. Stopover of migrating birds: simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture-recapture analysis // *J. Ornithol*. Vol.148. No.1. P.29–37.
- Sandberg R. 1991. Sunset orientation of robins, *Erithacus rubecula*, with different fields of sky vision // *Behav. Ecol. Sociobiol*. Vol.28. No.1. P.77–83.
- Schaub M., Jenni L. 2000a. Fuel deposition of three passerine bird species along migration route // *Oecologia*. Vol.122. No.3. P.306–317.
- Schaub M., Jenni L. 2000b. Body-mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route // *J. Ornithol*. Vol.141. No.4. P.441–460.
- Schaub M., Jenni L. 2001a. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route // *Oecologia*. Vol.128. No.2. P.217–227.
- Schaub M., Jenni L. 2001b. Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerine birds // *Funct. Ecol*. Vol.15. No.5. P.584–594.
- Schaub M., Liechi F., Jenni L. 2004. Departure of migrating European robins, *Erithacus rubecula*, from a stopover site in relation to wind and rain // *Anim. Behav*. Vol.67. No.2. P.229–237.
- Schaub M., Pradel R., Jenni L., Lebreton J.-D. 2001. Migrating birds stop over longer than usually thought: an improved capture-recapture analysis // *Ecology*. Vol.82. No.3. P.852–859.
- Schaub M., Schilch R., Jenni L. 1999. Does tape-luring of migrating Eurasian Reed Warblers increase number of recruits or capture probability? // *Auk*. Vol.116. No.4. P.1047–1053.
- Schlenker R. 1980. Nahrungssuche in Zugrichtung bei Limikolen // *Vogelwarte*. Bd.30. H.4. S.337–338.
- Schmaljohann H., Dierschke V. 2005. Optimal bird migration and predation risk: a field experiment with northern wheatears *Oenanthe oenanthe* // *J. Anim. Ecol*. Vol.74. No.1. P.131–138.
- Schmaljohann H., Liechi F., Bruderer B. 2007a. Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected! // *Proc. Royal Soc. B*. Vol.274. No.1610. P.735–739.
- Schmaljohann H., Liechi F., Bruderer B. 2007b. An addendum to ‘Songbird migration across the Sahara: the non-stop hypothesis rejected!’ // *Proc. Royal Soc. B*. Vol.274. No.1620. P.1919–1920.
- Schmidt-Koenig K. 1980. Das Rätsel des Vogelzuges. Hamburg: Hoffman & Campe. 252 S.
- Schmidt-Nielsen K. 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. 5th ed. N.Y.: Cambridge Univ. Press. 617 p.
- Schmidt-Wellenburg C.A., Biebach H., Daan S., Visser G.H. 2007. Energy expenditure and wing beat frequency in relation to body mass in free flying Barn Swallows (*Hirundo rustica*) // *J. Comp. Physiol. B*. Vol.177. No.3. P.327–337.
- Schmidt-Wellenburg C.A., Engel S., Visser G.H. 2008. Energy expenditure during flight in relation to body mass: effects of natural increases in mass and artificial load in Rose Coloured Starlings // *J. Comp. Physiol. B*. Vol.178. No.6. P.767–777.

- Schwilch R., Grattarola A., Spina F., Jenni L. 2002. Protein loss during long-distance migratory flight in passerine birds: adaptation and constraints // *J. Exp. Biol.* Vol.205. No.5. P.687–695.
- Schwilch R., Jenni L. 2001. Low initial refueling rate at stopover sites: a methodological effect? // *Auk*. Vol.118. No.3. P.698–708.
- Seewagen C.L. 2008. An evaluation of condition indices and predictive models for noninvasive estimates of lipid mass of migrating Common Yellowthroats, Ovenbirds, and Swainson's Thrushes // *J. Field Ornithol.* Vol.79. No.1. P.80–86.
- Seewagen C.L., Slayton E.J. 2008. Mass changes of migratory landbirds during stopovers in a New York City park // *Wilson J. Ornithol.* Vol.120. No.2. P.296–303.
