

На правах рукописи

ЦВЕЙ

Арсений Львович

**СТРАТЕГИИ МИГРАЦИИ
ЗАРЯНКИ (*Erithacus rubecula*)
В ВОСТОЧНОЙ ПРИБАЛТИКЕ**

03.00.08 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2008

Работа выполнена в Зоологическом институте Российской академии наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук **Большаков** Казимир Владимирович

Официальные оппоненты:
доктор биологических наук **Паевский** Владимир Александрович
кандидат биологических наук **Бояринова** Юлия Геннадиевна

Ведущая организация:
кафедра зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им.
М.В. Ломоносова

Защита состоится «__» _____ 2008 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.223.02 при Зоологическом институте Российской академии наук по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 1
Факс: (812) 328-29-41

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН

Автореферат разослан «__» _____ 2008 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук

Сиделева Валентина Григорьевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В последние два десятилетия мигрирующие птицы стали одними из основных модельных объектов, на которых изучаются изменения в экосистемах различных уровней организации, происходящие как под антропогенным воздействием, так и вследствие естественных процессов. В силу особенностей своей биологии мигрирующие птицы в течение годового жизненного цикла сталкиваются с совершенно разными экологическими условиями, к которым они должны быть адаптированы. Множество примеров показывает, что поведение птиц во время миграции регулируется как со стороны врожденных генетических программ (Berthold, 1996; Gwinner, 1996a, b), так и всем комплексом экологических факторов (Jenni & Schaub, 2003; Fiedler, 2003), однако относительная роль тех или иных факторов в регуляции конкретного типа поведения до сих пор слабо изучена.

События, происходящие во время миграции, оказывают непосредственное влияние на успех будущего размножения и численность птиц (Newton, 2004, 2006). У некоторых видов воробьиных птиц из категории дальних мигрантов уровень смертности во время миграции в несколько раз превышает уровень смертности в репродуктивный период и на зимовках и суммарно может составлять 85% от уровня ежегодной смертности (Sillett & Holmes, 2002). Эти факты указывают на важность периода сезонных миграций в регуляции численности перелётных видов птиц.

Различные виды птиц используют разные стратегии с целью снижения смертности и успешного совершения миграции с мест рождения/размножения на места зимовки и обратно. Актуальность исследования миграционных стратегий отдельных видов подчеркивает проведение в 1994-96 гг. обширной международной программы European-African Songbird Migration Network (Bairlein et al., 1995). Анализ полученных данных позволил сформулировать представления о принципах организации миграции у нескольких модельных видов сухопутных птиц из категории дальних мигрантов как при миграции над экологически благоприятными территориями Европы, так и над экологическими барьерами Средиземного моря и Сахары (Schaub & Jenni, 2000a, b, 2001; Schaub et al., 2001). Для изучения стратегий миграций видов, мигрирующих на средние расстояния, таких широкомасштабных исследований до сих пор не проводилось.

Зарянка (*Erithacus rubecula* L. 1758) относится к группе мигрантов на средние дистанции и является одним из самых многочисленных насекомоядных видов воробьиных птиц в Европе (Cramp, 1992). Этот вид уже больше полувека является объектом полевых и лабораторных исследований, включая сезонные миграции, однако до сих пор не было попыток полного анализа существующих данных с целью понимания миграционной стратегии этого вида. Более того, ряд принципиальных вопросов миграционного поведения зарянок остается малоизученным, в частности: продолжительность и эффективность миграционных остановок, пространственное поведение на остановках и механизмы выбора видоспецифических биотопов, временные параметры ночного миграционного полёта, механизмы контроля поведения со стороны внешних и внутренних факторов.

Цель и задачи исследования. Основной целью этой работы было подробное исследование сезонных миграций европейской зарянки в районе Балтийского моря на основе как собственного материала, так и имеющихся в литературе данных. На примере зарянки мы попытались понять принципы организации миграции (стратегии миграции) у насекомоядных видов воробьиных птиц, совершающих перелеты на средние дистанции в пределах Центральной и Западной Палеарктики.

В рамках выполнения основной цели работы были решены следующие задачи:

1. Рассмотрены современные представления о принципах организации миграции у воробьиных птиц, а также существующие подходы и методы их исследования.

2. Проанализированы существующие литературные данные о годовом цикле сезонных явлений и миграциях зарянки в Европе.

3. Оценены географические связи популяций зарянок.

4. Описана фенология и половозрастные особенности весенней и осенней миграции с акцентом на межгодовые вариации сроков и динамики пролета.

5. Исследованы основные экологические, физиологические и поведенческие компоненты миграционных остановок зарянок, включая: 1) энергетическое состояние после окончания миграционного полёта, 2) продолжительность остановок, 3) скорость увеличения массы тела и 4) пространственное поведение и биотопические предпочтения.

6. Изучено временное расписание ночной полетной активности (время начала полета, его продолжительность) и оценены возможные механизмы его контроля.

Научная новизна работы. Впервые в мировой литературе сформулировано понятие «стратегии миграции», описаны основные подходы и методы изучения миграционных стратегий отдельных видов птиц. На основании собственных и литературных данных составлена целостная картина миграции зарянок в пределах Европы.

При выполнении диссертационной работы разработаны и успешно применены уникальные методы отлова птиц во время начала ночного миграционного полёта и прослеживания птиц с помощью миниатюрных радиопередатчиков. В результате применения этих методов для зарянки получены прямые данные о продолжительности миграционных остановок, времени начала ночного полёта, энергетическом состоянии птиц при отлёте, пространственном поведении на остановках, а также возрастных и сезонных особенностях миграционного поведения. При анализе пространственного поведения птиц на остановках были разработаны новые статистические алгоритмы и методы обработки данных. На основании алгоритмов написаны расширения для программы Arc View 3.2, доступные в Интернете: <http://gis-lab.info/>.

В работе впервые произведена попытка оценить роль эндогенных ритмов и экологических факторов в регуляции миграционного поведения птиц на остановках. Показано, что у мелких воробьиных птиц врожденные пространственно-временные программы играют существенную роль в регуляции разных аспектов миграционного поведения, в частности продолжительности остановки и времени старта ночного полёта. Кроме того, выдвинуты оригинальные предположения о физиологических механизмах, лежащих в основе регуляции некоторых форм миграционного поведения зарянок.

