



УДК 598.288.5

МИГРАЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ ВАРАКУШКИ (*LUSCINIA SVECICA*) В ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ. СООБЩЕНИЕ 2: РЕАКЦИЯ НА АКУСТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ И ВЫБОР БИОТОПА НА МИГРАЦИОННОЙ ОСТАНОВКЕ

И.Н. Панов^{1*} и Н.С. Чернецов²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Научно-информационный центр кольцевания птиц, 117313 Москва, Центр кольцевания птиц, Россия; e-mail: kuksha@yandex.ru

²Зоологический институт Российской академии наук, Биологическая станция “Рыбачий”, 238535 пос. Рыбачий, Калининградская обл., Россия; e-mail: nchernetsov@bioryb.koenig.ru

РЕЗЮМЕ

Исследована реакция варакушки на проигрывание видовой песни и роль акустических маркеров при выборе биотопа на остановках во время осенней миграции. Птиц отлавливали паутинными сетями после проигрывания песни и в контрольных условиях (без проигрывания песни). Проанализированы данные первичных и повторных отловов птиц. Проигрывание песни привлекает варакушек, заканчивающих ночной миграционный полет, и на начальных этапах миграционной остановки и не привлекает птиц, уже находящихся на остановке. Акустические маркеры играют существенную роль в выборе биотопа на начальном этапе остановки: привлеченные варакушки концентрируются вокруг источника звука, а затем распределяются по территории стационара. Обсуждены причины реакции птиц на акустические маркеры во время осенней миграции, а также повышенной доли взрослых и доли варакушек с низким баллом жирности среди птиц, отловленных после проигрывания песни.

Ключевые слова: акустические маркеры, варакушка, выбор биотопа на миграционной остановке, миграционная стратегия, Фенноскандия

MIGRATORY STRATEGY OF BLUETHROATS, *LUSCINIA SVECICA*, IN EASTERN FENNOSCANDIA. PART 2: RESPONSE TO ACOUSTIC MARKERS AND HABITAT SELECTION AT STOPOVER

I.N. Panov^{1*} and N.S. Chernetsov²

¹Bird Ringing Centre of Russia, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 117313 Moscow, Bird Ringing Centre, Russia; e-mail: kuksha@yandex.ru

²Biological Station Rybachy, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 238535 Rybachy, Russia; e-mail: nchernetsov@bioryb.koenig.ru

ABSTRACT

Response of bluethroats to the playback of species-specific song and the role of acoustic markers in habitat selection at autumn migratory stopovers were studied. The birds were mist-netted after the song playback and under the control conditions (no song). First captures and recaptures of birds were discussed. The song playback attracts

*Автор-корреспондент/Corresponding author

bluethroats in the end of nocturnal migratory flights and the very beginning of a stopover and does not attract birds during stopover. Acoustic marker plays a significant role in habitat selection at the first stages of stopover: The tape-lured bluethroats concentrate around the sound source and then distribute over surrounding area. The possible reasons of response of migrating birds to the acoustic marker, as well as higher proportion of adults and lower proportion of fat birds among tape-lured bluethroats in comparison to the birds trapped under the control conditions have been discussed.

Key words: acoustic markers, bluethroat, Fennoscandia, habitat selection, stopover, strategy of migration

ВВЕДЕНИЕ

Быстрый и эффективный выбор биотопа для миграционной остановки позволяет мигрирующим птицам быстро получать доступ к ресурсам, необходимым для жиронакопления (Chernetsov 2006; Чернецов 2008). Считается, что птицы могут использовать две тактики оценки качества биотопа: оценивать биотоп напрямую, или использовать косвенные признаки, в частности присутствие на данном участке других особей («непрямая оценка» по Mönkkönen et al. [1999], или использование «публичной информации» по Danchin et al. [2004]). Учет так называемой «публичной информации» позволяет птицам быстрее оценить качество биотопа, а быстрый и правильный выбор биотопа приносит им выгоду (Thomson et al. 2003; Mettke-Hofmann and Gwinner 2004), поэтому логично предположить, что выгоднее всего оценить биотоп, еще находясь в воздухе, до посадки. В конце ночного миграционного полета птицы тестируют качество биотопа на основании как визуальных (Hutto 1985; Moore et al. 1995; Moore and Aborn 2000), так и акустических маркеров (Мухин и др. 2005; Mukhin et al. 2008). Акустическим стимулом выбора биотопа может быть вокализация птиц своего вида или других видов, уже находящихся в некотором районе. В частности, громко поющие виды птиц водно-болотных местообитаний становятся маркерами соответствующих биотопов, и их пение может играть существенную роль при оценке биотопов мигрирующими птицами разных видов (Herremans 1990a, b; Schaub et al. 1999; Мухин и др. 2005).