- Shochat E., Abramsky Z., Pinshow B., Whitehouse M.A.E. 2002. Density-dependent habitat selection in migratory passerines during stopover: what causes the deviation from IFD? // *Evol. Ecol.* Vol.16. No.5. P.469–488.
- Sokolov L.V. 1997. Philopatry of migratory birds // T.M. Turpaev (ed.). *Physiology and General Biology Reviews*. Vol.11. Amsterdam: Harwood Academic Press. P.1–58.
- Sokolov L.V. 2000. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic // *Avian Ecol. Behav.* Vol.5. P.79–104.
- Sokolov L.V., Kosarev V.V. 2003. Relationship between timing of arrival of passerines to the Courish Spit and North Atlantic Oscillation index (NAOI) and precipitation in Africa // *Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci.* Vol.299. P.141–154.
- Sokolov L.V., Markovets M.Yu., Shapoval A.P., Morozov Yu.G. 1998. Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea // *Avian Ecol. Behav.* Vol.1. P.1–21.
- Sokolov L.V., Payevsky V.A. 1998. Spring temperatures influence on year-to-year variations in the breeding phenology of passerines on the Courish Spit, eastern Baltic // *Avian Ecol. Behav.* Vol.1. P.22–36.
- Stevens L. 2004. *Avian biochemistry and molecular biology*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 286 p.
- Stünzner-Karbe von D. 1996. Territorialität, Habitatnutzung und Furgierverhalten überwinternder Trauerschnäpper (*Ficedula hypoleuca*) in West-Afrika. Diplomarbeit. Bayreuth: Universität Bayreuth. 115 S.
- Stutchbury B.J.M., Tarof S.A., Done T., Gow E., Kramer P.M., Tautin J., Fox J.W., Afanasyev V. 2009. Tracking long-distance songbird migration by using geolocators // *Science*. Vol.323. No.5916. P.896.
- Stutchbury B.J.M., Gow E., Done T., MacPherson M., Fox J.W., Afanasyev V. 2010. Effects of post-breeding moult and energetic condition on timing of songbird migration into the tropics // *Proc. R. Soc. B.* In press. doi:10.1098/rspb.2010.1220
- Švažas S. 1993. Weather factors affecting migratory take-off of nocturnal migrants in autumn // *Acta Ornithol. Lithuanica*. Vol.7–8. P.27–35.
- Swihart R.E., Slade N.A. 1985. Testing for independence of observations in animal movements // *Ecology*. Vol.66. No.4. P.1176–1184.
- Szulc-Olech B. 1965. The resting period of migrant Robins on autumn passage // *Bird Study*. Vol.12. No.1. P.1–7.
- Telleria J.L., Péres-Tris J. 2004. Consequences of the settlement of migrant European Robins *Erithacus rubecula* in wintering habitats occupied by conspecific residents // *Ibis*. Vol.146. No.2. P.258–268.
- Terrill S.B. 1990a. Ecophysiological aspects of movements by migrants in the wintering quarters // E. Gwinner (ed.). *Bird Migration*. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P.130–143.
- Terrill S.B. 1990b. Evolutionary aspects of orientation and migration in birds // *Experientia*. Vol.46. No.4. P.395–404.
- Thomson R.L., Forsman J.T., Mönkkönen M.R. 2003. Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis // *Oecologia*. Vol.134. No.3. P.431–438.
- Thorup K., Bisson I.-A., Bowlin M.S., Holland R.A., Wingfield J.C., Ramenofsky M., Wikelski M. 2007. Evidence for a navigational map stretching across the continental U.S. in a migratory songbird // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol.104. No.46. P.18115–18119.
- Titov N. 1999a. Individual home ranges of Robins *Erithacus rubecula* at stopovers during autumn migration // *Vogelwelt*. Vol.120. No.4. P.237–242.
- Titov N. 1999b. Fat level and temporal pattern of diurnal movements of Robins (*Erithacus rubecula*) at an autumn stopover site // *Avian Ecol. Behav.* Vol.2. P.89–99.

- Titov N. 1999c. Home ranges in two passerine nocturnal migrants at a stopover site in autumn // *Avian Ecol. Behav.* Vol.3. P.69–78.
