



Использование данных о продвинутости линьки в изучении миграционных периодов годового цикла воробьиных птиц

Т.А. Рымкевич^{1*}, Е.Н. Смирнов², Д.А. Стариков¹, А.А. Уфимцева¹, В.А. Рыженкова¹,
А.Ю. Кретова^{1,3}, Д.И. Малышева² и Ю.М. Банникова⁴

¹ Нижне-Свирский государственный заповедник, ул. К. Маркса, 27/1, 187700 Лодейное Поле, Ленинградская область, Россия; e-mail: tatianarymkevich@mail.ru

² Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: dasha.mail.sever98@mail.ru

³ Институт биологии Карельского научного центра Российской Академии Наук, ул. Пушкинская, 11, 185910 Петрозаводск, Россия; e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

⁴ Кольский научный центр Российской академии наук, ул. Ферсмана, 14, 184209 Апатиты, Мурманская обл., Россия; e-mail: teila246810@gmail.com

Представлена 21 октября 2022; после доработки 16 декабря 2022; принята 6 февраля 2023.

РЕЗЮМЕ

При использовании отловов и кольцевания птиц для изучения экологии и демографических параметров популяций необходимо как можно точнее определить, в какой период годового цикла была поймана каждая особь. Первогодки воробьиных птиц в летне-осенний период совершают ювенальную (обычно в форме расселения молодняка) и послелиночную (осеннюю) миграции. Эти этапы годового цикла трудно идентифицировать у отлавливаемых птиц по календарным датам, поскольку сроки миграционных сезонов могут существенно перекрываться в одном и том же месте. Изучение линьки птиц на Ладожской орнитологической станции позволило определить состояния оперения, маркирующие ювенальную и послелиночную миграции у первогодков. В статье представлены два примера использования данных о продвинутости линьки при изучении миграций птиц. Первый – анализ соотношения сроков отлета и пролета у трех дальних и трех ближних мигрантов воробьиных птиц. Показано, что сроки отлета местных птиц более ранние, чем сроки пролета иных популяций у всех исследованных видов. При этом последние местные особи у дальних мигрантов регистрируются задолго до окончания пролета вида, а у ближних мигрантов могут быть встречены в конце пролета. В качестве другого примера выполнен анализ многолетних тенденций в сроках летне-осенних передвижений у садовой славки. Выяснено, что почти за пятидесятилетний период наблюдений ни сроки ювенальной миграции ни сроки послелиночной миграции первогодков не изменились. Вместе с тем сроки весеннего пролета вида сместились на более ранние. Как следствие, увеличилась продолжительность пребывания садовой славки в Приладожье.

Ключевые слова: линька, межгодовая изменчивость сроков, миграция, мониторинг, отлет, пролет

The using of data on the moult progress in the study of migration periods of the annual cycle of passerines

T.A. Rymkevich^{1*}, Eu.N. Smirnov², D.A. Starikov¹, A.A. Ufimtseva¹, V.A. Ryzhenkova¹,
A.Yu. Kretova^{1,3}, D.I. Malysheva² and Yu.M. Bannikova⁴

¹ Nizhne-Svirsky Nature Reserve, st. K. Marksa, 27/1, 187700, Lodeynoye Pole, Russia; e-mail: tatianarymkevich@mail.ru

² Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb. 7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: dasha.mail.sever98@mail.ru

³ Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, st. Fersmana, 14, 184209 Petrozavodsk, Russia; e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

⁴ Kola Science Centre of Russian Academy Sciences, Apatity, Russia; e-mail: teila246810@gmail.com

Submitted October 21, 2022; revised December 16, 2022; accepted February 6, 2023.

ABSTRACT

Using trapping and ringing of birds for studying the ecology and the demographic parameters of populations is necessary to determine as accurately as possible in which period of the annual cycle each individual was caught. The first-year passerine birds undergo juvenile migration (usually in form of postfledging dispersal) and post-moulting (autumn) migration in summer-autumn period. These stages of annual cycle are difficult to identify in trapping birds by calendar dates because the timing of migration seasons can significantly overlap in the same location. The study of moult at the Ladoga Ornithological Station made it possible to determine the condition of plumage that mark juvenile and postmoulting migrations in first-year birds. The article presents two examples of the use of moult progress in the study of bird migrations. The first one is an analysis of the ratio of the terms of departure and passage in three long-distant and three short-distant migrants of passerines. It has been shown that the timing of the departure of local birds is earlier than the timing of the passage of other populations in all studied species, while the last local individuals in long-distance migrants are recorded long before the end of the passage of the species, and in short-distance migrants they can be found until its end. As another example, an analysis of long-term trends in the timing of summer-autumn movements in the Garden Warbler was performed. It is shown that for almost a fifty-year observation period, neither the timing of juvenile migration nor the timing of post-moulting migration of first-year birds has changed. At the same time, the timing of the spring passage of the species shifted to earlier. As a result, the duration of stay of the Garden Warbler in the Ladoga region has increased.

Key words: moult, interannual variation of timing, migration, monitoring, departure, passage

ВВЕДЕНИЕ

Место наших исследований – Ладожская орнитологическая станция (ЛОС) на территории урочища Гумбарицы в Нижне-Свирском заповеднике. Гумбаричский орнитологический стационар, преобразованный позднее в ЛОС, был организован 55 лет назад для изучения миграций птиц методом массового отлова и кольцевания. Идея его создания принадлежит Георгию Александровичу Носкову, реализовать которую помогли Владимир Борисович Зимин, Татьяна Ильинична Блюменталь, аспиранты и студенты Ленинградского университета. ЛОС расположена в той части побережья Ладожского озера, через которую проходит основной поток мигрантов, перемещающихся в светлое время суток. Он не иссякает с ранней весны до поздней осени. Уникальной особенностью является то, что здесь и весной, и осенью воробьиные и другие сухопутные птицы летят в одном направлении – на юго-восток, поэтому стационарные ловушки направлены в одну сторону (Рис. 1).

Поиск этого места для ЛОС вёлся в течение 13 лет во время изучения видимых миграций в районе Финского залива и Ладожского озера. До сих пор мониторинг миграций – одно из основных направлений исследований на ЛОС. Особенности этого мониторинга являются:

- ежегодный каждодневный отлов птиц с весны до поздней осени для их кольцевания и повторных регистраций;
- использование для отлова одних и тех же орудий лова, установленных в одних и тех же местах – преимущественно больших стационарных ловушек рыбачинского типа;
- расположение зоны отлова в той части побережья Ладожского озера, через которую проходит основной поток мигрантов, перемещающихся в светлое время суток;
- сохранение на протяжении всех лет исследований биотопической структуры зоны, в которой установлены орудия лова;
- прижизненное обследование отлавливаемых птиц, которое, кроме стандартных процедур (измерений, определения запасов жира, сте-

