

Параметры осеннеї миграционной остановки молодых варакушек (*Luscinia svecica* Linnaeus, 1758) в условиях средней тайги в восточной части Русской равнины

Г. Л. НАКУЛ

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28
E-mail: nakul@ib.komisc.ru

Статья поступила 26.01.2023

После доработки 07.07.2023

Принята к печати 13.07.2023

АННОТАЦИЯ

В 2015–2019 гг. осуществлен отлов молодых варакушек с целью определения параметров их миграционной остановки (сроки и динамика пролета, длительность миграционной остановки, линька в процессе миграции и скорость жиронакопления птиц во время миграционной остановки) в условиях таежной зоны на востоке Русской равнины. Проанализированы данные первичных и повторных отловов 272 птиц, из которых в выборку включены данные 186 самцов и 86 самок. Средняя длительность миграционной остановки для молодых варакушек составила 1,45 дня. Транзитные особи имеют жировые резервы, которые позволяют им совершать миграционные броски длительностью в среднем $4,39 \pm 0,20$ ч. Варакушки со средней длительностью остановки имеют скорость жиронакопления $0,04 \pm 0,36$ г в сутки и к моменту отлета способны совершать миграционные броски длительностью в среднем $3,89 \pm 0,58$ ч. Особи, которые принимают решение об остановке, незначительно теряют свои жировые запасы, уменьшая свои возможности к миграционному броску до следующего места. Значимость речных долин на востоке Русской равнины для успешной миграционной остановки до конца не выяснена, так как непонятно, обладают ли они теми необходимыми экологическими условиями, оказывающими влияние на параметры остановки мелких птиц.

Ключевые слова: *Luscinia svecica* L., осенняя миграция, миграционная остановка, скорость жиронакопления.

ВВЕДЕНИЕ

Миграционные остановки играют важную роль для птиц, совершающих длительные перелеты от мест размножения к местам зимовок [Чернецов, 2003; Wikelski et al., 2003]. При этом во время остановки они тратят до 90 % времени и до 70 % всей энергии, необходимой для миграции [Чернецов, 2010]. Пополнение жировых резервов тела всегда проходит в незнакомых условиях и местообитаниях, также мигрирующим птицам приходит-

ся испытывать пресс хищников. Сжатые сроки пребывания на остановке заставляют птиц выбирать стратегию интенсивного питания, чтобы максимально восполнить жировые запасы тела для дальнейшего перелета [Дольник, 1975]. Также важным условием в успешной миграции является выбор местообитаний для миграционной остановки [Ktitorov et al., 2008, 2010; Bayly et al., 2019]. В неподходящих биотопах они вынуждены много перемещаться в поисках корма [Ktitorov et al., 2010; Bayly et al., 2019].

ly et al., 2019], что значительно снижает жировые резервы [Ktitorov et al., 2008]. В этой связи большой интерес представляет изучение выбора миграционных стратегий на остановках с различными условиями. На данный момент сложилось определенное представление о модели поведения воробьиных птиц перед пересечением пустынь и морей [Дольник, 1982; Dolnik 1990; Большаков, 2001; Schaub, Jenni, 2001; Baily, 2006; Цвей, 2008; Yohannes et al., 2009; Чернецов и др., 2010; и др.]. На одних территориях происходит интенсивное накопление жира в течение долгого времени [Shaub, Jenni, 2000], в других местах миграционные задержки укорачиваются [Цвей, 2008; Чернецов и др., 2010].

В качестве объекта для данных исследований выбран хорошо изученный в плане миграции, экологии и биологии вид – воракушка (*Luscinia svecica* L.). Хорошо изучена ее модель поведения на миграционных остановках в Скандинавии [Lindström et al., 1985; Ellegren, 1990, 1992; Hansson, 1997; Lindström, Lind, 2001], во Франции [Chiron, 2017], на Пиренейском п-ове [Arizaga et al., 2006, 2010, 2011, 2013, 2015; Fontanilles et al., 2020]. В европейской части России экология миграции вида подробно исследована на Северо-Западе России [Носков и др., 2020], в восточной Фенноскандии [Савинич, 2007; Панов, Чернецов, 2010]. В отдельных работах освещены проблемы сроков миграции, линьки и жиронакопления на Полярном Урале [Рыжановский, 1988, 2012–2014]. В случае наших исследований, территория отловов находится на северо-востоке Русской равнины в таежной зоне, где ранее отловы проводили только эпизодически [Теплов В.В., неопубл. данные]. В районе проведения исследований отмечаются места с развитыми долинами и большим разнообразием местообитаний, подходящим для остановок мигрирующих птиц. Столь удачно сложившиеся условия для пролета должны определенным образом сказываться на стратегии поведения птиц в миграционный период. Ввиду выбора широкого спектра местообитания в период миграционных остановок воракушка является удобным модельным видом для изучения миграционного поведения [Fontanilles et al., 2020].

Цель наших исследований – провести оценку основных параметров осенней мигра-

ционной остановки молодых воракушек в условиях речных долин средней тайги восточной части Русской равнины. Молодых птиц объединяет отсутствие опыта миграции, нахождения их в равных условиях для решения проблемы восстановления жировых запасов перед миграционным броском. Неверный выбор модели поведения в период остановки для неопытных сеголеток оказывается на их высокой смертности, которая может достигать 85 % от уровня ежегодной смертности [Sillett, Holmes, 2002]. В данной работе мы попытались получить представление о том, насколько успешно выстраивают свою стратегию молодые воракушки в исследованном районе. Для решения этой проблемы необходимо было определить сроки миграции птиц и длительность их остановки, проанализировать совмещение линьки и миграции, выяснить скорость жиронакопления (изменение массы мигрантов во время остановки [Чернецов, 2010]) и их максимальные возможности перед следующим миграционным броском.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

