ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2021. № 3. С. 319 – 334
Povolzhskiy Journal of Ecology, 2021, no. 3, pp. 319–334
https://sevin.elpub.ru

Оригинальная статья
УДК 591.52:598.288.5
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-319-334

ПАРАМЕТРЫ ОСЕННЕЙ МИГРАЦИОННОЙ ОСТАНОВКИ ПЕНОЧКИ-ТЕНЬКОВКИ (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA* VIEILLOT, 1817) (SYLVIIDAE, AVES) В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

Г. Л. Накул

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН
Россия, 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28

Поступила в редакцию 22.03.2021 г., после доработки 06.08.2021 г., принята 17.08.2021 г.

Аннотация. Проведена оценка параметров осенней миграционной остановки пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817) в таежной зоне востока Русской равнины. Исследования проведены в период 2015 – 2019 гг., всего в анализ было включено 1634 птицы. Установлено, что мигрирующих пеночек-теньковок условно можно разделить на две группы. Первая группа – транзитные особи, которые, не задерживаясь, покидают остановку в день прибытия. Ко второй группе отнесены особи, которые совершают остановку на длительный срок, в среднем на 4.87 дня. Для птиц обеих групп выявлено изменение массы тела и скорость жиронакопления как в течение суток, так и на протяжении всей миграционной остановки. За среднюю по продолжительности миграционную остановку птицы сохраняют свои энергетические резервы на определенном уровне. В целом они накапливают не более 5% массы в популяции за период остановки. Меньшая доля мигрантов осуществляет многодневные остановки, где скорость жиронакопления невысокая. Каждые сутки пребывания на миграционной остановке приводят к временным всплескам и потерям в весе тела, но увеличения жировых отложений не происходит. Птицы на исходе миграционного сезона тратят больше времени и энергии на поиски корма. В наиболее оптимальных условиях оказывается та часть мигрирующих птиц, которые принимают решение об остановке. Эта немногочисленная группа является основным резервом для сохранения популяции в сложный период миграции.
Ключевые слова: *Phylloscopus collybiya*, осенняя миграция, средняя тайга, Русская равнина

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми научного центра УрО РАН по теме «Распространение, систематика и пространственная организация фауны и населения наземных и водных животных таежных и тундровых экосистем европейского северо-востока России» (№ гос. регистрации АААА-А17-117112850235-2).

Для цитирования. *Накул Г. Л.* Параметры осенней миграционной остановки пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817) (Sylviidae, Aves) в условиях средней тайги в восточной части Русской равнины // Поволжский экологический журнал. 2021. № 3. С. 319 – 334. https://doi.org/10.35885/ 1684-7318-2021-3-319-334

✉ *Для корреспонденции*. Группа экологии наземных позвоночных Института биологии Коми научного центра УрО РАН.

ORCID и *e-mail адрес*: Накул Глеб Леонидович: https://orcid.org/0000-0001-9643-5663, nakul@ib.komisc.ru.

© Накул Г. Л., 2021

ВВЕДЕНИЕ

Виды рода *Phylloscopus* являются популярными объектами для исследования миграции птиц (Geen, 1988; Chamberlain et al., 2000; Catry et al., 2003, 2005). Миграция пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817) хорошо изучена в западной части Европы (Schönfeld, 1978) На европейской территории России анализ миграции вида дан для территории Карелии, Ленинградской, частично Архангельской и Вологодской областей (Лапшин, 2020). Для нее характерна невысокая плотность населения и значительные межгодовые флуктуации с продолжительными депрессиями (Лапшин, 2000). Подробно рассмотрены вопросы сроков миграции, численности птиц в период пролета, а также пути их миграции, места скоплений и зимовок. Установлены зависимости длины миграционной дистанции и морфологических особенностей вида. Так, подвиды европейской пеночки-теньковки, зимующие в Испании, имеют более длинные параметры хвоста, менее заостренные и короткие крылья по сравнению с подвидом из Испании, зимующего в центральной Африке (Perez-Tris, 2010). Также была отмечена раздельная миграция разных подвидов и популяций пеночек-теньковок в Восточной Европе (Lövei, 1983). Отдельные исследования мелких воробьиных птиц в высоких широтах Запада России показали важность сокращения сроков линек и быстроты накопления жира в период осенней миграции (Блюменталь, 1971). Эти данные были получены на отловах массовых видов зяблика и пеночки-веснички. Но для пеночек-теньковок данные по их миграционным параметрам на остановках отсутствуют.

Также остаются неизвестными пути пролета и зимовки вида из зон гибридизации восточно-европейского и сибирского подвидов (Шипилина, 2014). Здесь это немногочисленный вид, типичный для таежной зоны (Минеев и др., 2017, 2018). Северный предел его ареала простирается до тундровой зоны, где птицы заселяют заросли древовидных ивняков (Минеев и др., 2009) или хвойные полосы (Накул, 2011) в долинах рек. Несмотря на свою немногочисленность, в местах размножения в период осенней миграции на востоке Русской равнины пеночка-теньковка относится к массовым видам (Накул, 2018), что делает ее удобным объектом изучения экологии миграции. Проведенные исследования позволят получить знания о влиянии энергетического статуса птицы на принятие решения об остановке (Jenni, Schaub, 2003; Schmaljohann, Eikenaar, 2017) и о начале, скорости и длительности миграционного броска (Gómez et al., 2017; Kelsey et al., 2019).