Настоящая работа является частью исследований экологии и поведения варакушки (*Luscinia svecica svecica*) на миграционных остановках в северной тайге Восточной Фенноскандии. Целью данного сообщения было проанализировать особенности реакции различных групп варакушки

на акустические маркеры (видовую песню) и оценить его значение при выборе биотопа во время миграционной остановки. Мы проверяли гипотезу о том, что у варакушки, как и у камышевок (Herremans 1990b; Мухин и др. 2005; Mukhin et al. 2008), проигрывание видоспецифической песни осенью (когда в природе птицы не поют) привлекает совершающих и заканчивающих ночной миграционный полет особей.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в августе – сентябре 2007 и 2008 гг. на стационаре в деревне Черная Река (66°31' с.ш., 32°55' в.д.), Карелия. Деревня Черная Река занимает расширение долины одноименной реки недалеко от места впадения ее в Белое море. Комплекс природно-антропогенных ландшафтов деревни характеризуется большим разнообразием биотопов, которые существенно отличаются от биотопов тайги и представляют собой оптимальные участки для миграционных остановок варакушки (см. Рис. 1 и раздел «Район исследований» в Панов и Чернецов [2010]).

Отлов и кольцевание птиц проводили в 2007 г. с 7.08 по 30.09 и в 2008 г. с 11.08 по 01.10. Для отлова птиц использовали стандартные паутинные сети. В 2007 г. их общая длина составляла в среднем порядка 300 м. В 2008 г. сети были расставлены группами (Табл. 1), причем дополнительно к участкам, охваченным сетями в 2007 г., отлов велся на участках № 3 и № 5, а максимальная протяженность сетей составляла около 490 м. Сети на отдельных участках устанавливали и снимали поэтапно, однако наименьший из всех групп период работы (участок № 5, с 27.08 по 19.09, включительно) полностью охватил время массовой миграции варакушки. Каждую отловленную птицу обрабатывали по стандартной методике (Виноградова и др. 1976), использовалась шкала

Таблица 1. Характеристика участков стационара.

Table 1. Characteristics of the field site's patches.

№	Число сетей (Number of nets)	Расстояние до источника звука, м (Distance to the sound source, m)	Биотопы (Habitats)	Слышимость звука (Sound audibility)
1.	5	40–50	Заросли ивы; высокотравный луг: умеренно увлажненный, каменистый и сильно увлажненный (пойма ручья)	Очень хорошая (Very good)
2.	28	50–200	Закустаренный, высокотравный, сильно увлажненный, местами заболоченный луг с группами высокоствольных деревьев (ель, сосна, береза); участок пересечен ручьем	Хорошая (Good)
3.	8	200–260	Хвойный лес (ель, сосна, можжевельник) «паркового типа» (разреженный, с угнетенными средними ярусами)	Средняя (Average)
4.	11	200–250	Пойменный луг; огороды с плодовыми кустарниками; заросли ивовых кустарников; ольшаник	Очень плохая (Very poor)
5.	11	300–350	Закустаренный, высокотравный, умеренно влажный луг с группами высокоствольных деревьев (ель, сосна, береза)	Плохая (Poor)

оценки жирности по Блюменталь и Дольник (1962). В работе анализируются данные первых отловов особей варакушки и данные отловов окольцованных птиц на следующий день и далее (повторные отловы).

Для привлечения птиц использовали «звуковую ловушку» – акустическую систему, состоящую из проигрывающего устройства (портативный компьютер) и акустического комплекта Sven MS-960 – двух колонок по 15 Вт и сабвуфера 30 Вт (полоса пропускания 50–20000 Гц). Запись голоса варакушки (песня) была составлена из видовой песни и позывок преимущественно подвидов *L. s. svecica* из фондов Фонотеки голосов животных им. проф. Б.Н. Вепринцева (Вепринцев и др. 2007). Песню проигрывали в сумерках и в темное время суток (обычно с 21:30 до 8:30 ч). В среднем звуковую ловушку использовали один раз в 2–4 дня, начиная с 13 августа в 2007 г. и с 18 августа в 2008 г. Мы сравнивали поведение и физиологическое состояние птиц из контрольной группы (пойманных без использования звуковой ловушки) и экспериментальной группы (пойманных после проигрывания песни).

Тестовые обходы сетей в полной темноте показали, что перемещения птиц в это время суток, если и имеют место, то в очень небольших масшта-

бах (птиц в сетях не было), поэтому обходы сетей в темное время суток не производили. Первый обход начинали в сумерках от источника звука и заканчивали при полном свете; в течение дня обходы производили каждый час до 10:00 и далее раз в полтора часа; последний обход начинали в сумерках и заканчивали в полной темноте у источника звука.

