

**Параметры осенней миграционной остановки
молодых зябликов (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758)
в восточной части Русской равнины**

© 2026. Г. Л. Накул, к. б. н., н. с.,
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: nakul@ib.komisc.ru

За пятилетний период осуществлён отлов молодых зябликов с целью определения параметров их миграционной остановки (сроки и динамика пролёта, длительность миграционной остановки, линька в процессе миграции и скорость жиронакопления птиц во время миграционной остановки) в условиях таёжной зоны на востоке Русской равнины. Были проанализированы данные первичных отловов 416 птиц, из которых повторно было отловлено 20 особей. Средняя длительность миграционной остановки для молодых зябликов составила 1 день. В первые сутки птицы теряют около 5 % от среднего значения массы тела, но в последующие дни происходит восстановление потерь. Более длительные остановки значительно выгодней для молодых птиц, поскольку позволяют им увеличить запасы «топлива» и повысить шансы благополучно провести следующий миграционный бросок. Остаётся открытым вопрос, насколько оптимальны экологические условия миграционных остановок в речных долинах на востоке Русской равнины.

Ключевые слова: *Fringilla coelebs* L., осенняя миграция, миграционная остановка, скорость жиронакопления.

**Parameters of autumn migratory stopover
of young chaffinches (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758)
in the Eastern Russian Plain**

© 2026. G. L. Nakul ORCID: 0000-0001-9643-5663
Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
e-mail: nakul@ib.komisc.ru

Over a five-year period, young chaffinches were captured to determine the parameters of their migratory stopover (timing and dynamics of flight, duration of migratory stopover, molting during migration, and the rate of birds' fat accumulation during migratory stopover) in the taiga zone in the Eastern Russian Plain. The data from the 416 birds' initial captures were analyzed, only 20 individuals of which were recaptured. The average migratory stopover for young chaffinches lasted 1 day. During the first day the birds lose about 5 % of their average body weight, but in the following days, the losses are restored. The behavioral strategy of young chaffinches at migratory stopovers in the Eastern Russian Plain coincides with the general behavioral strategy of many passerines, regardless of the continent and species. This species is characterized by a combination of post-juvenile molting and autumn migration, which reduces the rate of fat accumulation, but does not prevent an increase in body weight due to other types of tissue. The combination of two costly physiological processes occurs in conditions where the species does not need to make long migration and overcome extensive ecological barriers, and as a result, chaffinches make minimal migratory stopovers. Longer stopovers are much more beneficial for young birds, since they allow them to increase their "fuel" reserves and increase their chances of successfully completing the next migration.

Keywords: *Fringilla coelebs* L., autumn migration, migratory stopover, rate of fat accumulation.

Миграция птиц – это их перемещение из мест размножения к местам зимовок, включающее в себя миграционные остановки [1].

На остановках птицы тратят почти 90 % времени миграции и 2/3 своих энергетических миграционных затрат [1–3]. Исследование

особенностей миграционных остановок стало важным элементом в изучении проблем миграции [1, 2], поскольку качество местообитаний и их количество на миграционном пути может играть ключевую роль в динамике популяции в дальнейшем [4]. Выбор оптимальной стратегии поведения на маршрутах, остановках, а также адаптационная гибкость птиц к местным условиям играют решающую роль для минимизации риска смерти и поддержания определённого физиологического состояния организма вне периода размножения [5]. Параметры миграционной остановки включают в себя такие элементы как продолжительность остановки во времени, скорость изменения массы мигрирующей птицы на остановке и взаимозависимость указанных параметров [4]. Наибольший интерес представляет процесс изменения массы и жирности тела птицы в период миграции [6], поскольку может характеризовать важность остановки на момент миграции и влиять на скорость дальнейшего пролёта особи [7]. Динамика мышечной массы редко изучалась у воробьиных видов птиц в местах, которые не находятся в непосредственной близости к экологическим барьерам [8]. Таким образом, для понимания адаптации птиц на местах остановок во время всего пути миграции необходим подробный анализ внутривидовых различий и особенностей путей совершенствования адаптивных свойств вида в меняющихся условиях на путях пролёта.

Зяблик *Fringilla coelebs* один из самых многочисленных и распространённых гнездящихся видов Европы [9–13], численность которого к началу двадцать первого века насчитывала от 83 до 240 млн пар [14]. На территории Европейской части России миграция вида подробно изучена в её западных регионах, охватывающих Ленинградскую [15–17] и Калининградскую области [18–23]. В этих работах подробно рассмотрены сроки пролёта, скорость миграционного движения, особенности физиологического состояния зябликов в период миграции. В восточной части Русской равнины подобные исследования по зябликам не проводились.

Целью настоящего исследования является определение основных параметров миграционной остановки молодых зябликов в условиях долин таёжных рек на востоке Русской равнины.

Материал и методы исследований

Район исследований. В основу работы положены результаты отловов птиц в до-

лине среднего течения р. Сысолы, которая определена как ключевая орнитологическая территория международного значения для многих гнездящихся и мигрирующих птиц [24]. Бассейн этой реки расположен в северо-восточной части восточно-европейской равнины, примерно в 450 км к западу от северного Урала в подзоне средней тайги. Река протекает с юга на север и является одним из главных притоков р. Вычегды, которая входит в речной бассейн Северной Двины. Птиц отлавливали в с. Межадор (61°08'37.05" с. ш. 50°19'52.38" в. д.). Территория отловов характеризуется высоким разнообразием биотопов: сенокосные луга и ивовые заросли граничат с крапивными пустошами, зарослями борщевика Сосновского, частными картофельными огородами, зарослями плодово-ягодных кустарников и деревьями (берёза, черёмуха, сосна обыкновенная), как отдельно стоящими, так и растущими группами. Эти условия являются благоприятными как для насекомоядных птиц, так и для видов, питающихся ягодами и семенами различных культурных и диких растений.