- Titov N. 2000. Interaction between foraging strategy and autumn migratory strategy in the Robin *Erithacus rubecula* // *Avian Ecol. Behav.* Vol.5. P.35–44.
- Titov N., Chernetsov N. 1999. How body mass should be compared to structural size when calculating condition index? // *Avian Ecol. Behav.* Vol.3. P.111–113.
- Tobalske B.W., Hedrick T.L., Dial K.P., Biewener A.A. 2003. Comparative power curves in bird flight // *Nature.* Vol.421. No.6921. P.363–366.
- Torre-Bueno J.R., LaRochelle J. 1978. The metabolic cost of flight in unrestrained birds // *J. Exp. Biol.* Vol.75. No.1. P.223–229.
- Tsvey A., Bulyuk V.N., Kosarev V. 2007. Influence of energy condition and weather on departures of first-year European robins, *Erithacus rubecula*, from an autumn migratory stopover site // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.61. No.11. P.1665–1674.
- Tucker V.A. 1968. Respiratory exchange and evaporative water loss in the flying budgerigar // *J. Exp. Biol.* Vol.48. No.1. P.67–87.
- Tucker V.A. 1972. Metabolism during flight in the laughing gull, *Larus atricilla* // *Am. J. Physiol.* Vol.222. No.2. P.237–245.
- Vega Rivera J.H., Rappole J.H., McShea W.J., Haas C.A. 1998. Wood thrush postfledging movements and habitat use in northern Virginia // *Condor.* Vol.100. No.1. P.69–78.
- Vega Rivera J.H., McShea W.J., Rappole J.H. 2003. Comparison of breeding and postbreeding movements and habitat requirements for the Scarlet Tanager (*Piranga olivacea*) in Virginia // *Auk.* Vol.120. No.3. P.632–644.
- Veiga J.P. 1986. Settlement and fat accumulation by migrant Pied Flycatchers in Spain // *Ringing and Migration.* Vol.7. No.1. P.85–98.
- Verkuil Y.I., Wijmenga J.J., Hooijmeijer J.C.E.W., Piersma T. 2010. Spring migration of Ruffs *Philomachus pugnax* in Fryslân: estimates of staging duration using resighting data // *Ardea.* Vol.98. No.1. P.21–33.
- Videler J.J. 2005. *Avian flight.* Oxford, N.Y.: Oxford Univ. Press. 258 p.
- Vrugt J.A., van Belle J., Bouten W. 2007. Pareto front analysis of flight time and energy use in long-distance bird migration // *J. Avian Biol.* Vol.38. No.4. P.432–442.
- Vysotsky V.G. 2001. Do the data on post-fledging dispersal of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* support the concept of imprinting a local area? // *Avian Ecol. Behav.* Vol.6. P.83–84.
- Wang Y., Moore F.R. 1993. Relation between migratory activity and energetic condition among thrushes (Turdinae) following passage across the Gulf of Mexico // *Condor.* Vol.95. No.4. P.934–943.
- Wang Y., Moore F.R. 1997. Spring stopover on intercontinental migratory thrushes along the northern coast of the Gulf of Mexico // *Auk.* Vol.114. No.2. P.263–278.
- Wang Y., Finch D.M., Moore F.R., Kelly J.F. 1998. Stopover ecology and habitat use of migratory Wilson's Warbler // *Auk.* Vol.115. No.4. P.829–842.
- Ward S., Bishop C.M., Woakes A.J., Butler P.J. 2002. Heart rate and the rate of oxygen consumption of flying and walking barnacle geese (*Branta leucopsis*) and bar-headed geese (*Anser indicus*) // *J. Exp. Biol.* Vol.205. No.21. P.3347–3356.
- Ward S., Möller U., Rayner J.M.V., Jackson D.M., Bilo D., Nachtigall W., Speakman J.R. 2001. Metabolic power, mechanical power and efficiency during wind tunnel flight by European starlings *Sturnus vulgaris* // *J. Exp. Biol.* Vol.204. No.19. P.3311–3322.