В основу работы положены результаты отловов птиц в долине среднего течения р. Сысола, которая определена как ключевая орнитологическая территория международного значения для многих гнездящихся и мигрирующих птиц [Ануфриев, Кочанов, 2000]. Бассейн этой реки расположен в северо-восточной части Русской равнины, примерно в 450 км к западу от Северного Урала в подзоне средней тайги. Река протекает с юга на север и является одним из главных притоков р. Вычегда, которая входит в речной бассейн Северной Двины. Птиц отлавливали в с. Межадор ($61^{\circ}08'$ с. ш., $50^{\circ}19'$ в. д.). Территория отловов характеризуется высоким разнообразием биотопов: сенокосные луга и ивовые заросли граничат с крапивными пустошами, зарослями борщевика Сосновского, частными картофельными полями, зарослями плодово-ягодных кустарников и деревьями (береза, черемуха, сосна обыкновенная), как отдельно стоящими, так и растущими группами. Эти условия являются благоприятными как для насекомоядных птиц, так и для видов, питающихся ягодами и семенами различных культурных и диких растений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ОТЛОВА

Материал собирали в августе – сентябре 2015–2017 гг. и в сентябре 2019 г. Всего проанализировало 272 особи вараракушки. Из них в течение сезона повторно отловлено 29 птиц, что соответствует 11 % от общего объема отловленных особей. Отлов проведен стандартными паутинными сетями длиной 5–12 м, общая протяженность которых составила 120 м. Сети расставляли в местах концентрации птиц. Сети проверяли ежедневно в светлое время суток с интервалом в 1–2 часа. Ночью птицы в сети не попадались. Пол и возраст определяли согласно методике, предложенной Н. В. Виноградовой с соавторами [1976]. Стадии линьки описывали по схеме, принятой для вараракушек [Савинич, Гагинская, 1990]. Массу тела измеряли электронными весами с точностью до 0,01 г. Количество жировых запасов определяли визуально по количеству подкожных жировых отложений в межключичной впадине и на брюхе, где расположены основные депо подкожного жира [Блюменталь, 1967]: 1 балл – “нежирные” птицы, 2 балла – “маложирные”, 3 балла – “среднежирные”, 4 балла – “жиরные”. Для расчетов продолжительности миграционной остановки вараракушек использовали данные пойманых птиц начиная с первой миграционной волны (табл. 1). Для исключения местных вараракушек из выборок для анализа скорости жиронакопления вошли данные особей, которые впервые были отловлены ближе к медианной дате миграции и имели стадию линьки не ниже четвертой.

Методы анализа данных. Для оценки значимости различий между выборками использовали непараметрический критерий Ман-

на–Уитни (значение “z”) при $p < 0,05$. Оценку продолжительности миграционных остановок рассчитывали на основе данных мечения – повторного отлова, используя стохастические модели Кормака – Джолли – Себера [Панов, Чернецов, 2010; Чернецов и др., 2010]. Эти модели позволяют оценить вероятность присутствия особи на миграционной остановке в день i , а также вероятность того, что она все еще будет присутствовать в день $i + 1$ [Титов, Чернецов, 1999; Чернецов, 2003]. Среднее значение продолжительности остановок (SL) определяли по формуле $SL = -1/\ln Ph$, где Ph – сохраняемость птицы на остановке [Титов, Чернецов, 1999].

Данные анализировали с помощью пакета MARK 8.2 [White, Burnham, 1999]. Для ранжирования моделей использовали информационный индекс Акайки [Burnham, Anderson, 1998]. Соответствие моделей данным оценивали с помощью программы RELEASE, имеющейся в пакете MARK 8.2.

Моделирование изменения массы тела и степени жирности у мигрантов на остановках оценивали методом множественной пошаговой регрессии в объединенной выборке самцов и самок. В исходную модель были включены начальная масса тела, дата начального отлова, посуточное изменение массы тела птицы, а также изменение массы тела в течение суток [Schaub, Jenni, 2001]. Корреляционные связи по Спирмену установлены для непараметрических данных (включенные факторы в модель) обоих выборок. В выборку по расчету изменения массы и показателей жирности через одни сутки входили птицы, которых повторно отлавливали на следующий

Таблица 1
Динамика осенней миграции вараракушек

Год исследования	Срок миграционных волн						Медиана пролета	
	1-я волна		2-я волна		3-я волна		♂	♀
	♂	♀	♂	♀	♂	♀		
2015	15–17.09	08–10.09	–	–	–	–	16.09	15.09
2016	08–15.09	07.09	–	14–16.09	–	–	08.09	07.09
2017	10–14.09	13–14.09	20–22.09	21–22.09	26–27.09	–	21.09	14.09
2019	09–13.09	09–13.09	–	–	–	–	11.09	10.09

Примечание. Прочерк означает отсутствие миграционной волны (массового пролета в этот период).

день после начального отлова. Отдельно анализировали данные по изменению массы тела у особей, повторно попавших в сети через двое и более суток после начального отлова. В расчет не вошли данные по изменению массы особей, которые были отловлены в первый день вечером и на следующий день ранним утром, чтобы избежать заниженных результатов ночных потерь масс тела птицы. Для расчетов "тощей" масса тела использовано уравнение, выведенное для близкородственного вида зарянки: $L_{bm} = 2,248178 + 0,172748 \times w$, где L_{bm} – "тощая" масса тела, w – длина крыла в мм [Цвей, 2008], а определение продолжительности миграционного полета – согласно предложенной методике исходя из массы их энергетических резервов [Цвей, 2008]. За 1 г энергетических резервов принималось 21,6 кДж энергии [Klaassen et al., 2000], а цена полета в неподвижном воздухе составляет 7 BMR (уровней базального метаболизма) [Klaassen et al., 2000]. BMR рассчитывался на основании зависимостей, приведенных в работах В. Р. Дольника [1995]. Для расчета всех упомянутых коэффициентов использовали программные пакеты STATISTICA 6.0, PAST 3.13 и Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика пролета и продолжительность остановки.