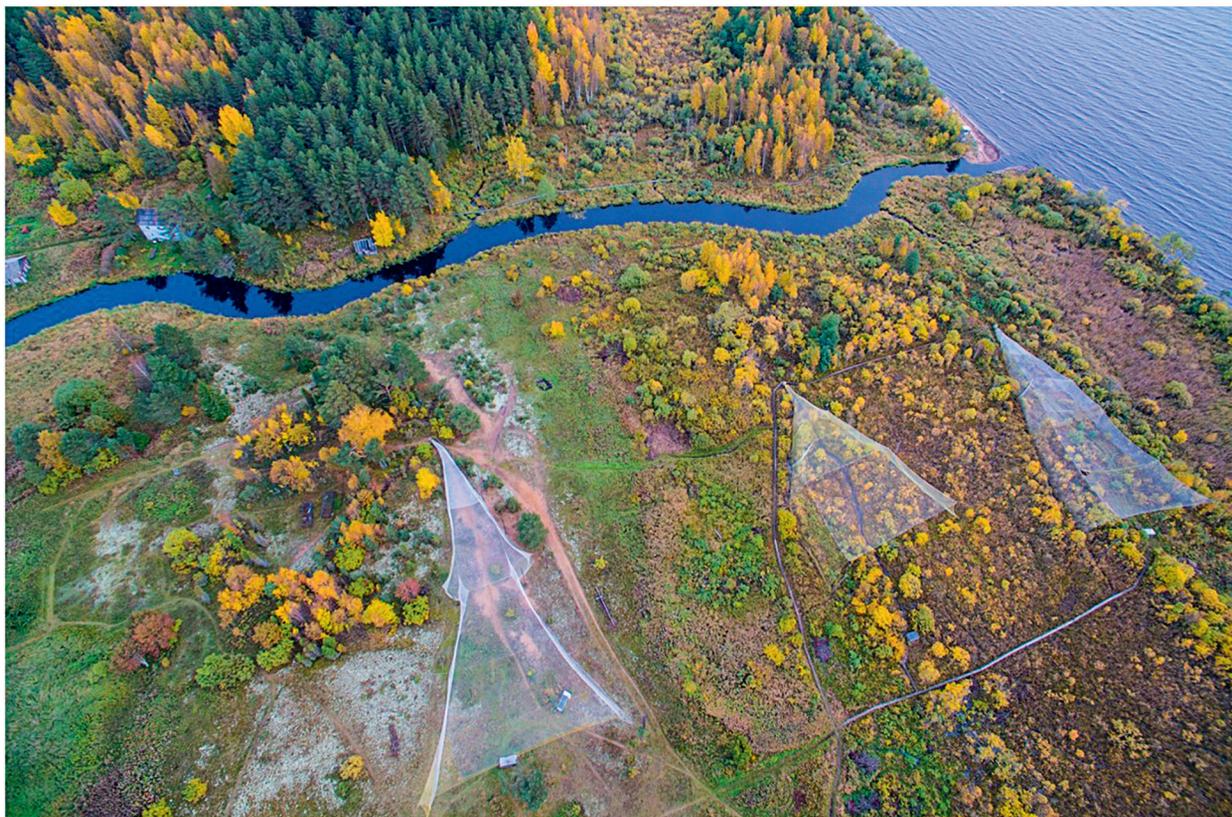


Рис. 1. Большие стационарные ловушки на Ладожской орнитологической станции (Фото М. Антипина).

Fig. 1. Big stationary traps at the Ladoga Ornithological Station (Photo by M. Antipin).

пени развития клоакального выступа и наседного пятна), включает описание линьки, позволяющее оценить степень её продвинути и полноту.

Последняя особенность мониторинга представляется наиболее ценной. Данные о линьке дают возможность отличать птиц, участвующих в так называемых летних миграциях – послебрачной у взрослых и ювенальной у молодых – от птиц, находящихся в состоянии осенней, или послелинечной миграций.

Многие результаты мониторинга миграций на ЛОС и основные обобщения отражены в коллективной монографии «Миграции птиц на Северо-Западе России. Воробьиные» (Носков и др. [Noskov et al.] 2020). Однако накопленные более чем за пять десятилетий данные, несомненно, являются неисчерпаемым источником для дальнейшего изучения популяционной экологии птиц, в том числе их миграций. В частно-

сти, в настоящей статье приводятся результаты анализа соотношения сроков отлёта и пролёта у первогодков нескольких видов воробьиных и анализа долговременных трендов в сроках летне-осенних миграционных перемещений у птиц-первогодков в Приладожье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Все данные получены на ЛОС, находящейся на территории Нижне-Свирского государственного заповедника, на юго-восточном берегу Ладожского озера (60° 41' с.ш., 32° 57' в.д.).

Для выяснения последовательности отлёта местных птиц и пролёта птиц с удалённых территорий через Приладожье были выбраны первогодки 6 перелетных видов: дальний мигрант – желтая трясогузка *Motacilla flava* и ближний мигрант – белая трясогузка *M. alba* из сем. трясогузковых; дальний мигрант – славка-завирушка

Таблица 1. Признаки периодов миграционной активности первогодков выбранных в анализ видов по состоянию их оперения (по Носков и др. 2020).**Table 1.** Signs of periods of migration activity of first-year birds in species selected for analysis, according to the condition of their plumage (by Noskov et al. 2020).

Вид Species	Состояние оперения во время миграционных перемещений The condition of plumage during migration movements	
	Ювенальная миграция Juvenile migration	Послелиночная миграция Postmoulting migration
<i>Motacilla flava</i>	До линьки или 1–3 ее стадии Before moult or 1–3 stages	4–5 стадии или после линьки 4–5 stages or after moult
<i>Motacilla alba</i>	До линьки или 1–4 ее стадии Before moult or 1–4 stages	5–6 стадии или после линьки 5–6 stages or after moult
<i>Sylvia curruca</i>	До линьки или 1–4 ее стадии Before moult or 1–4 stages	5–6 стадии или после линьки 5–6 stages or after moult
<i>Sylvia atricapilla</i>	До линьки или 1–4 ее стадии Before moult or 1–4 stages	5–6 стадии или после линьки 5–6 stages or after moult
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	До линьки или 1–3 ее стадии Before moult or 1–3 stages	4–5 стадии или после линьки 4–5 stages or after moult
<i>Erithacus rubecula</i>	До линьки или 1–3 ее стадии Before moult or 1–3 stages	4–5 стадии или после линьки 4–5 stages or after moult

Sylvia curruca и ближний мигрант – славка-черноголовка *S. atricapilla* из сем. славковых; дальний мигрант – обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* и ближний мигрант – зарянка *Erithacus rubecula* из сем. дроздовых. Участие в ювенальной и послелиночной миграции у перемещающихся птиц определяли по состоянию оперения – по признакам, представленным в Табл. 1.

В анализе использованы данные прижизненного обследования 14465 особей, отловленных однократно во время послелиночной миграции, и 245 особей, пойманных повторно в состоянии послелиночной миграции (из тех, которые были окольцованы во время ювенальной миграции). При нескольких повторных отловах одной особи использовали лишь последний отлов в году, который принимался за дату отлёта – дату начала послелиночной миграции.

