

РОЛЬ ДЖАНЫБЕКСКОГО ОАЗИСА КАК МЕСТА МИГРАЦИОННЫХ ОСТАНОВОК ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ВИДОВ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ

Н.С. Чернецов¹, В.Н. Булюк¹, П.С. Ктиторов²

¹ Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института РАН
Россия, 238535, Калининградская обл., пос. Рыбачий
E-mail: ncernetsov@bioryb.koenig.ru

² Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
Россия, 693002, Южно-Сахалинск, просп. Науки, 1Б

Поступила в редакцию 26.12.09 г.

Роль Джаныбекского оазиса как места миграционных остановок дендрофильных видов воробьиных птиц. – Чернецов Н.С., Булюк В.Н., Ктиторов П.С. – В 2003 – 2005 гг. проводили отлов птиц паутиными сетями в Джаныбекском оазисе, чтобы исследовать: 1) какие дендрофильные и околородные воробьиные птицы останавливаются в районе исследований во время сезонных миграций; 2) как различаются основные параметры миграционных остановок у воробьиных, мигрирующих в сторону разных зимовок; 3) какую роль Джаныбекский оазис играет в восстановлении энергетических резервов для останавливающихся мигрантов; 4) какую миграционную стратегию используют палеарктико-африканские и палеарктико-индийские воробьиные при пересечении полупустынных районов северного Прикаспия. Всего было поймано 4862 особи 45-ти видов воробьиных (осенью 4493 особи, 42 вида; весной 369 особей, 18 видов). Для многих дендрофильных воробьиных Джаныбекский оазис является благоприятным местом остановки и жиронакопления во время осенней миграции. Весной практически все птицы останавливались только на один день. Предполагается, что роль Джаныбекского оазиса в качестве места остановки весной менее существенна, чем осенью. Виды воробьиных птиц, которые отлавливаются с существенными запасами жира, в основном накапливают их до начала пересечения аридной зоны, в лесостепи, где площадь оптимальных для них биотопов значительна.

Ключевые слова: воробьиные птицы, миграция, остановка, экологический барьер.

Role of the Dzhanybek oasis as a migratory stopover site for forest passerines. – Chernetsov N.S., Bulyuk V.N., and Ktitov P.S. – In 2003 – 2005 we mist-netted birds at the Dzhanybek oasis in order to study: 1) what forest and aquatic passerines made migratory stopovers in the surveyed area; 2) whether the main stopover parameters in passerines that migrated towards different wintering quarters were different; 3) what was the role of the Dzhanybek oasis for refuelling of migrants; 4) what migration strategy was used by Palaearctic-African and Palaearctic-Indian passerines when crossing the northern Caspian semideserts. A total of 4862 individuals of 45 passerine species were captured (4493 individuals, 43 species in the autumn; 369 individuals, 18 species in the spring). In the autumn the most common passage migrants were European Robin, Common Redstart, Song Thrush, Garden Warbler, Chiffchaff, Willow Warbler, Red-breasted Flycatcher, Great Tit, and Blue Tit; in the spring these were Garden and Blyth's Reed Warblers. The Dzhanybek oasis is shown to be a good stopover and refuelling site for many forest-dwelling passerines during their autumn migration. In the spring, almost all birds stopped for one day only. This oasis is assumed to be less important as a stopover site in the spring than in the autumn. Palaearctic-African migrants that do not cross any significant barrier in this section of their migratory route have moderate body masses and fuel loads north of the Caspian Sea. Red-breasted Flycatchers that migrate to India carry no large fuel stores before crossing a wide barrier of deserts and highlands of Kazakhstan and Central Asia. Passerines captured with significant fuel stores seem to have accumulated them before crossing the arid zone, in a forest steppe where their optimal habitats are more common.

Key words: passerines, migration, stopover, ecological barrier.

ВВЕДЕНИЕ

Помимо птиц, которые размножаются в аридных районах и в процессе эволюции адаптировались к жизни в них, многие виды обитают в совершенно иных климатических поясах, но дважды в год пересекают эти неблагоприятные для них биотопы в ходе сезонных миграций. Для данных птиц степные, полупустынные и пустынные районы могут являться экологическим барьером, где остановки для отдыха возможны, но условия для жиронакопления неблагоприятны. Пересечение мигрантами экологических барьеров является одной из наиболее интригующих проблем миграций птиц. Много исследований посвящены стратегии миграции воробьиных птиц через Сахару (Bairlein, 1985, 1988 *a, b*; Biebach et al., 1986, 1991, 2000; Biebach, 1990; Biebach, Bauchinger, 2003) и через пустынные и горные районы Казахстана и Средней Азии (Янушевич и др., 1982; Дольник, 1982, 1985 *a, б*; Большаков, 2001; Dolnik 1990; Irwin D., Irwin J., 2005). В результате исследований в Средней Азии и Казахстане, включавших лунные наблюдения и отловы птиц на миграционных остановках, было сформулировано представление о том, что воробьиные ночные мигранты, которые гнездятся в Сибири и зимуют в Африке, чтобы избежать осенью пересечения пустынных районов, огибают их с севера и северо-запада, пролетая, таким образом, севернее Каспийского моря. Весной палеарктико-африканские мигранты пересекают пустынную зону широким фронтом (Большаков, 2001; Bolshakov, 2002, 2003). В дальнейшем представления об огибании Каспийского моря с севера получили подтверждение в результате лунных наблюдений за осенней ночной миграцией на северо-западном краю пустынного пояса в северном Прикаспии (Bulyuk, Chernetsov, 2005 *a, b*).

