

## МИГРАЦИИ / MIGRATIONS

**ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ  
НА МИГРАЦИОННЫХ ОСТАНОВКАХ:  
ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМЫ****Н.С. Чернецов**

Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН, Рыбачий, Калининградская обл., 238535, Россия  
e-mail: NChernetsov@bioryb.koenig.ru

Перелеты птиц состоят из миграционных бросков и остановок, во время которых происходит пополнение запасов энергии, необходимой для следующего броска (Alerstam, 1990; Berthold, 2000). У птиц, совершающих перелеты днем, разделить броски и остановки часто бывает затруднительно. Это касается таких видов, как синицы, которые часто перемещаются, перелетая от дерева к дереву или от куста к кусту, или ласточки, которые совмещают миграцию и кормежку (Люлеева, 1971). Понять, идет ли речь о кормовых или миграционных перемещениях, зачастую бывает сложно. У ночных мигрантов провести границу между бросками и остановками обычно проще. Эти птицы при миграции над экологически благоприятными районами, как правило, совершают дальние (на десятки и сотни километров) перемещения в темное время суток, а днем кормятся, обычно оставаясь на сравнительно ограниченном по площади участке. Линейные размеры района миграционной остановки измеряются десятками и сотнями метров, в крайнем случае несколькими километрами (Yong, Moore, 1993; Titov, 1999a). В связи с этими особенностями ночные мигранты являются удобными модельными объектами для изучения миграционных остановок. В последнее десятилетие одним из основных направлений изучения миграционного поведения птиц, особенно воробьиных, куликов и гусеобразных, стало исследование именно этого аспекта миграции.

Энергию для полета птицы накапливают в основном в виде жира (Blem, 1976, 1990). В последнее время стало известно, что часть энергии запасается в виде протеина, причем эта часть в

ряде случаев может достигать 30% (Lindström, Piersma, 1993; Klaassen *et al.*, 1997; Piersma, 1998).

Основные причины остановки во время миграции — необходимость пополнения запасов энергии (Дольник, 1985) или невыгодность продолжения полета из-за неблагоприятных внешних условий (слишком высокая температура воздуха и вызванный ею отрицательный водный баланс, встречный ветер, плохая видимость, осадки и т.д.) (Viebach, 1990; Viebach *et al.*, 1991, 2000). Не исключено, что прекращение полета до наступления светлого времени суток обязательно для воробьиных — ночных мигрантов (за исключением случаев пересечения ими экологических барьеров). Таким образом, можно говорить о вынужденных остановках птиц, способных продолжать полет (с энергетической точки зрения), и о тех, в ходе которых происходит пополнение запасов энергии. Поведение птиц при остановках разного типа, очевидно, будет различным.

Воробьиные отличаются от водоплавающих птиц и куликов тем, что, как правило, могут останавливаться практически в любом биотопическом подходящем месте на трассе миграции (так называемая непрерывная возможность остановок; Houston, 1998), а не привязаны к определенным, часто традиционным и сравнительно локальным районам. Целью настоящего обзора является анализ основных проблем, связанных с изучением миграционных остановок у воробьиных, и рассмотрение методов, которые позволяют решать конкретные вопросы, связанные с этой проблематикой.

## 1. Полет — остановка: основные проблемы мигрантов

В ходе миграционного полета птица в какой-то момент должна принимать решение о посадке. Посадка может быть вынужденной, вызванной ухудшением метеорологических условий, или «добровольной». Кроме того, возможно, что ночные мигранты обязательно должны садиться до рассвета. Явление посадки ночных мигрантов практически не исследовано. Согласно существующим представлениям, ночные мигранты стартуют одновременно, летят несколько часов и постепенно прекращают полет. После полуночи летящих птиц почти нет (Kerlinger, Moore, 1989). Вместе с тем, телеметрические данные показывают, что как начало, так и окончание ночного миграционного полета может приходиться на раннее время ночи (Cochran *et al.*, 1967).

На решение о прекращении полета должны также влиять такие факторы, как энергетическое состояние мигрантов и наличие подходящих для посадки биотопов. Не ясно, как происходит выбор биотопа при ночной посадке. Посадка на рассвете, когда птицы могут различать биотопы, кажется более предпочтительной. После посадки происходит перераспределение приземлившихся птиц. Это обстоятельство, наряду с утренним пиком кормежки, является причиной ярко выраженного утреннего пика активности остановившихся мигрантов (Яблонкевич и др., 1985; Brensing, 1989; Titov, 1999b). Одной из целей этой активности является перемещение в предпочитаемые местообитания тех особей, которые приземлились не в оптимальном биотопе. При определенных условиях (туман, плохая видимость, вынужденная посадка при резком ухудшении погоды ночью) доля птиц,севших в неоптимальные биотопы, может быть значительной (Jenni, 1996). Интересное, но малоизученное явление — перераспределение птиц после посадки в горах. Там многие птицы перемещаются в более нижние ярусы, где возможна эффективная кормежка (К.В. Большаков, личное сообщ.). Широко известны случаи массовой посадки сухопутных мигрантов на небольшие острова в открытом море. Одно из наиболее знаменитых в этом отношении мест — о-в Гельголанд в Северном море (Gätkе, 1891).

Многие птицы во время остановок занимают временные территории (т.е. участки, которые защищают от других особей своего вида; Fretwell, Lucas, 1970) или, по крайней мере, имеют индивидуальные участки ограниченной площади (Szulc-Olech, 1965; Kodric-Brown, Brown, 1978; Bibby, Green, 1980; Mehlum, 1983; Titov, 1999a,c). Для **зарянок** (*Erithacus rubecula*) (Szulc-

Olech, 1965; Mehlum, 1983; Titov, 1999a) и **крапивников** (*Troglodytes troglodytes*) (Titov, 1999c) было показано, что те особи, которые остаются в районе миграционной остановки на продолжительный срок, занимают ограниченный индивидуальный участок, а не перемещаются беспорядочно по большой площади.

Занятие индивидуальных участков (территорий) характерно отнюдь не для всех видов мигрантов. Согласно исследованиям, проведенным в Португалии, **мухоловки-пеструшки** (*Ficedula hypoleuca*) и **тростниковые камышевки** (*Acrocephalus scirpaceus*) защищают территории на миграционных остановках, в то время как **барсучки** (*Acrocephalus schoenobaenus*) свои участки не защищают (Bibby, Green, 1980, 1981). Различия в поведении двух видов камышевок авторы объясняют тем, что барсучки питаются в основном малоподвижными тлями надсемейства Aphidoidea, прежде всего *Hyalopterus pruni*, а тростниковые камышевки потребляют более подвижных и легко вспугиваемых двукрылых и перепончатокрылых (Bibby, Green, 1981). Дальнейшие исследования показали, что различия в экологии питания барсучка и тростниковой камышевки не так велики, как было принято считать (Chernetsov, Manukyan, 1999, 2000), но подход, который объясняет различия в территориальных отношениях прежде всего характером распределения пищевых объектов, является весьма плодотворным. Можно в этой связи отметить, что мухоловки-пеструшки, которые охраняют свои территории во время остановок осенью на Иберийском п-ве (см. выше), не делают этого и широко перемещаются по району остановки весной на Куршской косе в Прибалтике (Чернецов, неопубл. данные).