Анализ сроков летне-осенних миграционных перемещений, их долговременных трендов у первогодков, а также связи со сроками весеннего пролёта взрослых птиц проводился у садовой славки *Sylvia borin*. Исследование выполнено по данным одноразовых отловов за 1970–2017 гг. Для характеристики сроков каждой из миграций были выбраны 5-й, 20-й, 50-й, 80-й и 95-й процентиля – даты, к которым был отловлен соответствующий процент мигрирующих особей. В анализ включены только те годы,

в которые было обследовано не менее 10 особей в миграционный период, а при сравнении миграционных периодов – в каждый из них. Были использованы сведения о 766 особях, отловленных в состоянии ювенальной миграции, о 2907 первогодках в состоянии послелиночной миграции, о 1188 взрослых птицах, отловленных во время весеннего пролёта, и о 147 взрослых самках, пойманных в гнездовое время и имевших развитое наседное пятно (вторую и третью его стадии). У перемещавшихся первогодков ювенальную миграцию идентифицировали по еще не начавшейся линьке и по 1–4-й её стадиям, послелиночную – по 5–6-й стадиям и завершившейся смене оперения. К птицам в состоянии предбрачной миграции относили тех особей, которые до 10-х чисел июня не имели развитых клоакальных выступов (3–4-я стадии) и признаков формирования наседного пятна. Для выяснения связи весеннего пролёта с погодными условиями Приладожья использовали данные о среднемесячных температурах в апреле, мае и июне. Связь между сроками разных миграционных периодов и анализ долговременных трендов изменений этих сроков на протяжении нескольких десятилетий оценивали по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена.

Статистическую обработку данных проводили в программе Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Соотношение сроков отлёта и пролёта первогодков в Приладожье

Хорошо известно, что птенцы, окольцованные в гнездах, практически никогда не остаются на месте кольцевания, т.к. после приобретения самостоятельности происходит ювенальная миграция, выраженная, чаще всего, в форме расселения молодняка (Носков и др. [Noskov et al.] 2020). Ранее также было показано, что ювенальные перемещения большинства видов, обитающих в Приладожье, включая выбранных для данного исследования, обычно не превышают нескольких десятков километров (Зимин [Zimin] 2012, Носков и др. [Noskov et al.] 2020), т.е. птицы, отловленные во время ювенальной миграции, являются местными, приладожскими, особями. Учитывая эти особенности территориального поведения первогодков, в качестве местных птиц у всех исследуемых видов в анализ были выбраны особи, окольцованные во время ювенальной миграции и повторно отловленные более чем через 5 дней. Среди птиц, разово отловленных в состоянии послелиночной миграции, несомненно, попадались и местные,

приладожские птицы, однако предварительный анализ показал, что доля птиц, отловленных во время ювенальной миграции (т.е. заведомо местных) составляет не более 15% в отловах летне-осеннего периода. Следовательно, по совокупности одноразовых отловов можно судить о сроках пролёта птиц с удалённых территорий.

Чтобы выяснить, отличаются ли сроки отлёта местных птиц от сроков осеннего пролёта птиц иных территорий, у каждого из выбранных видов сравнивали сроки последних повторных отловов птиц в состоянии осенней миграции из числа тех, которые были окольцованы во время ювенальной миграции, со сроками всех первичных отловов особей в состоянии послелиночной миграции.

Кумуляты количества особей в этих двух группах, выраженные в процентах, демонстрируют более раннее исчезновение местных, приладожских птиц по сравнению с пролётными у всех исследованных видов – как у дальних (Рис. 2А–С), так и у ближних мигрантов (Рис. 2D–F). При этом периоды отлёта и пролёта значительно перекрываются. Достоверность различий оценивалась непараметрическим методом с помощью теста Манна-Уитни.

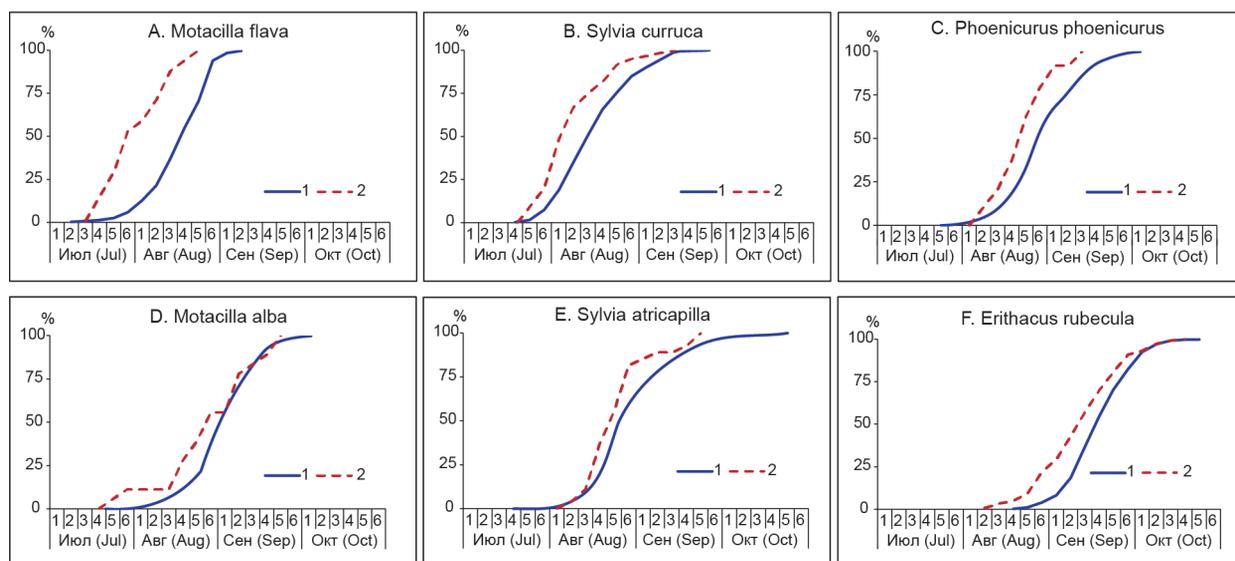


Рис. 2. Кумуляты процентного распределения отловов по пятидневкам: 1 – одноразовые отловы птиц во время послелиночной миграции, 2 – последние повторные отловы в состоянии послелиночной миграции птиц, окольцованных во время ювенальной миграции.

Fig. 2. Cumulates of the percentage distribution of trappings by five-days. 1 – one-time captures of birds during postmoulting migration. 2 – last recaptures in the state of postmoulting migration of birds ringed during juvenile migration.

Таблица 2. Результаты анализа различий в сроках отлета местных птиц (1) и пролета птиц из других популяций (2), тест Манна-Уитни.

Table 2. The results of the analysis of differences in the timing of the departure of local birds (1) and the passage of birds from other populations (2), Mann-Whitney U test.

Вид Species	n1	n2	U	Z	p
<i>Motacilla flava</i>	13	2357	3832	4.67	0.000
<i>Motacilla alba</i>	12	523	1959	2.23	0.026
<i>Sylvia curruca</i>	54	4030	65060	5.08	0.000
<i>Sylvia atricapilla</i>	18	918	2063	5.46	0.000
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	23	1316	5874	5.04	0.000
<i>Erithacus rubecula</i>	79	5321	152040	4.23	0.000

Таблица 3. Состояние оперения в послелиночную миграцию у птиц, окольцованных во время ювенальной миграции и последний раз отловленных в послелиночную миграцию («местные»), и при одноразовых отловах («пролетные»).