Мы провели исследование экологии ряда видов воробьиных ночных мигрантов на остановках в искусственном оазисе на северо-западной окраине аридного пояса, в глинистой полупустыне севернее Каспийского моря. В оба сезона в этом районе пересекаются пути воробьиных мигрантов двух групп: летящих с Урала и из Сибири на Ближний Восток и в Африку; летящих из Европейской России на Индийский субконтинент. Перед палеарктико-африканскими мигрантами осенью лежит небольшой полупустынный пояс Заволжья и восточного Предкавказья. Даже если считать, что многие из них не делают остановки на нижней Волге, ширина экологического барьера не превышает 500 км, причем этот барьер является не очень «жестким». После пересечения этих районов африканские мигранты попадают в северные предгорья Кавказа, а также, по-видимому, в долины Кавказского хребта, достаточно благоприятные для миграционных остановок. В отличие от палеарктико-африканских мигрантов, европейско-индийские мигранты осенью в северном Прикаспии только начинают пересечение аридного пояса Казахстана и Средней Азии, причем этот барьер в это время года является достаточно суровым (Dolnik, 1990). Ширина его (расстояние до экологически благоприятного района предгорий западного Тянь-Шаня) составляет порядка 1500 – 2000 км. Весной в результате развития эфемероидной растительности и высокой активности насекомых аридные районы Казахстана и Средней Азии представляют собой значительно менее неблагоприятные условия для остановок и жиронакопления мигрирующих воробьиных, чем осенью.

Цели настоящего исследования: 1) составить список дендрофильных и водно-болотных воробьиных птиц, которые используют Джаныбекский стационар как место миграционных остановок; 2) установить, различаются ли у воробьиных, мигрирующих в сторону ближневосточных и африканских зимовок, с одной стороны, и в сторону индийских зимовок, с другой стороны, основные параметры их миграционных остановок; 3) сравнить энергетическое состояние птиц разного происхождения, остановившихся в районе исследования осенью и весной; 4) определить, как экологические различия трассы пролета отражались на состоянии мигрантов до и после пересечения аридных районов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований. Исследования проводили в осенние сезоны миграции 2003 и 2004 гг. и во время весенней миграции 2005 г. на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН (49°24' с.ш., 46°48' в.д.). Стационар расположен на границе Волгоградской области России и Западно-Казахстанской области Казахстана, в глинистой полупустыне Северного Прикаспия в 375 км к северу от побережья Каспийского моря. На стационаре находятся искусственные лесонасаждения разнообразного видового состава, включающего дуб черешчатый *Quercus robur* L., разные виды клёна *Acer* spp., каштан конский *Aesculus hippocastanum* L., тополь белый *Populus alba* L., берёзу повислую *Betula pendula* Roth, ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L., ясень пенсильванский *F. pennsylvanica* Marshall и многие другие виды деревьев и кустарников, в том числе плодоносящие: рябину обыкновенную *Sorbus aucuparia* L., боярышник однопестичный *Crataegus monogyna* Jacq., барбарис обыкновенный *Berberis vulgaris* L., кизильник блестящий *Cotoneaster lucidus* Schltldl. и другие. Более подробное описание района отлова можно найти в работе С.Н. Карандиной и С.Д. Эрперт (1972). Эти насаждения общей площадью в 10 га являются искусственным оазисом, который предоставляет благоприятные кормовые условия как для насекомоядных птиц, так и для видов, питающихся ягодами.

Методы сбора данных. Отлов проводили с помощью паутинных сетей осенью с 3 по 18 сентября 2003 г., с 22 августа по 7 октября 2004 г. и весной с 14 по 26 мая 2005 г. Сети были открыты 24 часа в сутки, но птицы попадались только в светлое время суток. Контроль сетей производили каждый час в течение всего светлого времени суток. Пойманных птиц обследовали согласно правилам программы исследования Европейско-Африканской миграционной системы воробьиных (Baiglein et al., 1995). Длину крыла измеряли с точностью до 0.5 мм, массу до 0.1 г, балл жирности оценивали по 9-балльной шкале (Kaiser, 1993). Общая длина сетей составляла около 150 м в 2003 г., около 250 м в 2004 г. и 130 м весной 2005 г.

Всего нами было поймано 3837 особей 45-ти видов воробьиных мигрантов. Осенью в достаточном для анализа количестве (более 100 особей) были пойманы представители четырех видов дальних мигрантов (обыкновенная горихвостка *Phoenicurus phoenicurus* (Linnaeus, 1758), пеночка-весничка *Ph. trochilus* (Linnaeus, 1758), садовая славка *Sylvia borin* (Boddaert, 1783), малая мухоловка *Ficedula parva* (Bechstein, 1794)), трёх мигрантов на средние дистанции – зарянки *Erithacus rube-*

cula (Linnaeus, 1758), пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817) и певчего дрозда *Turdus philomelos* C.L. Brehm, 1831 и двух ближних мигрантов – большой синицы *Parus major* Linnaeus, 1758 и лазоревки *P. caeruleus* Linnaeus, 1758. Весной в значительном числе были пойманы только садовые славки и садовые камышевки *Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849. Одна из возможных причин этого – недостаточная полнота охвата сезона весенней миграции. Такие виды, как обыкновенная горихвостка, пеночка-весничка и малая мухоловка, по всей вероятности, мигрируют в более ранние сроки. Осенью большая часть сезона миграции дальних мигрантов была охвачена отловами.

Из этих видов лишь синицы в небольшом числе гнездятся на территории Джаныбекского стационара и его окрестностей (Линдеман и др., 2005). Все пойманные особи остальных видов и подавляющее большинство синиц являются транзитными мигрантами. Обыкновенная горихвостка, пеночка-весничка и садовая славка зимуют в Африке южнее Сахары (Moreau, 1972), пеночка-теньковка, по-видимому, на Ближнем Востоке и в восточном Средиземноморье, зарянка, скорее всего, в Закавказье. Все эти виды осенью в Джаныбеке мигрируют на юго-запад. Малая мухоловка и садовая камышевка относятся к палеарктико-индийским мигрантам. Осенью представители этих видов летят на юго-восток и пересекают аридно-высокогорный пояс Казахстана и Средней Азии (Cramp, 1992; Cramp, Perrins, 1993).