Цель наших исследований – провести оценку основных параметров осенней миграционной остановки пеночек-теньковок в восточной части Русской равнины в условиях речных долин средней тайги.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал и методы отлова. Материал собран в августе – сентябре 2015 – 2017 гг. и в сентябре 2019 г. в долине среднего течения р. Сысола (Республика Коми), которая определена как ключевая орнитологическая территория международного значения для многих гнездящихся и мигрирующих птиц (Ануфриев, Кочанов, 2000). Бассейн реки расположен на востоке Русской равнины, примерно в 450 км к

западу от Северного Урала в подзоне средней тайги (61°08' с.ш., 50°19' в.д.). Всего было проанализировано 1634 особи пеночек-теньковок. Из них повторно пойманы в течение сезона 63 птицы, что составило 4% от общего объема отловленных особей. Отлов проведен стандартными паутинными сетями длиной 5 – 12 м, общая протяженность которых составила 120 м. Сети расставляли в местах концентрации птиц. Проверка сетей проходила ежедневно в светлое время суток с интервалом в 1-2 часа. Ночью птицы в сети не попадались. Определение пола и возраста не проведено. Стадии линьки описаны по схеме, принятой для пеночек-теньковок (Лапшин, 1990). Масса тела измерялась электронными весами с точностью до 0.01 г. Количество жировых запасов определено визуально по количеству подкожных жировых отложений на межключичной и брюшной артерии, где расположены основные депо подкожного жира (Блюменталь, 1967): 1 балл – «нежирные» птицы, 2 балла – «маложирные», 3 балла – «среднежирные», 4 балла – «жирные». Для расчетов продолжительности миграционной остановки пеночек-теньковок использованы данные пойманных птиц, начиная с первой миграционной волны. Для исключения местных теньковок из выборок для анализа скорости жиронакопления включены 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 между выборками использовали непараметрический критерий Манна – Уитни (значение z) при $p < 0.05$. Длительность миграционной остановки определена 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 (Панов, Чернецов, 2010; Чернецов и др., 2010). Эти модели позволяют оценить вероятность присутствия особи на миграционной остановке в день i, а также вероятность того, что она все еще будет присутствовать в день $i + 1$ (Титов, Чернецов, 1999; Чернецов, 2003). Среднее значение продолжительности остановок (SL) определяли по формуле

$$SL = -1 / \ln Ph,$$

где Ph – сохраняемость птицы на остановке (Титов, Чернецов, 1999).

Данные анализировали с помощью пакета MARK 8.2 (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 8.2.

Моделирование изменения массы тела и степени жирности у мигрантов на остановках оценивали методом множественной пошаговой регрессии. В исходную модель были включены начальная масса тела, дата начального отлова, посуточное изменение массы тела, а также изменение массы тела в течение суток (Schaub, Jenni, 2001). Корреляционные связи по Спирмену установлены для непараметрических данных (включенные факторы в модель) обоих выборок. В выборку по расчету изменения массы и показателей жирности через одни сутки входили пти-

цы, 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 после начального отлова. В расчет 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 расчета всех упомянутых коэффициентов использовали программные пакеты STATISTICA 6.0, PAST 3.13 и Excel 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Динамика пролета и продолжительность остановки. Динамика и сроки пролета в разные годы исследований значительно отличались (табл. 1). Средний интервал между первым и последним отловом на миграционной остановке для данного вида составил 3.13±0.06 дня (n = 63). Наибольший интервал между первым и последним отловом у некоторых особей был 12 дней и был отмечен во время второй волны миграции в III декаде сентября. Средняя продолжительность миграционной остановки составила 4.87 дня. Из оставшихся на остановке птиц 40% покидают район отловов на второй день (сохраняемость в первую ночь – 1), остальные 60% остаются на более длительный срок (табл. 2).

Таблица 1. Динамика осенней миграции пеночек-теньковок
Table 1. Autumn migration dynamics of *Phylloscopus collybita*

Год исследования / Research year	Сроки миграционных волн / Timing of migration waves			Медиана пролета / Median migration
	1-я волна / wave 1	2-я волна / wave 2	3-я волна / wave 3	
2015	7.09 – 10.09	14.09 – 18.09	23.09 – 29.09	15.09
2016	29.08 – 2.09	06.09 – 09.09	14.09 – 22.09	08.09
2017	12.09 – 15.09	19.09 – 23.09	25.09 – 28.09	20.09
2019	10.09 – 13.09	16.09 – 20.09	–	13.09

Примечание. Прочерк означает отсутствие миграционной волны (массового пролета в этот период).

Note. A dash means the absence of any migration wave (mass migration during this period).

Анализ продолжительности остановки на основе моделей меченья-повторного отлова показал, что Phi(.)p(.) является наилучшей моделью (см. табл. 2). Высокая сохраняемость птиц наблюдается в первую ночь, а более низкая – в последующие дни (табл. 3). В данной модели вероятность присутствия птиц в популяции на миграционной остановке и вероятность их отлова постоянна и не зависит от времени, прошедшего со времени 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 остается на прежнем уровне в течение всего миграционного периода.

Таблица 2. Сравнение моделей, описывающие структуру варьирования повседневной сохраняемости и вероятности отлова пеночек-теньковок во время осенней миграции
Table 2. Comparison of the models describing the structure of variation in the daily survival rate and the probability of catching *Phylloscopus collybita* during their autumn migration

Модель / Model	AICc	ΔAICc	Вес модели / Model weight	Число параметров / Number of parameters	Отклонение от данных / Deviation from data
Phi(.)p(.)	657.8284	0.0000	0.97390	2	28.0004
Phi(.)p(*t*)	665.1971	7.3687	0.02446	13	12.7608
Phi(t)p(.)	670.6136	12.7852	0.00163	13	18.1773
Phi(t)p(*t*)	680.7635	22.9351	0.00001	21	11.3376

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. (.) – a constant parameter; (*t*) – the parameter depends on time (a 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 best model value.

Как и у большинства мигрирующих птиц у пролетных пеночек-теньковок условно можно выделить две группы. Первая (транзитная) группа включает в себя особей, которые не задерживаются на остановке. Вторая группа птиц остается на миграционной остановке, доля которых в общем потоке составляет не более 4%. Такое соотношение встречается у многих других воробьиных видов птиц (Панов, Чернецов, 2010; Чернецов 2010; Chernetsov et al., 2007; Salewski et al., 2007). Волновой характер динамики численности пеночки-теньковки в осенних отловах (см. табл. 1) свидетельствует о миграционных процессах в месте проведения исследований. Местные особи незначительно включены в этот процесс. По данными отловов в Приладожье местные птицы отлетают из мест размножения за долго до пролетных особей (Лапшин, 2020), единично встречаясь до середины миграционного сезона. Подобная модель выявлена у других видов воробьинообразных (Цвей, 2008; Панов, Чернецов, 2010; Wojciech, 1981), что указывает на широкое применение этой стратегии внутри отряда.