Table 3. The condition of plumage during postmoulting migration in birds, ringed during juvenile migration and the last recaptured during postmoulting migration (“local”) and in birds during one-time captures (“birds of passage”).

Вид Species	Линька Moult	«Местные» “Local”		«Пролетные» “Birds of passage”	
		п, ос.	п, %	п, ос.	п, %
<i>Motacilla flava</i>	5-я стадия/5 stage	9	69.2	333	14.1
	6-я стадия/6 stage	4	30.8	959	40.7
	Окончилась/ Finished	0	0	1065	45.2
<i>Motacilla alba</i>	5-я стадия/5 stage	6	50	59	10
	6-я стадия/6 stage	3	25	152	26
	Окончилась/ Finished	3	25	373	64
<i>Sylvia curruca</i>	5-я стадия/5 stage	48	81	1132	28
	6-я стадия/6 stage	9	15	1705	42
	Окончилась/ Finished	2	3	1202	30
<i>Sylvia atricapilla</i>	5-я стадия/5 stage	15	83	189	26
	6-я стадия/6 stage	3	17	244	34
	Окончилась/ Finished	0	0	286	40
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	5-я стадия/5 stage	11	48	75	6
	6-я стадия/6 stage	12	52	493	38
	Окончилась/ Finished	0	0	745	57
<i>Erithacus rubecula</i>	5-я стадия/5 stage	62	52	265	5
	6-я стадия/6 stage	50	42	1709	34
	Окончилась/ Finished	8	7	3109	61

Различия оказались значимыми у всех 6 видов (Табл. 2).

У дальних мигрантов 50% местных птиц отлетало на 4 пятидневки раньше 50% пролётных птиц у жёлтой трясогузки, на 2 пятидневки раньше у славки-завирушки и горихвостки. У ближних мигрантов 50% местных птиц отле-

тало на 1 пятидневку раньше 50% пролётных у белой трясогузки и славки-черноголовки, на 2 пятидневки раньше у зарянки. У дальних мигрантов наиболее поздние последние повторные отловы местных птиц отмечали задолго до окончания сезона послелиночной миграции: у жёлтой трясогузки и славки-завирушки за

Таблица 4. Основные статистические показатели летне-осенних перемещения у садовой славки.**Table 4.** Descriptive Statistics of the summer-autumn movements in Garden Warbler.

Дата отлова Date of capture	n	Min	Max	M	SD
Ювенальная миграция Juvenile (postfledging) migration					
Медианная Median	23	28.7	20.8	5.8	5.94
Самая ранняя Earliest	23	11.7	31.7	21.7	5.39
Самая поздняя Latest	23	14.8	10.9	28.8	8.12
Послелиночная миграция Postmoulting migration					
Медианная Median	32	6.8	30.8	20.8	5.74

Таблица 5. Связь между миграционными периодами и условиями их прохождения.**Table 5.** Correlation between timing of migration periods and conditions.

Переменные Variables		Годы Years		Rsp *				
Условия Conditions	Процентиль Percentiles	Период Period	n	5-й	20-й	50-й	80-й	95-й
Календарный год Calendar year	Предбрачная миграция Prenuptial migration	1973–2017	34	-0.41	-0.52	-0.54	-0.44	-0.19
Среднемайская T Mid-may T	Предбрачная миграция Prenuptial migration	1977–2016	30	-0.37	-0.43	-0.37	-0.24	-0.05
Календарный год Calendar year	Ювенальная миграция Juvenile migration	1973–2017	23	0.17	0.05	-0.12	0.17	0.46
То же Same	Предбрачная миграция Prenuptial migration	1973–2017	23	-0.30	-0.43	-0.57	-0.53	-0.22
То же Same	Интервал между предбр. и ювен. миграциями Span between prenuptial and juvenile migrations	1973–2017	23	0.34	0.32	0.24	0.35	0.50
То же Same	Послелиночная миграция Postmoulting migration	1973–2017	32	-0.12	-0.17	0.08	0.04	-0.07
То же Same	Предбрачная миграция Prenuptial migration	1973–2017	32	-0.36	-0.51	-0.43	-0.48	-0.20
То же Same	Интервал между предбр. и послелин. миграциями Span between prenuptial and postmoulting migrations	1973–2017	32	0.27	0.27	0.46	0.34	0.16

* Значения при $p < 0.05$ выделены жирным шрифтом.* Values at $p < 0.05$ are given in **bold**.

4 пятидневки, у горихвостки – за 6 пятидневков. Последние встречи ближних мигрантов зарегистрированы за 3 пятидневки до конца осеннего пролёта у белой трясогузки и совпа-

ли с окончанием миграции у зарянки. Однако у славки-черноголовки последний повторный отлов был за 5 пятидневок до конца регистрации вида.