Практическое значение работы. Изучение видовых миграционных стратегий птиц имеет не только фундаментальное значение для зоологической науки, но также важно при разработке современной политики природопользования. Результаты таких исследований позволяют учитывать особенности экологии охраняемых видов при реализации разного рода природоохранных мероприятий (Moore et al., 1995). Основные положения данной работы могут быть использованы при разработке университетских курсов по зоологии, экологии и орнитологии.

Апробация работы. Материалы диссертации и основные результаты исследований представлены на научных семинарах биологической станции «Рыбачий» ЗИН РАН (2000-2006 гг.), на XI международной

орнитологической конференции (Казань, 2001), на 3-й конференции Европейского орнитологического союза (Гронинген, Голландия, 2001), на международном совещании, посвященном 100-летию юбилею орнитологических исследований на Куршской косе (биологическая станция «Рыбачий», Калининградская обл., 2001), на международной конференции «Миграции в жизненном цикле птиц» (Вильгельмсхафен, Германия, 2005), на XII международной орнитологической конференции северной Евразии (Ставрополь, 2006), на 24-м всемирном орнитологическом конгрессе (Гамбург, Германия, 2006), а также на международной конференции «Миграции птиц и изменение климата» (Альхесирас, Испания, 2007).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из «Введения», 9 глав, разделов «Заключение» и «Выводы» и списка литературы. Общий объем диссертации – 201 страниц, включая 43 рисунка, 32 таблицы. Список литературы состоит из 328 ссылок, из них 40 – на русском языке и 288 зарубежных источника.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Кратко охарактеризована актуальность работы. Указывается на важность сезонных миграций как части годового цикла птиц с точки зрения регуляции их популяционной численности. Показывается, что зарянка является удобным модельным видом для изучения миграционных стратегий.

Глава 1. Принципы организации миграций у воробьиных птиц.

Литературные данные о миграциях зарянки в Европе

Благодаря работам Э. Гвиннера (Gwinner, 1986, 1996a), П. Бертольда (Berthold, 1990, 1996) и их коллег было доказано, что миграции являются примером эндогенных биологических ритмов и что многие компоненты миграционного поведения находятся под прямым генетическим контролем. В то же время многочисленные факты свидетельствуют о большой роли экологических факторов, в первую очередь фотопериода, в регуляции миграционного поведения (Rabøl, 1985, 1995; Gwinner, 1996a; Thorup & Rabøl, 2001). Вероятнее всего, поведение птиц в ходе миграции формируется в результате взаимодействия эндогенных и экзогенных факторов. Во время миграции птицы находятся в особом

физиологическом состоянии (миграционном), основными элементами которого являются гиперфагия (увеличение потребления пищи), миграционное ожирение, изменение суточного ритма активности, стремление перемещаться в соответствующем сезону миграционном направлении (Дольник, 1975).

По энергетическим причинам большинство видов птиц чередует миграционный полёт с периодами остановок, на которых они восстанавливают энергетические ресурсы. В пределах этой основной схемы птицы используют различные стратегии в зависимости от дальности миграции и особенностей биологии вида. Под стратегией миграции мы понимаем основные экологические, физиологические и поведенческие адаптации, которые позволяют птицам успешно реализовать основную цель миграции – перелет из района размножения до места зимовки осенью и обратно весной. Понимание миграционной стратегии конкретного вида возможно только при совместном исследовании основных элементов миграции – полёта и остановок.

Мы выделили три уровня изучения миграционных стратегий. Первый, *основной* уровень, заключается в изучении маршрутов, фенологии, общей продолжительности и скорости миграции, а также популяционных и половозрастных характеристик этих явлений. Эти базовые характеристики миграционных стратегий возникли в ходе эволюции (Berthold, 2001). *Следующий* уровень предполагает изучение непосредственно поведения, которое позволяет птицам совершить перелет с мест рождения/размножения и обратно в пределах исторически сложившихся маршрутов и времени миграции. К такому поведению относится, в первую очередь, дальность и направление миграционных бросков, продолжительность остановок, скорость изменения массы тела на остановках, уровень энергетических резервов при начале полёта. На *третьем* уровне выявляются физиологические адаптации, которые позволяют птицам придерживаться определенной стратегии. Например, предполагается, что виды, мигрирующие бросками разной протяженности, должны отличаться составом (соотношение жир - белок) используемых во время полёта энергетических резервов (Jenni & Jenni-Eiermann, 1998).

В рамках изучения миграций европейских популяций зарянки к настоящему времени достаточно хорошо описаны места зимовок, маршруты и скорость миграции, фенология пролёта в разных географических точках, а также кормовые стратегии. В тоже время информация об энергетическом состоянии зарянок во время миграции крайне противоречива. Более того, практически нет прямых данных о

продолжительности миграционных остановок, скорости увеличения массы тела, суточной ритмике миграционного полёта, пространственном поведении птиц на остановках. Наконец, совсем нет сведений о регуляции миграционного поведения зарянок со стороны внешних факторов среды.

Глава 2. Материал, методы и район исследования

Основной материал был собран автором в 1996 – 2007 гг. на полевых стационарах «Рыбачий» (55°09'N, 20°51'E) и «Фрингилла» (55°05'N, 20°44'E) биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН, расположенных на Куршской косе Балтийского моря. Дополнительно использованы данные по зарядке из базы данных биологической станции (1957 – 2007 гг.), а также некоторые материалы, предоставленные сотрудниками биологической станции, за что автор выражает им искреннюю благодарность.

Всего в работе проанализированы данные по 103199 особям зарядки.

На полевом стационаре «Рыбачий» птиц отлавливали с помощью паутинных сетей. Стандартной программой отлова (27.03 – 10.06 и 30.06 – 06.11) были полностью охвачены периоды весенней миграции, послегнездовых перемещений и осенней миграции зарянок на Куршской косе. За время исследования окольцованы 83134 зарядки, из них 20949 затем были повторно отловлены в сезон кольцевания. Прижизненное описание птиц проводили согласно правилам программы ESF (Bairlein et al., 1995), определяя возраст, пол, длину крыла, жирность по 9-балльной шкале, индекс грудного мускула, состояние линьки оперения и массу тела.