Таблица 3. Параметризация модели, описывающая повседневную сохраняемость и вероятность отлова пеночек-теньковок во время осенней миграции
Table 3. Parametrization of the model describing the daily survival rate and the probability of catching *Phylloscopus collybita* during their autumn migration

Параметры / Parameters	Оценка параметра / Parameter estimation	SE
Phi1	1.00	0.21
Phi2	0.80	0.10
p1	0.04	0.01
p2	0.11	0.01

Примечание. Phi1 – сохраняемость птиц в первую ночь после первого отлова, Phi2 – сохраняемость птиц в последующие дни, p1 – вероятность отлова птиц в первый день, p2 – вероятность отлова птиц в последующие дни.

Note. Phi1 – the survival rate of birds on the first night after the first capture; Phi2 – the persistence of birds in the following days; p1 – the probability of catching birds on the first day; p2 – the probability of catching birds in the following days.

Совмещение линьки и миграции. В течение всего периода миграции преобладали полностью перелинявшие птицы. В первой половине сентября в отловах присутствовали птицы на II – VI стадиях линьки. С середины сентября количество птиц на IV и VI стадиях линьки увеличилось, однако их доля в отловах не превысила 10%. Доля птиц, пойманных на различных стадиях линьки, представлена в табл. 4.

Таблица 4. Распределение пеночек-теньковок в отловах по стадиям линьки
Table 4. Distribution of chiffchaffs in catches by moulting stages

Период миграции / Migration period	Стадии линьки и доля птиц в отловах, % / Moulting stages and proportion of birds in catches, %						
	I	II	III	IV	V	VI	Полная / Full moulting
1-я волна / Wave 1	–	0.5	0.3	1.3	9.6	4.7	83.6
2-я волна / Wave 2	–	0.4	0.7	2.2	3.6	5.8	87.3
3-я волна / Wave 3	–	–	0.6	5.2	3.2	7.1	83.9

Примечание. Прочерк – отсутствие особей на стадии линьки.
Note. Dash means no individuals at the molt stage.

Возрастание доли птиц на четвертой и пятой стадиях линьки к концу миграции, возможно, указывает на включение в пролет других подвидов. На востоке Русской равнины в бассейнах рек Печора и Вычегда гибридизируют два подвида – *Phylloscopus collybita abietinus* и *Ph. c. tristis* (Марова и др., 2018; Селиванова и др., 2018; Ильина и др., 2020), для которых подмечены различия в сроках протекания линьки (Рыжановский, 2012), а также в сроках пролета у западноевропейских подвидов (Lövei, 1983; Catry et al., 2003, 2005). Таким образом, на территории исследования отмечено наличие пиков численности птиц на разных стадиях линьки (см. табл. 4). Одним из объяснений может служить разница в сроках пролета у разных подвидов.

Скорость жиронакопления. Для птиц, повторно отловленных через сутки, отмечена корреляционная зависимость между конечной массой тела и ее изменением Δm ($r = 0.64$ при $p < 0.05$), а также датой прилета ($r = 0.62$ при $p < 0.05$). Для теньковок, интервал повторных отловов которых был более суток, достоверные корреляции обнаружены между массой тела в день прилета ($r = 0.63$ при $p < 0.05$) и ее изменением Δm ($r = 0.61$ при $p < 0.05$) в течение остановки. Для всех птиц, независимо от длительности остановки, отмечается восстановление массы тела перед отлетом (рис. 1).

Прилетевшая пеночка-теньковка в медианную дату 13.09 со средней начальной массой в 7.47±0.03 г ($n = 1634$) набирает за один день 0.05±0.05 г ($n = 63$) или 0.7% от исходной массы тела. В первые двое суток птицы теряют массу тела со скоростью в среднем 0.15±0.15 г ($n = 25$) в сутки или 2% от исходной массы тела. Затем в последующие дни идет прирост массы. Если птица остается на месте остановки более двух суток, максимальный прирост может достигать 0.7 г, или почти 10% от исходной массы тела, а в среднем – 0.08±0.04 ($n = 63$). Таким образом, птицы при средней остановке 4.87 дня наберут перед миграционным броском 0.4 г, что составит 5% от исходной массы тела. Общий тренд скорости жиронакопления

положительный, и чем дольше птицы будут оставаться на месте, тем быстрее в сутки будет накапливаться масса тела (рис. 2).

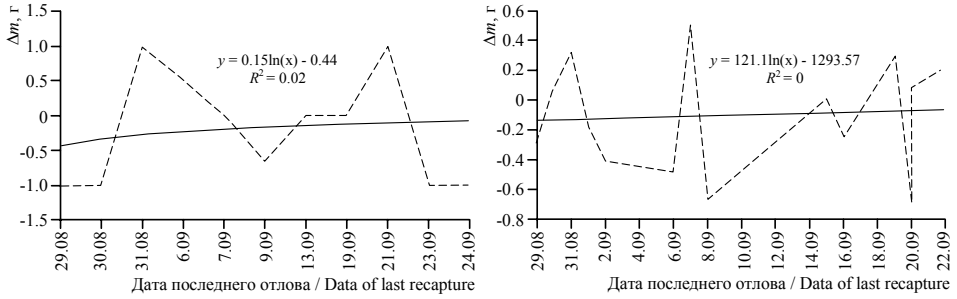

Рис. 1. Изменение массы тела между первым и последним отловом мигрирующих пеночек-теньковок, остановившихся на сутки (*а*) и на длительный срок (*б*)
Fig. 1. Change in the body weight between the first and last capture of migratory *Phylloscopus collybita* stopped for a day (*a*) and for a long time (*b*)

Наблюдения за индивидуальными особями показало более резкие изменения массы тела в течение миграционной остановки. У птиц, которых повторно отловили через двое суток, отмечено снижение веса на 6% ($n = 2$) от исходной массы. На третьи сутки вес у птиц возрастал от 3 до 7% от исходной массы ($n = 2$).