Методы анализа данных. Для оценки продолжительности миграционных остановок на основе данных мечения – повторного отлова были использованы стохастические модели Кормака – Джолли – Себера. Эти модели оценивают сохраняемость, что в контексте миграционных остановок означает вероятность того, что особь, присутствующая в районе отлова в день i , все еще будет присутствовать в день $i + 1$ (Титов, Чернецов, 1999; Чернецов, 2003). Эта оценка может рассматриваться как вероятность остаться на остановке, так как смертностью во время сравнительно непродолжительных миграционных остановок можно пренебречь (Schaub et al., 2001; Schaub, Jenni, 2001). Помимо ежедневной сохраняемости, Φ_i , модели оценивают также вероятность того, что особь, присутствующая в районе в день i , будет поймана в этот день $i + 1$ (вероятность отлова, p_i). Вероятность того, что заново пойманная особь – транзитная, $\tau = 1 - \Phi_1 / \Phi_2$, где Φ_1 – вероятность остановки в первый день, а Φ_2 – вероятность остановки в последующие дни (Титов, Чернецов, 1999; Salewski et al., 2007). Среднее значение продолжительности остановок (SL) и 95%-ный доверительный интервал определяли по формуле $SL = -1 / \ln \Phi$ (Титов, Чернецов, 1999).

Данные по разным годам (2003 и 2004) анализировали отдельно. У горихвостки-лысушки, садовой славки и малой мухоловки количество отловов было достаточным для анализа в оба года, у теньковки, веснички и зарянки – только в 2004 г. Итого было проанализировано 9 наборов данных. Данные анализировали с помощью пакета MARK 4.0 (White, Burnham, 1999). Для ранжирования моделей использовали информационный индекс Акайки (Burnham, Anderson, 1998). Соответствие моделей данным оценивали с помощью программы RELEASE, имеющейся в пакете MARK 4.0.

Жирность птиц оценивали путем вычитания рассчитанной тощей массы, т.е. средней массы птиц с данной длиной крыла и минимальным баллом жирности (0 по шкале Кайзера (Kaiser, 1993)) из массы тела пойманных птиц. Тощая масса тела для каждой длины крыла была рассчитана с помощью линейной регрессии (Volschakov et al., 2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дендрофильные воробьиные, остаивающиеся в Джаныбеке. Нами пойманы 4862 особи 45-ти видов дендрофильных и водно-болотных воробьиных, которые остаиваются на территории Джаныбекского стационара во время осеннего и весеннего пролёта (табл. 1). Массовыми пролётными видами являются зарянка, обыкновенная горихвостка, певчий дрозд, садовая славка, пеночка-теньковка, пеночка-весничка, малая мухоловка, большая синица и лазоревка. Большая синица и лазоревка, хотя и гнездятся на территории и в окрестностях Джаныбекского стационара (Линдемман и др., 2005), в наших отловах представлены прежде всего пролётными особями. На это явно указывают данные по фенологии пролёта этих видов (см. ниже). Тот факт, что два вида синиц не просто совершают ближние миграции, но и пересекают экологические барьеры (которыми для этих сугубо дендрофильных видов, несомненно, являются безлесные биотопы сухих степей и полупустынь северного Прикаспия) шириной в сотни километров, весьма примечательны. Это показывает, что данные виды не так плохо адаптированы к сезонным миграциям, как часто считают (Nilsson et al., 2006).

Таблица 1

Число дендрофильных и околоводных воробьиных, пойманных на Джаныбекском стационаре в 2003 – 2005 гг., а также средняя масса видов, для которых $n > 10$

Вид	Осень 2003 г.		Осень 2004 г.		Весна 2005 г.	
	<i>n</i>	Масса, г ± SE	<i>n</i>	Масса, г ± SE	<i>n</i>	Масса, г ± SE
1	2	3	4	5	6	7
<i>Anthus trivialis</i>	0	–	4	–	0	–
<i>T. troglodytes</i>	0	–	3	–	0	–
<i>Prunella modularis</i>	0	–	17	17.61 ± 0.35	0	–
<i>Erithacus rubecula</i>	6	–	211	15.10 ± 0.08	0	–
<i>Luscinia luscinia</i>	4	–	14	26.31 ± 0.56	8	–
<i>Luscinia svecica</i>	3	–	37	16.06 ± 0.20	0	–
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	105	15.21 ± 0.14	464	15.22 ± 0.08	5	–
<i>Turdus philomelos</i>	9	–	103	65.72 ± 0.46	0	–
<i>Turdus iliacus</i>	0	–	4	–	0	–
<i>Turdus viscivorus</i>	0	–	2	–	0	–
<i>Turdus pilaris</i>	0	–	1	–	0	–
<i>Turdus merula</i>	0	–	23	85.21 ± 1.17	0	–
<i>Locustella fluviatilis</i>	6	–	19	18.75 ± 0.47	0	–
<i>Locustella.luscinioides</i>	1	–	0	–	0	–
<i>Hippolais icterina</i>	2	–	0	–	0	–
<i>Hippolais caligata</i>	0	–	0	–	1	–
<i>Acrocephalus agricola</i>	0	–	2	–	0	–
<i>A. dumetorum</i>	5	–	30	14.29 ± 0.36	130	11.28 ± 0.06