На полевом стационаре «Фрингилла» птиц отлавливали в сходные сроки большими ловушками рыбачинского типа (описание см.: Дольник, Паевский, 1976). С помощью этого метода окольцованы 20065 зарянок, из них 377 затем были повторно отловлены в сезон кольцевания. В отличие от стационара «Рыбачий» на стационаре «Фрингилла» не оценивали индекс грудного мускула, а жирность оценивали по 5 – балльной шкале (Блюменталь, Дольник, 1962).

Для отлова птиц во время начала ночного миграционного полёта с 1997 по 2003 гг. использовали метод высотных сетей (Bolshakov et al., 2000). В разные годы было установлено от 21 до 33 высотных сетей на высоте 7-8 м от земли. Сети были открыты в течение всей ночи. Всего этим методом было отловлено 285 ранее окольцованных в этот же

сезон зарянок, т.е. для этих птиц можно утверждать, что они действительно были пойманы во время начала миграционного полёта.

Для изучения поведения зарянок на миграционных остановках на индивидуальном уровне был применен телеметрический метод (2002 – 2005 гг.). Птиц маркировали микропередатчиками весом 0.5 г (модель LB-2, производство Holohil Systems, Канада) и затем с помощью приемника (модель TRX-1000, производство Wildlife Materials Inc., США и модель R200, производство Advanced Telemetry Systems, США) и принимающей 4-элементной антенны круглосуточно отслеживали все их перемещения. Для крепления передатчика к птице использовали специальный хомутик (Rappole & Tipton, 1991). Дальности приема сигнала от передатчика (0.5 – 1.0 км) было достаточно, чтобы птица постоянно находилась под контролем. Точное местоположение птиц определяли методами биангуляции и триангуляции из точек с известными координатами (Kenward, 2001). Всего было помечено 154 зарядки (все первогодки), которые впервые были отловлены в «волны миграции». В таком случае день их первого отлова и маркирования передатчиком являлся днем прибытия на миграционную остановку (Chernetsov & Titov, 2000), следовательно, их поведение контролировали с первого до последнего дня миграционной остановки.

Благодарности. Данная работа стала возможной исключительно благодаря усилиям всего коллектива биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН: Блюменталь Т.И., Большакова К.В., Виноградовой Н.В., Дольника В.Р., Дольник Т.В., Зеленовой Н.П., Ефремова В.Д., Косарева В.В., Леоке Д.Ю., Люлеевой Д.С., Марковца М.Ю., Паевского В.А., Синельщиковой А.Ю., Соколова Л.В., Титова Н.В., Федорова В.А., Чернецова Н.С., Шаповала А.П., Шумакова М.Е. Всем им я крайне признателен.

Я признателен Казимиру Владимировичу Большакову, моему научному руководителю, который создал творческую рабочую атмосферу в коллективе. Как директор станции Казимир Владимирович сделал возможным проведение множества специальных исследований. Особая благодарность В.Н. Булюку, под влиянием которого был сформирован мой интерес к изучаемым проблемам. Я также благодарен всем участникам крупномасштабных телеметрических исследований (Д.Ю. Леоке, В.Н. Булюк, В.В. Косарев, П.С. Ктиторов, А.Л. Мухин), потребовавших от них много времени и сил. Nicolai Roerlau (Германия) выполнил значительную часть работы по телеметрии осенью 2004 г. Максим Дубинин (Центр дикой природы, Москва) оказал мне

неоценимую помощь в разработке новых методов и компьютерных программ для обработки данных по пространственному поведению.

Глава 3. Районы размножения и зимовок. Маршруты, направления и скорость миграции

Районы размножения и зимовок зарянок, мигрирующих через Куршскую косу, а также используемые птицами маршруты, направление и скорость миграции были изучены путём анализа дальних находок окольцованных птиц. Всего с 1956 по 2005 гг. 248 особей, окольцованных на Куршской косе во время сезонных миграции, впоследствии были обнаружены за её пределами (на расстоянии более 20 км от места кольцевания). Еще 71 зарянка была окольцована в других местах и затем обнаружена на Куршской косе.

Места размножения мигрирующих через Куршскую косу зарянок располагаются к северу и северо-востоку и захватывают Литву, Латвию, Эстонию, Финляндию и северо-запад России. Районы зимовок охватывают большие территории: на севере доходят до Бельгии, на юго-западе - до Атлантического побережья, на юге – до северного побережья Средиземного моря, на востоке – до Турции и Греции. Среднее направление миграции зарянок осенью составило 232° ($n=44$), весной – 040° ($n=8$). В 4 случаях окольцованные на Куршской косе (на осеннем пролёте) зарянки в последующие сезоны размножения обнаружены значительно южнее места кольцевания (Германия, Греция). Эти факты подтверждают точку зрения, что у этого вида отсутствует верность месту рождения/гнездования (Зимин, Артемьев, 1986; Зимин, 1994) и показывают, что районы размножения могут находиться на расстоянии более тысячи километров друг от друга.

Распределение направлений находок окольцованных зарянок с трассы осенней миграции показывает отчетливое двухпиковое распределение с вершинами 252° и 228° . В оба сезона зарянки показывают невысокую среднюю скорость миграции (осень – 58 км/сутки, $n=55$; весна – 41 км/сутки, $n=21$), что характерно и для других видов ближних мигрантов (Alerstam, 1990). Индивидуальные скорости миграции сильно различаются в оба сезона (осень: 5 – 152 км/сутки, весна: 6 – 89 км/сутки). Места зимовок зарянок, окольцованных на Куршской косе в сентябре (1965 ± 409 км, $n=30$), располагаются достоверно дальше, чем у птиц, окольцованных в октябре (1591 ± 536 км, $n=22$). Также обнаружено, что взрослые особи мигрируют достоверно дальше (2274 ± 336 км, $n=8$), чем молодые (1750 ± 519 км, $n=35$).

Глава 4. Фенология миграции. Возрастная структура популяций в период миграции

Массовая весенняя миграция на Куршской косе происходит с последней пятинки марта по первую декаду мая. Осенняя миграция начинается с последней пятинки августа и практически заканчивается в первой пятинке ноября. Даты первой волны и медианные даты миграции в оба сезона сильно варьируют между годами, различия достигают 3 недель (медианная дата: весна, 5 – 28 апреля; осень, 18 сентября – 11 октября). Ежегодные колебания сроков миграции в оба сезона положительно связаны со средними температурами марта и апреля (Sokolov et al., 1998, 1999; Соколов, 2006). В годы с высокой средней температурой апреля весенняя миграция, а затем размножение и осенняя миграция зарянок происходят в более ранние сроки по сравнению с годами с холодным апрелем. Непрерывный 50-летний мониторинг выявил значимый тренд смещения медианной даты весенней миграции на более ранние сроки (линейная регрессия: $\beta = -0.19$, $R^2 = 0.17$, $F = 9.29$, $p < 0.01$), что, вероятно, связано с увеличением среднесуточной апрельской температуры за этот период на 2.1° .