Материал и методы отлова. Материал собран в августе-сентябре 2015–2017 гг. и в сентябре 2019 г. в долине среднего течения р. Сысолы (Республика Коми). Всего проанализировано 416 особей зябликов, из них повторно пойманы 20 птиц, что составило 5 % от общего объёма отловленных особей. Отлов проведён стандартными паутиными сетями длиной 5–12 м, общая протяжённость которых составила 120 м. Сети расставляли в местах концентрации птиц. Проверка сетей проходила ежедневно в светлое время суток с интервалом в 1–2 ч. Ночью птицы в сети не попадались. Стадии линьки описаны по схеме, принятой для зябликов [25]. Массу тела измеряли электронными весами (МН-696, Китай, 0,01–600 г) с точностью до 0,01 г. Для расчётов продолжительности миграционной остановки зябликов использованы данные по времени поимки птиц, начиная с первой миграционной волны (табл. 1). Для исключения местных птиц из выборок для анализа скорости жиронакопления вошли данные особей, которые впервые были отловлены ближе к медианной дате миграции и имели стадию линьки не ниже четвертой.

Методы анализа данных. Для каждого параметра (длина крыла, начальная и конечная масса тела, начальная и конечная жирность) рассчитывали среднюю и стандартную ошибку. Для оценки значимости различий

Таблица 1 / Table 1

Динамика осенней миграции молодых зябликов / Dynamics of chaffinch autumn migrations

Год исследования Research year	Даты миграционных волн / The dates of migration waves			Медиана пролёта Median migration
	первая / the 1st	вторая / the 2nd	третья / the 3d	
2015	07.09–10.09	15.09–17.09	–	9.09
2016	29.08–1.09	07.09–09.09	14.09–16.09	31.08
2017	22.08–03.09	12.09–14.09	19.09–22.09	24.08
2019	8.09–13.09	16.09–18.09	24.09–27.09	16.09

Примечание: прочерк означает отсутствие миграционной волны (массового пролёта в этот период).
Note: a dash means the absence of a migration wave (mass migration during this period).

между выборками использовали непараметрический критерий Манна–Уитни (значение «z») при $p < 0,05$. Длительность миграционной остановки определяли на основе средних минимальных промежутков между повторными отловами (разницу между датами первого и последнего отловов). Оценку продолжительности миграционных остановок рассчитывали на основе данных мечения – повторного отлова, используя стохастические модели Кормака–Джолли–Себера [26, 27]. Эти модели позволяют оценить вероятность присутствия особи на миграционной остановке в день i , а также вероятность того, что она всё ещё будет присутствовать в день $i+1$ [28, 29]. Среднее значение продолжительности остановок (SL) определяли по формуле:

$$SL = \frac{-1}{\ln Ph},$$

где Ph – сохраняемость птицы на остановке [28].

Данные анализировали с помощью пакета MARK 8.2 [30]. Для ранжирования моделей использовали информационный индекс Акайки [31]. Соответствие моделей данным оценивали с помощью программы RELEASE, имеющейся в пакете MARK 8.2.

Моделирование изменения массы тела и степени жирности у мигрантов на остановках оценивали методом множественной пошаговой регрессии. В исходную модель были включены следующие факторы: начальная масса тела, дата начального отлова, посуточное изменение массы тела птицы, а также изменение массы тела в течение суток [32]. Корреляционные связи по Спирмену установлены для непараметрических данных (включённые факторы в модель) обоих выборок. В выборку по расчёту изменения массы через одни сутки входили птицы, которых повторно отлавливали на следующий день после начального отлова. Для анализа второй выборки птиц отбирали данные повторных отловов тех особей, которые попадали в сети повторно через двое и более

суток. В расчёт не вошли данные по изменению массы особей, которые были отловлены в первый день вечером и на следующий день ранним утром, чтобы избежать заниженных результатов ночных потерь масс тела птицы. Для расчёта всех упомянутых коэффициентов использовали программные пакеты Statistica 6.0, Past 3.13 и Excel 2010.

Результаты и обсуждение

Динамика пролёта и продолжительность остановки. Медиана пролёта молодых птиц сильно менялась по годам (табл. 1). Различия в медианах самок и самцов были недостоверны ($z = -1,18, p = 0,2$). Длительность миграционной остановки вида в целом составила одни сутки (данные не состоятельны по программе Release). Показатель среднего интервала между половозрастными группами имел крайне малые недостоверные различия и в целом соответствовал общему показателю для вида. Максимальный интервал между первым и последним отловом составлял 8 дней, а в среднем $3,17 \pm 0,74$ дня ($n = 18$). У молодых самцов средний интервал был больше и составил $3,63 \pm 1,07$ дня ($n = 8$), наибольший – 8 дней. У молодых самок отмечен наименьший интервал между отловами, который в среднем составил $1,33 \pm 0,33$ дня ($n = 3$). Различия между полами в интервалах отлова недостоверны ($z = -1,41, p = 0,2$).

Анализ продолжительности остановки на основе моделей мечения-повторного отлова показал несостоятельность полученных результатов в связи с недостаточностью данных (малое количество индивидуальных историй) по повторным отловам (показатель программы Release), доля которых составила менее 1 % от первичных отловов зябликов. Тем не менее, было выявлено, что $\Phi(i)p(i)$ является наилучшей моделью (табл. 2). Высокая сохраняемость птиц наблюдается в первую ночь, а более низкая – в последующие дни (табл. 2). В данной модели вероятность присутствия

Таблица 2 / Table 2

Сравнение моделей, описывающих структуру варьирования повседневной сохраняемости и вероятности отлова молодых зябликов во время осенней миграции / Comparison of models describing the structure of variation in daily survival rate and the probability of chaffinch catching during autumn migration

Модель Model	AICc	ΔAICc	Вес модели Model weight	Число параметров Number of parameters	Отклонение от данных Deviation from data
Phi(.)p(.)	289,1456	0,0000	0,99834	2	19,2352
Phi(.)p(t)	302,1919	13,0463	0,00147	12	11,5717
Phi(t)p(.)	306,2325	17,0869	0,0019	12	15,6112
Phi(t)p(t)	314,9585	25,8129	0,00000	19	9,2489

Примечание: (.) – параметр постоянный; (t) – параметр зависит от времени (отдельное значение для каждого дня); AICc – значение информационного критерия Акайки; ΔAICc – отклонение этого значения у каждой модели от значения лучшей модели.