Колонки были ориентированы в северном и северо-восточном направлении таким образом, чтобы звук лучше всего распространялся на участок с наибольшим количеством сетей. Слышимость звука на участках была различной (Табл. 1), наихудшей – в пойме (участок № 4), где звук заглушался шумом реки и мог быть услышан периодами – в тихую погоду или при попутном ветре. Звук проигрываемой песни в той или иной степени оказался слышен практически во всех частях деревни и на примыкающих участках окружающей тайги. Участок № 5 располагался на противоположной от звуковой ловушки окраине деревни. Предполагалось, что эта группа станет контрольной, воздействие звуковой ловушки на поведение птиц здесь окажется минимальным. Таким образом, на основе данных 2008 г. мы проверяли воздействие проигрывания песни на распределение варакушек по территории во время миграционной остановки.

Большая часть расчетов проведена для периода с 29.08 по 19.09.2008, в который за 22 дня песню проигрывали 10 дней и 12 дней не проигрывали. Для расчета половозрастного состава варакушек, пойманных в контрольных и экспериментальных условиях, а также для сравнения доли жирных птиц в этих условиях, мы для увеличения размера выборки использовали также данные отловов 2007 г. За период с 24.08 по 19.09.2007, материалы по которому были включены в эти расчеты, песню проигрывали 13 дней, не проигрывали 11 дней, и 2 дня отлов не велся из-за плохой погоды.

Статистические расчеты проведены методами стандартной статистики при помощи пакета STATISTICA 6.0: сравнение разницы средних – тестом Манна-Уитни, разницы долей – методом четырехпольных таблиц (χ^2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сроки миграции и реакция на проигрывание песни при первых и повторных отловах. В 2007 г. массовый пролет начался 24.08, когда было отловлено 35 новых варакушек (до этой даты отловлено всего 14 новых варакушек, не более 3 особей в день), и завершился 19.09, когда были отловлены последние 5 новых птиц. В 2008 г. первая варакушка была отловлена 14.08, далее до начала массовой миграции при проигрывании песни отлавливалось от 1 до 6, а без песни от 0 до 2 новых птиц (всего отловлено 19 новых варакушек). Массовый пролет начался 29.08, когда было

поймано 29 птиц, и завершился к 20.09. В дальнейшем отлавливались лишь единичные птицы, в основном уже окольцованные и, по большей части, ослабленные либо больные.

В дни после проигрывания песни новых варакушек отлавливается значительно больше. Так, в 2008 г. за период с 23.08 по 20.09, когда звуковую ловушку использовали и на территории присутствовало значительное число птиц, песню проигрывали 13 дней и 16 дней не проигрывали ($Z = 2.10$, $p < 0.05$, в среднем 19.2 и 9.1 особей/сут, соответственно). Еще большие различия выявлены для периода массовой миграции ($Z = 2.30$, $p < 0.005$, в среднем 23.8 и 11.4 особей/сут), однако число повторно пойманных птиц в этот период не зависело от использования звуковой ловушки. В дни после проигрывания песни отлавливалось в среднем 16.2 варакушек, окольцованных в предыдущие дни, когда звуковую ловушку не использовали – 14.6 (N.S.). Таким образом, звуковая ловушка дополнительно привлекала в основном вновь прибывших птиц, тогда как у варакушек, находившихся на стационаре день и более, реакция на проигрывание песни оказалась незначимой. Обе тенденции в целом характерны как для взрослых, так и для молодых птиц, а также и для самцов и самок (Табл. 2). В дни после проигрывания песни ранее окольцованных взрослых отлавливалось в среднем даже меньше.

Основной прирост числа отловленных птиц в дни после проигрывания песни приходился на первые часы после рассвета, за которые в дни ис-

Таблица 2. Сравнение подневного числа отловленных варакушек в дни без применения звуковой ловушки (I) и в дни после проигрывания песни (II).

Table 2. Comparison of daily bluethroat trapping figures in the days without tape luring (I) and after song playback (II).

Группа Group	Первые отловы (First captures)				Повторные отловы (Recaptures)	
	В среднем особей/день (Mean birds/day)		Z	P	В среднем особей/день (Mean birds/day)	
	I	II			I	II
Взрослые (Adults)	1.1	3.6	-1.88	0.06	0.91	0.7
Молодые (Juveniles)	10.2	20.1	-2.70	< 0.01	13.1	14.7
Самки (Females)	5.2	9.6	-1.62	0.11	5.4	5.4
Самцы (Males)	5.8	13.6	-2.64	< 0.01	8.3	9.6

Таблица 3. Сравнение подневногo числа отловленных птиц в разные периоды суток в дни без применения звуковой ловушки (I) и в дни после проигрывания песни (II).**Table 3.** Comparison of daily bluethroat trapping figures in different parts of the day without tape luring (I) and after song playback (II).