РОЛЬ ДЖАНЫБЕКСКОГО ОАЗИСА

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>A. palustris</i>	4	–	9	–	12	12.19 ± 0.32
<i>A. schoenobaenus</i>	2	–	5	–	27	12.44 ± 0.21
<i>A. scirpaceus</i>	0	–	20	13.14 ± 0.29	6	–
<i>Sylvia atricapilla</i>	26	19.51 ± 0.40	50	18.30 ± 0.26	1	–
<i>S. borin</i>	167	20.40 ± 0.18	439	20.06 ± 1.00	110	18.89 ± 0.16
<i>S. communis</i>	1	–	31	16.74 ± 0.37	16	15.01 ± 0.27
<i>S. curruca</i>	6	–	43	12.45 ± 0.18	0	–
<i>S. nisoria</i>	0	–	1	–	4	–
<i>Phylloscopus collybita</i>	29	7.50 ± 0.13	318	7.73 ± 0.05	2	–
<i>Ph. inornatus</i>	0	–	2	–	0	–
<i>Ph. sibilatrix</i>	1	–	9	–	0	–
<i>Ph. trochilus</i>	26	8.76 ± 0.19	252	9.12 ± 0.07	17	8.79 ± 0.19
<i>Muscicapa striata</i>	20	15.26 ± 0.34	89	16.19 ± 0.18	3	–
<i>Ficedula hypoleuca</i>	2	–	11	11.71 ± 0.25	0	–
<i>Ficedula albicollis</i>	0	–	5	–	0	–
<i>Ficedula parva</i>	181	9.74 ± 0.05	571	9.49 ± 0.03	0	–
<i>P. major</i>	20	18.60 ± 0.18	212	17.89 ± 0.08	1	–
<i>P. caeruleus</i>	13	11.58 ± 0.20	759	11.09 ± 0.03*	7	–
<i>Parus ater</i>	0	–	3	–	0	–
<i>Certhia familiaris</i>	0	–	1	–	0	–
<i>Lanius collurio</i>	0	–	6	–	0	–
<i>Oriolus oriolus</i>	0	–	0	–	1	–
<i>Fringilla coelebs</i>	1	–	54	20.29 ± 0.26	0	–
<i>F. montifringilla</i>	0	–	3	–	0	–
<i>Carduelis spinus</i>	0	–	8	–	0	–
<i>Carpodacus erythrinus</i>	6	–	11	23.98 ± 0.91	18	21.89 ± 0.53
<i>C. coccythraustes</i>	1	–	0	–	0	–

* Для массы тела *Parus caeruleus* $n = 589$, так как из-за недостатка времени многие лаворезки были выпущены без взвешивания.

Фенология осенней миграции. Данные по фенологии относятся к 2004 г., когда период отлова покрывал достаточно продолжительный срок. Миграция садовой славки продолжалась с начала периода отлова (22 августа) до 3 октября, 90% птиц были пойманы до 19 сентября. В тот же день была зафиксирована последняя волна отловов (24 особи). Обыкновенных горихвосток отлавливали с начала работы до 6 октября, 90% из них были пойманы до 3 октября, т.е. пролёт продолжался до конца периода наших отловов. Пеночку-теньковку отмечали с начала работы до 7 октября, но 90% птиц были пойманы, начиная с 16 сентября. В тот же день была зафиксирована первая волна пролёта (18 птиц). Пеночек-весничек отлавливали с начала периода отловов до 6 октября, 90% были пойманы до 3 октября, т.е. интенсивная миграция отмечена до конца периода отлова. Малых мухоловок отлавливали с начала периода исследований до 6 октября, при этом 90% птиц были пойманы до 24 сентября. Однако следует отметить, что до последнего дня отлова отлавливались по 9 – 11 птиц в день, т.е. достаточно интенсивная миграция имела место в течение всего периода работы.

Зарянок отлавливали с 16 сентября до 7 октября в 2004 г. (в 2003 г. первая особь была поймана 13 сентября), но 90% птиц были пойманы, начиная с 27 сен-

тября, когда имела место первая волна отловов этого вида (10 птиц). Первый отлов певчего дрозда произошёл 3 сентября, следующий – 18 сентября, 90% птиц были пойманы, начиная с 27 сентября, когда имела место первая волна отловов. Отловы больших синиц происходили на протяжении всего периода работы, 90% птиц были пойманы, начиная с 8 сентября. Первая волна пролёта (29 особей) была зафиксирована 28 сентября. Такой же характер имел и пролёт лазоревки: 90% особей были пойманы, начиная с 27 сентября, когда за один день были пойманы 228 особей.

Продолжительность остановок осенью. В четырех наборах данных из 9-ти проанализированных (у садовой славки в 2003 г., обыкновенной горихвостки, зарянки и малой мухоловки в 2004 г.) предпочитаемой моделью оказалась модель с транзитными особями (см. табл. 1). В этом случае оценена вероятность остаться после дня первого отлова (Φ_1) и вероятность остаться в последующие дни (Φ_2). В пяти других случаях данные наилучшим образом описывались моделью с постоянными (независимыми от времени) вероятностью остановки (Φ) и вероятностью отлова (p).

Самые короткие остановки делали пеночки-веснички (в среднем 0.84 дня, 95%-ный доверительный интервал 0.40 – 2.64 дня), самые длинные – нетранзитные садовые славки в 2003 г. (4.41 дня, 95%-ный доверительный интервал 3.09 – 6.77 дня; табл. 2).