Note: (.) – constant parameter; (t) – parameter depends on time (separate value for each day); AICc is the value of the Akaiki information criterion; ΔAICc is the deviation of this value for each model from the value of the best model.

Таблица 3 / Table 3

Доля птиц в отловах по стадиям линьки, % / Birds' proportion in catches by molting stages, %

Волна миграции Migration wave	Стадии линьки / Molting stages								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Полная Full moult
Первая / The 1 st	0,05	0,05	0,14	0,21	0,24	0,14	0,07	0,07	0,02
Вторая / The 2 nd	0,01	0,03	0,05	0,16	0,14	0,20	0,15	0,17	0,10
Третья / The 3 ^d	–	–	0,06	0,19	0,09	0,20	0,26	0,11	0,09

Примечание: прочерк означает отсутствие особей на стадии линьки.

Note: a dash means no molting birds.

птиц в популяции на миграционной остановке и вероятность их отлова постоянны и не зависят от времени, прошедшего с момента мечения. Во второй модели отмечена постоянность для сохраняемости, но вероятность отлова уже зависит от времени. Таким образом, показатель вероятности присутствия птицы на остановке в последующие дни остаётся на прежнем уровне в течении всего миграционного периода.

Совмещение линьки и миграции. У зябликов по мере развития миграционного пролёта через стационар наблюдается изменение доли птиц на разных стадиях линьки (табл. 3). В первую, самую мощную волну пролёта, преобладают птицы на 4 и 5 стадиях линьки. В следующую волну увеличивается доля птиц на 6 стадии, и в завершающие этапы пролёта больше всего в сети попадали зяблики на 6 и 7 стадии линьки. Также стоит отметить возрастание в пять раз доли полностью перелинявших птиц, однако они не преобладали в отловах ни в одну из волн пролёта.

Скорость жиронакопления. Для молодых птиц, отловленных через сутки после первого отлова, значимых связей с факторами не выявлено. Обнаружена значимая корреля-

ционная связь в группе птиц, которые отлавливались повторно через двое и более суток, между конечной и исходной массой тела (табл. 4). Анализ расчётов множественной линейной регрессии показал, что в этой группе птиц масса тела накапливается быстрее (рис. 1). Однако регрессионная связь была незначительна.

Большинство птиц, повторно отловленных через сутки, теряло в массе, и в среднем эти потери составили $1,15 \pm 0,50$ г (5 % от средней массы тела при $n = 6$) (рис. 2). Потери массы, по сравнению с номинальной массой тела при первом отлове, также были отмечены на вторые ($1,19 \pm 0,50$ г или 5 %, при $n = 3$) и третьи сутки ($0,72$ г или 3 %, при $n = 1$). Прирост массы тела наблюдался у птиц, пойманных на шестые ($0,9 \pm 0,9$ г или 4 %, при $n = 2$) и восьмые сутки ($0,69 \pm 0,20$ г или 3 % от средней массы тела, при $n = 3$). В итоге среднее изменение массы тела через первые сутки было отрицательным и составило $-1,16 \pm 0,53$ ($n = 6$), а в последующие дни положительным – $0,37 \pm 0,33$ ($n = 10$). При продолжительности остановки в 2 дня, прирост массы тела в сутки для остановившихся птиц составил $0,16$ г или 0,7 % от средней массы тела зяблика.

В течение суток снижение массы тела отмечено в послеполуденные часы (между 14 и 15 часами дня), а повышение – между 18 и 19 часами дня. До сумерек масса тела, как правило, выравнивалась относительно утренних

измерений. Общий тренд изменения массы был положительным (рис. 3).

Сроки миграции и длительность миграционной остановки. Зяблики, несмотря на растянутый миграционный сезон (птицы

Таблица 4 / Table 4

Корреляция конечного уровня массы тела молодых зябликов с различными факторами
Correlation of final body mass level of juvenile chaffinch with various factors

Фактор Factor	Коэффициент корреляции Correlation coefficient		Уровень значимости Level of significance		Стандартная ошибка Standard error	
	r_1	r_2	p_1	p_2	Sr_1	Sr_2
$m_{\text{исходная}} / \text{initial}$	0,58	0,65	0,13	0,02	0,33	0,24
Δm	0,57	0,71	0,14	0,009	0,33	0,22
$f_{\text{исходная}} / \text{initial}$	-0,06	-0,31	0,89	0,31	0,41	0,30
$f_{\text{конечная}} / \text{final}$	0,29	0,22	0,49	0,49	0,39	0,31
Δf	0,52	0,31	0,19	0,37	0,35	0,30
Дата / Date	0,08	0,48	0,85	0,11	0,41	0,28

Примечание: r_1 – коэффициент корреляции особей, переловленных через сутки после первого отлова ($n = 8$), r_2 – коэффициент корреляции птиц, отловленных на вторые и следующие сутки ($n = 12$); p_1 – уровень значимости особей, переловленных через сутки после первого отлова, p_2 – уровень значимости птиц, отловленных на вторые и следующие сутки; Δm – разница между исходной и конечной массой, Δf – разница между исходным и конечным уровнем жирности, жирным шрифтом отмечены значимые корреляции.

Note: r_1 is the correlation coefficient of individuals recaptured a day after the first capture ($n = 8$), r_2 is the correlation coefficient of birds captured on the second and subsequent days ($n = 12$), p_1 is the significance level of individuals recaptured a day after the first capture, p_2 is the significance level of birds captured on the second and subsequent days, Δm is the difference between the initial and the final weight, Δf is the difference between the initial and final fat content; significant correlations are marked in bold.