- Ward S., Möller U., Rayner J.M.V., Jackson D.M., Nachtigall W., Speakman J.R. 2004. Metabolic power of European starlings *Sturnus vulgaris* during flight in a wind tunnel, estimated from heat transfer modelling, doubly labelled water and mask respirometry // *J. Exp. Biol.* Vol.207. No.24. P.4291–4298.
- Weber T.P., Houston A.I. 1997a. Flight costs, flight range and the stopover ecology of migrating birds // *J. Anim. Ecol.* Vol.66. No.3. P.297–306.
- Weber T.P., Houston A.I. 1997b. A general model for time-minimising avian migration // *J. theor. Biol.* Vol.185. No.4. P.447–458.
- Weber T.P., Houston A.I., Ens B.J. 1994. Optimal departure fat loads and stopover site use in avian migration: an analytical model // *Proc. R. Soc. B.* Vol.258. No.1. P.29–34.

- White G.C., Garrott R.A. 1990. Analysis of wildlife tracking data. San Diego: Academic Press. 383 p.
- Wiedner D.S., Kerlinger P., Sibley D.A., Holt P., Hough J., Crossley R. 1992. Visible morning flights of Neotropical landbird migrants at Cape May, New Jersey // *Auk*. Vol.109. No.3. P.500–510.
- Wikelski M., Tarlow E.M., Raim A., Diehl R.H., Larkin R.P., Visser G.H. 2003. Costs of migration in free-flying songbirds // *Nature*. Vol.423. No.6941. P.704.
- Wikelski M., Kays R.W., Kasdin N.J., Thorup K., Smith J.A., Swenson G.W., Jr. 2007. Going wild: what a global small-animal tracking system could do for experimental biologists // *J. Exp. Biol.* Vol.210. No.2. P.181–186.
- Williams B.K., Nichols J.D., Conroy M.J. 2002. Analysis and management of animal populations. San Diego: Academic Press. 817 p.
- Williams T.C., Williams J.M. 1990. The orientation of transoceanic migrants // E. Gwinner (ed.). *Bird Migration*. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer. P. 7–21.
- Williams T.D., Guglielmo C.G., Egeler O., Martyniuk C.J. 1999. Plasma lipid metabolites provide information on mass change over several days in captive Western Sandpipers // *J. Avian Biol.* Vol.33. No.1. P. 1–9.
- Williamson P., Gray L. 1975. Foraging behavior of the Starling (*Sturnus vulgaris*) in Maryland // *Condor*. Vol.77. No.1. P.84–89.
- Wiltshcko W., Höck H. 1972. Orientation behavior of night-migrating birds (European Robins) during late afternoon and early morning tests // *Wilson Bull.* Vol.82. No.2. P.149–163.
- Wiltshcko W., Wiltshcko R. 1992. Migratory orientation: magnetic compass orientation of Garden Warblers (*Sylvia borin*) after a simulated crossing of the magnetic equator // *Ethology*. Vol.91. No.1. P.70–79.
- Winker K. 1995. Autumn stopover on the Isthmus of Tehuantepec by woodland Nearctic-Neotropic migrants // *Auk*. Vol.112. No.3. P.690–700.
- Winker K. 2000. Migration and speciation // *Nature*. Vol.404. No.6773. P.36.
- Winker K., Warner D.W., Weisbrod A.R. 1992. Daily mass gains among woodland migrants at an inland stopover site // *Auk*. Vol.109. No.4. P.853–862.
- Winkler H., Leisler B. 1985. Morphological aspects of habitat selection in birds // M.L. Cody (ed.). *Habitat selection in birds*. San Diego: Academic Press. P.415–434.
- Woodrey M. 2000. Age-dependent aspects of stopover biology of passerine migrants // *Studies Avian Biol.* Vol.20. P.43–52.
- Yohannes E., Hobson K.A., Pearson D.J., Wassenaar L.I. 2005. Stable isotope analysis of feathers help identify autumn stopover sites of three long-distance migrants in northeastern Africa // *J. Avian Biol.* Vol.36. No.3. P.235–241.