Таблица 2

Продолжительность осенних остановок у воробьиных мигрантов в Джаныбеке

Вид, год	% особей, совершающих однодневную остановку	Φ_1 , среднее, и 95%-ный доверительный интервал	Φ_2 (или Φ), среднее, и 95%-ный доверительный интервал	Продолжительность остановки, дни (среднее и 95%-ный доверительный интервал)
<i>S. borin</i> * 2003	58	0.313; 0.182 – 0.482	0.746; 0.620 – 0.841	3.41 (2.09 – 5.77)
<i>S. borin</i> * 2004	–	–	0.572; 0.443 – 0.693	1.79 (1.23 – 2.73)
<i>Ph. phoenicurus</i> * 2003	–	–	0.576; 0.383 – 0.748	1.81 (1.04 – 3.44)
<i>Ph. phoenicurus</i> * 2004	80	0.139; 0.080 – 0.231	0.684; 0.575 – 0.776	2.63 (1.81 – 3.94)
<i>Ph. collybita</i> ** 2004	–	–	0.695; 0.564 – 0.800	2.75 (1.75 – 4.48)
<i>Ph. trochilus</i> * 2004	–	–	0.307; 0.083 – 0.685	0.85 (0.40 – 2.64)
<i>E. rubecula</i> ** 2004	65	0.215; 0.128 – 0.338	0.614; 0.424 – 0.774	2.05 (1.17 – 3.90)
<i>F. parva</i> *** 2003	–	–	0.712; 0.540 – 0.839	2.94 (1.62 – 5.70)
<i>F. parva</i> *** 2004	55	0.221; 0.109 – 0.396	0.490; 0.378 – 0.602	1.40 (1.03 – 1.97)

* – дальний палеарктико-африканский мигрант; ** – мигрант на средние дистанции, по-видимому, зимует на Ближнем Востоке; *** – дальний палеарктико-индийский мигрант.

Масса тела мигрантов осенью. Масса тела значительно различалась между годами (2003 и 2004) только у малой мухоловки ($t = 4.18$; $p < 0.001$). Поэтому для всех остальных видов в табл. 3 указаны объединенные данные за оба года. Садовые славки и обыкновенные горихвостки, которые в дальнейшем были пойманы повторно, весили при первом отлове значительно меньше, чем особи, впоследствии не пойманные ($t = 4.37$ и $t = 3.61$ соответственно; $p < 0.001$). У малой мухоловки в 2004 г. подобные различия были на грани статистической значимости ($t = 1.92$; $p = 0.061$). У пеночки-веснички, зарянки и малой мухоловки в 2003 г. эти различия были незначимыми, возможно, из-за небольшого числа повторно пойманных птиц (табл. 3).

Таблица 3

Масса тела у мигрантов осенью 2003 – 2004 гг. в Джаныбеке

Вид	Масса тела, среднее ± SE, n	Запасы жира, % ± SE	Масса тела птиц, давших повторные отловы, среднее ± SE, n	Масса тела птиц, не давших повторных отловов, среднее ± SE, n
<i>S. borin</i> *	20.16 ± 0.087; 599	14.5 ± 0.36	18.88 ± 0.306; 43	20.26 ± 0.090; 556
<i>Ph. phoenicurus</i> *	15.13 ± 0.067; 564	11.4 ± 0.38	14.21 ± 0.265; 36	15.19 ± 0.069; 528
<i>Ph. collybita</i> **	7.71 ± 0.046; 344	8.7 ± 0.48	7.72 ± 0.253; 22	7.71 ± 0.046; 322
<i>Ph. trochilus</i> *	9.08 ± 0.067; 276	13.0 ± 0.55	8.53 ± 0.711; 6	9.10 ± 0.067; 270
<i>E. rubecula</i> **	15.12 ± 0.036; 217	4.3 ± 0.48	14.94 ± 0.184; 25	15.14 ± 0.085; 192
<i>F. parva</i> *** 2003	9.74 ± 0.052; 180	7.5 ± 0.49	9.47 ± 0.184; 16	9.77 ± 0.042; 164
<i>F. parva</i> *** 2004	9.49 ± 0.031; 569	5.4 ± 0.30	9.27 ± 0.117; 40	9.50 ± 0.032; 529

Примечание. Масса тела птиц, давших и не давших повторные отловы, выделена жирным шрифтом в тех случаях, когда различия были значимы или на грани статистической значимости (см. текст). Условные обозначения см. табл. 2.

В большинстве случаев масса тела не различалась у разных возрастных групп (садовая славка: $n_{sad} = 382$, $n_{ad} = 51$, $t = 0.76$; $p = 0.45$; самцы обыкновенной горихвостки: $n_{sad} = 174$, $n_{ad} = 90$, $t = 1.24$; $p = 0.22$; пеночка-весничка: $n_{sad} = 159$, $n_{ad} = 90$, $t = 0.001$; $p = 0.999$; малая мухоловка в 2003 г.; $n_{sad} = 160$, $n_{ad} = 20$, $t = 0.73$; $p = 0.47$; зарянка: $n_{sad} = 157$, $n_{ad} = 54$, $t = 1.38$; $p = 0.17$). Лишь в 2004 г. взрослые малые мухоловки были значимо тяжелее, чем молодые (молодые: 9.45 г, $SE = 0.03$, $n = 505$; взрослые: 9.80 г, $SD = 0.10$, $n = 64$; $t = 3.43$; $p = 0.001$).

Изменение массы тела на остановках осенью. По данным повторных отловов, среднее изменение массы тела за весь период миграционной остановки в Джаныбекском оазисе было небольшим и колебалось от +0.20 г у садовой славки до -0.19 г у зарянки (табл. 4). При этом средняя скорость изменения массы тела составляла от +0.10 г/день у обыкновенной горихвостки до -0.11 г/день у садовой славки. У последнего вида, несмотря на самое высокое в среднем увеличение массы тела, наблюдалась самая низкая (отрицательная) скорость изменения массы.