Различия в массе тела и в степени жирности у транзитных и нетранзитных птиц не выявлено ни в день прилета ($z = -0.38$ при $p = 0.70$), ни в день отлета ($z = -0.88$ при $p = 0.38$). Сравнение этого показателя у вида из различных мест показал минимальные различия (7.41±0.13 – наши данные и 7.72±0.25 в Прикаспии (Чернецов и др., 2010)). Но при этом обнаружены значительные отличия в скорости накопления жировых запасов между теньковками с востока Русской равнины (0.08±0.04) и с Прикаспия (-0.02±0.04 в сутки) (Чернецов и др., 2010).

Подробный анализ процесса жиронакопления пеночек-теньковок в условиях таежной зоны востока Русской равнины выявил, с одной стороны, резкие изменения массы тела в течение суток. За это время возможны резкие западения веса птицы перед отлетом (рис. 3). С другой стороны, в течение всего периода остановки масса тела птиц восстанавливается до первоначальных

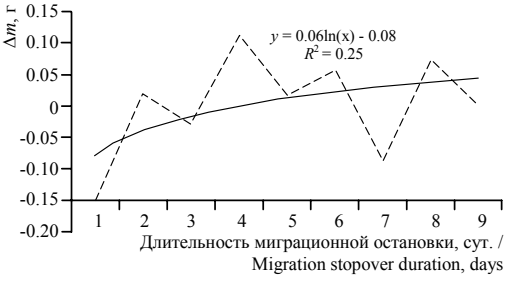

Рис. 2. Расчетная модель жиронакопленя *Phylloscopus collybita* в течение миграционной остановки, где Δm – расчетное изменение массы тела *Phylloscopus collybita*, накопленное за период остановки
Fig. 2. Calculation model of *Phylloscopus collybita* fat accumulation during the migratory stop, where Δm is the calculated change in the body weight of *Phylloscopus collybita*, accumulated during the stop

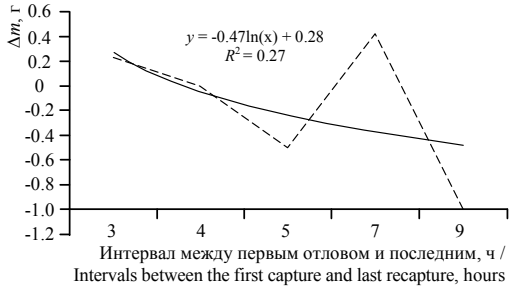

Рис. 3. Индивидуальные изменения массы тела *Phylloscopus collybita* в течение суток
Fig. 3. Individual changes in body weight of *Phylloscopus collybita* per day

показателей (см. рис. 1). В случае более продолжительных остановок по выстроенной модели эти накопления будут возрастать (см. рис. 2). Следует отметить, что в таежной зоне продолжительность остановки пеночек почти в два раза дольше (4.87 дня), чем в Прикаспии (2.75 дня). В этом случае наблюдается изменение в выборе модели поведения птиц на остановках в начале миграционного пути и перед пересечением экологического барьера. Как правило, в первые двое суток происходит снижение массы тела. Причиной этого служит ориентация мигрантов в незнакомой местности (оценка биотопа, где остановилась птица) и поиск мест, богатых кормом, что ведет к энергозатратам у прилетевших птиц (Чернецов, 2010). У родственного вида пеночки-веснички также отмечаются потери в весе и жирности первые двое – трое суток на миграционной остановке на северо-западе Турции перед пересечением Средиземного моря (Didrickson et al., 2007).

В течение суток индивидуальные изменения веса различались значительно. Птицы, которые повторно были пойманы через три часа, либо не меняли свой вес, либо набирали массу 7% от исходного значения (n = 2). Через 4 часа отмечены незначительные потери (1% от исходной массы), а также увеличения на 0.6% от исходной массы тела (см. рис. 3). На шестом часу после отлова потери в весе могли достигать 17% от исходной массы, либо были незначительны (всего 0.02 г). Две особи, переловленные семь часов спустя, набрали вес на 6 и 9% от исходной массы соответственно. Для одной особи, пойманной на девятом часу после первого отлова, отмечены потери в весе в 13% от исходной массы.

В результате на накопление жира в течение суток оказывали влияние низкие ночные температуры, затянувшийся период осадков, а также снижение видового разнообразия корма и его обилие. Вследствие этого пик интенсивности питания птиц приходился на утренние часы, когда была возможность восполнить затраты после ночных низких температур воздуха (см. рис. 3). Но перед миграционным броском в вечерние часы масса тела снова снижалась. Воздействие всех перечисленных факторов снижает скорость накопления массы тела птиц, что вынуждает пеночек в таежной зоне увеличивать длительность средних остановок до 4 – 5 суток. А на завершающих этапах миграционного сезона пеночки задерживались до 12 суток, но при этом прирост массы оставался низким – всего 1% от массы тела в день меченья.

В целом модель энергетического поведения птиц на остановках схожа у многих видов внутри отряда воробьинообразных (Schaub, Jenni, 2000). Тем ни менее, как показывает ряд исследований, на стратегию жиронакопления на остановках могут влиять географическое расположение остановки, дистанция миграционного

пути и его характер (Yohaness et al., 2009). У близкородственного вида пеночки-веснички резкое западение массы тела наблюдается только после пересечения обширных экологических барьеров (Yohaness et al., 2009), а большинство дальних мигрантов основную часть миграционного пути летят с минимальными жировыми резервами вплоть до пересечения Северной Африки (Evans, 1966). Видимо, схожая модель миграционного поведения присуща пеночке-теньковке, которая сохраняет минимальный уровень энергетических запасов вплоть до пересечения обширных засушливых участков миграционного пути. На исследуемой территории наличие значительных экологических барьеров в этой части Русской равнины не просматривается, особенно в связи с учетом развитых речных систем Печорского, Северодвинского и Мезенского бассейнов. Наличие конкуренции как фактора влияния на продолжительность остановки между остановившимися особями в рамках этого исследования не проводились. Также не подтвердилось влияние погоды на длительность остановки некоторых воробьиных видов птиц в период миграции на Западе и Северо-Западе России (Зимин и др., 1961; Ивантер и др., 1963; Bulyuk, Tsvey, 2006).