Литературные данные показывают, что сроки миграции зарянок сходны на всей территории Европы (Dorka, 1966; Rendhal, 1966; Lebreton, 1968; Gräfe, 1969; Резвый, Савинич, 1978; Mehlum, 1981; Adriaensen, 1987; Bolshakov & Rezvyi, 1998; Bolshakov & Bulyuk, 1999; Zimin, 2003; Ильвес, 2003). Массовая осенняя миграция обычно наблюдается со второй декады сентября и длится весь октябрь. Массовая весенняя миграция повсеместно протекает с конца марта по конец апреля, и лишь в северных районах – в первой половине мая. При этом наблюдается плавное смещение сроков миграции на более поздние даты при продвижении по трассе миграции с северо-востока на юго-запад осенью и в обратном направлении весной. Сравнение сроков начала осенней миграции на Куршской косе с данными из более северных районов позволяет предположить, что сначала идет пролёт местных (в широком смысле слова) особей, а затем мигрируют птицы северных и северо-восточных популяций.

Весной взрослые зарядки и особи на первом году жизни мигрируют в сходные сроки. Медианная дата весенней миграции для обеих возрастных групп приходится на 18 апреля. Доля взрослых зарянок на Куршской косе в этот сезон составляет в среднем около 20% и практически не изменяется с прогрессом весны. Осенью миграция взрослых особей происходит в среднем на неделю позже по сравнению

с первогодками: медианные даты – 4 октября и 23-27 сентября соответственно. Суммарная доля взрослых особей в разные годы редко превышает 10 %, а с прогрессом сезона увеличивается от 1 до 19%. Как весной, так и осенью количество взрослых зарянок в отловах практически на всей территории Европы (весна: 13 – 42%, осень: 4 – 13 %, Mehlum, 1981; Pettersson, 1983a, b; Karlsson et al., 1988; Ильвес, 2003) недостаточно для обеспечения стабильности популяции (Паевский, 1977). Такое ненормальное соотношение птиц разных возрастов (так называемый «береговой эффект», Payevsky 1998), по-видимому, связано с географическим положением большинства орнитологических станций. При окончании ночного миграционного полета около береговых линий крупных водоёмов взрослые птицы предпочитают продолжить полет вглубь материка, где, возможно, наблюдаются лучшие кормовые условия (Ktitorov et al., 2008), а молодые приземляются при первой возможности, создавая, таким образом, повышенные плотности на побережье.

Глава 5. Энергетическое состояние в период миграций

Масса тела зарянок на Куршской косе во время сезонных миграций варьирует от 11.1 до 24.3 г и в среднем составляет 16.0 ± 1.18 (SD) г, $n=93014$, при средней длине крыла 72.8 ± 0.02 (SE) мм. Большинство зарянок (70-90%) мигрируют «тощими», т.е. с небольшим количеством подкожных жировых резервов или совсем без них. С учётом длины крыла масса тела взрослых зарянок в среднем на 0.2 – 0.3 г выше по сравнению с первогодками, что связано с большей жирностью взрослых особей и (частично) большим индексом грудного мускула. В оба сезона имеют место значительные межгодовые колебания средней массы тела зарянок, в то же время достоверных различий между весной и осенью не наблюдается.

Масса энергетических резервов зарянок на Куршской косе варьирует от -4.5 г до 8.9 г относительно «тощей» массы тела и в среднем составляет 0.9 ± 1.1 (SD) г, $n=91608$. Уравнение для расчета «тощей» массы тела ($Lbm=2.248178+0.172748 \times w$, где Lbm – «тощая» масса тела, w – длина крыла в мм) было найдено на основании регрессии массы тела зарянок без видимых жировых резервов от длины крыла ($R^2=0.13$, $F_{(1,5819)}=867.3$, $p<0.0001$). У 19% зарянок масса тела была ниже, чем «тощая» масса тела, принятая в данном исследовании. Для зарянок, отловленных в дневное время, расчетная продолжительность миграционного полета, установленная исходя из массы их

энергетических резервов, составляла в среднем всего 3.7 ± 2.4 (SD) часа, максимально – 20.9 часа. Полет в течение всей ночи (в среднем около 10 часов) могли осуществить всего 1.1% зарянок, и лишь единичные особи были способны лететь две полные ночи подряд. Зарянки, отловленные в высокие сети в момент ночного старта, могли продолжать полёт в среднем 6.2 ± 2.9 (SD) часа, $n=157$, максимум 21.1 час. В расчетах принималось, что в 1 г энергетических резервов содержится 21.6 кДж энергии (Klaassen et al., 2000), а цена полета в неподвижном воздухе составляет 7 BMR (уровней базального метаболизма), что немного выше, чем у систематически и экологически близкого вида – восточного соловья, *Luscinia luscinia* (Klaassen et al., 2000). BMR рассчитывался на основании зависимостей приведенных в следующих работах (Aschoff & Pohl, 1970; Gavrilov & Dolnik, 1985).

Сравнение средней массы тела и жирности зарянок на Куршской косе и в других точках миграционного пути (Davis, 1962; Pettersson & Hasselquist, 1985; Karlsson et al., 1988; Cramp, 1992; Ehnбом et al., 1993; Därnhardt & Lindström, 2001; Zimin, 2003; Ильвес, 2003) не выявило определенной закономерности. Во всех исследованных районах большинство зарянок мигрирует без накопления большого количества энергетических запасов. Наименьшие средние массы тела птиц наблюдаются в местах, где преобладают «транзитные» (с остановками всего 1–2 дня) зарянки. В местах остановок зарянок с целью восстановления энергетических запасов средняя масса тела зарянок выше.