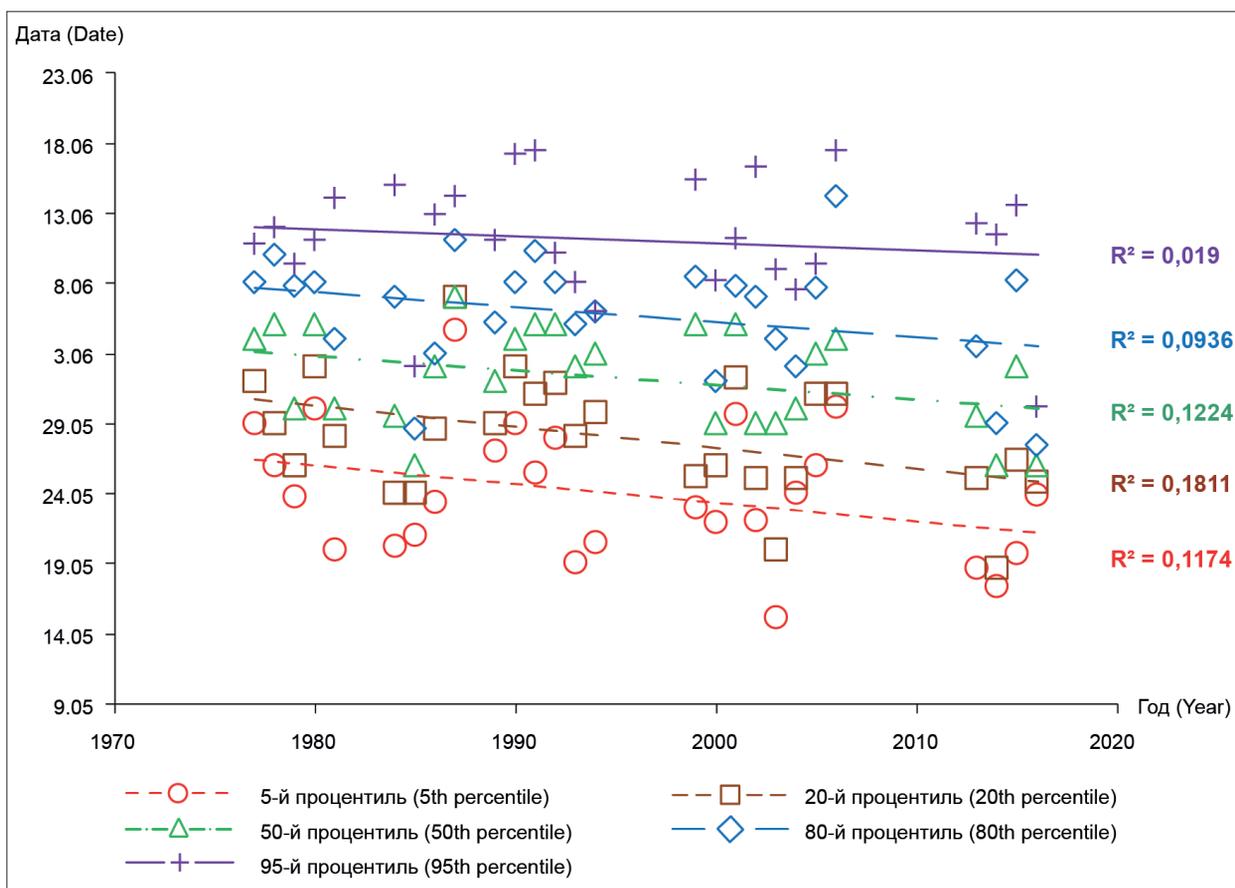


Рис. 3. Связь сроков предбрачной миграции с календарным годом у садовой славки.

Fig. 3. Relationship between the timing of prenuptial migration and the calendar year in the Garden Warbler.

Состояние оперения у отлетающих местных и пролётных особей различалось значительно (Табл. 3), и в этом отношении дальние мигранты не отличались от ближних. Так, подавляющее большинство имело 5-ю стадию линьки: около 50% у белой трясогузки, горихвостки и зарянки, и около 70–80% у остальных трёх видов. Полностью завершившие смену оперения местные птицы либо не регистрировались, либо составляли всего от 3 до 25%. Среди особей, отловленных разово, в большинстве своём представляющих, несомненно, пролётных птиц, у пяти из шести обследованных видов преобладали полностью перелинявшие особи, составлявшие от 40 до 64%, и только у славки-завирушки большинство птиц было поймано во время 6-й стадии линьки.

Межгодовая изменчивость сроков ювенальной и послелиночной миграций первогодков и их связь со сроками предбрачной миграции у садовой славки

Сроки миграций садовой славки показали большую межгодовую изменчивость. В выбранные для анализа годы, когда во время каждой миграции отлавливали не менее 10 особей, первые даты ювенальных перемещений варьировали между 11 и 31 июля, последние – между 14 августа и 10 сентября, медианная дата (50-й процентиль) – между 28 июля и 20 августа. В состоянии послелиночной миграции первых птиц ловили между 21 июля и 14 августа, последних – между 6 сентября и 16 октября; медианная дата варьировала между 6 и 30 августа (Табл. 4).

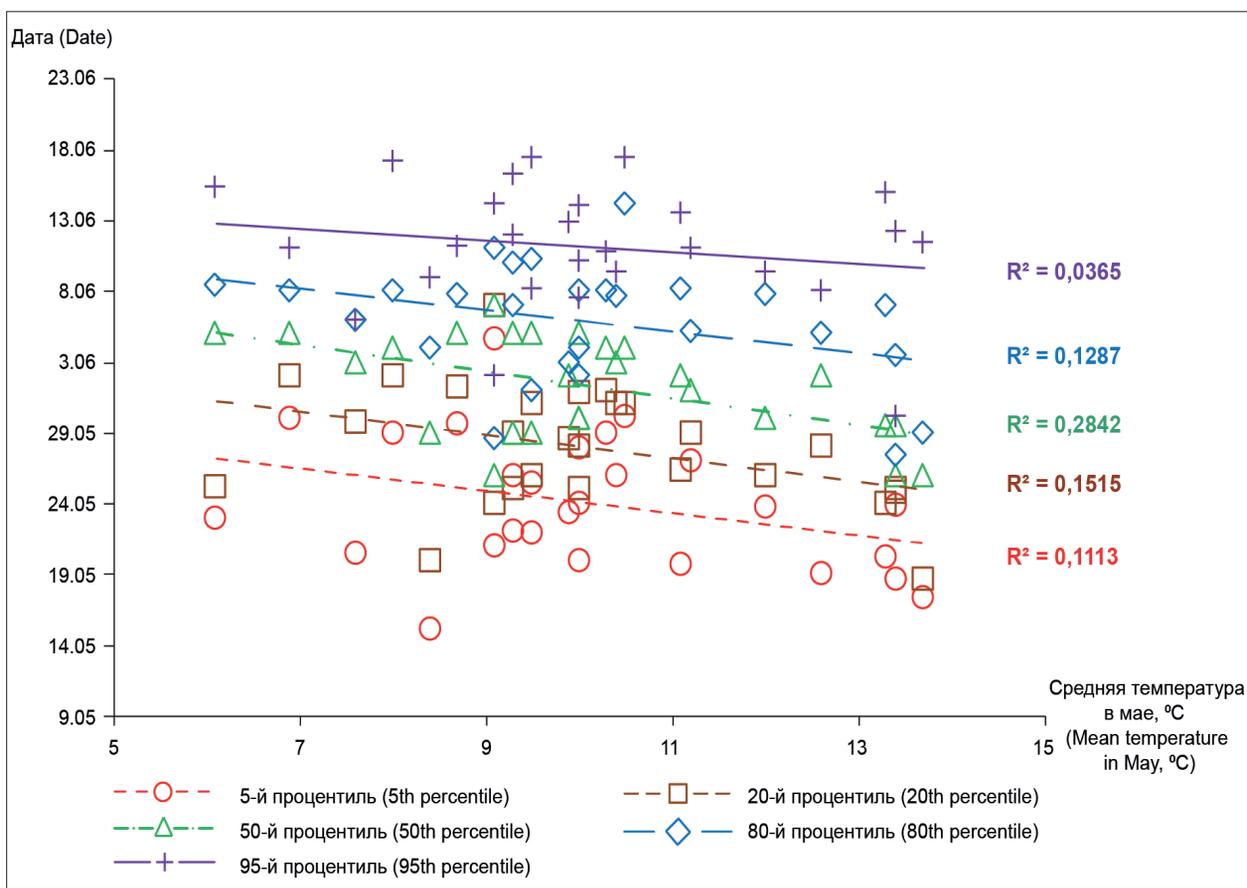


Рис. 4. Связь сроков предбрачной миграции со среднесуточными температурами мая у садовой славки.

Fig. 4. Relationship between the timing of pre-nuptial migration and the mean daily temperatures in May in the Garden Warbler.