Таким образом, для пеночек-теньковок, отловленных в долине среднего течения р. Сысола (Республика Коми), сохраняется схожее поведение на миграционных остановках до появления существенных экологических барьеров (обширные пустыни, горные массивы и моря). Птицы пытаются восстановить свои энергетические резервы перед следующим миграционным броском и сохраняют эту уровень до остановки перед экологическим барьером. Лишь небольшая часть популяции осуществляет многодневные остановки, где скорость жиронакопления незначительная, а накопления за весь период не превышают 5% от средней массы тела в популяции за средний период остановки. Каждые сутки пребывания на остановке приводят к временным всплескам и потерям в весе тела, но увеличения жировых отложений не происходит.

Проведенная работа выявила важность продолжения подобных исследований. Необходимо акцентировать внимание на изучении половозрастной и подвидовой структуры мигрирующей популяции, а также более детального определения сроков миграции местных и транзитных птиц.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ануфриев В. М., *Кочанов С. К.* Республика Коми // Ключевые орнитологические территории России. М. : Союз охраны птиц России, 2000. Т. 1. С. 633.

Блюменталь Т. И. Изменение энергетических запасов (жирности) у некоторых воробьиных птиц Куршской косы в связи с участием их в миграции // Труды Зоологического института АН СССР. 1967. Т. 40. С. 164 – 202.

Блюменталь Т. И. Формирование осеннего миграционного состояния в природе у некоторых воробьиных птиц (биоэнергетический аспект) // Труды Зоологического института АН СССР. 1971. Т. 50. С. 111 – 182.

Зимин В. Б., *Ивантер Э. В.*, *Марков В. И.* Осенний пролет птиц в Средней Карелии // Экология миграции птиц Прибалтики : труды IV Прибалтийской орнитологической конференции. Рига : Изд-во АН Латв. ССР, 1961. С. 189 – 198.

Ивантер Э. В., *Виноградова Г. В.*, *Шумков М. Е.* Миграция птиц в Карелии осенью 1961 года // Сообщение Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц. Тарту : АН ЭССР, 1963. Т. 2. С. 59 – 66.

Ильина И. Ю., *Марова И. М.*, *Квартальнов П. В.*, *Иваницкий В. В.* О дивергенции песни в группе «коричневых» форм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita* SENSU LATO) // Зоологический журнал. 2020. Т. 99, № 1. С. 85 – 92.

Лапшин Н. В. Пеночка-теньковка – *Phylloscopus collybita* (L.) // Линька воробьиных птиц северо-запада СССР / под ред. Т. А. Рымкевича. Л. : Изд-во ЛГУ, 1990. С. 121 – 127.

Лапшин Н. В. Биология теньковки *Phylloscopus collybita* в Карелии // Русский орнитологический журнал. 2000. Т. 9, экспресс-вып. 90. С. 3 – 27.

Лапшин Н. В. Пеночка-теньковка (*Phylloscopua collybita*) // Миграция птиц Северо-Запада России. Воробьинные / под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гагинской. СПб. : Реноме, 2020. С. 213 – 219.

Марова И. М., *Ильина И. Ю.*, *Иваницкий В. В.* Неожиданная встреча в начале лета : гибрид сибирской *Phylloscopus tristis* и европейской *Ph. collybita* теньковок в Ростовской области // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27, экспресс-вып. 1604. С. 2093 – 2099.

Минеев Ю. Н., *Минеев О. Ю.*, *Накул Г. Л.* К орнитофауне долины реки Коротаихи (Большеземельская тундра) // Русский орнитологический журнал. 2009. Т. 18, экспресс-вып. 474. С. 519 – 534.

Минеев О. Ю., *Кочанов С. К.*, *Накул Г. Л.* Фауна птиц бассейна Средней Вычегды (Республика Коми) // Русский орнитологический журнал. 2017. Т. 26, экспресс-вып. 1428. С. 1391 – 1415.

Минеев О. Ю., *Кочанов С. К.*, *Накул Г. Л.* Фауна птиц бассейна Средней Вычегды (Республика Коми) по наблюдениям 2017 года // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27, экспресс-вып. 1620. С. 2653 – 2666.

Накул Г. Л. Птицы реки Большая Роговая (Большеземельская тундра) // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, экспресс-вып. 636. С. 405 – 414.

Накул Г. Л. Об осенней миграции воробьиных птиц в долине р. Сысола в 2015 – 2017 гг. // Русский орнитологический журнал. 2018. Т. 27, экспресс-вып. 1687. С. 5287 – 5299.

Панов И. Н., *Чернецов Н. С.* Миграционная стратегия варакушки (*Luscinia svecica*) в Восточной Фенноскандии. Сообщение 1 : Основные параметры миграционных остановок // Труды Зоологического института РАН. 2010. Т. 314, № 1. С. 93 – 104.

Рыжановский В. Н. О различиях линьки у подвидов пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita* // Русский орнитологический журнал. 2012. Т. 21, экспресс-вып. 814. С. 2797 – 2806.

Селиванова Н. П., *Естафьев А. А.*, *Велегжанинов И. О.*, *Шадрин Д. М.*, *Пылина Я. И.* Генетический полиморфизм пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*) на территории Республики Коми по данным ISSR-анализа // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2018. № 1. С. 22 – 29. https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.1(203)

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

Цвей А. Л. Стратегии миграции зарянки (*Erithacus rubecula*) в восточной Прибалтике : автореф. дис. … канд. биол. наук. СПб., 2008. 25 с.

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

Чернецов Н. С. Миграция воробьиных птиц : остановки и полет. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2010. 173 с.

Чернецов Н. С., *Булюк В. Н.*, *Ктиторов П. С.* Роль Джаныбекского оазиса как места миграционных остановок дендрофильных видов воробьиных птиц // Поволжский экологический журнал. 2010. № 2. С. 204 – 216.

Шипилина Д. А. Взаимоотношения восточно-европейской и сибирской теньковок (*Phylloscopus abietinus*, *Ph.* (*c.*) *tristis*) в зоне симпатрии : морфологические, биакустические и генетические аспекты : автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 2014. 27 с.