Сроки и динамика пролета варакушек сильно варьировали по годам. Различий по этим показателям по половому признаку в выборке не обнаружено ($z = -1,33$;

Таблица 2
Параметризация модели, описывающей подневную сохраняемость и вероятность отлова варакушек во время осенней миграции

Параметр	Оценка параметра	SE
Phi1	0,72	0,47
Phi2	0,74	0,16
p1	0,07	0,05
p2	0,11	0,05

Примечание. Phi1 – сохраняемость птиц в первую ночь после первого отлова; Phi2 – сохраняемость птиц в последующие дни; p1 – вероятность отлова птиц в первый день; p2 – вероятность отлова птиц в последующие дни.

$p = 0,18$) (см. табл. 1). Продолжительность миграционной остановки в среднем для данного вида составила 1,45 дня. Наибольший интервал между первым и вторым отловом у некоторых особей составлял 7 дней, а в среднем $2,55 \pm 0,30$ дня ($n = 29$). У молодых самцов средний интервал между отловами составил $2,52 \pm 0,40$ дня ($n = 17$), наибольший – 7 дней. У самок отмечен схожий интервал отловов, который в среднем составил $2,58 \pm 0,48$ дня ($n = 12$) при максимальном интервале в 6 дней. Незначительные различия не имели достоверного подтверждения ($z = -0,09$ при $p = 0,92$).

Из оставшихся на остановке птиц только 34 % отлетают на второй день и 66 % остаются на более длительный срок, но при этом сохраняемость птиц на остановке сильно не изменяется (сохраняемость после первой ночи составила 0,72, а в последующие дни – 0,74) (табл. 2).

Наилучшая модель, созданная на основе моделей меченья – повторного отлова, оказалась следующей: $\Phi(t)p(t)$. Время, которое прошло после мечения, не имеет значительного влияния на вероятность присутствия птиц на остановке, в отличие от вероятности отлова (табл. 3). Вторая по поддержке модель – $\Phi(t)p(t)$ (см. табл. 3) – имела противоположную структуру, где время оказывало влияние на сохраняемость, но не имело значения в случае вероятности отлова. Такое различие, вероятно, связано с влиянием иных факторов на подневную сохраняемость молодых варакушек, которые не были учтены моделью.

Совмещение линьки и миграции. Молодые самки мигрируют практически исключительно перелинявшими. Минимальное количество птиц отловлено на III и IV стадиях в самом начале массовых отловов и немногим больше на V стадии линьки, что в итоге составило 19 % пойманных молодых самок. Остальные 81 % птиц были с полной линькой (см. табл. 4).

У молодых самцов отмечено 86 % перелинявших птиц, остальные птицы находились на IV–V стадиях линьки. Последняя группа птиц в своей доле уменьшилась к концу сезона миграции (см. табл. 4).

Скорость жиронакопления. В группе птиц с короткой суточной остановкой конечная масса тела перед отлетом коррелировала с показателями начальной массы тела ($r = 0,77$), с показателем изменения массы (Δm) за сут-

Таблица 3

Сравнение моделей, описывающих структуру варьирования подневной сохраняемости и вероятности отлова варакушек во время осенней миграции

Модель	AICc	ΔAICc	Вес модели	Число параметров	Отклонение от данных
Phi(.)p(t)	154,0319	0,0000	0,67487	8	44,3841
Phi(t)p(.)	155,5711	1,5392	0,31260	8	45,9232
Phi(.)p(.)	162,0705	8,0386	0,01212	2	67,4554
Phi(t)p(t)	168,8750	14,8331	0,00040	13	43,1665

Примечание. (.) – параметр постоянный; (t) – параметр зависит от времени (отдельное значение для каждого дня); AICc – значение информационного критерия Акайки; ΔAICc – отклонение этого значения у каждой модели от значения лучшей модели.

Таблица 4

Распределение варакушек в отловах по стадиям линьки

Период миграции	Стадия линьки и доля птиц в отловах, %											
	I		II		III		IV		V		Полная	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1-я декада сентября (n♂ = 46; n♀ = 30)	–	–	–	–	–	3	7	3	20	13	73	79
2-я декада сентября (n♂ = 80; n♀ = 35)	–	–	–	–	–	–	1	–	13	3	86	97
3-я декада сентября (n♂ = 54; n♀ = 13)	–	–	–	–	–	–	–	8	4	–	96	92

Примечание. Прочерк – отсутствие особей на стадии линьки.

ки после начального отлова ($r = 0,88$). У птиц, которые оставались на длительный срок, более суток, корреляционные связи конечной массы обнаружены только с показателями изменения массы тела ($r = 0,88$) и жирности за период остановки ($r = 0,83$). Расчетная модель скорости жиронакопления у варакушек на миграционной остановке показала положительную динамику увеличения веса тела к моменту отлета (рис. 1). В среднем, птица, пойманная в медианную дату, имеет исходную массу $16,56 \pm 0,07$ г ($n = 272$). За первые сутки после прилета птица теряет в среднем по $0,05 \pm 0,24$ г ($n = 29$). Для птиц, которые совершили остановки не более двух дней, отмечалось падение массы тела 0,2 г/сут, или 1,2 % от исходной массы тела перед отлетом. Если остановка длилась более двух суток, то наблюдался прирост массы в среднем $0,04 \pm 0,36$ г в сутки, или 0,002 % от исходной массы тела. В результате при средней продолжительности остановки 1,45 дня прирост массы тела составит всего 0,058 г (0,03 % от

средней исходной массы тела) перед миграционным броском.