Глава 6. Продолжительность миграционных остановок

Продолжительность миграционных остановок зарянок на Куршской косе оценена на основании: 1) радиотелеметрического прослеживания ($n=127$) и 2) отловов птиц в высотные паутинные сети во время старта ночного полёта ($n=47$).

Продолжительность миграционных остановок зарянок на Куршской косе варьировала от 1 до 12 дней весной ($n=73$) и от 1 до 14 дней осенью ($n=101$). В оба сезона около половины зарянок покидают район миграционной остановки в первую ночь после приземления и только около 30% остаются на 3 дня и более. Как весной, так и осенью, средняя продолжительность длительных (3 дня и более) остановок зарянок составляет 6 дней. Как максимальная, так и средняя продолжительность остановок зарянок на Куршской косе по величине близко совпадают с аналогичными значениями, полученными в других

точках миграционного маршрута (Szluch-Olech, 1965; Rabøl & Petersen, 1973; Mehlum, 1983b; Pettersson, 1983b; Ehnбом et al., 1993; Zimin, 2003).

Продолжительность миграционных остановок зарянок на Куршской косе в оба сезона не зависит от их энергетического состояния при приземлении. Это означает, что часть «тощих» особей продолжает миграцию на следующую ночь после приземления, а часть «жирных» птиц останавливается на длительный срок.

Глава 7. Эффективность кормежки и энергетическая эффективность миграционных остановок

Эффективность кормежки (изменение массы тела птиц в течение дня, г/час) и энергетическая эффективность остановок зарянок (суммарное изменение массы тела за сутки, г/сутки) исследованы на основании данных, полученных тремя методами: 1) повторных отловов зарянок на стационаре «Рыбачий», 2) повторных отловов зарянок в высотные сети (начало ночного полета) и 3) эксперимента по содержанию птиц в неволе во время весенней миграции. Для оценки исследуемых параметров мы использовали подход, предложенный М. Шаубом и Л. Йенни (Schaub & Jenni, 2000a), который представляет собой применение метода множественной регрессии к анализу историй повторных отловов.

Эффективность кормежки зарянок на Куршской косе в среднем составляет 0.84 г/час или 0.57% от «тощей» массы тела птицы с длиной крыла 72 мм ($R^2=0.26$, $F_{(3,89)}=103.1$, $p<0.0001$, $n=895$). Этот показатель достоверно не различается между сезонами (весна, осень), относительно постоянен в разные годы и не различается у птиц разного размера и возраста. Эффективность кормежки зарянок на Куршской косе сходна с аналогичными показателями, полученными для других видов мелких воробьиных птиц как в Старом, так и в Новом свете (Schaub & Jenni, 2000a; Dunn, 2000, 2001, 2002; Jones et al., 2002). Детальный анализ эффективности кормежки выявил, что в оба сезона «тощие» особи потребляют за день больше корма по сравнению с «жирными» птицами.

Энергетическая эффективность остановок зарянок на Куршской косе также не зависит от возраста и размера птицы. По данным разных методов средние значения этого показателя варьируют от 0.007 до 0.069 г/сутки весной (0.05% – 0.5% в сутки относительно «тощей» массы тела) и от 0.064 до 0.259 г/сутки осенью (0.4% – 1.8% соответственно). В других районах Европы масса тела зарянок увеличивается со скоростью 0.04 – 0.483 г/сутки, что составляет

0.3% - 3.4% «тощей» массы тела (Davis, 1962; Pettersson, 1983 b; Ottich & Dierschke, 2003). В среднем для мелких насекомоядных видов птиц этот показатель составляет 1-3% в день по отношению к «тощей» массе тела (Alerstam & Lindström, 1990; Lindström, 1991, 2003). По-видимому, относительно низкие значения энергетической эффективности остановок зарядок на Куршской косе связаны с низким количеством и качеством корма и высокой степенью конкурентных отношений. Эти же причины, вероятно, определяют обнаруженные сезонные различия в энергетической эффективности остановок, что частично было подтверждено исследованием биомассы беспозвоночных (глава 9).

При детальном анализе обнаружены различия в энергетической эффективности остановок «жирных» и «тощих» птиц. Масса тела изначально «тощих» зарядок весной увеличивается на 0.065 г/сутки (0.4% «тощей» массы тела) и осенью – на 0.13 г/сутки (0.9%). Таким образом, энергетическая эффективность остановок «тощих» зарядок приближается к нижнему порогу средних значений этого показателя для воробьиных птиц (1-3%, Alerstam & Lindström, 1990; Lindström, 1991, 2003). Масса тела изначально «жирных» особей в оба сезона либо не изменяется, либо уменьшается в течение остановки. Обнаруженные различия частично связаны с количеством съеданной за день пищи. Мы также предполагаем, что эти различия могут обуславливаться физиологическим состоянием птиц, прибывающих на остановку. Большинство «тощих» птиц, по-видимому, уже адаптировано к эффективному восстановлению энергетических резервов и обладает функционально активным желудочно-кишечным трактом (ЖКТ). «Жирные» зарядки, вероятно, стремятся к продолжению миграции уже в следующую после приземления ночь и физиологически адаптированы к полёту. Это подтверждается результатами нашего эксперимента, в котором «тощие» птицы сразу начинали увеличивать массу тела, в то время как масса тела «жирных» особей уменьшалась в течение нескольких дней после отлова. Развитие функциональных адаптаций как к полету, так и к восстановлению энергетических резервов требует времени и энергии (Piersma, 2002; Jenni-Eiermann & Jenni, 2003, McWilliams & Karasov, 2005), поэтому миграция в течение нескольких ночей подряд и затем остановка на достаточно продолжительный срок является энерго- и времясберегающей стратегией. Тем не менее нельзя исключить, что «жирные» зарядки потребляли меньше корма в связи с меньшей мотивацией кормиться даже при одинаковой с «тощими» птицами функциональной активности ЖКТ.

Глава 8. Миграционный полёт: время начала полёта (старт) и механизмы его контроля

Для исследования времени старта использованы данные телеметрического прослеживания и данные отловов зарянок в высотные паутинные сети. Весной время старта определено с точностью 1-3 мин для 42 зарянок (телеметрический метод), с точностью до часа – для 38 птиц (отловы в высотные сети). Осенью выборка составила 58 и 76 птиц соответственно.