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

Bulyuk V. N., *Tsvey A.* Timing of Nocturnal Autumn Migratory Departures in Juvenile European Robins (*Erithacus rubecula*) and Endogenous and External Factors // Journal of Ornithology. 2006. Vol. 147, iss. 2. P. 298 – 309.

Catry P., *Catry I., Catry T.*, *Martins T.* Within and between winter-site fidelity in chiffchaffs *Phylloscopus collybita* // Ardea. 2003. Vol. 91, iss. 2. P. 213 – 220.

Catry P., *Lecoq M.*, *Araújo A.*, *Conway G.*, *Felgueiras M.*, *King M.*, *Rumsey S.*, *Salima H.*, *Tenreir P.* Differential migration of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. ibericusin* Europe and Africa // Journal of Avian Biology. 2005. Vol. 36, iss. 3. P. 184 – 190.

Chamberlain C. P., *Bensch S.*, *Feng X.*, *Akesson S.*, *Andersson T.* Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. 2000. Vol. 267. P. 43 – 48.

Chernetsov N., *Bulyuk V. N.*, *Ktitorov P.* Migratory stopovers of passerines in an oasis at the crossroads of the African and Indian flyways // Ringing and Migration. 2007. Vol. 23, iss. 4. P. 243 – 251.

Didrickson Ö., *Didrickson J.*, *Busse P.* Autumn migration dynamics, body mass,fat load and stopover behaviour of the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) at Manyas Kuşcenneti National Park (NW Turkey) // Ring. 2007. Vol. 29, iss. 1 – 2. P. 67 – 89.

Evans P. R. Migration and orientation of passerine night migrants in northeast England // Journal of Zoology. 1966. Vol. 150, iss. 3. P. 319 – 369.

Geen G. R. The autumn migration of chiffchaffs at an inland site in south-east England // Ringing and Migration. 1988. Vol. 9, iss. 2. P. 65 – 67.

Gómez C., *Bayly N. J.*, *Norris D. R.*, *Mackenzie S. A.*, *Rosenberg K. V.*, *Taylor P. D.*, *Hobson K. A.*, *Cadena C. D.* Fuel loads acquired at a stopover site influence the pace of intercontinental migration in a boreal songbird // Scientific Reports. 2017. Vol. 7. Article number 3405. https://doi.org/10.1038/s41598-017-03503-4

Jenni L., *Schaub M.* Behavioural and physiological reactions to environmental variation in bird migration : A review // Avian Migration / eds. P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein. Berlin : Springer, 2003. P. 155 – 171.

Kelsey N. A., *Schmaljohann H.*, *Bairlein F.* A handy way to estimate lean body mass and fuel load from wing length : A quantitative approach using magnetic resonance data // Ringing and Migration. 2019. Vol. 34, iss. 1. P. 8 – 24. https://doi.org/10.1080/03078698.2019.1759909

Lövei G. L. Wing shape variations of Chiffchaffs on autumn migration in Hungary // Ringing and Migration. 1983. Vol. 4, iss. 4. P. 231 – 236. https://doi.org/10.1080/03078698.1983.9673811

Perez-Tris J., *Ramirez A.*, *Telleria J. L.* Are Iberian Chiffchaffs *Phylloscopus* (*collybita*) *brehmii* long-distance migrants? An analysis of flight-related morphology // Bird Study. 2003. Vol. 50, iss. 2. P. 146 – 152. https://doi.org/10.1080/00063650309461306

Salewski V., *Thoma M.*, *Schaub M.* Stopover of migrating birds : Simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture-recapture analyses // Journal of Ornithology. 2007. Vol. 148, iss. 1. P. 29 – 37.

Schaub M., *Jenni L.* Fuel deposition of three passerine bird species along migration route // Oecologia. 2000. Vol. 122, iss. 3. P. 306 – 317.

Schaub M., *Jenni L.* Stopover duration of three warbler species along their autumn migration route // Oecologia. 2001. Vol. 128, iss. 2. P. 217 – 227.

Schmaljohann H., *Eikenaar C*. How do energy stores and changes in these affect departure decisions by migratory birds? A critical view on stopover ecology studies and some future perspectives // Journal of Comparative Physiology A. 2017. Vol. 203, iss. 6 – 7. P. 411 – 429.

Schönfeld M. Der Weidenlaubsänger, *Phylloscopus collybita*. Wittenberg : A. Ziemsen Verlag, 1978. 136 S.

White G. C., Burnham K. P. Program MARK : Survival estimation from populations of marked animals // Bird Study. 1999. Vol. 46, suppl. 1. P. 120 – 139.

Wojciech K. The autumn migration of the chaffinch *Fringilla coelebs* over the Baltic coast in Poland // Acta Ornithologica. 1981. Vol. 18, № 7. P. 375 – 418.

Yohannes E., *Biebach H., Nikolaus G*., *Pearson D. J*. Passerine migration strategies and body mass variation along geographic sectors across East Africa, the Middle East and the Arabian Peninsula // Journal of Ornithology. 2009. Vol. 150, iss. 2. P. 369 – 381.

Original Article
https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-319-334

Parameters of the autumn migration stopover of the chiffchaff (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817) (Sylviidae, Aves) in the conditions of the middle taiga in the Eastern Russian plain

G. L. Nakul

Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Communisticheskaya St., Syktyvkar 167982, Russia

Received: 22 March 2021 / revised: 6 August 2021 / accepted: 17 August 2021

Abstract. Parameters of the autumn migration stopover of the chiffchaff *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817) in the taiga zone of the Eastern Russian plain were estimated. The studies were carried out in 2015–2019, a total of 1,634 birds were included in our analysis. It has been established that migrating chiffchaffs can be conditionally divided into two groups. The first group consists of transit individuals leaving their stopover just on the day of arrival, without delay. The other group includes individuals who make stopovers for a longer period (4.87 days on average). For the birds of both groups, changes in their body weight and fat accumulation rate were revealed during one day and throughout the entire migration stopover. During an average migration stopover, birds retain their energy reserves at a certain level. In general, they accumulate no more than 5% of the average body weight in the population during the average stop period. A smaller proportion of migrants make multi-day stops when the fat accumulation rate is low. Every day of staying at a migration stopover leads to temporary surges and losses in body weight, with no increase in body fat. Birds, at the end of their migration season, spend more time and energy for looking for food. The part of migratory birds deciding to stop finds themselves in the most optimal conditions. This small group is the main reserve for preserving the population during the difficult period of migration.
Keywords: *Phylloscopus collybiya*, autumn migration, middle taiga, Russian plain

Funding. The study was conducted in the framework of the state assignment of the Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, the project "Distribution, taxonomy and spatial organization of the fauna and population of terrestrial and aquatic animals of taiga and tundra ecosystems of the European Northeastern Russia" (State registration number AAAA-A17-117112850235-2).