Индивидуальных наблюдений за этим видом оказалось немного, поэтому самки и самцы объединены в одну группу. На следующие сутки после начального отлова птицы сильно теряли в весе – около трети грам-

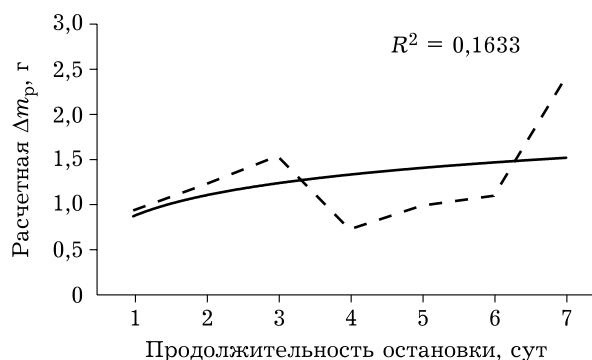


Рис. 1. Расчетная модель жиронакопления варакушек в течение миграционной остановки (штриховая линия). Δm_p – расчетное изменение массы тела молодой варакушки за период остановки. Сплошная линия – тренд

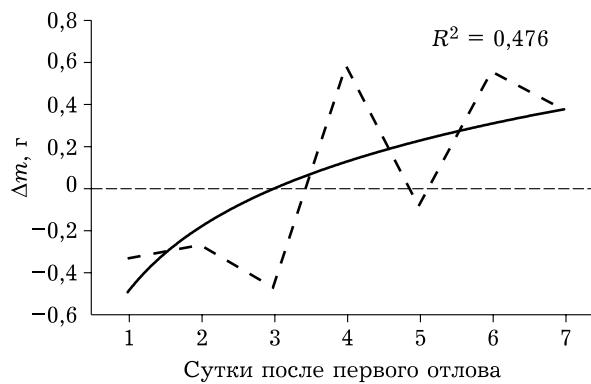


Рис. 2. Изменение массы тела (Δm) между первым и последним отловом мигрирующих варакушек (штриховая линия). Сплошная линия — тренд

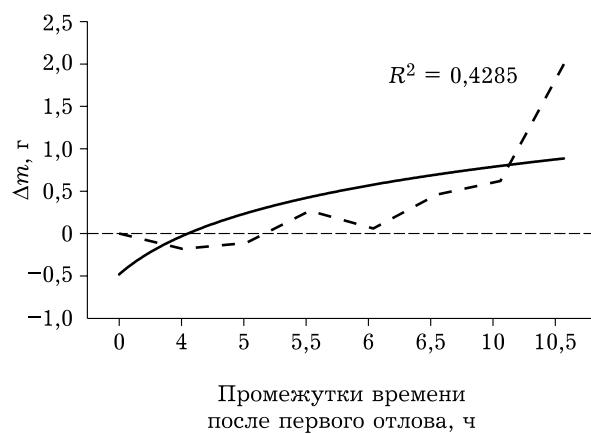


Рис. 3. Индивидуальные изменения массы тела (Δm) варакушек в течение суток (штриховая линия). Сплошная линия — тренд

ма ($0,33 \pm 0,51$ г, $n = 10$), или 2 % от номинальной массы тела при первом отлове. Затем отмечался рост скорости накопления массы у птиц (рис. 2).

В течение суток у птиц спустя четыре часа после первого отлова отмечалось падение массы тела в среднем на 1 % от первоначального веса (рис. 3). Затем спустя пять-шесть часов вес птиц выравнивался относительного первого взвешивания. Перед ночевкой отмечено

повышение массы тела до 9 % от утренних показателей.

Масса энергетических резервов (разница между фактической массой тела и “тощей” массой) транзитных варакушек в средней тайге востока Русской равнины составила от $-2,26$ до $11,60$ г ($1,79 \pm 0,01$ г в среднем) и была почти равна таковой у птиц, которые совершили остановку (табл. 5). Минимальные различия в энергетических резервах между транзитными особями и варакушками, оставшимися на остановке, не значимы ($z = -0,14$; $p = 0,89$). При последнем измерении перед отлетом показатель энергетических резервов в среднем уменьшился до $1,59 \pm 0,25$ г, что в пересчете на длительность беспосадочного полета составило $3,89 \pm 0,58$ ч.

ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика пролета и продолжительность остановки. Результаты исследований показали, что большинство птиц, пролетающих через долину р. Сысола, являются мигрантами, а доля местных птиц незначительна. На это указывает четко обозначенная волновая природа пролета, когда отмечается массовый всплеск численности вида в отловах. Следует отметить, что такая закономерность характерна для многих воробьинообразных видов [Миграция..., 2020; Панов, Чернецов, 2010]. Наибольшее их количество отлавливали в первые утренние часы после восхода солнца, после чего отмечался резкий спад в отловах. Достоверных различий в динамике миграции у самцов и самок не обнаружено, так как их медианные даты пролета совпадали (см. табл. 1). Аналогично, различий в сроках пролета между полами и возрастными группами не обнаружено в Ленинградской обл. [Савинич, 2007] и в Испании [Correia, Neto, 2013]. Схожие даты массового пролета отмечены в таежной зоне Западной Сибири в бассейне р. Томь (Кемеровская обл.) на широте 54° [Ко-

Таблица 5

Сравнительная характеристика энергетических резервов у мигрирующих молодых варакушек

Группа	“Тощая” масса в среднем (при первом отлове)	Энергетический резерв (при первом отлове)	Продолжительность полета, ч (при первом отлове)
Транзитные	$14,78 \pm 0,03$	$1,79 \pm 0,01$	$4,39 \pm 0,20$
Совершившие остановку	$14,72 \pm 0,05$	$1,63 \pm 0,17$	$4,09 \pm 0,40$

валевский, Ильяшенко, 2010, 2012]. Однако на побережье Белого моря [Панов, Чернецов, 2010], а также в Скандинавии [Ellegren, 1990] молодые самки достоверно раньше прилетают к местам миграционных остановок, чем самцы. Например, в Карелии (66° с. ш.) молодые варакушки имеют более раннюю медиану массового пролета [Панов, Чернецов, 2010]. Из литературных источников известно, что даты начала осенней миграции и факторы, определяющие сроки, больше связаны с индивидуальными эндогенными циркадными ритмами, которые, в свою очередь, могут испытывать влияние различных факторов окружающей среды [Gwinner, 1968; Соколов, 1991; Berthold, 1996; Bulyuk, Tsvey, 2006; Bolshakov et al., 2007; Рыжановский, 2012, 2013]. Расхождение в сроках, возможно, связано с тем, что в северных широтах на начальных этапах миграции молодые самцы и самки летят отдельно, но уже в процессе дальнейшей миграции птицы объединяются в общие группы. Также есть вероятность соединения нескольких популяций на местах остановок, что приводит к отсутствию различий в сроках пролета между полами. Однако данный вопрос требует дальнейших исследований.