Время отлова Capture time	Первые отловы (First captures)				Повторные отловы (Recaptures)	
	В среднем особей/день (Mean birds/day)		Z	p	В среднем особей/день (Mean birds/day)	
	I	II			I	II
до/(before) 7:00	2.3	8.2	-2.34	< 0.02	2.3	2.4
7:00–10:00	4.8	8.8	-2.01	< 0.05	4.3	5.9
до/(before) 10:00	7.1	17.0	-2.87	< 0.005	6.6	8.3
после/(after) 10:00	4.4	6.8	-0.59	0.55	7.9	7.9

пользования звуковой ловушки в среднем отлавливалось почти в 4 раза больше новых варакушек (Табл. 3). В период до 10 ч утра разница значима. В отдельные дни с заморозками утренний пик отлова смещался с первого предрассветного часа на второй-третий (утром при минусовой температуре были низкими как активность птиц, по визуальным наблюдениям, так и уловистость сетей из-за покрывавшего их инея). В период после 10 ч утра в дни после проигрывания песни в среднем отлавливалось несколько больше птиц, чем без проигрывания, но значимой разницы не выявлено.

Число отловленных варакушек на разных участках стационара. В сетях, расположенных в лесных биотопах (участок № 3), за весь период наблюдений было отловлено всего две новые и три уже окольцованные варакушки. В остальных группах сетей количество впервые отловленных птиц в дни после проигрывания песни и без песни различалось. При этом на ближних к звуковой ловушке участках (№ 1 и № 2) в дни после проигрывания песни варакушек попадалось больше. В двух других группах, удаленных от звуковой ловушки, общее количество отловленных птиц в дни после проигрывания песни оказалось в среднем меньше.

Значимость различий проверяли несколькими способами. Среднее число впервые пойманных птиц было значимо больше в дни с проигрыванием песни на участках № 1 и 2 (Табл. 4.1, $Z = 3.48$, $p < 0.001$ и $Z = 2.55$, $p < 0.05$ соответственно). В группах сетей № 4 и № 5 значимых различий не выявлено ($Z = -0.49$, $p = 0.62$ и $Z = -1.35$, $p = 0.18$ соответственно). Преобладание доли всех птиц, пойманных в дни после проигрывания песни на

участках № 1 и 2, значимо с высокой степенью достоверности (Табл. 4.1) даже несмотря на то, что число расчетных дней, когда звуковая ловушка применялась, оказалось меньшим (10 против 12 дней без проигрывания песни). Из-за неодинакового числа расчетных дней сравнение количества впервые пойманных птиц в дни с песней и без песни на участках № 4 и № 5 приведено в Табл. 4.1 для рядов из 8 дней каждый (в обоих случаях взяты дни, ближайšie к 05.09, – медианной дате пролета всех птиц). На участке № 4 разница оказалась незначимой, а на участке № 5 количество варакушек, пойманных в дни без применения звуковой ловушки, оказалось значимо большим. Доля от общего числа впервые пойманных на стационаре птиц в дни после проигрывания песни значимо увеличивалась на участках № 1 и № 2, значимо уменьшалась на участках № 4 и № 5 (Табл. 4.2).

Таким образом, в целом при проигрывании песни на участках № 1 и № 2 (ближайших к звуковой ловушке) отлавливалось больше новых птиц, чем без песни, на участке № 5 (наиболее удаленной от звуковой ловушки) – меньше, а для группы 4, где звук был слышен хуже всего, достоверная разница выявлена только одним из методов.

Количество повторно отловленных птиц в контрольных и экспериментальных условиях было одинаковым во всех группах сетей, и лишь на участке № 1 в дни после проигрывания песни было повторно поймано меньше птиц (Табл. 4.1). Разница незначима, если сравнивать средние числа подневных отловов ($Z = 1.59$, $p = 0.11$), и значима, если сравнивать суммарное число птиц,

Таблица 4.1. Сравнение числа отловленных варакушек на разных участках стационара в дни без применения звуковой ловушки (I) и в дни после проигрывания песни (II).

Table 4.1. Comparison of bluethroat trapping figures in different patches of the field site in the days without tape luring (I) and after song playback (II).

№ участка (Patch)	Первые отловы, ос. First captures, birds					Повторные отловы, ос. Recaptures, birds						
	Всего за период (over the study period)		В среднем в сутки (daily mean)		Всего (Total)	Сравнение долей (Comparison of proportions)		Всего за период (over the study period)		В среднем в сутки (daily mean)		Всего (Total)
	I	II	I	II		χ^2	p	I	II	I	II	
1	16	89	1.34	8.9	107	101.5	< 0.001	34*	16*	2.83*	1.6*	52*
2	38	101	3.17	10.1	141	57.11	< 0.001	51	57	4.25	5.7	109
4	25*	19*	2.5*	1.9*	51*	N.S.		34	38	3.91	4.4	92
5	37*	26*	4.25*	2.8*	79*	3.84	0.05	30	35	3.5	4.3	86

* Расчет проведен для состояния I с 30.08 по 11.9, а для состояния II с – 29.08 по 14.09 (по 8 дней).