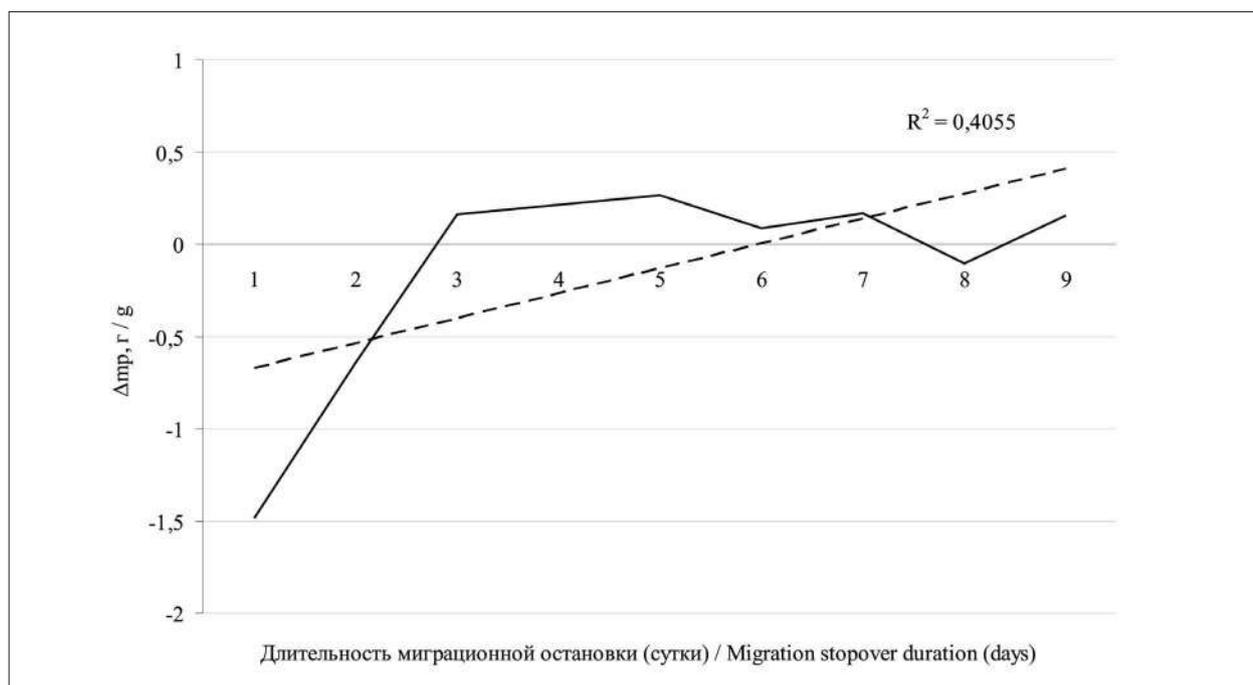


Рис. 1. Расчётная модель жиронакопления молодых зябликов в течение миграционной остановки. Сплошная линия (Δm_p) – расчётное изменение массы тела (г), накопленной за период остановки; пунктир – линия тренда
Fig. 1. Calculation model of chaffinch fat accumulation during the migratory stopover. Solid line (Δm_p) is the calculated change in the chaffinch body weight (g), accumulated during the stop; the dashed line is the trend

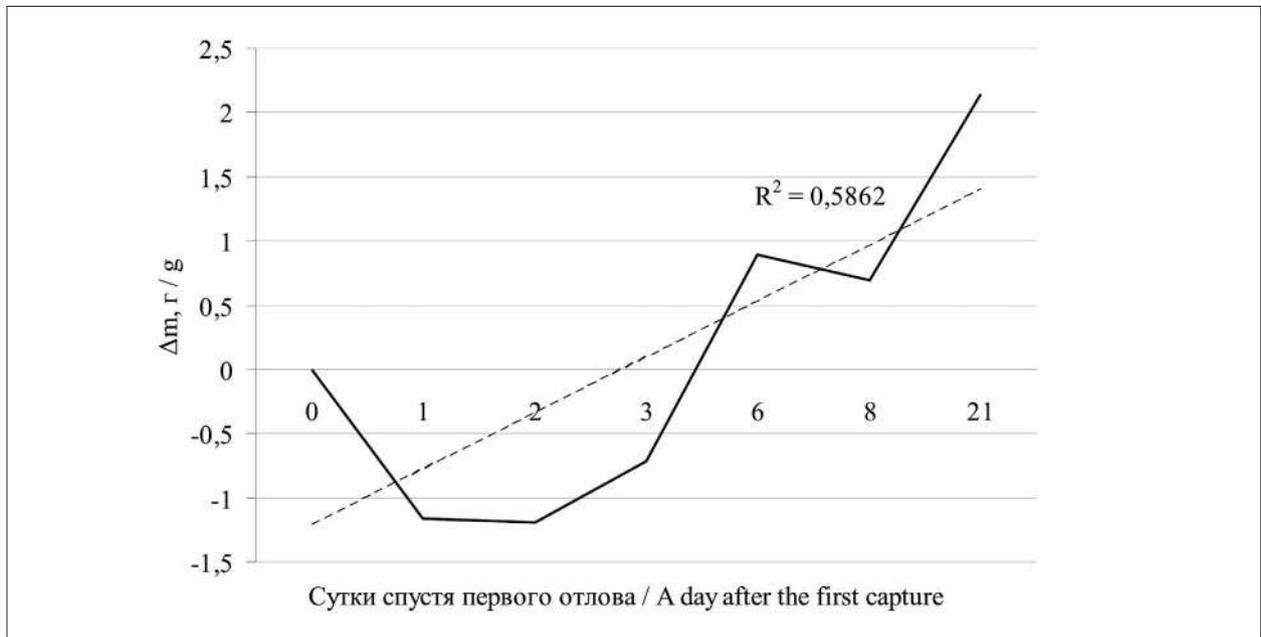


Рис. 2. Динамика изменения массы тела зябликов на миграционной остановке (n = 12).
 Сплошная линия (Δm) – разница между первым и последним взвешиванием тела птицы (г),
 пунктир – линия тренда
Fig. 2. Chaffinch body weight changes dynamics at a migratory stopover (n = 12).
 Solid line (Δm) is the difference between the first and last weighing (g); the dashed line is the trend