В ряду исследованных лет между 1973 и 2017 гг. выявлено смещение предбрачной миграции взрослых славок на более ранние сроки (Рис. 3). Отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена между календарным годом и сроками весеннего пролета статистически значимы для 5-, 20-, 50- и 80-го процентилей (Табл. 5).

Анализ связи между сроками предбрачной миграции и температурами района исследований в апреле, мае и июне показал отрицательную связь сроков весеннего пролета со средней температурой мая. Значимые отрицательные коэффициенты корреляции Спирмена указывают на то, что в более теплые весны садовые славки прилетают раньше (Рис. 4, Табл. 5).

Межгодовая изменчивость сроков миграций столь велика, что результаты корреляционно-

го анализа существенно зависят от выбранных лет, поэтому далее, анализируя связь между предбрачной миграцией взрослых и ювенальной миграцией первогодков, а также между сроками предбрачной миграции взрослых и послелинничной миграцией первогодков, полученные результаты сопоставляли с трендом сроков предбрачной миграции за те же годы.

Для ювенальной миграции не обнаружено ни положительного, ни отрицательного достоверного тренда изменения сроков в анализируемый период за исключением 95-го процентиля (Табл. 5). При этом весенняя миграция взрослых птиц в ряду этих же лет стала достоверно более ранней (Табл. 5). Не было выявлено также значимой корреляции с временным интервалом между весенней миграцией взрослых

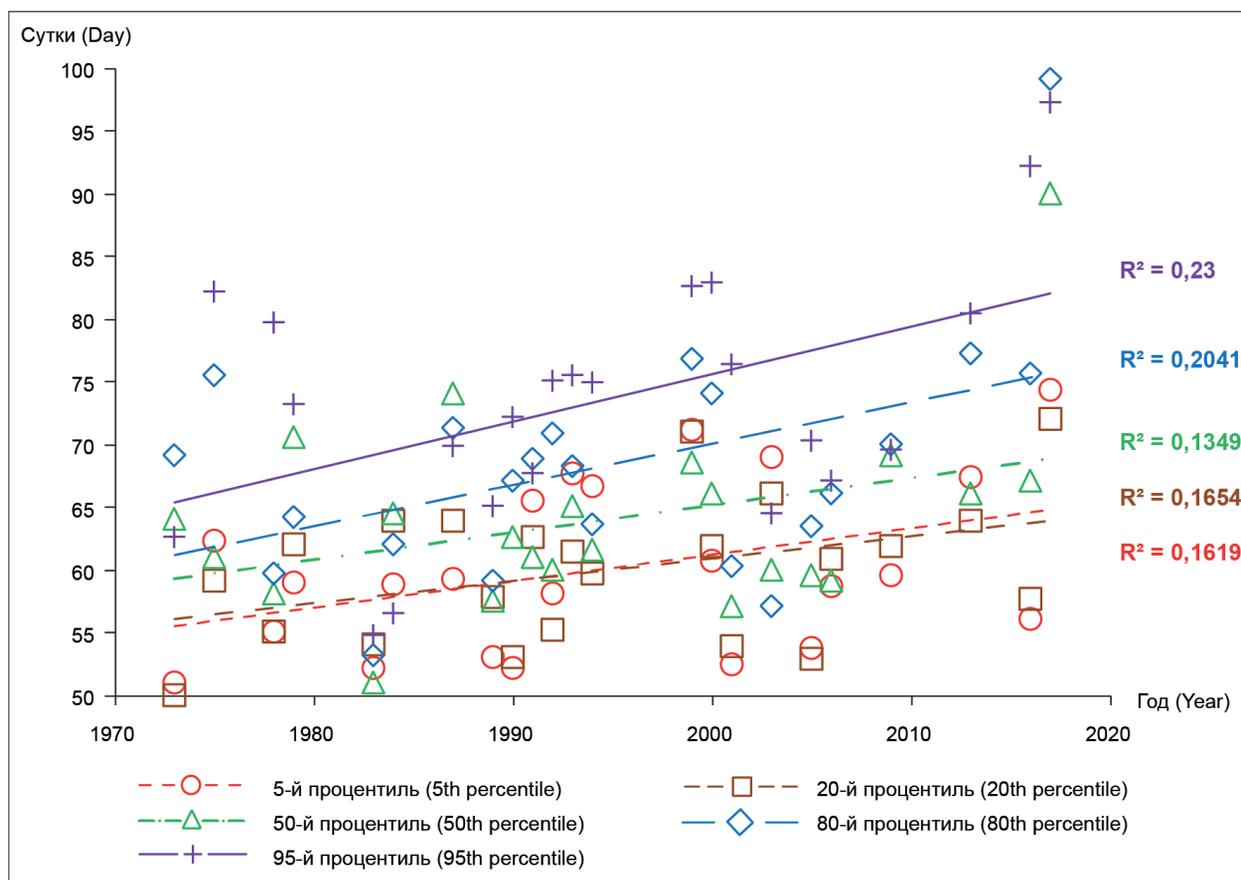


Рис. 5. Связь между периодом от предбрачной миграции взрослых до ювенальной миграции и календарным годом у садовой славки.

Fig. 5. Relationship between the period from adult prenuptial migration to juvenile migration and the calendar year in the Garden Warbler.

и ювенальной миграцией молодых с календарным годом в ряду анализируемых лет, кроме интервала между 95-ми процентиями (Рис. 5; Табл. 5). Представляется, что отсутствие связи между годом и сроками ювенальной миграции при сдвигании в том же ряду лет весеннего пролёта на более ранние сроки возможно только в случае, если ранний прилёт не сопровождался более ранним гнездованием. Чтобы проверить данное предположение, сравнили сроки гнездования у отлавливаемых птиц в годы с ранним, средним и поздним весенним пролётом, используя данные о состоянии наседного пятна. Анализ показал, что сроки отловов самок с развитым наседным пятном, соответствующим времени откладки яиц и насиживания,

не различались. Коэффициенты Стьюдента не были статистически значимыми ни в одной из сравниваемых пар групп.

Между сроками послелиночной миграции и годами не выявлено статистически значимой зависимости ни по одному из анализируемых процентилей. Коэффициенты корреляции Спирмена при этом были не меньше -0.17 и не больше 0.08 . Вместе с тем в том же ряду лет сроки весенней миграции сделались более ранними, о чем можно судить по значимым отрицательным коэффициентам Спирмена (Табл. 5). Как следствие в ряду анализируемых лет увеличился интервал между весенним и осенним пролётами — увеличилось общее время пребывания вида в Приладожье (Рис. 6, Табл. 5).