Длительность миграционной остановки является важной переменной для анализа миграционной стратегии птиц [Kaiser, 1999]. На исследуемой территории большая часть мигрирующих варакушек совершила остановки на одни сутки, часть птиц задерживалась на более длительный срок. Подобное явление характерно для многихочных мигрантов [Чернецов, 2003; Chernetsov et al., 2007; Чернецов и др., 2010]. При сравнении продолжительности миграционных остановок молодых варакушек между различными остановками выявлены некоторые отличия. Например, на побережье Кандалакшского залива (Республика Карелия) на широте 66° средняя продолжительность остановки варакушек оказалась на трое суток дольше – 4,24 дня [Панов, Чернецов, 2010], чем на востоке Русской равнины на широте 61° (Республика Коми, долина р. Сысола) – 1,45 дня. Но при этом стохастический анализ позволил выявить общую черту для молодых птиц таежной зоны на Русской равнине и в районе Фенноскандии [Панов, Чернецов, 2010], когда сохраняемость молодых птиц на остановках не зависит от врем-

ени, проведенного особью на остановке. Вероятно, это указывает на то, что на широком географическом протяжении проявляются общевидовые черты модели поведения. Таким образом, связь модели поведения с географическими особенностями остановки становится неочевидной, даже несмотря на различия в длительности остановки. Факторами, определяющими длительность пребывания в местах остановки, могут быть определенные качества местообитаний (обилие корма, наличие кустарниковой и древесной растительности), где останавливаются птицы, и протяженность предстоящего экологического барьера [Lindström, 2003; Ktitorov et al., 2010; Bayly et al., 2019]. В нашем случае отсутствие экологических барьеров и сложившиеся оптимальные условия на прошедшем миграционном пути могут позволить птицам повысить скорость пролета путем сокращения миграционной остановки.

Совмещение линьки и миграции. Результаты исследований показали, что пойманые варакушки находились на завершающих стадиях линьки, а часть птиц были полностью перелинявшими. Установлено, что варакушки Нижнего Приобья уже перед первым миграционным броском находятся на последних стадиях линьки [Рыжановский, 1988, 2012–2014], в то время как в Карелии около 70 % отловленных птиц этого же вида были на завершающих стадиях посттювенальной линьки и только 30 % полностью перелиняли [Панов, Чернецов, 2010]. В Скандинавии, напротив, линяющих молодых птиц встречали в 200 км от номинативных местообитаний [Lindström, Lind, 2001]. В нашем случае лишь небольшая часть птиц, которых можно отнести к местным, находилась на средних стадиях линьки. Остальные более 90 % перелинявших и находящихся на последних стадиях посттювенальной линьки особей являются пролетными.

Таким образом, на исследуемой миграционной остановке транзитные особи летят из северных пределов гнездового ареала. Малая часть неперелинявших птиц и находящихся на последних этапах линьки являются частью местной популяции, которая начинает миграционные подвижки в августе и мигрирует уже в первой декаде сентября. После летят уже птицы из северных районов.

Скорость жиронакопления. В течение суток масса тела варакушек постоянно изменялась,

но общий тренд оказывался положительным к завершению дня перед ночевкой, что неоднократно отмечалось и на других видах, пойманных на исследуемой территории [Накул, 2021а, б]. При наблюдении за отдельными особями, которых повторно отлавливали от трех до четырех раз в сутки, также был показан общий положительный тренд изменения массы тела (см. рис. 3). Однако проведенные оценки изменения массы в течение продолжительности светлого дня трудно соопоставить с абсолютным изменением скорости жиронакопления, что отмечалось рядом авторов [Zimin, 2003; Чернецов, 2010]. Сопоставляя с данными изменения скорости жиронакопления в течение всей остановки (низкие скорости восстановления массы тела), прослеживается некоторое несоответствие с резкими скачками массы птиц в течение дня, поскольку не учитывался ряд важных факторов, определяющих скорость жиронакопления (погодные факторы, конкуренция, обилие корма, хищники и т. п.).

В период миграционной остановки у всех молодых варакушек отмечены потери в массе тела в первые сутки (распространено среди многих мигрирующих видов птиц) [Alerstam, Lindström, 1990; Lindström, 1991, 2003; Цвей, 2008]. В последующие дни наблюдается только положительная динамика. Увеличение массы тела имеет отрицательную зависимость от начальной массы и жирности тела, что характерно для многих мигрирующих воробьиных [Shaub, Jenni, 2000; Chernetsov, Titov, 2001; Чернецов, 2010]. Несмотря на растущий тренд массы тела в период остановки, эти увеличения были незначительны и составили не более 1 % за среднюю длительность остановки. В целом эффективность жиронакопления исследованного вида укладывается в данные, полученные для территорий Северо-Западной Европы (1–3 % от “тощей” массы тела). Подобные результаты получены на зарянках, когда потери массы тела проявлялись в первые сутки после прибытия на остановку [Цвей, 2008; Накул, 2021а]. С одной стороны, это может быть связано с конкурентными отношениями в местах с низким обилием корма [Цвей, 2008], а с другой – их энергосберегающей адаптацией в течение нескольких миграционных бросков [Jenni-Eiermann, Jenni, 2003]. На вторые-третьи сутки пребывания птиц