Таблица 4

Изменения массы тела птиц по данным повторных отловов во время миграционных остановок осенью

Вид	Среднее изменение массы, г ± SE	Средняя скорость изменения массы, г/ день ⁻¹ ± SE	n
<i>S. borin</i> *	0.20 ± 0.202	-0.11 ± 0.065	72
<i>Ph. phoenicurus</i> *	0.16 ± 0.136	0.10 ± 0.082	64
<i>Ph. collybita</i> **	-0.02 ± 0.115	-0.02 ± 0.041	29
<i>Ph. trochilus</i> *	0.08 ± 0.202	0.09 ± 0.107	11
<i>E. rubecula</i> **	-0.19 ± 0.090	-0.08 ± 0.047	52
<i>F. parva</i> ***	0.04 ± 0.048	0.03 ± 0.032	123

Примечание. Условные обозначения см. табл. 2, 3.

Это связано с тем, что значительная часть птиц, быстро терявших массу, останавливались на короткие сроки, а особи, набиравшие массу, делали более продолжительные остановки. Пороговое значение продолжительности остановки, при превышении которого общее изменение массы становилось в среднем положительным, составило у садовой славки 1.3 дня.

Весенние миграционные остановки. Период отлова весной (с 14 по 26 мая) был короток и не включал существенную часть периода миграции. Пролет некото-

рых видов, многочисленных осенью и пойманных в малом числе весной (пеночка-теньковка, пеночка-весничка, обыкновенная горихвостка), по всей вероятности, проходил в более ранние сроки (Линдеман, 1971). Весной в значительном количестве были пойманы лишь два вида: садовая камышевка и садовая славка. Малое количество повторных отловов не позволило нам оценить продолжительность весенних остановок, но сам факт, что из 110 садовых слявок весной в следующие после кольцевания дни не была поймана ни одна (осенью – 43 из 599; 7%) указывает на то, что подавляющее большинство птиц останавливались на один день. Масса тела садовых камышевок и садовых слявок весной, после пересечения южных аридных районов, была значимо ниже, чем осенью перед их пересечением (см. табл. 1). Средняя масса тела садовых камышевок осенью превышала весенние значения на 26%. У садовой слявки, которая осенью в северном Прикаспии не находится перед большим экологическим барьером, масса тела в разные сезоны различалась всего на 6%.

ОБСУЖДЕНИЕ

В безлесной полупустыне Джаныбекский оазис достаточно сильно отличается от окружающего его ландшафта большим количеством разнообразных древесных растений и кустарников. Во время сезонных миграций птиц это место, несомненно, привлекает многие дендрофильные виды воробьиных в качестве места остановки и восстановления энергетических ресурсов между миграционными бросками. Большая концентрация останавливающихся воробьиных делает это место очень удобным для отлова и исследования поведения и энергетического состояния мигрантов.

Полученные нами данные показывают, что во время осенней миграции Джаныбекский оазис для останавливающихся здесь дендрофильных птиц играет большую роль как место остановки и жиронакопления (см. также Chernetsov et al., 2007). Садовая славка, обыкновенная горихвостка, оба вида пеночек, зарянка, оба вида синиц мигрируют осенью к африканским и ближневосточным зимовкам и находятся перед относительно небольшим экологическим барьером полупустынь Заволжья и Калмыкии. Уже в предгорьях Северного Кавказа они имеют возможность остановиться и пополнить запасы энергии. Малые мухоловки и садовые камышевки мигрируют осенью в юго-восточном направлении и находятся перед началом пересечения значительного аридного пояса, за которым лежит высокогорный пояс Средней Азии.

Средняя масса садовых камышевок в Джаныбеке осенью, перед началом пересечения аридного барьера, намного превышала массу птиц, пойманных в разных районах пустынь Средней Азии и южного Казахстана (Булюк, 1985; Яблонкевич и др., 1991, 1992). В противоположность садовым камышевкам, малые мухоловки, также зимующие в Индии, осенью перед пересечением пустынной зоны не набирали больших запасов жира (см. табл. 3). Не исключено, что они прибывали осенью в Джаныбек с небольшой начальной массой и демонстрировали небольшую эффективность остановок и скорость набора массы отчасти из-за своих особенно-

стей экологии питания и соответствующей ей миграционной стратегии. Экологически сходная серая мухоловка *Muscicapa striata* (Pallas, 1764) также не набирает больших запасов жира перед миграцией через Сахару, в отличие от других видов дальних мигрантов (Schaub, Jenni, 2000).

Палеарктико-африканские мигранты, которые не пересекают на этом отрезке миграционной трассы существенного экологического барьера, осенью имеют в северном Прикаспии умеренную массу и жирность (см. табл. 1). Средняя масса садовых славков (см. табл. 3) и доля птиц с массой более 22 г (17%) были выше, чем в большинстве точек в центральной Европе, но ниже, чем в большинстве точек в северном Средиземноморье (Bairlein, 1991). Однако жирность дальних африканских мигрантов в Джаныбеке несколько выше, чем жирность мигрантов на средние дистанции (пеночки-теньковки и зарянки, см. табл. 3). Кроме того, соотношение взрослых и молодых птиц в отловах не сильно отличается от ожидаемого осенью, исходя из продуктивности популяций (от 7.9 : 1 у малой мухоловки до 1.8 : 1 у пеночки-веснички), т.е. эффекта побережья (Паевский, 2008) не наблюдается. Таким образом, во-первых, пространственная стратегия осенней миграции сходна у обеих возрастных групп палеарктико-африканских мигрантов. Во-вторых, энергетическая стратегия миграции сходна у молодых и взрослых птиц из числа дальних мигрантов, как с индийских, так и с африканских зимовок.