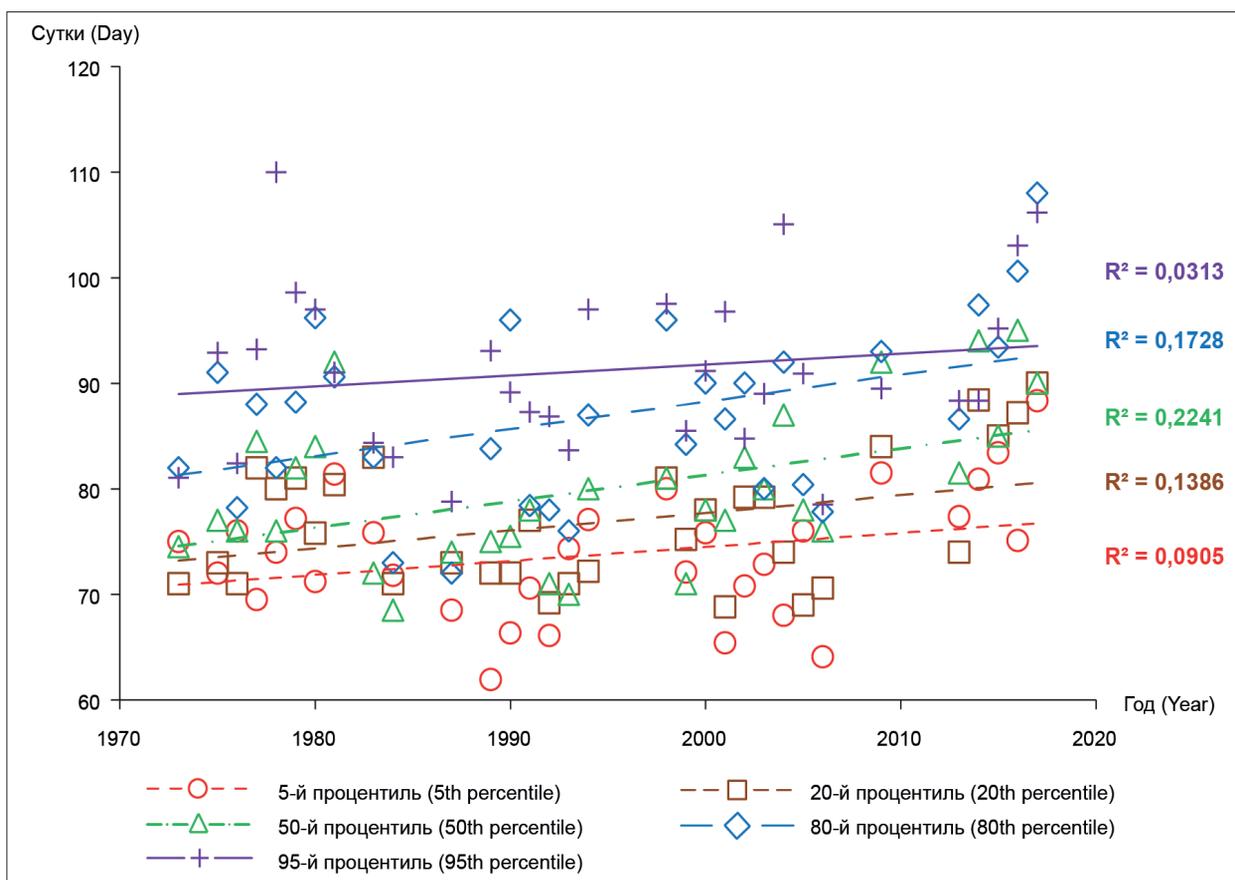


Рис. 6. Связь между периодом от предбрачной миграции взрослых до послелинчной миграции первогодков и календарным годом у садовой славки.

Fig. 6. Relationship between the period from adult prenuptial migration to postmoult migration of first-year birds and the calendar year in the Garden Warbler.

ОБСУЖДЕНИЕ

Соотношение сроков отлёта и пролёта первогодков в Приладожье

Данные о соотношении сроков отлёта и пролёта у воробьиных птиц крайне противоречивы — как полвека назад (Паевский [Payevsky] 1976), так и в настоящее время. Представляется, что это соотношение зависит от очень многих факторов, в том числе от формы миграционных перемещений (перелётной, кочующей и др.), от положения района наблюдений, через который проходит миграция вида, и др. В связи с недостатком данных исследование этого соотношения представляется весьма актуальным.

Как уже упоминалось выше, подобное исследование не может быть выполнено на основании повторных отловов птенцов, окольцованных на гнёздах или в выводках, поскольку большинство из них уходит с участка рождения, но остаётся на прилежащих территориях. Использование данных о повторных отловах птиц, окольцованных во время ювенальной миграции и осевших затем на период интенсивной линьки, представляется более корректным.

Наш анализ соотношения сроков отлёта местных птиц и сроков пролёта других популяций в Приладожье не выявил принципиальных различий между дальними и ближними мигрантами. Периоды отлёта и пролёта значительно перекрывались во времени, и местные птицы

отлетали раньше пролётных у всех обследованных видов. Вместе с тем у ближних мигрантов местные птицы могли встречаться до конца пролёта вида, а у дальних наиболее поздние встречи местных происходили за 4–6 пятидневок до его окончания. У ближних мигрантов 50% местных уходило на 1–2 пятидневки раньше, чем 50% птиц, разово отловленных; у дальних мигрантов ещё раньше – на 2–4 пятидневки. Для Приладожья показано также, что степень завершённости линьки отлетающих местных значительно меньшая, чем у пролётных. Таким образом, относительно ранние стадии линьки являются косвенным подтверждением, что птица недавно включилась в послелиночную миграцию. Так как среди однократно отловленных птиц, очевидно, есть доля приладожских, различия в сроках послелиночной миграции между местными и пролётными, вероятно, ещё более значительные.

Межгодовая изменчивость сроков ювенальной и послелиночной миграций первогодков и их связь со сроками предбрачной миграции у садовой славки

Используя идентификацию миграционного периода у каждого первогодка по состоянию его оперения, удаётся проанализировать межгодовую изменчивость и долговременные тренды сроков ювенальной и послелиночной миграции. Садовая славка относится к дальним мигрантам (зимует в Африке южнее Сахары), для которых общепризнана стабильность сроков миграционных перемещений, однако, несмотря на эту точку зрения, у садовой славки обнаружена большая межгодовая изменчивость этих сроков.

Оценка долговременного тренда сроков весеннего пролёта взрослых выявила достоверное смещение на более раннее время 20-, 50- и 80-го перцентилей, что укладывается в общие представления о влиянии потепления климата на сроки прилёта разных видов птиц (Robinson et al. 2005; Zalakevicius et al. 2006; Gunnarsson and Tómasson 2011; Соколов и др. [Sokolov et al.] 2017; Remisiewicz and Underhill 2020).