После посадки те птицы, которые пытаются занять участок, оказываются перед проблемой: следует ли закрепиться в непосредственной близости от точки посадки или уйти из этого района в ходе дневных перемещений. Это особенно актуально в тех районах, где плотность приземлившихся птиц явно превышает кормовые возможности местообитания. Вопрос стоит так: если обладание участком стоит дорого (в терминах энергии и времени), не выгоднее ли покинуть перенаселенный район? Соотношение затрат и получаемых преимуществ можно описывать и исследовать в терминах теории оптимального кормодобывания (Бигон и др., 1989). Что заставляет птиц охранять индивидуальный участок в месте посадки: выбор такого решения или высокий уровень агрессивности, который «заставляет» их не уступать даже тогда, когда выгоднее было бы уступить? Пока этот вопрос остается открытым; исследований, посвященных данной проблеме, нет.

Если птица покидает участок, она может сделать это в ходе дневных перемещений (повидимому, их диаметр обычно не превышает нескольких километров, а чаще укладывается в сотни метров), или путем миграционного броска на следующую ночь. На это решение, видимо, влияют как энергетическое состояние особи, так и метеорологические условия для броска. Если запасы энергии птицы велики, а внешние условия на следующую ночь благоприятны для полета, птицы, вероятно, могут совершать несколько ночных бросков подряд (Fransson, 1995). У дальних мигрантов весной такое поведение, возможно, является основой миграционной стратегии (Bolshakov *et al.*, 2003).

С другой стороны, в эксперименте было показано, что ночная миграционная активность может стимулироваться недостатком пищи (Gwinper *et al.*, 1985). Высказывалось мнение о том, что и в природе невозможность жиронакопления может побуждать птиц покидать район остановки в ходе ночных перемещений (Biebach, 1985; Bulyuk, Tsvey, 2001; В.Н. Булюк, личное сообщ.).

Проблема «остановка или продолжение ночной миграции на следующую ночь» может быть рассмотрена и под другим углом зрения: решение об остановке может быть принято до посадки. Тогда птицы, которые будут лететь на следующую ночь и не собираются делать продолжительную остановку, не будут особенно тщательно выбирать место остановки (дневное питание должно лишь покрыть текущие метаболические нужды), а те, кто решил сделать остановку, будут стремиться приземлиться в подходящий биотоп и занять в нем индивидуальный участок. Основные факторы, которые могут влиять на этот процесс, — энергетическое состояние птиц; наличие благоприятных для миграции синоптических ситуаций; положение птицы на трассе миграции по отношению к расписанию — опережение или запаздывание; положение относительно цели миграции (весной). Возможно, все приземлившиеся мигранты относятся к одной из двух категорий: птицы, которые стремятся восстанавливать энергетические резервы; и птицы, которые совершают однодневную остановку без жиронакопления. Во время осенней миграции зарянки, имеющие высокую жирность, стремятся продолжить миграцию на следующую ночь, а тощие птицы стремятся занять индивидуальные участки и пополнить запасы жира (Titov, 1999b).

Наконец, после остановки птицы должны начинать миграционный бросок. В течение долгого времени было принято считать, что ночные миграционные старты (отлет с остановки) происходят в течение короткого времени — около

одного часа после захода солнца, интенсивность ночной миграции быстро достигает своего пика и постепенно сходит на нет после середины ночи (Kerlinger, Moore, 1989; Alerstam, 1990; Berthold, 2000). Однако телеметрические данные, хотя и немногочисленные (Cochran *et al.*, 1967; Ekesson *et al.*, 1996; Moore, Aborn, 1996), а также данные прямых визуальных наблюдений (Большаков, 1992; Bolshakov, Bulyuk, 1999, 2000) и ночного отлова в высоко стоящие паутинные сети (Bolshakov *et al.*, 2000) позволяют считать, что по крайней мере ближние мигранты часто стартуют в середине, а иногда и в конце ночи. Схема одновременного старта в начале ночи не может считаться универсальной (Bolshakov, Bulyuk, 2000). Способность начинать полет в разное время ночи более выгодна, чем фиксированное время старта. Обязательный старт в начале ночи заставляет многих птиц прекращать полет в темноте; старт в середине длинной ночи позволяет совершить посадку утром и выбрать оптимальный биотоп (Bolshakov, *in prep.*). С точки зрения экологии и поведения на миграционных остановках важно, что время ночного миграционного старта, как и другие параметры остановки, не фиксировано жестко, а находится под контролем ряда внешних и внутренних факторов. В настоящее время этот вопрос интенсивно изучается (Булюк, Цвей, 2001; Bulyuk, Tsvey, 2001).

## 2. Экология и поведение мигрантов на остановках

### 2.1. Продолжительность остановок

Оценить продолжительность остановок можно с помощью отлова птиц, индивидуального мечения и дальнейшего повторного отлова или (если индивидуальная метка дает возможность опознавать особей на расстоянии) визуальной регистрации. Наиболее надежные результаты дает отлов паутинными сетями на правильно организованных полевых стационарах в рамках стандартизованных программ отлова (Chernetsov, Titov, 2000).

Самым очевидным методом оценки продолжительности миграционной остановки является мечение птиц и последующий отлов меченых особей. Продолжительность остановки обычно определяют как время, прошедшее между первым и последним отловом особи (Dolnik, 1990; Berthold *et al.*, 1991). Первая серьезная проблема возникает из-за того, что птица редко бывает поймана сразу после прибытия и так же редко покидает место остановки немедленно после последнего отлова. Из-за этого так называемая

«минимальная продолжительность остановки» может оказаться существенно меньше, чем истинная продолжительность. Эта проблема детально обсуждалась многими авторами (Rabøl, Petersen, 1973; Dolnik, 1990; Kaiser, 1995; Высоцкий, 1998). Гораздо реже обращают внимание на то, что птицы, которые остановились только на один день, не рассматриваются, хотя обычно основная масса пойманных мигрантов принадлежит именно к этой категории (Berthold *et al.*, 1991; Woodrey, Moore, 1997; наши данные). Мнение о том, что показатель минимальной продолжительности остановки занижает величину ее средней продолжительности (Dolnik, 1990; Kaiser, 1993; Высоцкий, 1998; Schaub, Jenni, 2000), выраженное в самом слове «минимальная», может в ряде случаев быть неверным. Из-за присутствия однократно пойманных птиц на основании этого параметра можно также и переоценить среднюю продолжительность остановки (Титов, Чернецов, 1999). Иногда, чтобы решить эту проблему, к разнице между датами последнего и первого отлова добавляют один день.