В оба сезона старты зарянок на Куршской косе происходили на протяжении всей ночи, начиная со второго часа после захода солнца и до второго часа до восхода солнца включительно. Это совпадает с результатами, полученными для других видов воробьиных – ночных мигрантов (Cochran et al., 1967; Åkesson et al., 1996, 2001; Moore & Aborn, 1996). Весной медиана времени старта зарянок приходилась на четвертый час после захода солнца, осенью – на пятый час. Таким образом, большинство зарянок летит в течение лишь части ночи, а продолжительность миграционного полета составляет всего несколько часов.

По данным радиотелеметрического метода время старта ночного полёта зарянок было достоверно связано с продолжительностью остановки как весной, так и осенью ($r = -0.50$, $p = 0.007$, $n = 42$ и $r = -0.43$, $n = 58$, $p = 0.008$ соответственно), т.е. чем дольше птица находилась на остановке, тем в среднем раньше относительно захода солнца она стартовала. Однако нам не удалось обнаружить достоверной связи между временем старта ночного полёта и 1) энергетическим состоянием зарянок при прилете на миграционную остановку и при отлёте, 2) прогрессом сезона, 3) эффективностью миграционной остановки и 4) погодными факторами. Отсутствие связи между временем старта и энергетическим состоянием также обнаружено у алых танагр (*Piranga rubra*) весной после пересечения мексиканского залива (Moore & Aborn, 1996).

Около 21% стартов зарянок весной и 40% осенью проходили в условиях сплошной облачности. Также отмечены случаи начала миграционного полёта в дождь и при встречном ветре. Наши данные позволяют предполагать, что, находясь на земле, зарядки не способны оценивать благоприятность погодных условий для полёта. Это, вероятно, происходит после взлета при наборе высоты. Именно в это время птицы принимают «решение» о продолжении полёта или приземлении.

Глава 9. Пространственное поведение на миграционных остановках. Выбор местообитаний и биотопические предпочтения

Пространственное поведение зарянок на миграционной остановке исследовано телеметрическим методом. Всего от момента приземления до начала следующего миграционного броска удалось проследить 20 птиц осенью и 12 птиц весной. Продолжительность их остановок варьировала от 1 до 11 дней.

Общей моделью поведения большинства зарянок в первый день миграционной остановки являлось смещение на определенное расстояние от места выпуска и затем перемещения внутри одного – двух временных индивидуальных участков обитания. Дистанции смещения от точки выпуска до максимально удаленной локации варьировали от 135 м до 1800 м, что было сходно с размахом перемещений алых танагр (Aborn & Moore, 1997). В нескольких случаях зарядки занимали временный индивидуальный участок в непосредственной близости от точки выпуска (135–150 м), следовательно, в этих случаях направленное перемещение отсутствовало. Однако у большинства птиц фаза быстрого прямолинейного перемещения сразу после выпуска была хорошо выражена.

Суммарная дистанция всех перемещений зарянок в первый день остановки варьировала от 230 до 3680 м. Осенью зарядки смещались в среднем на более короткое расстояние (1164 ± 715 м, $n=20$) по сравнению с весной (1901 ± 903 м, $n=12$; ANOVA: $F_{(1,28)}=4.63$, $p<0.05$). Дальность перемещений «жирных» птиц (1065 ± 453 м, $n=10$) была достоверно меньше, чем дальность перемещений «тощих» птиц (1610 ± 945 м, $n=22$, ANOVA: $F_{(1,28)}=4.99$; $p<0.05$). Также обнаружено, что с прогрессом весны суммарные дистанции перемещений зарянок уменьшались (линейная регрессия: $b= -0.80$ $R^2=0.64$, $F_{(1,9)}=61.11$, $p<0.01$, $n=11$). Осенью подобная закономерность отсутствовала.

В оба сезона большинство зарянок (75%) после выпуска смещалось в направлении, противоположном миграционному. Осенью средний азимут составил 008° (Rayleigh test: $r=0.46$; $n=20$; $p<0.05$). Весной распределение достоверно не отличалось от кругового ($a=058^0$; $r=0.44$; $n=12$; $p=0.1$).

Площадь временных индивидуальных участков обитания была рассчитана методом минимального конвексного полигона (Kenward, 2001). Этот показатель в первый день остановки варьировал от 2113 до 48795 м², в среднем составил 14447 ± 12942 (SD) м² и не различался между весной и осенью (ANOVA: $F_{(1,28)}=1.28$; $p>0.05$), а также между «жирными» и «тощими» птицами (ANOVA: $F_{(1,28)}=0.05$; $p>0.05$).

Весной соотношение площади разных биотопов внутри временных индивидуальных участков (используемые местообитания) не отличалось от соотношения суммарной площади этих же биотопов в месте исследования (доступные местообитания) [композиционный анализ (Aebischer et al. 1993): $\lambda=0.87$, $\chi^2=1.71$, $df=2$, $p=0.53$]. Осенью временные индивидуальные участки обитания располагались чаще во влажных лиственных рощах и зрелых сосновых посадках по сравнению с открытыми биотопами ($\lambda=0.61$, $\chi^2=9.84$, $df=2$, $p=0.007$). Сезонные различия в выборе местообитаний воробьиными птицами уже описаны в ряде работ (Hutto, 1985b; Yong et al., 1998; Petit, 2000).

На второй и последующие дни остановки пространственное поведение зарянок характеризуется меньшим разнообразием по сравнению с первым днем. В большинстве случаев (9 из 14) временные индивидуальные участки обитания перекрывались или совпадали с расположением индивидуального участка в первый день, однако в 5 случаях из 14 в начале второго дня остановки птицы сместились в новое место. Во всех случаях дистанции смещения не превышали 300 м.

Чтобы понять возможные причины наблюдаемого пространственного поведения зарянок, была оценена динамика биомассы наземных беспозвоночных – основного корма зарядки на Куршской косе (Titov, 2000; Чернецов, Титов, 2003). Весной биомасса беспозвоночных была достоверно ниже, чем осенью (ANOVA: $F_{(1,94)}=4.4$; $p=0.04$). Для весны также обнаружено, что количество беспозвоночных увеличивается с прогрессом сезона ($R^2=0.16$, $F_{(1,53)}=10.2$, $p<0.01$). Динамика биомассы беспозвоночных на Куршской косе совпадает с обнаруженными различиями в средней дальности дневных перемещений зарянок между весной и осенью и уменьшением средней дальности дневных перемещений с прогрессом весеннего сезона миграции. Это позволяет предположить, что общая модель пространственного поведения зарядки на Куршской косе определяется количеством и доступностью корма.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате настоящего исследования выявлен ряд принципиальных особенностей, характеризующих миграционную стратегию зарянок в Западной Палеарктике.