* Calculations made for condition I between 30.08 – 11.9; for condition II between – 29.09 – 14.09 (8 days in each condition).

Таблица 4.2. Сравнение долей каждого участка от общего числа варакушек пойманных на стационаре в дни без применения звуковой ловушки (I) и в дни после проигрывания песни (II).

Table 4.2. Comparison of proportions of bluethroats trapped at a particular patch to the overall trapping total in the days without tape luring (I) and after song playback (II).

№ участка (Patch)	Первые отловы First captures				Повторные отловы Recaptures			
	В среднем за период (Over the study period)		Z	p	В среднем за период (Over the study period)		Z	p
	I	II			I	II		
1	0.13	0.38	-3.43	< 0.001	0.20	0.09	2.21	< 0.05
2	0.26	0.40	-2.18	< 0.05	0.28	0.34		N.S.
4	0.20	0.08	1.98	< 0.05	0.27	0.28		N.S.
5	0.41	0.13	3.46	< 0.001	0.25	0.27		N.S.

пойманных со звуковой ловушкой и без нее за равные периоды по 8 дней ($\chi^2 = 10.98$, d.f. = 1, $p < 0.001$, Табл. 4.1).

Соотношение половозрастных групп. Для рассмотрения вопроса о соотношении половозрастных групп варакушек мы используем данные отловов 2007 и 2008 гг. вместе.

Половозрастной состав варакушек, пойманных после проигрывания песни, значительно отличается от половозрастного состава в контрольных усло-

виях ($\chi^2 = 8.94$, d.f. = 1.3, $p < 0.05$). Эти различия имеют место за счет увеличения доли взрослых птиц (при сравнении двух возрастных групп), в первую очередь взрослых самцов (при сравнении 4 половозрастных групп, Табл. 5).

Уровень жирности птиц. При проигрывании песни отлавливаются достоверно менее «жирные» особи. Доля впервые пойманных варакушек с баллами жирности «мало» и выше (Блюменталь и Дольник 1962) среди птиц, отловленных

Таблица 5. Доли половозрастных групп варакушек среди особей, пойманных в дни без использования звуковой ловушки (I) и в дни после проигрывания песни (II).**Table 5.** Proportions of sex and age groups among bluethroats captured in the days without tape luring (I) and after song playback (II).

Половозрастная группа (Sex and age group)	Состояние (Condition)	Число птиц (Number of birds)	Общее число (Total number)	%	χ^2 , p d.f. = 1
Взрослые (Adults)	I	18	192	9.38	4.81, < 0.05
	II	94	598	15.72	
Молодые (Juveniles)	I	174	192	90.63	4.81, < 0.05
	II	505	598	84.45	
Самки (Females)	I	82	189	43.39	1.46, 0.23
	II	228	593	38.45	
Самцы (Males)	I	107	189	56.61	1.46, 0.23
	II	365	593	61.55	
Взрослые самки (Adult females)	I	8	188	4.26	N.S.
	II	37	593	6.24	
Молодые самки (Juvenile females)	I	74	188	39.36	3.26, 0.07
	II	191	593	32.21	
Взрослые самцы (Adult males)	I	7	188	3.72	5.55, < 0.02*
	II	56	593	9.44	
Молодые самцы (Juvenile males)	I	98	188	52.13	N.S.
	II	309	593	52.11	

* С поправкой Йейтса.

* Yates-corrected value.

без применения звуковой ловушки (37 из 137), значимо больше ($\chi^2 = 4.66$, d.f. = 1, $p < 0.05$), чем среди варакушек, пойманных со звуковой ловушкой (43 из 244). Подобная картина имеет место на всех отдельно взятых участках стационара (процент «жирных» ниже среди особей, пойманных после проигрывания песни), но разница везде незначима.

Доли «жирных» особей в половозрастных группах варакушек были рассчитаны по совокупным данным отловов за 2007 и 2008 гг. Во всех половозрастных группах эта доля оказалась выше в выборках птиц, отловленных без использования звуковой ловушки (Табл. 6). Однако если для молодых птиц и самцов, а также отдельно взятых молодых самок и молодых самцов эти различия значимы; для всех самок значимость различия находится на грани достоверности; а для взрослых птиц (как вместе взятых, так самок и самцов) – нет.