- Yohannes E., Biebach H., Nikolaus G., Pearson D.J. 2009. Passerine migration strategies and body mass variation along geographic sectors across East Africa, the Middle East and the Arabian Peninsula // *J. Ornithol.* Vol.150. No.2. P.369–381.
- Yosef R., Chernetsov N. 2004. Stopover ecology of migratory Sedge Warblers (*Acrocephalus schoenobaenus*) at Eilat, Israel // *Ostrich*. Vol.75. No.1/2. P.52–56.
- Yosef R., Chernetsov N. 2005. Longer is fatter: body mass changes of migrant Reed Warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) staging at Eilat, Israel // *Ostrich*. Vol.76. No.3/4. P.142–147.
- Yosef R., Wineman A. 2010. Differential stopover of blackcap (*Sylvia atricapilla*) by sex and age at Eilat, Israel // *Naturwiss.* Vol.74. No.3. P.360–367.
- Zehnder S., Åkesson S., Liechti F., Bruderer B. 2002. Observation of free-flying nocturnal migrants at Falsterbo: occurrence of reverse flight directions in autumn // *Avian Science*. Vol.2. No.2. P.103–113.
- Zelenova N. 2001. Weight gain and diet changes in young Blackcaps (*Sylvia atricapilla*) // *Ring*. Vol.23. No.1–2. P.179–189.
- Zimin V.B. 2003. Body mass variability in juvenile Robins *Erithacus rubecula* in the Ladoga area // *Avian Ecol. Behav.* Vol.10. P.1–31.

Оглавление

Предисловие	5
Введение	7
Глава 1. Продолжительность миграционных остановок	14
1.1. Методические подходы к оценке продолжительности остановок.....	14
1.1.1. Оценки минимальной продолжительности остановки.....	14
1.1.2. Стохастические модели мечения — повторного отлова. Оценка ожидаемой продолжительности остановки.	15
1.1.3. Оценка доли «транзитных» и «нетранзитных» особей	18
1.1.4. Метод высоких сетей	19
1.1.5. Телеметрическое прослеживание птиц.....	20
1.2. Оценки на основе повторных отловов меченых птиц.....	21
1.2.1. Очевидно ошибочные оценки: миграционные остановки, последгнездовые перемещения и линька	21
1.2.2. Результаты программы «Европейско-Африканская миграция воробьиных птиц».....	22
1.2.3. Продолжительность остановок на краю пустыни Сахара	23
1.2.4. Продолжительность остановок в оазисе в Прикаспийской низменности	23
1.2.5. Другие оценки продолжительности остановок, сделанные на основе метода мечения — повторного отлова	24
1.3. Оценки на основе телеметрического прослеживания	26
1.3.1. Остановки на Куршской косе.....	26
1.3.2. Остановки в других районах.....	27
1.4. Внутривидовое разнообразие продолжительности миграционных остановок. «Транзитные» и «нетранзитные» особи.	28
1.5. Заключительные замечания.....	30
Глава 2. Скорость жиронакопления и эффективность остановок	33
2.1. Энергетические запасы мигрирующих птиц	33
2.2. Методы оценки скорости жиронакопления	33
2.2.1. Оценка скорости жиронакопления на основе повторных отловов.....	33
2.2.2. Оценка скорости жиронакопления на основе отловов птиц в течение дня	36
2.2.3. Оценка скорости жиронакопления на основе анализа метаболитов крови	37
2.3. Наблюдаемые в природе значения скорости жиронакопления	38
2.3.1. Максимальные наблюдавшиеся значения.....	38
2.3.2. Скорость жиронакопления у зарянки.....	38
2.3.3. Оценки на основе анализа метаболитов крови	41

2.4. Факторы, влияющие на скорость жиронакопления	42
2.4.1. Эффект начального энергетического состояния	42
2.4.2. Влияние прогресса сезона	42
2.4.3. Влияние конкуренции	43
2.4.4. Пищевые ресурсы	44
2.5. Низкая начальная скорость жиронакопления: артефакт или реальное явление?	44
2.5.1. Методические ограничения	44
2.5.2. Физиологические и экологические ограничения	46
Глава 3. Теория оптимальной миграции	48
3.1. Общие положения	48