For citation: Nakul G. L. Parameters of the autumn migration stopover of the chiffchaff (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817) (Sylviidae, Aves) in the conditions of the middle taiga in the Eastern Russian plain. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 3, pp. 319–334. https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-3-319-334

REFERENCES

Anufriev V. M., Kochanov S. K. Komi Republic. In: *Kliuchevye ornitologicheskie territorii Rossii* [Important Bird Areas of Russia]. Moscow, Soiuz okhrany ptits Rossii Publ., 2000, vol. 1, pp. 633 (in Russian).

✉ *Corresponding author*. Animal Ecology Department, Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail address: Gleb L. Nakul: https://orcid.org/0000-0001-9643-5663, nakul@ib.komisc.ru.

Blyumenthal T. I. Formation of autumn migratory behaviour in nature in some passerine birds (bioenergetic aspect). *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, 1971, vol. 50, pp. 111–182 (in Russian).

Blyumental T. I. Change in energy reserves (fat) in some passerine birds of the Curonian Spit in connection with their participation in migration. *Proceedings of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences*, 1967, vol. 40, pp. 164–202 (in Russian).

Zimin V. B., Ivanter E. V., Markov V. I. Autumn migration of birds in Central Karelia. *Birds of the Baltic Region*: *Ecology and Migration*: *Proceedings of the Fourth Baltic Ornithological Conference*. Riga, Izdatel'stvo Akademii nauk Latviiskoi SSR, 1961, pp. 189–198 (in Russian).

Ivanter E. V., Vinogradova G. V., Shumkov M. E. Migration of birds in Karelia in the autumn of 1961. *Repors of the Baltic Commission for Studies on Bird Migrations*. Tartu, Akademiia nauk Estonskoi SSR Publ., 1963, vol. 2, pp. 59–66.

Il'ina I. Yu., Marova I. M., Kvartalnov P. V., Ivanitskii V. V. Song divergence in the group of "brownish" chiffchaff forms (*Phylloscopus collybita* SENSU LATO). *Zoologicheskii zhurnal*, 2020, vol. 99, no. 1, pp. 85–92 (in Russian).

Lapshin N. V. Chiffchaff *Phylloscopus collybita* (L.). In: T. A. Rymkevich, ed. *Moult of Passerine Birds int the North-West Russia*. Leningrad, Izdatel'stvo Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta, 1990, pp. 121–127 (in Russian).

Lapshin N. V. The chiffchaff *Phylloscopus collybita* biology in Karelia. *Russian Journal of Ornithology*, 2000, vol. 9, express-issue 90, pp. 3–27 (in Russian).

Lapshin N. V. Chiffchaff *Phylloscopus collybita*. In: G. A. Noskov, T. A. Rymkevich, A. R. Gaginskaya, eds. *Migration of Birds of Northwest Russia. Passerines*. Saint Petersburg, Renome, 2020, pp. 213–219 (in Russian).

Marova I. M., Ilyina I. Yu., Ivanitsky V. V. An unexpected find in early summer: a hybrid of siberian *Phylloscopus tristis* and european *Ph. collybita* chiffchaffs in the Rostov oblast. *Russian Journal of Ornithology*, 2018, vol. 27, express-issue 1604, pp. 2093–2099 (in Russian).

Mineev Yu. N., Mineev O. Yu., Nakul G. L. To avifauna of Korotaikha river basin, Bolshezemelskaya tundra. *Russian Journal of Ornithology*, 2009, vol. 18, express-issue 474, pp. 519–534 (in Russian).

Mineev O. Yu., Kochanov S. K., Nakul G. L. Avifauna of the basin of the middle reaches of the Vychegda (Komi Republic). *Russian Journal of Ornithology*, 2017, vol. 26, express-issue 1428, pp. 1391–1415 (in Russian).

Mineev O. Yu., Kochanov S. K., Nakul G. L. Fauna of birds of the Middle Vychegda basin (the Komi Republic) according to the observations of 2017. *Russian Journal of Ornithology*, 2018, vol. 27, express-issue 1620, pp. 2653–2666 (in Russian).

Nakul G. L. The birds of Bolshaya Rogovaya river, Bolshezemelskaya tundra. *Russian Journal of Ornithology*, 2011, vol. 20, express-issue 636, pp. 405–414 (in Russian).

Nakul G. L. On the autumn migration of passerines in the valley of the Sysola river in 2015–2017. *Russian Journal of Ornithology*, 2018, vol. 27, express-issue 1687, pp. 5287–5299 (in Russian).

Panov I. N., Chernetsov N. S. Migratory strategy of bluethroats, *Luscinia svecica*, in Eastern Fennoscandia. Part 1: Main stopover parameters. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Acsdemy of Sciences*, 2010, vol. 314, no. 1, pp. 93–104 (in Russian).

Ryzhanovsky V. N. Differences in the process of moulting between subspecies of the chiffchaff *Phylloscopus collybita*. *Russian Journal of Ornithology*, 2012, vol. 21, express-issue 814, pp. 5287–5299 (in Russian).