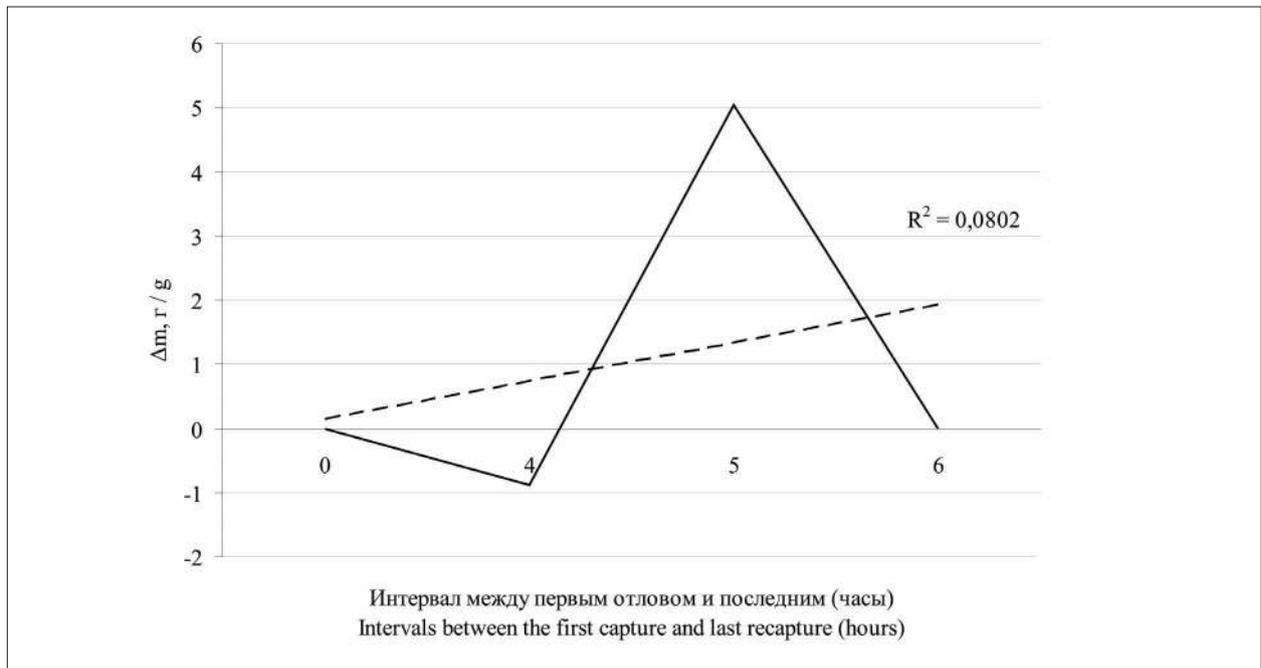


Рис. 3. Динамика массы тела в течение суток у зябликов. Сплошная линия (Δm) – разница между первым и последним взвешиванием тела птицы (г), пунктир – линия тренда
Fig. 3. Dynamics of chaffinch body weight during the day.
 Solid line (Δm) is the difference between the first and last weighing (g); the dashed line is the trend

встречались до начала ноября), имели раннюю медиану прилёта, которая приходится на первую декаду сентября. В других регионах, например, на Ладужской орнитологической станции массовый пролёт по многолетним данным приходится на вторую декаду сентября, в Карелии (66° с. ш.) молодые зяблики летят массово в середине сентября, а на Куршской косе для вида обозначена граница миграционного сезона между началом сентября и серединой ноября [33, 34]. В таёжной зоне Западной Сибири, в бассейне р. Томь (Кемеровская область) на 54° с. ш., сроки пролёта зябликов и время их массовой миграции [35, 36] практически совпадают с датами пролёта зябликов на нашем стационаре (61° с. ш.), но отличаются от данных с юга Новосибирской области в устье р. Карган (вторая половина сентября), что находится на 54° с. ш.

Если рассматривать динамику по годам, то сроки миграции могут сильно варьировать, и условия сезона оказывают значительное влияние на ход миграции [33]. Так, в нашем случае необычным был 2017 г., когда медиана пролёта пришлась на 24 августа. В этот год наблюдалась запоздалая весна (майские снегопады, средняя месячная температура воздуха около 0 °С), в связи с чем были сдвинуты сроки гнездования, и, соответственно, последующие жизненные этапы. В результате отмеченный массовый отлов в конце августа пришёлся на отлёт местной популяции, который обычно происходит в начале августа, а массовый пролёт транзитных особей наблюдался в сентябре и октябре. Таким образом, с одной стороны прослеживается влияние фотопериода, характерного для каждой широты, на запуск миграционных процессов, но дальнейший ход миграции испытывает значительное влияние со стороны погодных условий в период пребывания вида в местах размножения. Наиболее точные данные отмечены при многолетних исследованиях, когда редкие погодные аномалии не оказывают столь сильного влияния на статистическую норму пролёта. В данной работе требуются дополнительные данные для уточнения многолетней даты массового пролёта зябликов на исследуемой территории.

Сведений о длительности остановки зяблика крайне мало и их трудно сравнить с другими регионами. Однако результаты, полученные по нашему стационару, свидетельствуют, что птицы в массе редко задерживаются на остановке более двух дней. Несмотря на недостоверность полученных данных при сравнении на основе моделей меченья–по-

вторного отлова, а также учитывая тот факт, что зяблики самый массовый вид в отловах [37], недостаток повторных отловов зябликов на вторые и последующие сутки свидетельствует о коротких миграционных остановках продолжительностью в одни сутки.

