

УДК 598.2:574.91

## ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ МИГРАЦИЯ ПТИЦ: РАЗНООБРАЗИЕ И ПРОТИВОРЕЧИВОСТЬ

© 2019 г. В. А. Паевский\*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

\*e-mail: payevsky@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.11.2018 г.

После доработки 27.03.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2019 г.

Приведен краткий обзор внутрипопуляционных различий передвижений птиц, относимых к явлениям дифференциальной миграции, и основных гипотез, выдвинутых для объяснения биологического смысла этих явлений. Рассмотрены протандрия при весеннем прилете, вариации сроков осенней миграции у птиц разного пола и возраста, а также внутрипопуляционные различия в дальности миграций. При обсуждении всех аспектов дифференциальной миграции преимущественное внимание уделено противоречивым результатам, полученным для разных видов птиц. Возможная причина видимой противоречивости результатов состоит в том, что данные кольцевания на орнитологических станциях несут недостаточно информации о территориальном распределении мигрирующих птиц из отдельных популяций, поскольку неизвестно, к каким популяциям относятся кольцуемые птицы.

*Ключевые слова:* дифференциальная миграция, популяция, протандрия, птицы, территориальное распределение

**DOI:** 10.1134/S0044513419120109

Широко известно, что в зависимости от географического положения гнездового ареала популяций птицы могут проявлять все известные типы сезонных передвижений, от кочевков на короткие дистанции до настоящих миграций, как ближних, так и дальних. Однако не только межпопуляционная, но и внутрипопуляционная вариабельность в степени осуществления перелетов тоже может быть весьма большой. Эта вариабельность проявляется не только в феномене частичной миграции, когда только часть популяции осуществляет сезонные передвижения, но и в возрастных и половых различиях миграционного поведения на всех этапах передвижений. Именно возрастно-половые вариации перелетов и получили международное название “differential migration”, т.е. дифференциальная миграция.

Дифференциальная миграция известна со времен Карла Линнея, Чарльза Дарвина и Генриха Гётке, т.е. с 18 и 19 веков. Линней в 1758 г. дал зяблику видовое латинское название “coelebs” (холостой), поскольку среди остающихся зимой зябликов в Швеции были только самцы, и самцы же первыми прилетали весной. Спустя 116 лет Дарвин пишет: “... самцы наших мигрирующих птиц обычно прибывают на их места размножения раньше самок, поэтому многие самцы готовы бо-

роться за каждую самку” (Darwin, 1874). А Гётке написал по результатам 50 лет наблюдений миграций птиц такие строки: “Молодые птицы начинают осенний отлет, не сопровождаемые старыми опытными самцами, которые летят в конце сезона. Весной, однако, имеет место обратная картина, когда вначале появляются самые опытные старые самцы, потом вскоре старые самки, и последними появляются молодые птицы менее совершенной внешности” (Gätke, 1879). Несмотря на прошедшие с тех пор 140 лет, датскими орнитологами (Knudsen et al., 2011) было сказано: “Мы не намного ушли вперед со времени Генриха Гётке, поскольку до сих пор точно неизвестны непосредственные механизмы возрастно-половых различий в сроках и протяженности миграций”. Действительно, можно подтвердить это высказывание, и не только в отношении внутренних и внешних механизмов этих различий, но и в понимании ряда их разноречивых результатов.

Основное внимание нижеследующего краткого обзора и анализа возрастно-половых различий миграционного распределения птиц во времени и пространстве сосредоточено на противоречивых данных у отдельных видов из разных систематических групп. Анализ таких данных необходим для выяснения, за счет чего они возникают в раз-

ных аспектах дифференциальной миграции, почему они не соответствуют общепринятым гипотезам и как они могут отражаться на благополучии популяций.

Фактические данные по различиям в сроках осенних и весенних миграций, а также в территориальном распределении самцов и самок, молодых и взрослых особей в областях зимовок получены из двух источников. Основной источник — публикации о дифференциальной миграции на основе материалов по кольцеванию птиц в разных местах мира. Второй источник — опубликованные результаты кольцевания птиц сотрудниками Биологической станции “Рыбачий” Зоологического института РАН на Куршской косе в Восточной Прибалтике за 1956–2013 гг. (Bolshakov et al., 2001; 1999–2014). По этим данным некоторые результаты о дифференциальной миграции ряда видов птиц были уже опубликованы ранее (Паевский, 1990; 1995; Payevsky, 1998; 2009). Поскольку с тех пор количество окольцованных птиц и количество возвратов колец увеличилось, данные о показателях дифференциальной миграции этих видов были пересчитаны заново, о чем говорится в соответствующих разделах данной статьи, где приведены результаты. Подробное описание методики дано в одной из цитируемых статей (Паевский, 1995). Для обзора во всех случаях предпочтительно использовались публикации о результатах, полученных путем статистической обработки материалов кольцевания.

### ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ И ОСНОВНЫЕ ГИПОТЕЗЫ

Различия в осуществлении миграции между самцами и самками, а также между взрослыми и молодыми птицами в пределах каждого пола заключаются, во-первых, в разных сроках отлета и прилета и, во-вторых, в разных расстояниях, пройденных во время осенних и весенних миграций. Эти различия довольно широко распространены среди птиц, они известны в пределах отрядов курообразных, гусеобразных, буревестникообразных, пеликанообразных, ястребообразных, ржанкообразных, совообразных, соколообразных и воробьеобразных, всего более чем у 150 видов птиц (Cristol et al., 1999; Newton, 2008; Паевский, 2008; 2015). Разумеется, эти различия известны, прежде всего, для тех видов, где возраст и пол птиц легко определяются по внешним признакам — особенностям оперения или размерам. В идеальном случае существование таких различий необходимо исследовать среди всех четырех возрастно-половых групп. У ряда видов обсуждаемые различия весьма значительны, у других же проявляются только в средних значениях. У некоторых крупных хищных птиц только молодые птицы совершают далекие передвижения, тогда

как взрослые особи ведут оседлый образ жизни, это свойственно, например, орлану-белохвосту (*Haliaeetus albicilla*) и беркуту (*Aquila chrysaetos*). Иногда полагают, что такие возрастные различия в поведении говорят о том, что в далеком прошлом эти птицы вне зависимости от возраста совершали миграции, а теперь это проявляется лишь у молодых особей.

В нескольких обзорах дифференциальной миграции (Myers, 1981; Ketterson, Nolan, 1983, 1985; Паевский, 1990; Spina et al., 1994; Alerstam, Hedenström, 1998; Cristol et al., 1999; Morbey, Ydenberg, 2001; Rubolini et al., 2004; Runge, Marra, 2005; Tottrup, Thorup, 2008; Newton, 2008) приведены основные положения этого явления и обсуждается его биологическое значение. Все особенности миграций разных возрастно-половых групп, по мнению многих зоологов, определяются теми сторонами биологии птиц, которые относятся, во-первых, к разным аспектам социальной жизни и размножения, и, во-вторых, к особенностям смены оперения. Прежде всего, это разное социальное доминирование; затем разные роли самцов и самок в период гнездования; и, наконец, разные сроки и полнота линьки у взрослых и молодых птиц. В связи с этим были выдвинуты три гипотезы, не исключающие друг друга (Myers, 1981; Gauthreaux, 1982; Ketterson, Nolan, 1983). Во-первых, гипотеза времени весеннего прибытия (“arrival time hypothesis”). Естественный отбор должен благоприятствовать зимовке самцов ближе к территории размножения, поскольку они за нее конкурируют весной и, соответственно, должны прилетать раньше. Во-вторых, гипотеза размера тела, или гипотеза зимнего холода (“body size hypothesis”, or “winter cold hypothesis”) и, в-третьих, гипотеза социального доминирования (“dominance hypothesis”). Самцы, как более крупные и доминантные у большинства видов птиц, вытесняют самок и молодых птиц в худшие районы зимовки. Кроме того, самцы, как более сильные и крупные по сравнению с самками, могут зимовать в более холодных и непредсказуемых условиях, т.е. в более северных областях, что совпадает и с гипотезой времени весеннего прибытия, поскольку эти области ближе к местам размножения. Возможно, что у разных видов все эти предполагаемые причины могут в совокупности определять наблюдаемую сейчас картину распределения возрастно-половых групп во время зимовки.

### ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННЫЕ ВАРИАЦИИ СРОКОВ ВЕСЕННЕГО ПРИЛЕТА

Более ранний весенний прилет самцов по сравнению с самками у большинства видов птиц, называемый протандрия, — банальное явление, всем давно и хорошо известное. По данным одного из обзоров (Morbey et al., 2012), протандрия за-

регистрирована у 71 вида птиц разной систематической принадлежности – из 20 семейств и 7 отрядов. Следует особо подчеркнуть, что различия между самцами и самками в средних сроках прибытия могут варьировать от нескольких дней до нескольких недель, но в среднем составляют приблизительно 5–6 суток. Однако то, что различия полов в сроках прилета связаны именно с размножением, ясно подтверждается на видах куликов с обратными половыми ролями. У тех куликов, где самки крупнее самцов и конкурируют за самцов и территорию, они и прилетают раньше самцов. Это так называемая протогиния. Наиболее ярко это выражено у хрустана (*Eudromias morinellus*), пятнистого американского перевозчика (*Actitis macularius*), трех видов плавунчиков (род *Phalaropus*) и некоторых других видов (Myers, 1981).