Selivanova N. P., Estafjev A. A., Velegzhaninov I. O., Shadrin D. M., Pylina Y. I. Genetic polymorphism of chiffchaff (*Phylloscopus collybita*) in the Komi Republic according ISSR-analysis. *Vestnik Insituta biologii Komi NC UrO RAN*, 2018, no. 1, pp. 22–29 (in Russian). https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2018.1(203)

Titov N. V., Chernetsov N. S. Stochastic models as a new method for assessing the duration of migratory stops of birds. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1999, vol. 119, no. 4, pp. 396–403 (in Russian).

Tsvey A. L. *Migration Strategies of the Robin* (*Erithacus rubecula*) *in the Eastern Baltic*: Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 2008. 25 p. (in Russian).

Chernetsov N. S. Stopover ecology and behavior of passerine migrants: Methodological issues of studies. *Ornithologia*, 2003, vol. 30, pp. 136–146 (in Russian).

Chernetsov N. S. *Passerine Migration*: *Stopovers and Flight*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2010. 173 p. (in Russian).

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

Shipilina D. A. *The Relationship of East European and Siberian Tenkovok* (*Phylloscopus abietinus*, *Ph*. (*c*.) *tristis*) *in the Sympatry Zone*: *Morphological, Biacoustic and Genetic Aspects*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Moscow, 2014. 27 p. (in Russian).

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

Bulyuk V. N., Tsvey A. Timing of Nocturnal Autumn Migratory Departures in Juvenile European Robins (*Erithacus rubecula*) and Endogenous and External Factors. *Journal of Ornithology*, 2006, vol. 147, iss. 2, pp. 298–309.

Catry P., Catry I., Catry T., Martins T. Within and between winter-site fidelity in chiffchaffs *Phylloscopus collybita*. *Ardea*, 2003, vol. 91, iss. 2, pp. 213–220.

Catry P., Lecoq M., Araújo A., Conway G., Felgueiras M., King M., Rumsey S., Salima H., Tenreir P. Differential migration of Chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *P. ibericusin* Europe and Africa. *Journal of Avian Biology*, 2005, vol. 36, iss. 3, pp. 184–190.

Chamberlain C. P., Bensch S., Feng X., Akesson S., Andersson T. Stable isotopes examined across a migratory divide in Scandinavian willow warblers (*Phylloscopus trochilus trochilus* and *Phylloscopus trochilus acredula*) reflect their African winter quarters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, vol. 267, pp. 43–48.

Chernetsov N., Bulyuk V. N., Ktitorov P. Migratory stopovers of passerines in an oasis at the crossroads of the African and Indian flyways. *Ringing and Migration*, 2007, vol. 23, iss. 4, pp. 243–251.

Evans P. R. Migration and orientation of passerine night migrants in northeast England. *Journal of Zoology*, 1966, vol. 150, iss. 3, pp. 319–369.

Geen G. R. The autumn migration of chiffchaffs at an inland site in south-east England. *Ringing and Migration*, 1988, vol. 9, iss. 2, pp. 65–67.

Gómez C., Bayly N. J., Norris D. R., Mackenzie S. A., Rosenberg K. V., Taylor P. D., Hobson K. A., Cadena C. D. Fuel loads acquired at a stopover site influence the pace of intercontinental migration in a boreal songbird. *Scientific Reports*, 2017, vol. 7, article number 3405. https://doi.org/10.1038/s41598-017-03503-4

Jenni L., Schaub M. Behavioural and physiological reactions to environmental variation in bird migration: A review. *In*: P. Berthold, E. Gwinner, E. Sonnenschein, eds. *Avian Migration*. Berlin, Springer, 2003, pp. 155–171.

Kelsey N. A., Schmaljohann H., Bairlein F. A handy way to estimate lean body mass and fuel load from wing length: A quantitative approach using magnetic resonance data. *Ringing and Migration*, 2019, vol. 34, iss. 1, pp. 8–24. https://doi.org/10.1080/03078698.2019.1759909

Didrickson Ö., Didrickson J., Busse P. Autumn migration dynamics, body mass,fat load and stopover behaviour of the Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) at Manyas Kuşcenneti National Park (NW Turkey). *Ring*, 2007, vol. 29, iss. 1–2, pp. 67–89.

Lövei G. L. Wing shape variations of Chiffchaffs on autumn migration in Hungary. *Ringing and Migration*, 1983, vol. 4, iss. 4, pp. 231–236. https://doi.org/10.1080/03078698.1983.9673811

Perez-Tris J., Ramirez A., Telleria J. L. Are Iberian Chiffchaffs *Phylloscopus* (*collybita*) *brehmii* long-distance migrants? An analysis of flight-related morphology. *Bird Study*, 2003, vol. 50, iss. 2, pp. 146–152. https://doi.org/10.1080/00063650309461306

Salewski V., Thoma M., Schaub M. Stopover of migrating birds: Simultaneous analysis of different marking methods enhances the power of capture-recapture analyses. *Journal of Ornithology*, 2007, vol. 148, iss. 1, pp. 29–37.

Schaub M., Jenni L. Fuel deposition of three passerine bird species along migration route. *Oecologia*, 2000, vol. 122, iss. 3, pp. 306–317.

Schaub M., Jenni L. Stopover duration of three warbler species along their autumn migration route. *Oecologia*, 2001, vol. 128, iss. 2, pp. 217–227.

Schmaljohann H., Eikenaar C. How do energy stores and changes in these affect departure decisions by migratory birds? A critical view on stopover ecology studies and some future perspectives. *Journal of Comparative Physiology A*, 2017, vol. 203, iss. 6–7, pp. 411–429.

Schönfeld M. *Der Weidenlaubsänger*, *Phylloscopus collybita*. Wittenberg, A. Ziemsen Verlag, 1978. 136 S.

White G. C., Burnham K. P. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 1999, vol. 46, suppl. 1, pp. 120–139.

Wojciech K. The autumn migration of the chaffinch *Fringilla coelebs* over the Baltic coast in Poland. *Acta Ornithologica*, 1981, vol. 18, no. 7, pp. 375–418.

Yohannes E., Biebach H., Nikolaus G., Pearson D. J. Passerine migration strategies and body mass variation along geographic sectors across East Africa, the Middle East and the Arabian Peninsula. *Journal of Ornithology*, 2009, vol. 150, iss. 2, pp. 369–381.