В Восточной Прибалтике, как и в Европе в целом, мигрируют представители номинативного подвида зарядки *E. r. rubecula*. Осенью птицы, мигрирующие через Куршскую косу, придерживаются в основном юго-западного направления. Двухпиковое распределение

направлений возвратов колец с трассы осенней миграции связано, по-видимому, с наличием нескольких (минимум двух) миграционных путей. *Первый* предполагает следование птиц вдоль общих очертаний побережий Балтийского и Северного морей и затем Атлантического побережья. Двигаясь этим путём, зарянки оказываются в юго-западных частях зимовочных территорий – Франции и Испании. Впоследствии часть зарянок, вероятно, продолжает перемещения внутри зимовочных территорий к востоку, вдоль побережья Средиземного моря. *Второй* миграционный путь ведет напрямую к центральной части мест зимовки (юго-восточная Франция, Италия). Тем не менее остаётся неясным, проходит ли этот путь через Альпы или огибает их с запада. В сезон весенней миграции зарянки придерживаются общего северо-восточного направления.

Анализ фенологии перемещений зарянок в разных районах Европы позволяет представить миграцию этого вида как почти одновременный сдвиг перелетных популяций с мест размножения на места зимовки и обратно с сохранением «географического порядка» популяций: особи северного происхождения и зимуют севернее птиц из южных популяций. Такой тип миграции известен и у других видов воробьиных (Alerstam, 1990). При сходной дальности миграций птиц из разных популяций это объясняет наблюдаемое уменьшение расстояния до мест зимовки у зарянок, отлавливаемых на Куршской косе в октябре. В то же время существует большая индивидуальная изменчивость сроков и маршрутов миграции, а также явление смены мест размножения, что усложняет характеристику миграции у зарянок из разных популяций.

Осенью взрослые зарянки мигрируют достоверно дальше (Pettersson & Lindholm, 1983) и в более поздние сроки, чем молодые. Увеличение дальности миграции взрослых птиц может быть связано с увеличением выживаемости на юге зимовочных территорий. Причиной поздних сроков миграции, по-видимому, является позднее начало и большая длительность послебрачной линьки по сравнению с постювенильной линькой первогодков, особенно из ранних выводков (Савинич, 1990).

В среднем невысокая скорость миграции зарянок может определяться особенностями экологии этого вида. В оба сезона зарянки увеличивают массу тела на остановках с небольшой скоростью (глава 7). Это приводит к длительным остановкам и, следовательно, к уменьшению общей скорости миграции. В то же время индивидуальные скорости миграции сильно различаются (5 – 152 км/сутки), что может

отражать различия в миграционных стратегиях, используемых отдельными особями. В пользу данного предположения свидетельствуют случаи 1) увеличения массы тела зарянок на остановках с высокой скоростью, 2) накопление больших энергетических резервов и 3) высокая скорость миграции.

В оба сезона практически во всей Европе зарянки мигрируют с низкими энергетическими резервами. Это, скорее всего, отражает основную стратегию миграции этого вида над сушей: 1) ночные миграционные броски небольшой протяженности, 2) миграция в форме серии полетов в течение нескольких ночей подряд с остановками в течение одного дня между полётами и 3) продолжительные остановки у птиц, полностью израсходовавших энергетические резервы. Эти предположения подтверждаются, во-первых, расчетом продолжительности полёта зарянок, которая по прямым данным составляет в среднем всего 6.2 ± 2.9 (SD) часа; во-вторых, стартами миграционного полета в середине и конце ночи, что опять указывает на небольшую длительность полёта. И, в-третьих, продолжительность остановок 70% зарянок составляет всего 1-2 дня, т.е. серия бросков состоит из полётов минимум 2 ночи подряд. В то же время наличие особей с большой массой энергетических резервов (и, следовательно, с потенциальной возможностью осуществлять полёт в течение нескольких ночей) позволяет предположить существование внутривидовой изменчивости миграционных стратегий, когда небольшое число птиц совершает дальние миграционные броски. Действительно, телеметрические данные показывают, что небольшая часть зарянок начинает полёт в период вечерних сумерек и, по-видимому, летит в течение всей ночи.

Многочисленные факты указывают на значительную роль индивидуальных пространственно-временных программ в регуляции миграционного поведения как у зарянки, так и у других видов воробьиных – ночных мигрантов (Safriel & Lavee, 1988; Jenni & Schaub, 2003). Многие старты ночного полета происходят при неблагоприятных погодных условиях и даже при ухудшении погодных условий по сравнению с предыдущей ночью (в случаях с длительной остановкой). Продолжительность остановки и время начала ночного полёта не имеют четкой связи с энергетическим состоянием птиц. Тем не менее детальный анализ данных позволяет предположить, что сами пространственно-временные программы по принципу обратных связей контролируются текущим энергетическим состоянием особи и продолжительностью ночи. При миграции в форме коротких бросков в течение нескольких ночей подряд полёт зарянок часто происходит в

разных погодных условиях и, соответственно, с разными энергетическими затратами. В таких условиях ритмы полётной активности могут частично десинхронизироваться с энергетическим состоянием птиц. Это приводит к отсутствию четкой зависимости между временем старта ночного полёта и энергетическим состоянием особи. При длительной остановке эти ритмы вновь синхронизируются в соответствии с текущей продолжительностью ночи. Контроль миграционного поведения со стороны эндогенного ритма, по-видимому, особенно важен, когда молодые зарянки совершают первую миграцию и не имеют опыта поведения в постоянно меняющихся внешних условиях. Миграция взрослых птиц, возможно, больше зависит от индивидуального опыта.

Перемещения зарянок на дневных остановках являются специфической формой поведения и не связаны с продолжением полётной миграционной активности. Об этом свидетельствует как небольшие дистанции перемещений, так и несовпадение направления движения с миграционным направлением. После приземления зарянки часть дня активно перемещаются, после чего оседают на временных индивидуальных участках. Такое поведение птиц после приземления позволяет зарянкам оптимально перераспределиться в пространстве и уменьшить силу конкурентных отношений. По нашим данным пространственное поведение этого вида на миграционных остановках на Куршской косе определяется особенностями динамики биомассы беспозвоночных.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что индивидуальные скорости миграции зарянок на разных участках трассы в пределах Европы варьируют от 5 до 152 км/сутки. Средняя скорость миграции весной составляет 41 км/сутки, осенью – 58 км/сутки.