Садовые славки и обыкновенные горихвостки, давшие повторные отловы, имели при первом отлове значимо более низкую массу, чем не пойманные впоследствии (см. табл. 3). Именно птицы двух этих видов в наибольшей степени увеличивали массу в ходе пребывания на остановке в Джаныбекском оазисе (см. табл. 4). По-видимому, виды, которые отлавливаются с существенными запасами жира (помимо двух названных – пеночка-весничка и садовая камышевка из числа палеарктико-индийских мигрантов), в основном накапливают их до начала пересечения аридной зоны, в лесостепи, где площадь оптимальных для них биотопов значительна.

Любопытно, что в отловах ни разу не встречались представители ещё одного вида воробьиных, обычного на большей части Европейской России и зимующего на Индийском субконтиненте – зелёной пеночки *Phylloscopus trochiloides* (Sundevall, 1837). Или осенняя миграция зелёной пеночки проходит так рано, что полностью заканчивается уже к 22 августа, или птицы этого вида огибают полупустыни и пустыни Казахстана и Средней Азии с северо-востока, аналогично тому, как сибирско-африканские мигранты огибают этот район с северо-запада (Большаков, 2001; Bolshakov 2002, 2003; Chernetsov et al., 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Во время осенней миграции Джаныбекский оазис для останавливающихся здесь дендрофильных птиц играет большую роль как место остановки и жиронакопления. Палеарктико-африканские мигранты, которые не пересекают на этом отрезке миграционной трассы существенного экологического барьера, осенью имеют в северном Прикаспии умеренную массу и жирность. Палеарктико-индийские ми-

гранты ведут себя по-разному: садовые камышевки накапливают значительные энергетические резервы перед пересечением пустынь и гор Казахстана и Средней Азии, в то время так малые мухоловки пересекают этот экологический барьер без значительного жира накопления. Весной, когда аридный барьер значительно менее жёсток, чем осенью, роль Джаныбекского оазиса в качестве места остановки менее существенна.

Авторы благодарны М.К. Сапанову и М.Л. Сиземской за предоставленную возможность проведения исследований на Джаныбекском стационаре Института лесоведения РАН и за разнообразную помощь, оказанную во время работы. И.С. Никишена, М.Ю. Марковец, А.К. Шавлохов, Т.В. Питеркина и И.Н. Панов помогали в кольцевании птиц, за что авторы им крайне признательны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков К.В. Итоги крупномасштабного исследования ночной миграции птиц в аридно-высокогорной зоне запада Центральной Азии // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Тр. Междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» / Под ред. Е.Н. Курочкина, И.И. Рахимова. Казань: Магариф, 2001. С. 372 – 393.

Булюк В.Н. Масса тела и жирность птиц, пойманных осенью в юго-восточных Каракумах и восточном Прикаспии // Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана / Под ред. В.Р. Дольника / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985. С. 98 – 118.

Дольник В.Р. Проблемы миграций птиц над аридными и горными районами Средней Азии // Орнитология. 1982. Т. 17. С. 13 – 17.

Дольник В.Р. Энергетические ресурсы птиц, перелетающих аридные и горные пространства Средней Азии и Казахстана / Под ред. В.Р. Дольника / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985 а. 197 с.

Дольник В.Р. Ночные миграции птиц над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана / Под ред. В.Р. Дольника / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985 б. 149 с.

Карандина С.Н., Эрперт С.Д. Климатическое испытание древесных пород в Прикаспийской полупустыне. М.: Наука, 1972. 128 с.

Линдеман Г.В. Птицы искусственных лесных насаждений в глинистой полупустыне Северного Прикаспия // Животные искусственных насаждений в глинистой полупустыне / Под ред. А.А. Роде. М.: Наука, 1971. С. 120 – 151.

Линдеман Г.В., Абатуров Б.Д., Быков А.В., Лопушков В.А. Динамика населения позвоночных животных заволжской полупустыни. М.: Наука, 2005. 252 с.

Паевский В.А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 235 с.

Титов Н.В., Чернецов Н.С. Стохастические модели как новый метод оценки продолжительности миграционных остановок птиц // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119, № 4. С. 396–403.

Чернецов Н.С. Экология и поведение воробьиных птиц на миграционных остановках: постановка проблемы // Орнитология. 2003. Т. 30. С. 136 – 146.

Яблонкевич М.Л., Виноградова Н.В., Марковец М.Ю., Паевский В.А., Пантелеев А.В., Смирнова Т.В., Шаповал А.П., Шумаков М.Е. Масса тела и энергетические резервы птиц, пойманных весной и осенью в южном Приаралье // Эколого-популяционные исследования птиц / Под ред. В.А. Паевского / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1991. С. 195 – 217.

РОЛЬ ДЖАНЫБЕКСКОГО ОАЗИСА

Яблонкевич М.Л., Виноградова Н.В., Шаповал А.П., Шумаков М.Е. Результаты прижизненного обследования некоторых видов воробьиных птиц, пойманных весной и осенью в долине реки Мургаб (Туркмения) // Вопросы экологии популяций птиц / Под ред. В.А. Павского / Зоол. ин-т АН СССР. СПб., 1992. С. 117 – 168.

Янушевич А.И., Абдулсаямов И.А., Гаврилов Э.И., Юрлов К.Т., Кашкаров Д.Ю., Эминов А., Ажимуратов К.А. Ландшафтно-экологические закономерности миграций птиц в континентальных районах западной части Азии // Орнитология. 1982. Т. 17. С. 8 – 12.

Bairlein F. Body weights and fat deposition of Palaearctic passerine migrants in the central Sahara // *Oecologia*. 1985. Vol. 66. P. 141 – 146.