Доля особей, сделавших остановку более чем на один день, и минимальная продолжительность остановки. Доля птиц, сделавших остановку более чем на один день, не отличается значимо у особей, пойманных в дни после проигрывания песни и в дни без песни. Такая ситуация имеет место у всех половозрастных групп в 2008 г.: среди взрослых птиц сделали остановку 15.4% ($n = 13$), пойманных без использования звуковой ловушки, и 24.3% ($n = 37$), пойманных после проигрывания песни; среди молодых птиц 48.4% ($n = 122$) и 47.5% ($n = 204$) соответственно, среди самок – 41.9% ($n = 62$) и 41.2% ($n = 97$), среди самцов – 50% ($n = 70$) и 45.3% ($n = 139$). Нет значимой разницы и в средней продолжительности остановки, к примеру у молодых птиц она составила 4.51 и 4.12 дня (минимальная продолжительность), соответственно у каждой из половозрастных групп $p > 0.5$ (тест Манна-Уитни). Включение в расчеты данных

Таблица 6. Доли жирных (балл жирности “мало” и выше) особей среди половозрастных групп варакушек, пойманных в дни без использования звуковой ловушки (I) и в дни после проигрывания песни (II)

Table 6. Proportion of fat birds (fat score ≥ 1) among bluethroats of different sex and age groups in the days without tape luring (I) and after song playback (II).

Половозрастная группа (Sex and age group)	Состояние (Condition)	Жирных особей (Fat birds)	Всего особей (All birds)	%	χ^2 , p d.f. = 1
Взрослые (Adults)	I	10	19	52.6	2.97, 0.085
	II	30	94	31.9	
Молодые (Juveniles)	I	49	171	28.7	29.52, < 0.001
	II	57	508	11.2	
Самки (Females)	I	23	80	28.8	3.58, 0.059
	II	43	230	18.7	
Самцы (Males)	I	35	107	32.7	26.28, < 0.001
	II	43	365	11.8	
Взрослые самки (Adult females)	I	5	8	62.5	0.72, 0.40
	II	17	37	45.9	
Молодые самки (Juvenile females)	I	17	72	23.6	3.97, < 0.05
	II	26	193	13.5	
Взрослые самцы (Adult males)	I	3	7	42.9	1.27, 0.26
	II	13	56	23.2	
Молодые самцы (Juvenile males)	I	31	98	31.6	27.66, < 0.001
	II	31	314	9.9	

2007 г. картины не изменяет: проигрывание песни не влечет за собой изменений ни в доли особей, сделавших продолжительную миграционную остановку, ни в средней ее продолжительности у остановившихся варакушек.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы начинали звукоотлов (13.08.2007 и 18.08.2008) до старта массовой миграции варакушки (24.08.2007 и 29.08.2008), и число пойманных до этих дат птиц при проигрывании песни не превышало 6 особей в день. В первый день применения звуковой ловушки в начале массовой миграции было поймано 35 и 29 особей соответственно. Это позволяет считать, что большая часть пойманных нами варакушек, действительно, являются транзитными мигрантами, а не местными в широком смысле слова особями в стадии послегнездовых перемещений.

Полученные нами данные указывают на то, что мигрирующие варакушки реагируют на про-

игрывание видоспецифической песни во время осенней миграции. В этом отношении варакушки ведут себя так же, как тростниковые камышевки *Acrocephalus scirpaceus* (Herremans 1990a; Мухин и др. 2005) и барсучки *A. schoenobaenus* (Mukhin et al. 2008), т.е. привлекаются песней, проигрываемой осенью, когда в природе птицы не поют. Наши данные говорят о том, что варакушки привлекаются песней своего вида. Прежде, вероятно, часть птиц выбрала район миграционной остановки на основании акустической информации. Варакушка относится к ночным мигрантам, а участок оптимальных для вида биотопов (деревня Черная Река и ее ближайшие окрестности) поддерживает значительно более высокие плотности совершивших миграционную остановку варакушек, чем окружающая тайга (Денисов и Панов 2009). Поэтому не исключено, что увеличение численности птиц на остановке, по крайней мере отчасти, происходит за счет привлечения именно летящих миграционным полетом птиц, которые решают остановиться в районе нашего отлова. В

пользу этого говорит также тот факт, что большая часть привлеченных варакушек была отловлена в первые часы после рассвета, сразу после завершения миграционного броска.

Эффект проигрывания песни был наиболее выражен при первых отловах в сети на участках № 1 и № 2, которые находились ближе всего к источнику звука. Доля варакушек, пойманных на участке № 5 (наиболее удаленном от проигрывающего устройства), уменьшалась при использовании звуковой ловушки. Проигрывание песни приводило к перераспределению птиц по территории – варакушки стягивались к источнику звука. Это касается только первых отловов. При повторных отловах число птиц, пойманных в контрольных и экспериментальных условиях, было почти одинаковым во всех группах сетей. По-видимому, проигрывание песни является существенным фактором в пространственном распределении вновь прибывших птиц. В дальнейшем, возможно, большая часть варакушек основывает выбор участка своего пребывания на его непосредственных внутренних качествах (кормность, безопасность и пр.; «прямая оценка» по Mönkkönen et al. 1999), а не на его косвенных (акустических) характеристиках.