Ситуация изменилась, когда Д. Леви с соавторами (Lavée *et al.*, 1991) и А. Кайзер (Kaiser, 1993, 1995) применили стохастические модели мечения — повторного отлова для изучения миграционных остановок. Модели мечения — повторного отлова разработаны и широко применяются для изучения выживаемости и смертности (сжатый современный обзор см.: Lebreton, 2001). Основная идея метода заключается в том, что птицы, находящиеся в месте остановки, рассматриваются как открытая популяция, где все изменения численности происходят за счет иммиграции и эмиграции. В контексте миграционных остановок сохраняемость (или локальная выживаемость, local survival) ( $\phi$ ) — это вероятность того, что особь, присутствующая в популяции в день  $i$ , будет присутствовать в день  $i + 1$ . Ожидаемая продолжительность остановки после первого отлова оценивается как  $S_a = -1/\ln \phi$  (Kaiser, 1995). Данная формула является частным случаем более общего выражения:

$$S_a = (1 - \phi_1) \cdot (-1/\ln \phi_1) + \phi_1 \cdot (1 - \phi_2) \cdot (-1/\ln \phi_2) + \phi_1 \cdot \phi_2 \cdot (1 - \phi_3) \cdot (-1/\ln \phi_3) + \dots \text{ при } \phi = \text{const.}$$

Эти формулы позволяют оценить ожидаемую продолжительность остановки *после* первого отлова. Необходимо также оценить, сколько времени птица провела в районе остановки *до* того, как была поймана в первый раз. Это делается с помощью «переворачивания» историй отлова. Такое «переворачивание» позволяет оценить «обратную сохраняемость» (seniority) ( $\gamma$ ) — вероятность того, что особь, которая присутствует в популяции в день  $i$ , была в ней и в день  $i - 1$

(Pradel *et al.*, 1997). Это позволяет вычислить продолжительность миграционной остановки до первого отлова ( $S_b$ ) аналогично вычислению  $S_a$ . Общая длина остановки оценивается по формуле  $S = S_a + S_b = (-1/\ln \phi) + (-1/\ln \gamma)$  (Schaub *et al.*, 2001).

Важно подчеркнуть, что с помощью стохастических моделей можно не только оценивать *среднюю* продолжительность остановки, но и изучать разнообразие стратегий поведения (Титов, 2001). Нередко эмпирическим данным лучше всего соответствует так называемая зависящая от «возраста» модель. «Возрастом» в обсуждаемом контексте называют время, которое птица провела в районе исследований после первого отлова. Это означает, что только что прибывшие особи с высокой вероятностью эмигрируют. Те птицы, которые остаются, с высокой вероятностью задерживаются на сравнительно долгий срок, обычно около 6–8 дней или больше. В такой ситуации значительно больший биологический смысл имеет подход, когда определяют долю эмигрировавших после первого (иногда также после второго) дня, а также продолжительность остановки оставшихся, а не рассчитывают среднее значение длины остановки для всех этих групп птиц вместе (Титов, 2001).

У стохастических моделей есть, однако, свои ограничения. Чтобы получить надежные и устойчивые оценки, необходимо иметь большое число историй отловов. Из-за этого часто приходится объединять данные за несколько лет работы. В случаях, когда сохраняемость различается в разные дни (модель, зависящая от времени), и когда подневная динамика отловов не совпадает в разные годы (что обычно и наблюдается), такое объединение может привести к существенным ошибкам. Однако наиболее серьезная проблема заключается в том, что использование моделей мечения — повторного отлова требует большого количества повторных отловов, а точнее — высокой эффективности отлова остановившихся птиц. Этот метод очень «жаден до данных» (data-hungry). Специальный анализ показал, что для получения надежных результатов нужно иметь около 1500 историй отлова, при вероятности отлова не менее 15–20% (Титов, Чернецов, 1999). При меньшей или, наоборот, большей вероятности отлова необходимое число историй отлова становится больше или, соответственно, меньше. Чтобы получить надежные оценки, надо покрывать паутиными сетями значительную площадь. Если отлов проводится в одну или две близко расположенные линии, в оценках возникают ошибки (Chernetsov, Titov, 2000). Эти ограничения существенно сужают область применения метода мечения — повторного отлова.

## 2.2. Пространственно-ориентированное поведение и его связь с характером питания

Пространственно-ориентированное поведение мигрантов на остановках (термин по: Ивацкий, 1998) можно изучать методом нейтральных моделей, построение которых основано на условии случайного перемещения птиц в пределах изучаемого района (Titov, 1999a; Chernetsov, Titov, 2001b). Рассчитывается распределение расстояний между точками повторных отловов одной и той же птицы, которое следует ожидать в том случае, если птицы перемещаются случайным образом. Это распределение сравнивают с реальным распределением, полученным на конкретном стационаре. Если обнаруживаются значимые различия, перемещения птиц считают неслучайными. Иначе говоря, проверяется независимость положения точки повторного отлова от места предыдущего отлова. Если повторный отлов происходит значимо ближе к месту предыдущего отлова, чем в случае случайных перемещений, то можно считать, что птицы имеют индивидуальные участки, меньшие по площади, чем район отлова.

Однако нейтральные модели могут доказать наличие *индивидуального участка*, меньшего по размеру, чем весь район отлова, но не могут показать наличие охраняемой *территории*. Это различие существенно, потому что на занятие и охрану территории расходуется время и энергия (Дольник, 1995). Наличие территории можно доказать только путем трудоемких прямых наблюдений за поведением индивидуально маркированных птиц.

Как уже было упомянуто, тип пространственно-ориентированного поведения, по-видимому, связан с характером распределения пищевых объектов. В случаях, когда пища распределена сравнительно равномерно, мигранты, в частности, зарянки и крапивники, занимают индивидуальные территории (Titov, 1999a, 2000). Если же основные объекты питания неравномерно распределены в пространстве и (или) их обилие непредсказуемо во времени, следует ожидать совместного использования ресурсов без проявления территориального поведения (Chernetsov, Titov, 2001b). Это также может происходить при увеличении плотности остановившихся мигрантов, в частности, **каменок** (*Oenanthe oenanthe*), свыше определенной пороговой величины (Delsing, Dierschke, 2000; и личн. сообщ.). Основной проблемой в проведении такого рода анализа остается необходимость специального изучения питания птиц на миграционных остановках и особенно оценки запасов и характера распределения кормов.