Bairlein F. How do migratory songbirds cross the Sahara? (a review) // *Trends Ecol. Evol.* 1988 a. Vol. 3. P. 191 – 194.

Bairlein F. Herbstlicher Durchzug, Körpergewichte und Fettdeposition von Zugvögeln in einem Rastgebiet in Nordalgerien // *Vogelwarte*. 1988 b. Vol. 34. P. 237–248.

Bairlein F. Body mass of Garden Warblers (*Sylvia borin*) on migration: a review of field data // *Vogelwarte*. 1991. Vol. 36. P. 48–61.

Bairlein F., Jenni L., Kaiser A., Karlsson L., van Noordwijk A., Peach W., Pilaastro A., Spina F., Walinder G. European – African Songbird Migration Network. Manual of Field Methods / Ed. F. Bairlein. Wilhelmshaven: IFV, 1995. 26 p.

Biebach H. Strategies of trans-Sahara migrants // *Bird migration* / Ed. E. Gwinner. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1990. P. 352 – 367.

Biebach H., Bauchinger U. Energetic savings by organ adjustment during long migratory flights in Garden Warblers (*Sylvia borin*) // *Avian Migration* / Eds. P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein. Berlin; Heidelberg: Springer, 2003. P. 269 – 280.

Biebach H., Friedrich W., Heine G. Interaction of body mass, fat, foraging and stopover period in trans-sahara migrating passerine birds // *Oecologia*. 1986. Vol. 69, № 3. P. 370 – 379.

Biebach H., Friedrich W., Heine G., Jenni L., Jenni-Eiermann S., Schmidl D. The daily pattern of autumn bird migration in the northern Sahara // *Ibis*. 1991. Vol. 133, № 4. P. 414 – 422.

Biebach H., Biebach I., Friedrich W., Heine G., Partecke J., Schmidl D. Strategies of passerine migration across the Mediterranean Sea and the Sahara Desert: a radar study // *Ibis*. 2000. Vol. 142, № 4. P. 623 – 634.

Bolshakov C.V. The Palaearctic-African bird migration system: the role of desert and highland barrier of western Asia // *Ardea*. 2002. Vol. 90, № 3. P. 515–523.

Bolshakov C.V. Nocturnal migration of passerines in the desert-highland zone of western Central Asia: selected aspects // *Avian Migration* / Eds. P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein. Berlin; Heidelberg: Springer, 2003. P. 225 – 236.

Bolshakov C., Bulyuk V., Chernetsov N. Spring nocturnal migration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*: departure, landing and body condition // *Ibis*. 2003. Vol. 145, № 1. P. 106 – 112.

Bulyuk V.N., Chernetsov N. Nocturnal passage of passerines in Western Kazakhstan in autumn // *J. Arid Environments*. 2005 a. Vol. 61, № 4. P. 603–607.

Bulyuk V.N., Chernetsov N. Why fewer Siberian-African passerines cross the deserts of western Central Asia in autumn than during return migration in spring? // *Alauda*. 2005 b. Vol. 73, № 3. P. 256 – 257.

Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and inference – an information theoretic approach. Berlin: Springer, 1998. 353 p.

Chernetsov N., Bulyuk V.N., Ktitorov P. Migratory stopovers of passerines in an oasis at the crossroads of the African and Indian flyways // *Ring and Migration*. 2007. Vol. 23, № 4. P. 243 – 251.

Chernetsov N., Kishkinev D., Gashkov S., Kosarev V., Bolshakov C.V. Migratory programme of juvenile pied flycatchers, *Ficedula hypoleuca*, from Siberia implies a detour around Central Asia // *Anim. Behav.* 2008. Vol. 75, № 2. P. 539 – 545.

- Cramp S.* The Birds of the Western Palaearctic / Ed. S. Cramp. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. Vol. VI. 728 p.
- Cramp S., Perrins C.M.* The Birds of the Western Palaearctic / Eds. S. Cramp., C.M. Perrins. Oxford: Oxford Univ. Press, 1993. Vol. VII. 577 p.
- Dolnik V.R.* Bird migration across arid and mountainous regions of Middle Asia and Kazakhstan // Bird migration / Ed. E. Gwinner. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 1990. P. 368 – 386.
- Irwin D.E., Irwin J.H.* Siberian migratory divides. Role of seasonal migration in speciation // Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration / Eds. R. Greenberg, P.P. Marra. Baltimore; London: The John Hopkins Univ. Press, 2005. P. 27 – 40.
- Kaiser A.* A new multi-category classification of subcutaneous fat deposits on song birds // J. Field Ornithol. 1993. Vol. 64. P. 246 – 255.
- Moreau R.E.* The Palearctic-African Bird Migration Systems. London; New York: Academic Press, 1972. 384 p.
- Nilsson A.L.K., Alerstam T., Nilsson J.-Å.* Do partial and regular migrants differ in their responses to weather? // Auk. 2006. Vol. 122, № 2. P. 537 – 547.
- Salewski V., Thoma M., Schaub M.* Stopover of migrating birds: simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture-recapture analyses // J. Ornithol. 2007. Vol. 148, № 1. P. 29 – 37.
- Schaub M., Jenni L.* Body-mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route // J. Ornithol. 2000. Vol. 141. P. 441 – 460.
- Schaub M., Jenni L.* Stopover duration of three warbler species along their autumn migration route // Oecologia. 2001. Vol. 128. P. 217 – 227.
- Schaub M., Pradel R., Jenni L., Lebreton J.-D.* Migrating birds stop over longer than usually thought: an improved capture-recapture analysis // Ecology. 2001. Vol. 82, № 3. P. 852 – 859.
- White G.C., Burnham K.P.* Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. 1999. Vol. 46. Suppl. P. 120 – 139.