на миграционной остановке происходит восстановление жировых резервов, утраченных в первые сутки после прилета. Также отмечено, что особи, которые не совершают остановку, имеют несколько больше жировых резервов (статистически недостоверно). Это хорошо видно на расчетах по возможностям беспосадочного полета. Транзитные особи обладают энергетическим резервом для дальнейшей миграции в среднем на 4–5 часов, а максимально – до 21 часа. Особи, решившие остаться на более длительный срок, уменьшают свои способности к длительным беспосадочным полетам до 2–3 часов. Аналогичные результаты получили исследователи в оазисах востока Синайского п-ова в период пересечения птицами пустынь [Safriel, Lavee, 1988], но причинами могли служить другие факторы в силу различных условий на миграционной остановке. При длительных задержках на исследуемой территории отдельные особи накапливали значительные энергетические резервы – до 26 % от “тощей” массы тела, что могло хватать на 20 часов беспосадочного полета. Однако необходимо отметить, что в среднем жировые резервы не изменялись, а масса тела даже уменьшалась, особенно у варакушек, которые мигрировали в конце сезона. Вероятно, при значительных задержках на миграционных остановках только отдельные особи максимально насыщают свои энергетические депо для дальнейшей миграции и в медианные сроки пролета. Преобладающее большинство варакушек в среднем быстро покидали место остановки без увеличения массы и жира в теле. К похожим выводам пришли Н. С. Чернецов и И. Н. Панов [2010] при исследовании миграционных параметров варакушки в Восточной Фенноскандии. При этом известно, что значительное накопление жира варакушками происходит лишь в предмиграционный период, на начальных этапах миграции [Рыжановский, 2012] и в течение пролета на миграционных остановках перед преодолением обширных экологических барьеров [Чернецов и др., 2010; Ktitorov et al., 2010]. Таким образом, для молодых варакушек наблюдаются общие черты поведения в разных географических точках от северных пределов ареала до южных оазисов, перед пересечением морей и пустынь. В итоге, полученные результаты описываются общей моделью поведения мел-

ких воробиных видов птиц на миграционных стоянках, предложенной M. Schaub и L. Jenni [2000]. Однако для исследованной миграционной стоянки скорость жиронакопления мигрирующих молодых воракушек была чуть ниже, а длительность остановки – чуть короче. В итоге, при сохранении общих моделей жиронакопления воракушки испытывают действие ряда местных особенных факторов, выявление которых возможно при дальнейших исследованиях. Выяснено, что причинами снижения скорости жиронакопления в первые сутки служит ориентация в незнакомой местности [Чернецов, 2010], а также появлениеочных заморозков, увеличение количества дней с осадками, снижение видового разнообразия и обилия корма. Кроме того, возможно присутствие конкуренции между мигрантами, что заставляет их сокращать время пребывания на остановке, а также снижает скорость восполнения жировых запасов [Moore, Yong, 1991].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ.

Известно, что одни и те же места остановки могут играть различную по важности роль в ходе весенних и осенних миграционных сезонов [Safriel, Lavee, 1988]. Для осеннего пролета исследованная миграционная остановка важна для птиц в качестве места восполнения потраченных энергетических резервов на предыдущем миграционном броске. Большинство молодых воракушек мигрирует уже перелинявшими, и линька оперения как фактор влияния на скорость жиронакопления играет незначительную роль. Птицы совершают короткие миграционные остановки. За это время молодые особи сохраняют свой уровень энергетических накоплений, продолжая миграцию в том же состоянии, в котором они прибыли на стоянку.

ЛИТЕРАТУРА

- Ануфриев В. М., Кочанов С. К. Республика Коми // Ключевые орнитологические территории России. М., 2000. Т. 1. С. 82–88.
- Блюменталь Т. И. Изменение энергетических запасов (жирности) у некоторых воробиных птиц Куршской косы в связи с участием их в миграции // Миграции птиц Прибалтики: тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1967. Т. 40. С. 164–202.
- Большаков К. В. Итоги крупномасштабного исследования ночной миграции птиц в аридно-высокогорной зоне запада Центральной Азии (программа “Азия”) // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: тр. Междунар. конф. “Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии” / под ред. Е. Н. Курочкина, И. И. Рахимова. Казань: Изд-во “Магариф”, 2001. С. 372–393.
- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробиных птиц фауны СССР: справочник. М.: Наука, 1976. 189 с.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 399 с.
- Дольник В. Р. Проблемы миграций птиц над аридными и горными районами Средней Азии // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 13–17.
- Дольник В. Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб.: Наука, 1995. Т. 179. 360 с.
- Ковалевский А. В., Ильяшенко В. Б. Очередность пролета молодых и взрослых птиц во время осенней миграции различных групп воробинообразных // Вестн. КемГУ. Сер. Биология. 2012. № 3 (51). С. 11–16.
- Ковалевский А. В., Ильяшенко В. Б. Материалы по осеннему пролету мелких воробинообразных птиц в долине среднего течения реки Томь // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во УГУ, 2010. Вып. 15. С. 75–87.
- Носков Г. А., Гагинская А. Р., Иовченко Н. П., Рымкевич Т. А. Воракушка (*Luscinia svecica*) // Миграция птиц Северо-Запада России. Воробиные / под. ред.: Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. СПб.: Изд-во “Реноме”, 2020. С. 283–287.
- Миграция птиц Северо-Запада России. Воробиные. СПб.: Изд-во “Реноме”, 2020. 530 с.
- Накул Г. Л. Стратегия миграции молодых зарянок *Erythacus rubecula* на востоке Русской равнины // Принципы экологии. 2021а. Т. 10, № 1. С. 30–42.
- Накул Г. Л. Параметры осенней миграционной остановки пеночки-теньевки (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817) (Sylviidae, Aves) в условиях средней тайги в восточной части Русской равнины // Поволжский экол. журн. 2021б. № 3. С. 319–334.
- Панов И. Н., Чернецов Н. С. Миграционная стратегия воракушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 1: Основные параметры миграционных остановок // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2010. Т. 314, № 1. С. 93–104.
- Рыжановский В. Н. Последнездовой период жизни воракушки (*Luscinia svecica*). Распадение выводков и постjuvenальная линька // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 1. С. 68–78.
- Рыжановский В. Н. Экология и годовой цикл жизни северной воракушки *Luscinia svecica svecica*. 2. Последнездовой и зимний периоды // Рус. орнитол. журн. 2012. Т. 21, экстресс-вып. 802. С. 2441–2466.
- Рыжановский В. Н. Контроль продолжительности осеннего миграционного состояния, дальности миграции и возможные районы зимовки у первогодков воробиных птиц Субарктики // Экология. 2013. № 3. С. 230–233.
- Рыжановский В. Н. Годовой цикл линьки северной воракушки (*Luscinia svecica svecica*): сроки, полнота и фотоперiodические интервалы // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 11. С. 1340–1344.