Ряд видов меняют характер своего питания в период миграции по сравнению с гнездовым периодом (Berthold, 1976; Дольник, 1982; обзоры см. Bairlein, 1990; Bairlein, Gwinner, 1994), причем у некоторых видов сезонная смена состава пищи эндогенно запрограммирована (Berthold, 1976). У славок рода *Sylvia* было показано, что переход на ягодную пищу в период миграции адаптивен и что богатая углеводами диета может покрыть энергетические потребности птиц (Bairlein, 1990). Однако целый ряд дальних и ближних мигрантов совершают перелеты, вовсе не используя ягоды, как камышевки (Bibby, Green, 1981; Chernetsov, Manukyan, 1999, 2000) или зарянки, используя их вынужденно, как явно субоптимальный корм при недостатке насекомых (Titov, 2000). Неясно, почему стратегия, которая так выгодна для славок, не используется камышевками. Необходимо более детальное изучение факторов, которые определяют состав пищи и экологию кормодобывания воробьиных во время сезонных миграций. Несомненно, что здесь играют роль как обилие и доступность пищи, так и характер физиологических адаптаций для миграционного жиронакопления (Bairlein, Simons, 1995).

## 2.3. Скорость жиронакопления

Оценка скорости жиронакопления на основе данных отлова связана с рядом методических трудностей. Наиболее очевидная сложность 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 птицы питаются во время остановки. Часто пытались обойти эту проблему, ограничивая отлов временем до полудня. К сожалению, это неудачное решение, потому что средняя масса быстрее всего растет в первой половине дня, на которую обычно приходится утренний пик питания, а в послеполуденное время она варьирует в меньшей степени (наши данные, ср. также данные А.В. Бардина (1998) по зимней жирности **большой синицы** *Parus major*).

Иногда в величину массы 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 массами одной и той же особи при последнем и при первом ее отлове.

Наиболее корректный метод, однако — использование моделей, построенных с помощью множественной регрессии. Основная идея этого

метода, который был предложен Л. Йенни и М. Шаубом, заключается в том, что методом пошаговой множественной регрессии вычисляют два коэффициента: скорость увеличения массы в ходе светлого времени суток и скорость жиронакопления в ходе всего времени остановки (рис. 1) (Schaub, Jenni, 2000). Условно принимают, что масса птиц линейно увеличивается в течение светлого времени суток и линейно снижается ночью. По существующим данным, отклонения характера зависимости массы от времени суток от линейной функции невелики и не значимы (Schaub, Jenni, 2000; Chernetsov, Titov, 2001a). Важное достоинство этого способа расчета скорости набора массы заключается в том, что он позволяет вводить в модель дополнительные параметры, которые могут повлиять на скорость жиронакопления, и оценивать их значимость. Недостаток метода заключается в сложности вычисления доверительного интервала средней скорости жиронакопления, поскольку в модели множественной регрессии обычно присутствуют слишком много варьирующих и коварирующих факторов (Chernetsov, Titov, 2001a). Впрочем, по-видимому, высокая вариация скорости жиронакопления — не артефакт, а реальное свойство миграционных остановок большинства видов птиц.

Еще один существенный недостаток данной модели — ее зависимость от повторных отловов остановившихся мигрантов. Если вероятность повторного отлова неодинакова у разных подгрупп птиц, могут проявляться артефакты. Представим себе, что все особи одного вида стремятся покинуть остановку с одной и той же оптимальной массой, причем и тощие, и жирные птицы имеют одну и ту же среднюю скорость жиронакопления. Особи, впервые отловленные с низкой массой, достигают стартовой массы через сравнительно большой промежуток времени. За это время успевают быть повторно пойманными как те птицы, которые набирают массу с высокой скоростью, так и набирающие ее медленно. Итак, для исходно тощих птиц мы получаем надежную оценку средней скорости жиронакопления. Особи с высокой исходной массой (близкой к стартовой), которые набирают массу медленно, также имеют большие шансы быть пойманными. Птицы же с высокой начальной массой и высокой скоростью жиронакопления быстро достигают окончательной массы и редко бывают отловлены. Таким образом, средняя скорость жиронакопления исходно жирных птиц оказывается заниженной. Получается, что скорость жиронакопления отрицательно зависит от начальной массы, хотя на самом деле это не так. Действительно, отрицательная зависимость

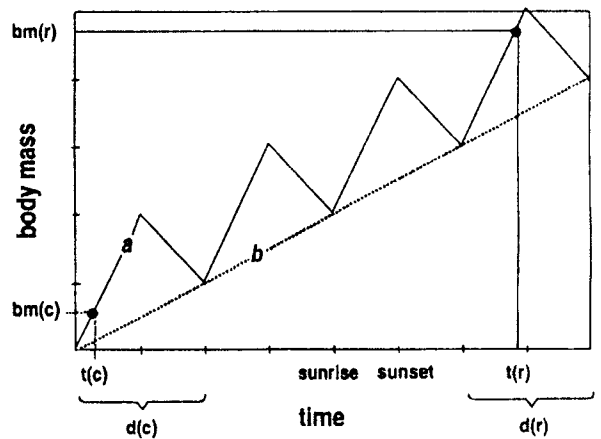


Рис. 1

Модель изменения массы тела птицы в течение нескольких дней (из Schaub, Jenni, 2000, с изменениями). Масса тела увеличивается днем и уменьшается ночью, образуя «лестницу».  $Bm(c)$  — масса тела при первом отлове,  $Bm(r)$  — масса тела при повторном отлове;  $t(c)$  — время первого отлова,  $t(r)$  — время повторного отлова;  $d(c)$  — дата первого отлова,  $d(r)$  — дата повторного отлова. Скорость жиронакопления в ходе остановки (наклон прямой  $b$ , г/день) и скорость увеличения массы в течение светлого времени суток (наклон прямой  $a$ , г/час) определяют с помощью множественной регрессии на основе данных о дате ( $d$ ), времени ( $t$ ) и массе тела птицы ( $Bm$ ) при первом и повторном отлове

Fig. 1

A model for a bird body mass development over several days (from Schaub, Jenni, 2000, slightly altered). Body mass is increasing at daytime and decreasing at night, forming «steps».  $Bm(c)$  — body mass at capture,  $Bm(r)$  — body mass at recapture;  $t(c)$  — time of capture,  $t(r)$  — time of recapture;  $d(c)$  — date of capture,  $d(r)$  — date of recapture. Fuel deposition rate (slope  $b$ ; in g per 1 day) and rate of body mass change over the daylight hours (slope  $a$ ; in g per 1 h) are estimated by multiple regression analysis from date ( $d$ ), time ( $t$ ) and body mass ( $Bm$ ) at capture and recapture

скорости жиронакопления от начальной массы была неоднократно обнаружена (Fransson, 1998; Schaub, Jenni, 2000; Chernetsov, 2001). Опираясь только на повторные отловы, невозможно сказать, является ли этот эффект артефактом.