2. Масса тела зарянок, останавливающихся на Куршской косе во время сезонных миграций, варьирует от 11.1 до 24.3 г, и в среднем составляет 16.0 ± 1.18 г (SD). Около 70 – 90% зарянок мигрируют без видимых жировых запасов.

3. Продолжительность ночного полёта зарянок, рассчитанная на основании величины их энергетических резервов, составляет в среднем всего 3.7 ± 2.4 (SD) часа по консервативным оценкам и 6.2 ± 2.9 (SD) часа по прямым данным. Следовательно, ночной миграционный полёт может длиться всего несколько часов или, даже, около 1 часа.

4. Выявлено, что на Куршской косе в оба сезона миграции около 70% зарянок останавливается на 1-2 дня. У большинства птиц этого вида миграция осуществляется в форме серии бросков в течение нескольких ночей подряд. Около 30% зарянок останавливаются для накопления энергетических резервов. Максимальная продолжительность остановок этих птиц достигает 14 дней и в среднем составляет 6 дней как весной, так и осенью.

5. В оба сезона скорость потребления пищи мигрирующими зарянками в течение дня составляет в среднем 0.084 г/час. «Жирные» птицы потребляют за день меньше корма, чем «тощие» особи.

6. Энергетическая эффективность остановок (скорость изменения массы тела за сутки) зарянок зависит от энергетического состояния птиц при приземлении. Весной «тощие» зарянки увеличивают массу тела в среднем со скоростью 0.065 г/сутки; масса тела «жирных» особей уменьшается в среднем на 0.11 г/сутки. Осенью энергетическая эффективность остановок «тощих» зарянок составляет 0.13 г/сутки, а «жирных» птиц – только 0.011 г/сутки.

7. В оба сезона зарянки начинают миграционный полёт на протяжении всей ночи, начиная со второго часа после захода солнца и до второго часа до восхода солнца включительно. Весной медиана времени старта приходится на четвертый час после захода солнца, осенью – на пятый час. Таким образом, большинство зарянок летит в течение лишь части ночи.

8. После приземления зарянки первую часть дня активно перемещаются, после чего оседают на временных индивидуальных участках небольшой площади (в среднем 14447 ± 12942 (SD) м²), где находятся вплоть до отлета. Суммарные дистанции перемещений в первый день остановки варьируют от 230 до 3680 м, максимальная дистанция смещения от места посадки редко превышает 1 км. В оба сезона направленность перемещений на остановках более чем половины птиц не соответствует главному курсу миграции.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Булюк В.Н., Цвей А.Л. Контроль времени начала ночного миграционного полета у молодых зарянок *Erithacus rubecula* осенью // Материалы XI международной орнитологической конференции Северной Евразии, Казань – 2001, с. 121
2. Tsvey A., Bulyuk V.N. Impact of body condition on the timing of nocturnal migratory departure in juvenile Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus* during southward migration // Programme and abstractbook 3rd EOU Conference, Haren/Groningen - 2001, p. 103
3. Bulyuk V.N., Tsvey A. Impact of external and endogenous factors on the timing of nocturnal migratory departure in juvenile Robins *Erithacus rubecula* during autumn migration. Programme and abstractbook 3rd EOU Conference, Haren/Groningen - 2001, p. 33
4. Bulyuk V.N., Tsvey A. 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. - 2001, v. 6, p. 25
5. Цвей А. Л. Анализ факторов, влияющих на отлет воробьиных птиц с мест миграционных остановок // Шестая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов, Санкт-Петербург: изд-во СПбГУ - 2001. с. 59.
6. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Kosarev V., Leoke D., Mukhin A., Chernetsov N. & Tsvey A. Time of nocturnal departures of robins *Erithacus rubecula* from migratory stopover: radiotracking data // Die Vogelwarte - 2003, v. 42, p. 21
7. Chernetsov N., Skutina L., Bulyuk V.N., Tsvey A. Optimal stopover decisions of migrating birds under variable stopover quality: model predictions and the field data // Журн. общей биол.- 2004, Т. 65, с. 211-217.
8. Tsvey A.L. Behavior of Robins after landing: to continue migration or to stop over // Proceed. Intl. Confer. 'Migration in the life-history of birds', Wilhelmshaven, Germany - 2005, p. 47.
9. Bulyuk V.N., Tsvey A. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors // J.Ornithol. - 2006, v. 147, p. 298-309.

10. Цвей А.Л., Ктиторов П.С. Пространственное поведение зарянок (*Erithacus rubecula*) на миграционной остановке // Тезисы XII международной орнитологической конференции северной Евразии, Ставрополь - 2006, с. 559-560.
11. Tsvey A.L., Ktitorov P.S. Spatial behavior and choice of habitat on migratory stopover site in European Robins (*Erithacus rubecula*): a telemetry study // J. Ornithol. – 2006, v. 147, suppl. 1, p. 82-83
12. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Kosarev V., Ktitorov P., Leoke D., Mukhin A., Chernetsov N., Tsvey A. Time of nocturnal departures in European robins, *Erithacus rubecula*, in relation to celestial cues, season, stopover duration and fat stores // **Anim. Behav.** - 2007, v. 74, p. 855-865.
13. Tsvey A., Bulyuk V.N., Kosarev V. Influence of body condition and weather on departures of first-year European robins, *Erithacus rubecula*, from an autumn migratory stopover site // **Behav. Ecol. Sociobiol.** - 2007, v. 61, p. 1665-1674.
14. Tsvey A.L., Ktitorov P.S., von Rönne J. Fueling rate of European Robins (*Erithacus rubecula*) at two European stopover sites: a long term study // Abstracts of the International Conference “Bird migration and global change”, Algeciras, Spain - 2007, p. 46.

Подписано к печати 25.04.2008
Формат 60×84 1/16
Печать ризограф. Бумага офсетная.
Тираж 120 экз. Объем 1,5 п.л.

Зоологический институт РАН
199034, СПб., Университетская наб., 1