- Савинич И. Б. Варакушка *Luscinia svecica* на северо-востоке Ленинградской области // Рус. орнитол. журн. 2007. Т. 16, экспресс-вып. 377. С. 1240–1241.
- Савинич И. Б., Гагинская А. Р. Варакушка – *Cyanosylvia svecica* (L.) // Линька воробынных птиц Северо-Запада СССР / под ред. Т. А. Рымкевич. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. С. 57–59.
- Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия птиц // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1991. Т. 230. 233 с.
- Титов Н. В., Чернецов Н. С. Стохастические модели как новый метод оценки продолжительности миграционных остановок птиц // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119, № 4. С. 396–403.
- Цвей А. Л. Стратегия миграции зарянки (*Erithacus rubecula*) в Восточной Прибалтике: дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ЗИН РАН, 2008. 201 с.
- Чернецов Н. С. Экология и поведение воробынных птиц на миграционных остановках: постановка проблемы // Орнитология. 2003. Т. 30. С. 136–146.
- Чернецов Н. С. Миграция воробынных птиц: остановки и полет. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 173 с.
- Чернецов Н. С., Булюк В. Н., Ктиторов П. С. Роль Джаныбекского оазиса как места миграционных остановок дендрофильных видов воробынных птиц // Поволжский экол. журн. 2010. № 2. С. 204–216.
- Alerstam T., Lindström Å. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety // Bird migration / Ed. E. Gwinner. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer, 1990. P. 331–351.
- Arizaga J., Alonso D., Campos F., Unamuno J. M., Montegudo A., Fernandez G., Carregal X. M., Barba E. Do subspecies of bluethroat *Luscinia svecica* show a geographic segregation during the autumn migration period in Spain? // Ardeola. 2006. Vol. 53. P. 285–291.
- Arizaga J., Andueza M., Tamayo I. Spatial behaviour and habitat use of first-year Bluethroats *Luscinia svecica* stopping over at coastal marshes during the autumn migration period // Acta Ornithol. 2013. Vol. 48. P. 17–25.
- Arizaga J., Barba E., Alonso D., Vilches A. Stopover of Bluethroats (*Luscinia svecica cyanecula*) in northern Iberia during the autumn migration period // Ardeola. 2010. Vol. 57. P. 69–85.
- Arizaga J., Mendiburu A., Alonso D., Cuadrado J. F., Jaurregi J. I., Sánchez J. M. A comparison of stopover behavior of two subspecies of the Bluethroat (*Luscinia svecica*) in Northern Iberia during the autumn migration period // Ardeola. 2011. Vol. 58. P. 251–265.
- Arizaga J., Musseau R., Laso M., Esparza X., Unamuno E., Azkona A., Fontanilles P. Biases associated with the use of a playback in stopover ecology studies in small passerine birds // Bird Study. 2015. Vol. 62. P. 280–284.
- Bayly N. J. Optimality in avian migratory fuelling behaviour: a study of a trans-Saharan migrant // Anim. Behav. 2006. Vol. 71, N 1. P. 173–182.
- Bayly N. J., Rosenberg K. V., Gómez C., Hobson K. Habitat choice shapes the spring stopover behavior of a Nearctic–Neotropical migratory songbird // J. Ornithol. 2019. Vol. 160. P. 377–388.
- Berthold P. Control of bird migration. U.K., London: Chapman and Hall, 1996. 355 p.
- Bolshakov C., Chernetsov N., Mukhin A., Bulyuk V., Kosarev V., Ktitorov P., Leoke D., Tsvey A. Time of nocturnal departures in European robins (*Erithacus rubecula*) in relation to celestial cues, season, stopover duration and fat stores // Animal Behavior. 2007. Vol. 74. P. 855–865.
- Bulyuk V., Tsvey A. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors // J. Ornithol. 2006. Vol. 147. P. 298–309.
- Burnham K. P., Anderson D. R. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. N.Y.: Springer, 1998. 354 p.
- Chernetsov N., Titov N. 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. 2001. Vol. 6. P. 27–28.
- Chernetsov N., Bulyuk V. N., Ktitorov P. Migratory stopovers of passerines in an oasis at the crossroad of the African and Indian flyways // Ringing & Migration. 2007. Vol. 23, N 4. P. 243–251.
- Chiron D. Range extension of the Bluethroat *Luscinia svecica namnetum* towards intensive farming habitats in Central western France // Alauda. 2017. Vol. 85. P. 81–91;
- Correia E., Neto M. Migration strategy of white-spotted bluethroats (*Luscinia svecica cyanecula* and *L. s. namnetum*) along the eastern Atlantic route // Ardeola. 2013. Vol. 60, N 2. P. 245–259.
- Dolnik V. R. Bird migration across arid and mountainous regions of Middle Asia and Kazakhstan // Bird migration / Ed. E. Gwinner. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1990. P. 368–386.
- Ellegren H. Autumn migration speed in Scandinavian Bluethroats *Luscinia s. svecica* // Ringing & Migration. 1990. Vol. 11, N 3. P. 121–131.
- Ellegren H. Estimated effects of age and sex on the fat-free body mass of autumn migrating bluethroats *Luscinia s. svecica* // Ardea. 1992. Vol. 80. P. 255–259.
- Fontanilles P., Hera I., Sourdrille K., Lacoste F., Kerbirou Ch. Stopover ecology of autumn-migrating Bluethroats (*Luscinia svecica*) in a highly anthropogenic river basin // J. Ornithol. 2020. Vol. 161. P. 89–101.
- Gwinner E. Artspezifische Muster der Zugunruhe bei Laubsängern und ihre mögliche Bedeutung für die Beendigung des Zuges im Winterquartier // Zeitschrift für Tierpsychologie. 1968. B 25. S. 843–853.
- Hansson B. The influence of weather and food supply on condition and behaviour of juvenile Bluethroats *Luscinia svecica* in northern Sweden // Ornis Svecica. 1997. Vol. 7. P. 11–20.
- Jenni-Eiermann S., Jenni L. Interdependence of Flight and Stopover in Migrating Birds: Possible Effects of Metabolic Constraints During Refuelling on Flight Metabolism // Avian Migration / Eds. P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein. Berlin, Heidelberg: Springer, 2003. P. 293–306.
- Kaiser A. Stopover strategies in birds: a review of methods for estimating stopover length // Bird Study. 1999. Vol. 46 (Suppl.). P. 299–308.
- Klaassen M., Kvist A., Lindström Å. Flight costs and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel // Condor. 2000. Vol. 102, N 2. P. 444–451.
- Ktitorov P., Bairlein F., Dubinin M. The importance of landscape context for songbirds on migration: body mass gain is related to habitat cover // Landscape Ecol. 2008. Vol. 23. P. 169–179.