Длительность пребывания в местах остановки может быть связана с разными факторами. В литературе значимыми факторами называют качество местообитаний (обилие и доступность корма) и наличие экологического барьера в предстоящий миграционный бросок [38–40]. На исследуемой территории отсутствие экологических барьеров позволяет птицам повысить скорость пролёта без совершения длительных остановок на пути миграции на востоке Русской равнины. Сопоставимые результаты были получены и для других видов воробьиных птиц из иных экологических групп, когда длительность остановки была незначительна [41].

Совмещение линьки с миграцией. Среди изученных видов зяблики осуществляли линьку в течение всего времени пролёта. Им, в силу более раннего начала миграции, приходилось лететь ещё на средних стадиях линьки. Данное обстоятельство является дополнительным фактором для продления времени остановки у некоторых особей, которые имели максимальные сроки между первым и повторным отловом. Родственный зяблику вид – вьюрок также имеет сходную стратегию совмещения линьки с первыми этапами миграции [42]. Этим фактором объясняется более длительная остановка некоторых молодых зябликов с запоздалыми сроками линьки. Этим птицам приходится больше задерживаться на остановке для обеспечения не только энергией для следующего миграционного броска, но и для энергоёмких процессов линьки. Однако, для большинства птиц средние стадии линьки не являются препятствием для продолжения миграции в оптимальных условиях миграционного пути. С каждой последующей волной миграции растёт доля птиц с более поздней стадии линьки, что связано с подлётом особей из северных популяций. При этом доля участия полностью перелинявших птиц в каждой волне сильно не изменяется. Например, на юге Западной Сибири (Новосибирская область) молодые зяблики на пике осеннего пролёта находятся уже на завершающих стадиях постювенальной линьки [43]. С одной стороны, наличие миграционных волн указывает на то, что через стационар идут транзитные особи, но с другой – сохранение доли птиц на средних

стадиях линьки может указывать на включение в пролёт местных птиц с более поздней датой вылупления, либо свидетельствует о том, что северные популяции начинают миграцию на ранних стадиях линьки. Рост в сентябре доли молодых зябликов на последних стадиях линьки явно указывает на прилёт птиц из северных мест размножения. Очень похожая ситуация описана для миграции молодых зябликов в Приладожье [17].

Масса и уровень жировых резервов. За короткую остановку зяблики успевают увеличить массу, при этом скорость накопления была выше в конце миграции. При длительных остановках сохраняется увеличение массы тела, однако уровень жировых резервов снижается, особенно в конце пролёта. При этом была обнаружена отрицательная зависимость изменения массы и жирности от начальных показателей, что характерно практически для многих мигрирующих воробьиных [1, 44, 45]. Исследования мигрирующих птиц Северной Америки на путях пролёта с короткими миграционными бросками и отсутствием экологических барьеров показывает также увеличение массы тела птиц за счёт изменения мышечной массы, а не жировых отложений [8], что объясняет увеличение массы тела зябликов и на исследуемой территории.

Изменения массы в течение остановки имеет тенденцию к увеличению к моменту отлёта. И чем дольше птица остаётся на остановке, тем выше растёт её масса перед миграционным броском. Эта тенденция не линейна и имеет индивидуальные различия в колебаниях массы. Если сравнивать с другими регионами, то, например, в Карелии у молодых варакушек также почти не изменяется масса тела молодых птиц в период остановки [26]. В то же время для птиц в нижнем Приобье характерно увеличение массы тела и жирности в предмиграционный период [42]. Сильные колебания массы тела установлены также для птиц на миграционных остановках в Северной Америке [8, 46]. При этом североамериканские авторы указывают на двухфазную природу динамики массы тела, что согласуется и с нашими данными. Таким образом, можно утверждать, что независимо от места расположения стоянки в широтном и долготном направлении для молодых птиц сохраняется единая модель поведения. Молодые птицы не могут значительно повышать свои жировые резервы перед следующим миграционным броском, но увеличивают свою массу тела за счёт нежировых тканей. При этом известно,

что в оптимальных местообитаниях мигранты накапливают жировые резервы перед преодолением экологических барьеров [27, 38]. В результате прослеживается общий механизм поведения птиц в любых географических точках. Это было хорошо показано на других видах воробьиных птиц в Европе [45], в Африке [47, 48] и Северной Америке [8]. Предложенная модель в этой работе достаточно верно описывает энергетическое поведение птиц на стоянках, и наши результаты, если исключить индивидуальные особенности динамики массы тела, вписываются в эту модель.

При исследовании показано постоянное изменение суточной динамики массы тела молодых зябликов, но общий тренд оказывается положительным к завершению дня. Зависимость тощей массы тела отмечается для мигрирующих воробьиных птиц на остановках в Северной Америке, когда максимальные значения происходят вечером [8, 49]. При индивидуальных наблюдениях за птицами, которые перелавливались от трёх до четырёх раз в сутки, также был показан общий положительный тренд изменения массы тела. Даже при учёте ночных потерь, которые отмечены для исследованного вида, к концу миграционной остановки птица имеет лучшие показатели жирности и массы тела, чем в день прилёта.

Заключение

Таким образом, стратегия поведения молодых зябликов на миграционных остановках на востоке Русской равнины совпадает с общей стратегией поведения многих воробьиных видов птиц, независимо от континента и видовой принадлежности. Для вида характерно совмещение процессов постювенальной линьки и осенней миграции, что снижает скорость жиракопления, но не препятствует увеличению массы тела за счёт других видов тканей. Совмещение двух затратных физиологических процессов происходит в условиях, когда виду не требуется совершать длительные миграционные броски и преодолевать обширные экологические барьеры, а в результате зяблики совершают минимальные миграционные остановки. Лишь небольшая группа молодых птиц остаётся на длительный срок, увеличивая свою массу и повышая шансы на будущий успех своей первой миграции.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской

академии наук по теме «Закономерности формирования, пространственно-структурной организации и динамики фауны и населения животных европейского северо-востока России и сопредельных арктических и бореальных территорий в изменяющихся условиях окружающей среды» № 125013101229-9.