Была сделана попытка оценить скорость жиронакопления у однократно пойманных мигрантов на основе концентраций метаболитов крови (триглицериды и bb-гидроксibuтират). Результаты этих работ оказались противоречивыми. В естественных условиях скорость жиронакопления, оцененная этим методом, у одних видов положительно коррелировала с массой тела, у других — отрицательно, у третьих связь не была обнаружена (Schaub, 2001). В лаборатории же не удалось обнаружить зависимости между скоростью жиронакопления и массой тела клеточных птиц

(Jenni, Schwilch, 2001). В целом, метод метаболизма крови, вопреки первоначальным ожиданиям (Jenni, Jenni-Eiermann, 1994), оказался пригоден лишь для качественной оценки скорости жиронакопления у птиц в природе (Schaub, 2001).

Приходится признать, что, несмотря на развитие весьма изощренных методов анализа данных, адекватная оценка скорости жиронакопления мигрантов в полевых условиях по-прежнему представляет собой серьезную проблему.

#### 2.4. Стартовая масса

Еще один важнейший показатель — это масса птиц в тот момент, когда они покидают место остановки. Это энергетический результат остановки и, таким образом, важнейший ее итоговый показатель. Оценить его сложно по той же причине, почему трудно оценить продолжительность остановки: необходимо поймать птицу в тот момент, когда она покидает район остановки. Даже радиомечение не решает проблемы, поскольку масса птицы в момент миграционного старта остается неизвестной (Ekesson *et al.*, 1996; Ekesson, Hedenström, 2000). В полевом эксперименте мигрирующих **варакушек** (*Luscinia svecica*) приучили использовать подкормку (мучных червей). Плошка с кормом стояла на электронных весах, показания которых считывали на расстоянии (т.е. птиц взвешивали, не отлавливая). Поскольку ни одна из птиц, регулярно использовавших подкормку, исчезнув, более не появлялась, исследователи приняли за стартовую массу результат последнего взвешивания (Lindström, Alerstam, 1992). Все же этот метод нельзя считать прямым и однозначным способом измерения массы при отлете.

Единственный прямой метод оценки физиологического состояния стартующих мигрантов — это ночной отлов птиц в высокие паутинные сети, расположенные выше уровня растительности, непосредственно в момент миграционного старта (Bolshakov *et al.*, 2000). Анализ результатов, полученных этим методом, начат недавно (Булюк, Цвей, 2001; Bulyuk, Tsvey, 2001; Bolshakov *et al.*, 2003), но уже можно говорить о высокой ценности полученных данных.

Знать результат остановки исключительно важно. Однако ночной отлов стартующих птиц в паутинные сети — метод крайне трудоемкий, его применение в широких масштабах вряд ли возможно. Можно, однако, попытаться рассчитать массу птиц, покидающих место остановки, если известно, сколько они весят при первом отлове, сколько времени проводят в районе остановки и с какой скоростью увеличивают мас-

су. К настоящему моменту удалось сравнить массу **черноголовых славков** (*Sylvia atricapilla*), которые были пойманы в высокие сети в момент начала ночного миграционного полета (в среднем 21.5 г), с тем значением, которое было рассчитано с помощью теоретической модели (21.1 г). Обнаружено удовлетворительное совпадение, т.е. на основании продолжительности остановки и скорости жиронакопления действительно можно предсказать, какова будет средняя масса птиц, покидающих изучаемый район. Предположение о линейном характере зависимости между итоговой массой и продолжительностью остановки у воробьиных не отвергается (Chernetsov, Titov, 2001a). Если дальнейшие исследования покажут, что расчет стартовой массы на основе продолжительности остановки и скорости жиронакопления возможен, появится возможность количественно оценивать основные параметры миграционных остановок разных видов.

### 3. Модели оптимальной миграции

В течение последнего десятилетия наметилось новое направление в изучении стратегий миграции птиц вообще и экологии на миграционных остановках в частности. Это создание моделей оптимальной миграции. Пионерной работой в этом направлении была статья Т. Алерстама и О. Линдстрёма (Alerstam, Lindström, 1990). Авторы применили логику, разработанную в рамках теории оптимального кормодобывания (Бигон и др., 1989). Они предположили, что существуют три основные стратегии поведения в ходе миграции: (1) сведение к минимуму времени, потраченного на миграцию; (2) минимизация расхода энергии на миграцию; (3) уменьшение риска быть съеденным хищниками.

Птицы, которые стремятся лететь как можно быстрее, должны совершать остановки только в «хороших» местах, где можно достичь высокой скорости жиронакопления. У таких птиц жирность перед началом броска должна быть положительно скоррелирована со скоростью жиронакопления (т.е. в местах, где скорость жиронакопления велика, следует набирать много жира). Мигранты, которые экономят время, должны набирать больше жира, чем нужно собственно на миграционный бросок, так как качество следующего места остановки неизвестно.

У птиц, которые мигрируют с минимальным расходом энергии, жирность при начале броска не должна быть связана со скоростью жиронакопления: избегаются только районы, совершенно непригодные для набора жира. Во всех других потенциальных местах остановок птицы должны задерживаться. Жирность опреде-

ляется в первую очередь тем, сколько энергии будет израсходовано в начальный период пребывания в следующем месте остановки.

Для птиц, которые используют третью стратегию миграции, основной проблемой является риск быть съеденным хищниками. По некоторым оценкам, до 10% вьюрковых могут быть съедены перепелятниками (*Accipiter nisus*) во время дневной осенней миграции (Lindström, 1989). Если это действительно так, то значение третьей стратегии для некоторых видов может быть значительным. Впрочем, для птиц, летящих ночью, риск стать жертвой хищников во время миграционного полета, по-видимому, невелик. В дальнейшем эта модель оптимизации миграции не привлекала к себе большого внимания, в литературе в основном обсуждались две первые модели (Lindström, 1995).