Первые стадии постювенальной линьки садовой славки, во время которых происходят ювенальные перемещения, наступают в раннем и практически неизменном возрасте (Столбо-

ва и Музаев [Stolbova and Muzaev] 1990), поэтому по срокам ювенальной миграции с большой точностью можно судить о сроках рождения молодых птиц и их изменчивости. Отсутствие сдвига сроков ювенальной миграции в Приладожье у садовой славки, за исключением 95-го перцентиля, при выраженном смещении сроков весенней миграции взрослых птиц, по нашему мнению, свидетельствует о том, что в годы раннего прилёта птицы не сразу после прибытия приступают к гнездованию. Это предположение подтверждается отсутствием различий в сроках отлова взрослых самок, у которых было развито наседное пятно, в годы с ранними, средними и поздними сроками весенних миграций. Казалось бы, то же явление было обнаружено С.П. Пасхальным и М.Г. Головатиным (Пасхальный и Головатин [Paskhalny and Golovatin] 2018) на птицах Субарктики, которые, несмотря на различия во времени прилёта, гнездятся в относительно стабильные сроки, однако природа этих явлений, по-видимому, различна. В Субарктике авторами были исследованы кочующие виды, которые в случае позднего прилёта сокращают предгнездовой период. Садовая же славка, прилетая в ранние сроки в Приладожье, по нашим данным, напротив – задерживается с гнездованием. Вероятно, сроки прихода в состояние половой активности у неё зависят от длины светового дня в районе гнездования, как, к примеру, у пеночки-веснички (Носков и Рымкевич [Noskov and Rymkevich] 1986).

Статистически значимый сдвиг 95-го перцентиля ювенальной миграции в ряду исследованных лет на поздние даты (коэффициент Спирмена 0.46) показывает, что в ранние вёсны небольшое количество молодых птиц появляется на свет позднее, чем обычно. Этот результат кажется странным и пока не находит однозначного объяснения.

Между сроками послелиночной миграции первогодков и годами не выявлено статистически значимой зависимости ни по одному из анализируемых перцентилей, несмотря на достоверное смещение в том же ряду лет сроков весеннего пролёта взрослых птиц. На то, что сроки осеннего пролёта у садовой славки в Приладожье не коррелируют со сроками весеннего пролёта, указывает и характер связи временно-

го промежутка между ними в ряду лет, в котором весенний пролёт достоверно смещается на более ранние сроки. В этом отношении наши результаты отличаются от результатов тех авторов, которые продемонстрировали более ранний осенний пролёт у дальних мигрантов вслед за более ранним прилётом весной, например, у мухоловки-пеструшки (Соколов и др. [Sokolov et al.] 1999, 2017). Л. Йенни и М. Кери (Jenni and Kery 2003), исследовавшие долговременные изменения осеннего пролёта 65 европейских видов на юге Европы на протяжении 42-летнего периода, показали, что ближние мигранты, зимующие севернее Сахары, стали мигрировать здесь позднее, а дальние мигранты, зимующие южнее Сахары, напротив – смещать пролёт на более ранние даты (чтобы пересечь зону Сахеля до наступления засушливого периода). У садовой славки, которая также является дальним мигрантом, смещения осеннего пролёта на ранние сроки нами не выявлено. Возможно, это связано с адаптацией к экологическим особенностям в этой части ареала, где климатические условия (по крайней мере на протяжении последних 50 лет) всегда были неустойчивыми и резко менялись от года к году.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для изучения экологии птиц и демографических параметров видов на основании данных отловов и кольцевания требуется максимально точно идентифицировать, в какой из периодов годового цикла отловлена и обследована каждая конкретная особь. Наибольшую сложность в этом отношении представляют первогодки воробьиных птиц, у которых в летне-осенней части годового цикла имеется не один, а два периода миграционных перемещений. Это ювенальная миграция, часто называемая послегнездовыми кочевками или послегнездовой дисперсией, и послелиночная миграция, обычно называемая осенней. Если в годовом цикле особи эти миграции, как правило, разделены временем наиболее интенсивной части постювенальной линьки, то сезоны этих миграций даже в одной и той же точке ареала почти всегда значительно перекрываются, поэтому идентификация миграционного состояния по календарным срокам крайне затруднительна или

даже невозможна. В приведённых в настоящей статье и многих других популяционных исследованиях использование данных о линьке представляется необходимым.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность всем орнитологам и волонтерам, которые когда-либо участвовали в работе Ладожской орнитологической станции. Особую признательность выражаем Анне Романовне Гагинской, Ирине Борисовне Савинич, Галине Алексеевне Афанасьевой, благодаря многолетней высокопрофессиональной работе которых на станции создана уникальная база данных прижизненно-го обследования отлавливаемых птиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Gunnarsson T.G. and Tómasson G. 2011.** Flexibility in spring arrival of migratory birds at northern latitudes under rapid temperature changes. *Bird Study*, **58**: 1–12. <https://doi.org/10.1080/00063657.2010.526999>
- Jenni L. and Kery M. 2003.** Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants. *Proceedings of the Royal Society of London*, **270**: 1467–1471. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2394>
- Noskov G.A. and Rymkevich T.A. 1986.** Photoperiodic control of the timing of the onset of the reproductive period and postnuptial moult in the Willow Warbler. *Leningrad University Bulletin, Series 3*, **1**: 96–98. [In Russian].
- Noskov G.A., Rymkevich T.A. and Gaginskaya A.R. (Eds). 2020.** Migrations of birds of the North-West of Russia. Passerines. Renome, Saint Petersburg, 533 p. [In Russian]. <https://doi.org/10.25990/renomespb.wqr9-8N23>
- Paskhalny S.P. and Golovatin M.G. 2018.** Characteristics of the final stages of the autumn migration of *Passerines Passeriformes* in the lower reaches of the Ob. *The Russian Journal of Ornithology*, **27**(1681): 5041–5062. [In Russian].
- Payevsky V.A. 1976.** Population-demographic aspects of bird migrations. In: V.D. Ilyichev and L.P. Poznanin (Eds). *Vertebrate Zoology. Bird migrations*. Vol. 9. Moscow: 8–60. [In Russian].
- Remisiewicz M. and Underhill L.G. 2020.** Climatic variation in Africa and Europe has combined effects on timing of spring migration in a long-distance migrant Willow Warbler *Phylloscopus trochilus*. *PeerJ*. **8**: e8770. <https://doi.org/10.7717/peerj.8770>

- Robinson R.A., Learmonth J.A., Hutson A.M., Macleod C.D., Sparks T.H., Leech D.I., Pierce G.J., Rehfisch M.M. and Crick H.Q.P. 2005.** Climate Change and Migratory Species. British Trust for Ornithology, The Nunnery, Thetford, Norfolk, IP24 2PU, 308 p.
- Sokolov L.V., Markovets M.Yu. and Morozov Yu.G. 1999.** Long-term dynamics of the mean date of autumn migration in passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour*, **2**: 1–18.
- Sokolov L.V., Markovets M.Yu. and Shapoval A.P. 2017.** Long-term monitoring of breeding and transient bird populations on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **321**(1): 72–88.
- [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2017.321.1.72>
- Stolbova F.S. and Muzaev V.M. 1990.** The Garden Warbler – *Sylvia borin* (Bodd.). In: T.A. Rymkevich (Ed.) Moults of passerine birds of the North-West of the USSR. Publishing by Leningrad University: 103–109. [In Russian].
- Zalakevicius M., Bartkeviciene G., Raudonikis L. and Janulaitis J. 2006.** Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe. *Journal of Ornithology*, **147**: 326–343. <https://doi.org/10.1007/s10336-005-0016-6>
- Zimin V.B. 2012.** Robin in the north of the areal. Vol. 2: Moults and Migrations. Karelian Scientific Center RAS, Petrozavodsk, 408 p. [In Russian].