References

1. Chernetsov N.S. Migration of passerine birds: stops and flight. Moskva: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2010. 173 p. (in Russian).
2. Alerstam T., Lindström Å. Optimal bird migration: the relative importance of time, energy, and safety // *Bird Migration* / Ed. E. Gwinner. Berlin, Heidelberg: Springer, 1990. P. 331–351. doi: 10.1007/978-3-642-74542-3_22
3. Wikelski M., Tarlow E.M., Raim A., Diehl R.H., Larkin R.P., Visser G.H. Costs of migration in free-flying songbirds // *Nature*. 2003. V. 423. No. 6941. Article No. 704. doi: 10.1038/423704a
4. Briedis M., Beran V., Hahn St., Adamík P. Annual cycle and migration strategies of a habitat specialist, the Tawny Pipit *Anthus campestris*, revealed by geolocators // *J. Ornithol.* 2016. V. 157. No. 2. P. 619–626. doi: 10.1007/s10336-015-1313-3
5. Alerstam T. Optimal bird migration revisited // *J. Ornithol.* 2011. V. 152. No. 5. P. 5–23. doi: 10.1007/s10336-011-0694-1
6. Ścisłowska M., Busse P. Fat reserves and body mass in some passerines migrating in autumn through the southern Baltic coast // *Ring*. 2005. V. 27. No. 1. P. 3–31. doi: 10.2478/v10050-008-0014-1
7. De Zwaan D.R., Huang A., McCallum Q., Owen K., Lamont M., Easton W. Mass gain and stopover dynamics among migrating songbirds are linked to seasonal, environmental, and life-history effects // *Ornithology*. 2022. V. 139. P. 1–16. doi: 10.1093/ornithology/ukac027
8. Seewagen C.L., Guglielmo C.G. Quantitative magnetic resonance analysis and a morphometric predictive model reveal lean body mass changes in migrating Nearctic–Neotropical passerines // *J. Comp. Physiol. B*. 2011. V. 181. No. 3. P. 413–421. doi: 10.1007/s00360-010-0534-2
9. Malchevskiy A.S., Pukinskiy Yu.B. Birds in the Leningrad Region and adjacent territories. Passerines. Leningrad: Leningrad State University, 1983. V. 2. 504 p. (in Russian).
10. Zimin V.B., Sazonov S.V., Lapshin N.V., Khokhlova T.Yu., Artemyev A.V., Annenkov V.G., Yakovleva M.V. Ornithofauna of Karelia. Petrozavodsk: Karelian Research Center RAS. 1993. 220 p. (in Russian).
11. Sazonov S.V. The taiga birds in the Belomor-Onega watershed. Petrozavodsk: Karelian Research Center RAS, 2011. 502 p. (in Russian).
12. Newton I. Chaffinch *Fringilla coelebs* // The new atlas of breeding birds in Britain and Ireland: 1988–1991 / Eds. D.W. Gibbons, J.B. Reid, R.A. Chapman. London: T. & A.D. Poyser, 1993. P. 408–409.
13. Newton I., Väisänen R.A. Chaffinch *Fringilla coelebs* / The EBCC atlas of European breeding birds / Eds. W.J.M. Hagemeijer, M.J. Blair. London: T. & A.D. Poyser, 1997. P. 702–703.
14. European Bird Populations: Estimates and Trends. Birdlife International / Eds. M.F. Heath, C. Borggreve, N. Peet. Cambridge: BirdLife International, 2000. 160 p.
15. Noskov G.A. Chaffinch (*Fringilla coelebs*) molt. Photoperiodic regulation and place in the annual cycle // *Zoologicheskii zhurnal*. 1977. V. 11. No. 56. P. 1676–1686 (in Russian).
16. Noskov G.A., Zimin V.B., Rezyvi S.P., Rymkevich T.A., Lapshin N.V., Golovan V.I. Birds of the Ladoga ornithological station and its environs // *Ecology of birds in the Ladoga region* / Ed. G.A. Noskov. Leningrad: Leningrad State University, 1981. P. 3–86 (in Russian).
17. Noskov G.A., Panov I.N., Rymkevich T.A. Chaffinch (*Fringilla coelebs*) // Bird migration in the North-West Russia. Passeriformes / Eds. G.A. Noskov, T.A. Rymkevich, A.R. Gaginskaya. St. Petersburg: Renome, 2020. P. 365–375.
18. Belopolskiy L.O. Character of autumn migration of passerines on the Curonian Spit according to their capture data in 1957–1964 // *Baltics' bird migrations: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. 1967. V. 40. P. 56–86 (in Russian).
19. Blumenthal T.I. Changes in energy reserves (fat content) in some passerine birds of the Curonian Spit in connection with their participation in migration // *Baltics' bird migrations: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. 1967. V. 40. P. 164–202 (in Russian).
20. Blumenthal T.I. Formation of autumn migration status in nature in some passerine birds (bioenergetic aspect) // *Ecological and physiological aspects of bird migration: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. 1971. V. 50. P. 111–182 (in Russian).
21. Mezheny A.A. Some features of bird migration on the Curonian Spit based on visual observations in 1959–1960 // *Baltics' bird migrations: Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*. 1967. V. 40. P. 3–25 (in Russian).
22. Paevsky V.A. The speed of autumn migration of the chaffinch (*Fringilla coelebs* L.) in Europe based on the results of ringing in the eastern Baltic // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2010. V. 314. No. 1. P. 58–66 (in Russian).
23. Sokolov L.V., Markovets M.Yu., Morozov Yu.G. Long-term dynamics of the mean date of autumn migration in passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea // *Avian Ecol. Behav.* 1999. V. 2. P. 1–18.
24. Anufriev V.M., Kochanov S.K. Komi Republic // *Key ornithological territories of Russia*. V. 1. Key ornithological territories of international importance in Euro-

pean Russia / Eds. T.V. Sviridova, V.A. Zubakin. Moskva: Russian Birds' Conservation Union, 2000. P. 82–88 (in Russian).