- Ktitorov P., Tsvey A., Mukhin A. The good and the bad stopover: behaviours of migrant reed warblers at two contrasting sites // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2010. Vol. 64. P. 1135–1143.
- Lindström Å. Maximum fat deposition rates in migrating birds // *Ornis Scand.* 1991. Vol. 22, N 1. P. 12–19.
- Lindström Å. Fuel deposition rates in migrating birds: causes, constraints and consequences // *Avian Migration*. Berlin, Heidelberg: Springer, 2003. P. 307–320.
- Lindström Å., Lind J. Fuel deposition and speed of early autumn migration of juvenile Bluethroats *Luscinia s. svecica* leaving their natal area in Swedish Lapland // *Ornis Svecica*. 2001. Vol. 11. P. 253–264.
- Lindström E., Bensch S., Hasselquist D. Autumn migration strategy of young Bluethroats, *Luscinia svecica* // *Vår Fågelvärld*. 1985. Vol. 44. P. 197–206 (In Swedish with English summary).
- Moore F., Yong W. Evidence of food-based competition among passerine migrants during stopover // *Behavior. Ecol. and Sociobiol.* 1991. Vol. 28, N 2. P. 85–90.
- Safriel U. N., Lavee D. Weight changes of cross-desert migrants at an oasis do energetic considerations alone determine the length of stopover? // *Oecologia*. 1988. Vol. 76. P. 611–619.
- Schaub M., Jenni L. Body-mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route // *J. Ornithol.* 2000. Vol. 141. P. 441–460.
- Schaub M., Jenni L. Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerine birds // *Funct. Ecol.* 2001. Vol. 15, N 5. P. 584–594.
- Sillett T., Holmes R. Variation in survivorship of a migratory songbird throughout its annual cycle // *J. Animal Ecol.* 2002. Vol. 71. P. 296–308.
- White G., Burnham K. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // *Bird Study*. 1999. Vol. 46 [Suppl.]. P. 120–139.
- Wikelski M., Tarlow E. M., Raim A., Diehl R. H., Larkin R. P., Visser G. H. Costs of migration in freeflying songbirds // *Nature*. 2003. Vol. 423, N 6941. P. 704.
- Yohannes E., Biebach H., Nikolaus G., Pearson D. J. Passerine migration strategies and body mass variation along geographic sectors across East Africa, the Middle East and the Arabian Peninsula // *J. Ornithol.* 2009. Vol. 150, N 2. P. 369–381.
- Zimin V. B. Body mass variability in juvenile Robins *Erithacus rubecula* in the Ladoga area // *Avian Ecol. Behav.* 2003. Vol. 10. P. 1–31.

Parameters of the autumn migration stopover of young bluethroats (*Luscinia svecica* Linnaeus, 1758) in the conditions of the middle taiga in the eastern Russian Plain

G. L. NAKUL

*Institute of Biology of Komi Science Center, UB, RAS
167982, Syktyvkar, Kommunisticheskaya, 28
E-mail: nakul@ib.komics.ru*

In 2015–2019 catching of young bluethroats was carried out in order to determine the parameters of their migration stop in the taiga zone in the east of the Russian Plain. A total of 272 birds were analyzed, of which 186 were males and 86 were females. The average duration of the migration stop for young bluethroats was 1.45 days. Transient individuals have fat reserves that allow them to make migratory throws lasting an average of 4.39 ± 0.20 hours. Bluethroats with an average stopping time have a fat accumulation rate of 0.04 ± 0.36 g per day and by the time of departure are able to make non-stop flights lasting an average of 3.89 ± 0.58 hours. Individuals that make the decision to stop lose little of their fat reserves, reducing their ability to fly non-stop until the next stop. The significance of the river valleys in the east of the Russian Plain for a successful stopover remains open, and it has not been fully clarified whether these places have the necessary ecological conditions for the successful stopover of small birds.

Key words: *Luscinia svecica* L., autumn migration, change in body weight, rate of fat deposition.