3.2. Минимизация времени миграции	49
3.3. Минимизация энергетической цены миграции	54
3.4. Минимизация риска стать жертвой хищника	55
3.5. Базовые теоретические уравнения	56
3.6. Заключительные замечания	59
Глава 4. Выбор и использование биотопов мигрантами	61
4.1. Вводные замечания	61
4.2. Точность выбора биотопа мигрантами	61
4.3. Роль индивидуального опыта в выборе мест миграционных остановок	62
4.4. Окончание ночного миграционного полёта	63
4.5. Поиск участка и закрепление на нём	69
4.5.1. Размах и характер утренних перемещений	69
4.5.2. Время выбора участка	70
4.5.3. «Береговой эффект»: подвижность зависит от возраста?	71
4.5.4. Широкие перемещения в ходе всей остановки	72
4.6. Эксплуатация биотопа	73
4.6.1. Неслучайность использования биотопа	73
4.6.2. Факторы, определяющие выбор биотопа мигрантами во время остановок	74
4.6.3. Роль ландшафтного контекста	76
Глава 5. Миграционные остановки в оазисах	79
5.1. Вводные замечания	79
5.2. Жиронакопление в оазисах	79
5.3. Сравнение оазисов и более благоприятных районов	79
5.4. Жиронакопление на островах	81
5.5. Заключительные замечания	82
Глава 6. Пространственное поведение на миграционных остановках	83
6.1. Вводные замечания	83
6.2. Дальность и направленность дневных перемещений ночных мигрантов	83
6.2.1. Проблематика и методические проблемы	83
6.2.2. Масштабы дневных перемещений отдельных видов по данным отлова в близко расположенных пунктах	84

6.3. Территориальность и широкие перемещения: данные визуальных наблюдений и анализ отловов	89
6.3.1. Ограничения метода визуальных наблюдений.....	89
6.3.2. Анализ отловов меченых птиц.....	90
6.3.3. Пространственное поведение разных видов птиц.....	92
6.4. Пространственное поведение мигрантов на остановках по данным телеметрии.....	95
6.4.1. Ограничения метода повторных отловов меченых птиц.....	95
6.4.2. Технические параметры телеметрии и методы обработки данных.....	96
6.4.3. Зарянка	98
6.4.4. Дальние мигранты.....	103
6.5. Влияние запасов жира на пространственное поведение	106
6.5.1. Телеметрическое прослеживание зарядок.....	106
6.5.2. Эксперимент с тростниковыми камышевками.....	108
6.5.3. Анализ повторных отловов меченых зарядок	108
6.6. Пространственно-ориентированное поведение и характер распределения пищи	110
Глава 7. Временное расписание и энергетическая цена миграционного полёта.....	113
7.1. Время начала ночного миграционного полёта.....	113
7.1.1. Современная концепция временного расписания ночных полётов.....	113
7.1.2. Данные визуальных наблюдений и отловов, противоречащие концепции старта в начале ночи	113
7.1.3. Телеметрические данные о времени ночных стартов.....	117
7.1.4. Влияние погоды на время ночного старта	120
7.2. Масса тела и жирность птиц, начинающих ночной миграционный полёт	122
7.3. Ночные старты тощих птиц: существует ли обратная ночная миграция?	125
7.4. Связь между запасами жира и временем ночного миграционного старта.....	127
7.5. Время окончания ночного миграционного полёта	128
7.6. Масса тела птиц после миграционного броска	130
7.7. Оценки энергетической цены миграционного полёта	131
Глава 8. Связь остановок и миграционного полёта: принципы организации миграции воробьиных птиц	134
8.1. Теоретически возможная скорость жиронакопления.....	134
8.2. Факторы, влияющие на решение начать миграционный полёт	135
8.3. Серии миграционных бросков и волнообразность пролёта.....	138
8.4. Отличия между весенней и осенней миграцией	140
8.5. Характеристика миграции типичного дальнего ночного мигранта из отряда воробьиных	142
Заключение	145
Литература	150