Указанные модели — теоретические, реальная ситуация, по-видимому, сложнее. Особи одного вида в одном и том же районе набирают жир с разной скоростью (Lindström, Alerstam, 1992; Schaub, Jenni, 2000; Bulyuk, Tsvey, 2001; Chernetsov, Titov, 2001a). Набирать жир с максимальной скоростью может лишь часть особей каждого вида — возможно, наиболее опытные взрослые птицы, а также особи, способные защищать от конкурентов участки, где возможно эффективное питание. Когда варакушкам была дана подкормка на месте миграционной остановки, скорость жиронакопления увеличилась только у крупных особей, которые отгоняли остальных от площадки с пищей (Lindström, Alerstam, 1992). В природе взрослые варакушки набирают жир быстрее и эффективнее, чем годоводки, вероятно, из-за большего опыта и (или) более высокого социального статуса (Ellegren, 1991). Из-за различий в скорости жиронакопления должны существовать как возрастные, так и индивидуальные различия в ожидаемой скорости миграции. Поэтому миграция с максимальной скоростью может иметь место только у части популяции. Если «чистые» варианты стратегии экономии времени или экономии энергии и существуют, вряд ли они широко распространены. В реальности поведение мигрантов, по всей вероятности, представляет собой компромисс между этими моделями.

В 1990-х гг. на основе работ Т. Алерстама и О. Линдстрёма выросло целое направление теоретических исследований миграций птиц (см. обзор: Alerstam, Hedenström, 1998). Развитие аналитических методов позволило включить в оптимизационный анализ большое количество различных факторов (Farner, Wiens, 1998; Houston, 1998; McNamara *et al.*, 1998). Можно сказать, что теория оптимальной миграции хорошо разработана. С другой стороны, доклад одного из

основателей этого направления Оке Линдстрёма на семинаре «Оптимальная миграция птиц — от теории к тестам» в Вильгельмсхафене (Германия) в декабре 2000 г. назывался «Optimal Migration — squeezing poor data into nice theories?» («Оптимальная миграция — записывание недостаточных данных в красивые теории?»). В 1990-х гг. было опубликовано 17 теоретических работ и сделано всего три попытки сравнить теорию с эмпирическими данными. К сожалению, предсказания теории оптимальной миграции часто трудно поддаются проверке. Кроме того, одно из базовых допущений этой теории (о цене транспорта жировых резервов при полете) не может считаться надежным. В.Р. Дольник еще в 1960–1970-х гг. утверждал, что при жирности до 30–40% от тощего веса птицы транспорт жира может быть бесплатным (Дольник, 1969, 1971). В самое последнее время получены прямые экспериментальные доказательства бесплатного транспорта дополнительной массы у **деревенской ласточки** (*Hirundo rustica*) (Haus *et al.*, 2001). Это означает, что вся теория оптимальной миграции нуждается, как минимум, в очень серьезной модификации.

## Заключение

В настоящее время имеются предпосылки для того, чтобы создать целостную количественную модель поведения ночных мигрантов на миграционной остановке. Появились методы, позволяющие оценивать продолжительность остановок, скорость жиронакопления и массу (жирность), достигнутую в результате остановки. Есть также возможность изучать пространственно-ориентированное поведение в ходе миграционных остановок в связи с характером питания видов. Таким образом, количественная характеристика миграционных остановок оказывается возможной для ночных мигрантов, у которых полет и остановки достаточно четко разделены. Дальнейший прогресс, по-видимому, будет связан с применением метода радиопрослеживания мигрантов во время остановок. Этот метод уже использовали для определения времени миграционного старта (Moore, Aborn, 1996; Ekesson *et al.*, 1996; Ekesson, Hedenström, 2000) и для изучения пространственно-ориентированного поведения мигрантов (Moore, Aborn, 1996; В. Фидлер, личн. сообщ.). Расширение технических возможностей телеметрии, возможно, позволит исследовать суточную ритмику разных активностей и у дневных мигрантов, у которых на основе визуальных наблюдений трудно различать миграционный полет и перемещения в пределах остановок. Детальное изучение взаимо-

связи между экологией питания во время миграции и характером использования птицами пространства во время миграционных остановок также остается весьма актуальной задачей. Особая и крайне важная проблема — оценка продолжительности собственно миграционного полета и его повторяемости (частоты).

### Благодарности

Я благодарен многим коллегам, с которыми неоднократно обсуждал проблемы, упомянутые в этом обзоре. Прежде всего, я хотел бы поблагодарить Н.В. Титова за разработку ряда методов моделирования и множество дискуссий. Михаэль Шауб (Michael Schaub) оказал большую помощь в освоении методов оценки продолжительности остановки и скорости жира накопления и познакомил со многими своими разработками до их опубликования. Многие проблемы обсуждались с К.В. Большаковым, Л.В. Соколовым, В.Н. Булюком, А.Л. Цвеем, Вольфгангом Фидлером (Wolfgang Fiedler), Фолькером Залевски (Volker Salewski), Каролой Хаус (Carola Haus) и с другими. К.В. Большаков, В.Н. Булюк и Л.В. Соколов сделали ряд замечаний, которые помогли улучшить первоначальный текст. Всем названным коллегам я искренне признателен.