25. Noskov G.A. Chaffinch – *Fringilla coelebs* L. // Molting of passerine birds in the USSR northwest / Ed. T.A. Rymkevich. Leningrad: Leningrad State University Publ., 1990. P. 202–208 (in Russian).

26. Panov I.N., Chernetsov N.S. Migration strategy of the bluethroats, *Luscinia svecica*, in Eastern Fennoscandia. Part 1: Main stopover parameters // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 2010. V. 314. No. 1. P. 93–104 (in Russian). doi: 10.31610/trudyzin/2010.314.1.93

27. Chernetsov N.S., Bulyuk V.N., Ktitorov P.S. Role of the Dzhanibek oasis as a migratory stopover site for forest passerines // Povolzhskiy Journal of Ecology. 2010. No. 2. P. 204–216 (in Russian).

28. Titov N.V., Chernetsov N.S. Stochastic models as a new method for assessing the duration of migratory stops of birds // Advances in current biology. 1999. V. 119. No. 4. P. 396–403 (in Russian).

29. Chernetsov N.S. Stopover ecology and behavior of passerine migrants: methodological issues of studies // Ornithologia. 2003. V. 30. P. 136–146 (in Russian).

30. White G.C., Burnham K.P. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. 1999. V. 46. Suppl. P. 120–139. doi: 10.1080/00063659909477239

31. Burnham K.P., Anderson D.R. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. New York: Springer, 1998. 353 p. doi: 10.1007/978-1-4757-2917-7

32. Schaub M., Jenni L. Stopover durations of three warbler species along their autumn migration route // Oecologia. 2001. V. 128. No. 2. P. 217–227. doi: 10.1007/s004420100654

33. Panov I.V. Overlap between moult and autumn migration in passerines in northern taiga zone of Eastern Fennoscandia // Avian Ecol. Behav. 2011. V. 19. P. 33–64.

34. Bird migration in the North-West Russia. Passeriformes / Eds. G.A. Noskov, T.A. Rymkevich, A.R. Gagin-skaya. St. Petersburg: Renome, 2020. 530 p. (in Russian).

35. Kovalevsky A.V., Pyashenko V.B. Sequence of flight of young and adult birds during autumn migration of various perching birds groups // Bulletin of KemSU. 2012. No. 3. P. 11–16 (in Russian).

36. Kovalevsky A.V., Ilyashenko V.B. Materials on the autumn migration of small passerine birds in the valley of the middle reaches of the Tom River // Materials on the bird distributions in the Urals, Priuralye and Western Siberia. No. 15 / Eds. V.K. Ryabitsev, V.V. Tarasov. Ekaterinburg: Ural State University Publ., 2010. P. 75–87 (in Russian).

37. Nakul G.L. On the autumn migration of passerine birds in the Sysola River valley in 2015–2017 // Russian Ornithological Journal. 2018. V. 27. P. 5287–5299 (in Russian).

38. Ktitorov P., Tsvey A., Mukhin A. The good and the bad stopover: behaviours of migrant reed warblers at two contrasting sites // Behav. Ecol. Sociobiol. 2010. V. 64. P. 1135–1143. doi: 10.1007/s00265-010-0929-9

39. Lindström Á. Fuel deposition rates in migrating birds: causes, constraints and consequences // Avian migration / Eds. P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein. Berlin: Springer, 2003. P. 307–320.

40. Bayly N.J., Rosenberg K.V., Gómez C., Hobson K.A. Habitat choice shapes the spring stopover behaviour of a Nearctic–Neotropical migratory songbird // J. Ornithol. 2019. V. 160. P. 377–388. doi: 10.1007/s10336-019-01624-3

41. Nakul G.L. Parameters of the autumn migration stopover of young bluethroats (*Luscinia svecica* Linnaeus, 1758) in the conditions of the middle taiga in the eastern Russian Plain // Contemporary Problems of Ecology. 2024. V. 31. No. 1. P. 41–51 (in Russian). doi: 10.15372/SEJ20240104

42. Ryzhanovsky V.N. Ecology and annual cycle of the brambling *Fringilla montifringilla* in the Low Ob region. 2. Postbreeding and winter periods // Russian Ornithological Journal. 2010. V. 19. No. 590. P. 1431–1446 (in Russian).

43. Chernyshov V.M. Seasonal migrations of finches Fringillidae in the south of Western Siberia // Russian Ornithological Journal. 2012. V. 21. No. 774. P. 1595–1600 (in Russian).

44. Chernetsov N., Titov N. Migratory stopovers of juvenile Blackcaps *Sylvia atricapilla* in autumn: stopover length, fuel deposition rate, and an attempt to predict departure body mass // Avian Ecol. Behav. 2001. V. 6. P. 27–28.

45. Schaub M., Jenni L. Body-mass of six long-distance migrant passerine species along the autumn migration route // J. Ornithol. 2000. V. 141. P. 441–460. doi: 10.1007/BF01651574

46. Carpenter F.L., Hixon M.A., Russel R.W., Patton D.C., Temeles E.J. Interference asymmetries among age-classes of rufous hummingbirds during migratory stopover // Behav. Ecol. Sociobiol. 1993. V. 33. No. 5. P. 297–304. doi: 10.1007/BF00172927

47. Karasov W.H., Pinshow B. Changes in lean mass and in organs of nutrient assimilation in a long-distance passerine migrant at a springtime stopover site // Physiol Zool. 1998. V. 71. P. 435–448. doi: 10.1086/515428

48. Bauchinger U., Wohlmann A., Biebach H. Flexible remodeling of organ size during spring migration of the garden warbler (*Sylvia borin*) // Zoology (Jena). 2005. V. 108. No. 2. P. 97–106. doi: 10.1016/j.zool.2005.03.003

49. Marsh R.L. Adaptations of the Gray Catbird *Dumetella carolinensis* to long distance migration: energy stores and substrate concentrations in plasma // Auk. 1983. V. 100. No. 1. P. 170–179. doi: 10.1093/auk/100.1.170