Повышенная доля взрослых птиц (особенно взрослых самцов) среди варакушек, пойманных со звуковой ловушкой, может объясняться двумя обстоятельствами. Во-первых, возможно, что взрослые птицы (особенно самцы) более склонны реагировать на песню, чем молодые птицы. Это может быть связано как с индивидуальным опытом (многие молодые варакушки вообще еще никогда не слышали песню своего вида), так и с гормональным уровнем разных половозрастных групп. Именно этим объясняли повышенную долю взрослых тростниковых камышевок при звуковом отлове на Куршской косе Мухин с соавторами (2005).

С другой стороны, возможно, что среди летящих миграционным полетом в районе наших исследований варакушек взрослых птиц больше, чем среди птиц, находящихся на миграционной остановке в районе отлова. Наши данные по продолжительности миграционных остановок варакушки показывают, что взрослые особи нередко совершают несколько миграционных бросков подряд и реже молодых останавливаются более чем на один день (Сообщение 1, Панов и Чернецов 2010). Таким образом, доля взрослых птиц в

отловах на миграционной остановке может быть существенно ниже, чем их доля в ночном миграционном потоке, и соответственно среди птиц, привлеченных из этого потока звуковой ловушкой, она выше, чем в контрольных условиях.

Более низкая средняя жирность варакушек, пойманных на звуковую ловушку, позволяет предположить, что «тощие» особи более склонны привлекаться проигрыванием песни. Эти наши данные сходны с результатами отловов барсучков на Куршской косе, где птицы, пойманные в момент окончания ночного миграционного полета весной при проигрывании песни, имели в среднем более низкую массу тела, чем пойманные без песни (Bolshakov et al. 2003). В нашем случае «тощие» особи могли селективно привлекаться песней как из ночного потока мигрирующих птиц, так и из окружающих район нашего отлова субоптимальных биотопов (тайги). По данным визуальных наблюдений в период максимальной плотности мигрирующих варакушек в ландшафтном комплексе деревни в окрестной тайге варакушки встречаются хотя и редко, но регулярно.

Тот факт, что, при более сильной реакции на проигрывание песни у взрослых варакушек в целом (и особенно у взрослых самцов) доля «жирных» особей среди этих групп не уменьшается значительно, позволяет предполагать наличие двух причин реакции на песню. Вероятно, у молодых птиц она может быть связана в большей степени с выбором биотопа птицами, «нуждающимися в его улучшении», а у взрослых в несколько большей степени, чем у молодых – с гормональным статусом. До конца причины такой реакции в сезон осенней миграции, когда в природе птицы почти не поют, не вполне понятны. Возможно, что механизм реакции на видоспецифичную песню, врожденный или нет, уже имеется у варакушек во время осенней миграции, и проигрывание нами песни только включает его в «неправильный» сезон.

Имеющиеся у нас данные по минимальной продолжительности остановок варакушек не показывают влияния привлечения варакушек звуком на долю особей, сделавших продолжительную остановку (более одного дня) и на длину миграционных остановок этих птиц. Это позволяет делать вывод, что привлечение птиц при помощи звуковой ловушки в нашем случае в целом не меняет фундаментальных параметров миграции и дает возможность применять этот метод привлечения

для получения необходимых данных. Так, именно привлечение песней позволило нам отловить достаточное число взрослых птиц и получить данные по основным параметрам миграционных стратегий взрослых варакушек (Панов и Чернецов 2010).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные нами результаты показывают, что проигрывание видовой песни во время осенней миграции значимо увеличивает число пойманных пролетных варакушек; птицы реагируют на акустические маркеры в начале миграционной остановки. Привлеченные варакушки концентрируются вокруг источника звука, а затем распределяются по территории стационара. Находящиеся на остановке особи песней не привлекаются. Таким образом, в начале миграционной остановки большую роль при выборе биотопа играют его внешние («публичные») характеристики, тогда как в дальнейшем птицы ориентируются скорее на качество биотопа. После проигрывания песни значимо увеличивается доля взрослых птиц в отловах, особенно взрослых самцов, что может быть причиной как более выраженной реакцией взрослых на песню, так и относительно большей их доли в миграционном потоке (по сравнению с долей в отловах в контрольных условиях). Проигрывание песни больше привлекает «тощих» особей, но при этом нет значимой разницы в продолжительности миграционной остановки у птиц, отловленных с использованием и без использования звуковой ловушки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны С. Денисову, А. Кабанову, Е. Кисткину, А.В. Матюхину и В.Ю. Семашко за помощь в кольцевании птиц, а также проф. И.В. Бурковскому за содействие в организации стационара. Мы признательны О.Д. Вепринцевой за предоставленные записи голосов варакушки, из которых была сформирована аудиодорожка, использованная для привлечения птиц. Ценные замечания по тексту сообщения сделали И.В. Бурковский и К.Е. Литвин. Авторы признательны также В.А. Паевскому и В.В. Гаврилову за рецензирование рукописи статьи и сделанные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