### Литература

- 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. Экспресс-выпуск. № 49. С. 17–24.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. М.: Мир. 667 с.
- Большаков К.В. 1992. Вечерние перемещения и старт ночного миграционного полета у дрозда-рябинника (*Turdus pilaris*): предварительные результаты. — Вопросы экологии популяций птиц. Труды Зоол. ин-та РАН. Т. 247. Л.: Наука. С. 18–42.
- Булюк В.Н., Цвей А.Л. 2001. Контроль времени начала ночного миграционного полета у молодых зарянок осенью. — Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Международ. конф. (11 Орнитол. конф.). Казань. С. 121–122.
- Высоцкий В.Г. 1998. Простой способ расчёта истинной средней продолжительности остановки у мигрирующих птиц. — Рус. орнитол. журн. Экспресс-вып. № 52. С. 3–19.
- Дольник В.Р. 1969. Биоэнергетика летящей птицы. — Журн. общей биол. Т. 30. С. 273–291.
- Дольник В.Р. 1971. Энергетика перелетов птиц. — Итоги науки. Сер. биол. Вопросы орнитологии. М.: ВИНТИ. С. 52–81.
- Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 398 с.
- Дольник В.Р. 1985. Энергетические проблемы перелетных птиц в Средней Азии и Казахстане. — Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 137. Л.: Наука. С. 3–6.
- Дольник В.Р. 1995. Ресурсы времени и энергии у птиц в природе. Л.: Наука. 360 с.
- Дольник Т.В. 1982. Пищевое поведение, питание и усвоение пищи зябликом. — Популяционная экология зяблика. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 90. Л.: Наука. С. 18–40.
- Иваницкий В.В. 1998. Пространственно-ориентированное поведение птиц. — Орнитология. Вып. 28. С. 6–25.
- Люлеева Д.С. 1971. Некоторые особенности биологии ласточек в период миграции. — Экологические и физиологические аспекты перелетов птиц. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 50. Л.: Наука. С. 183–225.
- Титов Н.В. 2001. Использование метода стохастических моделей в оценке продолжительности миграционной остановки зарянки *Erithacus rubecula*. — Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы Междунар. конф. (11 Орнитол. конф.). Казань. С. 591–592.
- Титов Н.В., Чернецов Н.С. 1999. Стохастические модели как новый метод оценки продолжительности миграционных остановок птиц. — Успехи соврем. биологии. Т. 199. № 4. С. 396–403.
- Яблонкевич М.Л., Большаков К.В., Булюк В.Н., Елисеев Д.О., Ефремов В.Д., Шамуратов А.К. 1985. Масса тела и жирность птиц, пролетающих весной через пустыни Средней Азии. — Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана. Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 137. Л.: Наука. С. 11–59.
- Alerstam T. 1990. Bird Migration. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 420 p.
- Alerstam T., Lindström E. 1990. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety. — Gwinner E. (ed.) Bird migration: physiology and ecophysiology. Berlin — Heidelberg. — NY: Springer. P. 331–351.
- Alerstam T., Hedenström A. 1998. The development of bird migration theory. — J. Avian Biol. Vol. 29. No. 4. P. 343–369.
- Bairlein F. 1990. Nutrition and food selection in migratory birds. — Gwinner E. (ed.) Bird migration: physiology and ecophysiology. Berlin — Heidelberg. — NY: Springer. P. 198–213.
- Bairlein F., Gwinner E. 1994. Nutritional mechanisms and temporal control of migratory energy accumulation in birds. — Annu. Rev. Nutr. Vol. 14. P. 187–215.
- Bairlein F., Simons D. 1995. Nutritional adaptations in migrating birds. — Israel J. Zool. Vol. 41. P. 357–367.
- Berthold P. 1976. Animalische und vegetabilische Ernährung omnivorer Singvogelarten: Nahrungsbevorzugung, Jahresperiodik der Nahrungswahl, physiologische und ökologische Bedeutung. — J. Ornithol. Vol. 117. P. 145–209.
- Berthold P. 2000. Vögelzug. Eine aktuelle Gesamtübersicht. Darmstadt, Wiss. Buchgesellschaft.
- Berthold P., Fliege G., Heine G., Querner U., Schlenker R. 1991. Wegzug, Rastverhalten, Biometrie, und Mauser von Kleinvögeln in Mitteleuropa — Vögelwarte. Bd. 36 (Sonderheft). 221 s.
- Bibby C.J., Green R.E. 1980. Foraging behaviour of migrant Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, on temporary territories. — J. Animal Ecol. Vol. 49. 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.
- Biebach H. 1985. Sahara stopover in migratory flycatchers: fat and food affect the time program. — Experientia. Vol. 41. P. 695–697.
- Biebach H. 1990. Strategies of trans-Sahara migrants. — Gwinner E. (ed.) Bird migration: physiology and ecophysiology. Berlin — Heidelberg — NY: Springer. P. 352–367.
- Biebach H., Friedrich W., Heine G., Jenni L., Jenni-Eiermann S., Schmidl D. 1991. The daily pattern of autumn bird migration in the northern Sahara. — Ibis. Vol. 133. P. 414–422.

- Biebach H., Biebach I., Friedrich W., Heine G., Pertecke J., Schmidl D. 2000. Strategies of passerine migration across the Mediterranean Sea and the Sahara Desert: a radar study. — *Ibis*. Vol. 142. P. 623–634.
- Blem C.R. 1976. Patterns of lipid storage and utilization in birds. — *Amer. Zool.* Vol. 16. P. 671–684.
- Blem C.R. 1990. Avian energy storage. — *Current Ornithology*. Vol. 7. Plenum Press, New York. P. 59–113.
- 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. 2000. New comprehensive data concerning the time of nocturnal departure in some passerine migrants in autumn. — *Ring.* Vol. 22. No. 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. — *Vögelwarte*. Vol. 40. No. 4. P. 250–257.
- Bolshakov C., Bulyuk V., Chernetsov N. 2003. Spring nocturnal migration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*: departure, landing and body condition. — *Ibis*. Vol. 145. No. 1. P. 106–112.
- Brensing D. 1989. Ökologische Untersuchungen der Tagesperiodik von Kleinvögeln. — *Ökol. Vögel (Ecol. Birds)*. Bd. 11. 148 s.
- Bulyuk V., Tsvey A. 2001. Relationship of the timing of nocturnal migratory departure with body condition, stopover length and efficiency in the Robin *Erithacus rubecula* and Reed Warbler *Acrocephalus scirpaceus* during their first southward migration. — *Avian Ecol. Behav.* Vol. 6. P. 25–26.
- Chernetsov N. 2001. Fuel storage in migrating Blackcaps *Sylvia atricapilla* in autumn: which factors are important? — The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. Programme and Abstracts of 3rd EOU Conference. P. 35.
- Chernetsov N., Manukyan A. 1999. Feeding strategy of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* on migration. — *Avian Ecol. Behav.* Vol. 3. P. 59–68.
- Chernetsov N., Manukyan A. 2000. Foraging strategy of the Sedge Warbler (*Acrocephalus schoenobaenus*) at migration. — *Vögelwarte*. Vol. 40. No. 3. P. 189–197.
- 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. 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.
- Chernetsov N., Titov N. 2001b. 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.
- Cochran W.W., Montgomery G.G., Craber R.R. 1967. Migratory flights of *Hylocichla* thrushes in spring: a radiotelemetry study. — *Living Bird*. Vol. 6. P. 213–225.
- Delingat J., Dierschke V. 2000. Habitat utilization by Northern Wheatears (*Oenanthe oenanthe*) stopping over on an offshore island during migration. — *Vögelwarte*. Vol. 40. No. 4. P. 271–278.
- Dolnik V.R. 1990. Bird migration across arid and mountain regions of middle Asia and Kazakhstan. — Gwinner E. (ed.) *Bird migration: physiology and ecophysiology*. Berlin — Heidelberg — NY: Springer. P. 368–386.
- Ekesson S., Alerstam, T., Hedenström A. 1996. Flight initiation of nocturnal passerine migrants in relation to celestial orientation conditions at twilight. — *J. Avian Biol.* Vol. 27. P. 95–102.
- Ekesson S., Hedenström A. 2000. Wind selectivity of migratory flight departures in birds. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 47. P. 140–144.
- Ellegren H. 1991. Stopover ecology of autumn migrating Bluethroats *Luscinia s. svecica* in relation to age and sex. — *Ornis Scand.* Vol. 22. P. 340–348.
- Farmer A.H., Wiens J.A. 1998. Optimal migration schedules depend on the landscape and the physical environment: a dynamic modeling view. — *J. Avian Biol.* Vol. 29. No. 4. P. 405–415.
- 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.
- Fretwell S.D., Lucas H.L.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. — *Acta Biotheoretica*. Vol. 19. No. 1. P. 16–36.
- Gätke H. 1891. Die Vogelwarte Helgoland. Joh. Heinr. Meyer: Braunschweig. 328 s.
- Gwinner E., Biebach H., von Kries I. 1985. Food availability affects migratory restlessness in caged Garden Warblers (*Sylvia borin*). — *Naturwissenschaften*. Bd. 72. S. 51–53.
- Haus C., Biebach H., Visser G.H. 2001. Energy expenditure in Barn Swallows (*Hirundo rustica*) during flight — is there an effect of body mass? — The avian calendar: exploring biological hurdles in the annual cycle. Programme and Abstracts of 3rd EOU Conference. P. 58–59.
- Houston A.I. 1998. Models of optimal avian migration: state, time and predation. — *J. Avian Biol.* Vol. 29. No. 4. P. 395–404.
- Jenni L. 1996. Habitatwahl nachtziehender Kleinvögel bei Bodennebel. — *J. Ornithol.* Vol. 137. P. 425–434.
- Jenni L., Jenni-Eiermann S. 1994. Plasma metabolite levels predict individual body-mass changes in a small long-distance migrant, the Garden Warbler. — *Auk*. Vol. 111. P. 888–899.
- Jenni L., Schwilch R. 2001. Plasma metabolite levels indicate change in body mass in Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*. — *Avian Science*. Vol. 1. No. 1. P. 55–65.
- Kaiser A. 1993. Rast- und Durchzugstrategien mitteleuropäischer Singvögel. Analysen von Fang- und Wiederfangdaten von Fangstationen zur Beschreibung der Ökophysiologie und des Verhaltens rastender Populationen. Universität Konstanz, Dissertation.
- Kaiser A. 1995. Estimating turnover, movements and capture parameters of resting passerines in standardized capture-recapture studies. — *J. Appl. Statistics*. Vol. 22. P. 1039–1047.
- Kerlinger P., Moore F.R. 1989. Atmospheric structure and avian migration. — *Current Ornithology*. Vol. 6. Plenum Press, New York. P. 109–142.
- Klaassen M., Lindström E., 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. P. 125–133.
- Klein H., Berthold P., Gwinner E. 1971. Vergleichende Untersuchung tageszeitlicher Aktivitätsmuster und tageszeitlichen Körpergewichtsänderungen gekäfigter und freilebender Grasmücken (*Sylvia*). — *Oecologia*. Bd. 8. 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. P. 285–296.
- Lavée D., Safriel U.N., Meilijson I. 1991. For how long do trans-Saharan migrants stop over at an oasis? — *Ornis 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 (special issue). P. 85–100.
- Lindström E. 1989. Finch flock size and risk of hawk predation at a migratory stopover site. — *Auk*. Vol. 106. P. 225–232.
- Lindström E. 1995. Stopover ecology of migrating birds: some unsolved questions. — *Israel J. Zool.* Vol. 41. P. 407–416.
- Lindström E., Alterstam T. 1992. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time minimization hypothesis. — *Am. Natur.* Vol. 140. P. 477–491.
- Lindström E., 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.

- McNamara J.M., Wehler R.K., Houston A.I. 1998. The timing of migration within the context of an annual routine. — *J. Avian Biol.* Vol. 29. No. 4. P. 416–423.
- Mehlum F. 1983. Resting time in migrant Robins *Erithacus rubecula* at Store Firder, outer Oslofjord, Norway. — *Fauna norv. Seria C, Cinclus.* Vol. 6. P. 62–72.
- 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.
- Piersma T. 1998. Phenotypic flexibility during migration: optimization of organ size contingent on the risks and rewards of fueling and flight? — *J. Avian Biol.* Vol. 29. No. 4. P. 511–520.
- Pradel R., Hines J.D., Lebreton J.-D., Nichols J.D. 1997. Estimating survival rate and proportion of transients using capture-recapture data from open populations. — *Biometrics.* Vol. 53. P. 88–99.
- Rabøl J., Petersen F.D. 1973. Length of resting time in various night-migrating Passerines at Hasselø, Southern Kattegat, Denmark. — *Ornis Scand.* Vol. 4. No. 1. P. 33–46.
- Schaub M. 2001. Variation of fuelling rates among sites, days and individuals in migrating passerines. — *Functional Ecology.* Vol. 15. P. 584–594.
- Schaub M., Jenni L. 2000. Fuel deposition of three passerine bird species along the migratory route. — *Oecologia.* Vol. 122. P. 306–317.
- 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. P. 852–859.
- Szulc-Olech B. 1965. The resting period of migrant Robins on autumn passage. — *Bird Study.* Vol. 12. No. 1. P. 1–7.
- Titov N. 1999a. Individual home ranges of Robins *Erithacus rubecula* at stopover during autumn migration. — *Vögelwelt.* Vol. 120. No. 3. 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.
- Woodrey M.S., Moore F.R. 1997. Age-related differences in the stopover of fall landbird migrants on the coast of Alabama. — *Auk.* Vol. 114. P. 695–707.
- Yong W., Moore F.R. 1993. Relation between migratory activity and energetic condition among thrushes (Turdinae) following passage across the Gulf of Mexico. — *Condor.* Vol. 95. P. 934–943.

## STOPOVER ECOLOGY AND BEHAVIOR OF PASSERINE MIGRANTS: METHODOLOGICAL ISSUES OF STUDIES

N.S. Chernetsov

Biological Station Rybachy, Zoological Institute, 238535 Rybachy, Kaliningrad Region, Russia  
e-mail: NChernetsov@bioryb.koenig.ru

### Summary

On migration birds alternate flights and stopovers. At stopovers fuel for the next flight(s) is deposited. Duration, spatial behavior of migrants, fuel deposition rate, and departure fuel load are the main characteristics of stopovers. Methods applicable for studies of these important parameters in passerines are discussed. Stopover duration should be estimated by mark-recapture analysis. This is, however, a «data-hungry» method. A tool to study spatial behavior is testing of simulation models for the presence of small home ranges in stopover migrants. However, presence of territoriality can be determined with help of direct observations only. Another possibility is radio-tracking of birds supplied with transmitters. Recapturing of birds is helpful to estimate fuel deposition rate, but some methodological problems hamper the analysis. Unfortunately, the analysis of blood metabolites appeared to be useful for qualitative estimates only. Departure body mass of migrants is one of their most important results of staging. It can be reliably measured at trapping of birds during nocturnal departure in the so-called «high mist-nets». Optimal migration models are discussed in brief. The conclusion is that in spite of a number of shortcomings, the available techniques permit to make population quantitative models for stopovers of migratory passerines, which have a certain predictive power.