- Блюменталь Т.И. и Дольник В.Р. 1962.** Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях. *Орнитология*, 4: 394–407.
- Вепринцев Б.Н., Вепринцева О.Д., Рябицев В.К., Дмитренко М.Г., Букреев С.А. и Гашков С.И. 2007.** Голоса птиц России. Ч. 1: Европейская Россия, Урал и Западная Сибирь: Звуковой справочник-определитель. Сопроводительный буклет. Уральский университет, Екатеринбург, 76 с.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д. и Павский В.А. 1976.** Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Наука, Москва, 191 с.
- Денисов С.А. и Панов И.Н. 2009.** Использование природно-антропогенных ландшафтов северной тайги воробьиными птицами в послегнездовой период. Проблемы изучения и охраны животного мира на севере. Материалы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием (Сыктывкар, 16-20 ноября 2009 г.). Сыктывкар: 255–258.
- Мухин А.Л., Чернецов Н.С. и Кишкинев Д.А. 2005.** Песня тростниковой камышевки, *Acrocephalus scirpaceus* (Aves, Sylviidae), как акустический маркер водно-болотного биотопа во время миграции. *Зоологический журнал*, 85(8): 995–1002.
- Панов И.Н. и Чернецов Н.С. 2010.** Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в восточной Фенноскандии. Сообщение 1: Основные параметры миграционных остановок. *Труды Зоологического института Российской академии наук*, 314(1): 93–104.
- Чернецов Н.С. 2008.** Миграции воробьиных птиц: остановки полет. Автореферат диссертации доктора биологических наук. Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, 48 с.
- Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Mukhin A. and Chernetsov N. 2003.** Body mass and fat reserves of Sedge Warblers during vernal nocturnal migration: departure versus arrival. *Journal of Field Ornithology*, 74(1): 81–89.
- Chernetsov N. 2006.** Habitat selection by nocturnal passerine migrants en route: mechanisms and results. *Journal of Ornithology*, 147(2): 185–191.
- Danchin E., Giraldeau L.-A., Valone T.J. and Wagner R.H. 2004.** Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, 305(5683): 487–491.
- Herremans M. 1990a.** Can night migrants use interspecific song recognition to assess habitat? *Gerfaut*, 80: 141–148.
- Herremans M. 1990b.** Body-moult and migration overlap in reed warblers (*Acrocephalus scirpaceus*) trapped during nocturnal migration. *Gerfaut*, 80: 149–158.
- Hutto R.L. 1985.** Habitat selection by nonbreeding, migratory land birds. In: M.L. Cody (Ed.). *Habitat selection in birds*. Academic Press, New York, USA: 455–476.
- Mettke-Hofmann C. and Gwinner E. 2004.** Differential assessment of environmental information in a migratory and a nonmigratory passerine. *Animal Behaviour*, 68(5): 1079–1086.
- Mönkkönen M., Härdling R., Forsman J.T. and Tuomi J. 1999.** Evolution of heterospecific attraction: using

- other species as cues in habitat selection. *Evolutionary Ecology*, **13**: 91–104.
- Moore F.R. and Aborn D.A. 2000.** Mechanisms of *en route* habitat selection: how do migrants make habitat decisions during stopover? In: F.R. Moore (Ed.). Stopover ecology of Nearctic-Neotropical landbird migrants: habitat relations and conservation implications. *Studies in Avian Biology*, **20**: 34–42.
- Moore F.R., Gauthreaux S.A., Kerlinger P. and Simons T.R. 1995.** Habitat requirements during migration: important link in conservation. In: T.E. Martin and D.M. Finch (Eds.). Ecology and management of Neotropical migratory birds: a synthesis and review of critical issues. Oxford University Press, New York: 121–144.
- Mukhin A., Chernetsov N. and Kishkinev D. 2008.** Acoustic information as a distant cue for habitat recognition by nocturnally migrating passerines during landfall. *Behavioural Ecology*, **19**(4): 716–723.
- Schaub M., Schwilch R. and Jenni L. 1999.** Does tape-luring of migrating Eurasian Reed Warblers increase number of recruits or capture probability? *Auk*, **116**(4): 1047–1053.
- Thomson R.L., Forsman J.T. and Mönkkönen M.R. 2003.** Positive interactions between migrant and resident birds: testing the heterospecific attraction hypothesis. *Oecologia*, **134**(3): 431–438.

Представлена 27 марта 2009; принята 11 февраля 2010.