Существует иногда высказываемая точка зрения о том, что поскольку у большинства видов самцы доминантны по сравнению с самками, они в результате конкуренции быстрее накапливают резервы тела на миграционных остановках, и именно поэтому способны опередить самок при весеннем прилете в гнездовую область. Не возражая против положительного для самцов результата конкуренции на миграционных остановках, следует все же иметь в виду основное преимущество раннего прилета самцов – ослабление конкуренции с другими самцами за территорию и за самок или даже отсутствие конкуренции. Это подтверждается и фактами одновременного отлета осенью самцов и самок у тех видов, которые весной четко проявляют протандрию: обыкновенного соловья (*Luscinia luscinia*), славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) и других (Newton, 2008).

Один из важных вопросов при обсуждении протандрии – как соотносится ранний прилет самцов на места размножения с их выживаемостью, поскольку очень раннее весеннее прибытие может совпадать с таким резким ухудшением погодных условий, при котором может подвергнуться опасности жизнь птицы. Ранее нами было показано, что смертность певчих птиц ранней весной, в период между окончанием весенней миграции и началом размножения, составляет значительную часть общегодовой смертности. Известно, что некоторые особи вытесняются более старшими и доминантными в субоптимальные биотопы. Доля годовалых птиц в популяциях бывает выше, чем это необходимо для поддержания стабильной популяционной плотности. Основная часть популяционного излишка не распределяется на каких-то других территориях, а погибает (Payevsky, 1982; Паевский, 1985). Однако не только годовалые, но и взрослые самцы, прилетевшие слишком рано, могут погибнуть. По данным о восьми видах певчих птиц, окольцованных в Дании, было выяснено, что существует связь между сроками весенней миграции и выжи-

ваемостью птиц, причем эта связь разная у ближних и дальних мигрантов. У ближних мигрантов выживаемость уменьшается по мере продвижения хода весны, а у дальних – низкая выживаемость присуща самым ранним и самым поздним мигрантам (Lerche-Jørgensen et al., 2018). Таким образом, отбор на протандрию приводит к субоптимальному времени весеннего прилета по отношению к выживаемости птиц.

При обсуждении разных форм связи весеннего прилета и начала размножения необходимо учитывать и физиологические механизмы. Протогиния и обратные половые роли говорят о том, что внутренние механизмы, лежащие в основе миграции и брачного поведения, могут эволюционировать независимо от эндокринной системы, контролирующей гаметогенез и овуляцию. В годовом цикле сезонных явлений миграционная активность, как эколого-физиологический процесс, возникает неоднократно и в разных формах – как послегнездовая дисперсия, направленные кочевки или ближние и дальние миграции. Во всех этих формах изменение продолжительности миграционного состояния контролируется фотопериодом (Носков, Рымкевич, 2008; Носков, 2011).

Эволюционному значению протандрии посвящено большое количество исследований, как чисто теоретических, так и эмпирических. В основном обсуждаются три вариации так называемой гипотезы времени прибытия: гипотезу “возможность иметь партнера” (“mate opportunity”), гипотезу “преимущества высокого ранга” (“rank advantage”) и гипотезу “восприимчивости” (“susceptibility”). Эти гипотезы допускают, что особи того пола, который занимает весной территорию (в большинстве случаев самцы) – птицы наиболее высокого ранга, более сильные, крупные и более устойчивые к холоду, они максимизируют свои возможности при раннем прибытии – занимают наилучшие территории и размножаются более успешно, с несколькими партнерами, по сравнению с другими, прилетающими поздно. Эти положения были поддержаны результатами теоретических моделей и обсуждены в обзорах (Kokko, 1999; Kokko et al., 2006; Morbey, Ydenberg, 2001; Morbey et al., 2012), а также поддержаны выводами при межвидовых сравнениях, показывающими, что степень протандрии связана с показателями интенсивности полового отбора через выбор самками. Например, среди певчих птиц было убедительно продемонстрировано, что половой дихроматизм, половой диморфизм размеров и степень экстрапарного отцовства положительно коррелируют с различиями в сроках весенней миграции самцов и самок (Rubolini et al., 2004; Sorraack et al., 2006; Canal et al., 2012). Считается, что протандрия эволюционирует у тех видов птиц, где изменчивость репродуктивного успеха самцов больше, чем у самок, если высокая цена усилий

самцов для более раннего прибытия и захвату лучших территорий может быть сбалансирована увеличенными возможностями иметь дополнительного полового партнера (Morbey et al., 2012). Многочисленные эмпирические исследования обычно подтверждают существование двух механизмов, которые не исключают друг друга и контролируют явление протандрии. Это, во-первых, пространственное разделение самцов и самок в период вне размножения и, во-вторых, различия сроков начала весенней миграции как следствие половых различий в ответах на фотопериодическую стимуляцию организма. Однако при этом остается неизвестным, какой вклад в эти механизмы осуществляет генетика, а какой — внешняя среда, и главное — какие последствия работы этих механизмов могут повлиять на адаптации птиц к существенным изменениям внешней среды, например, глобальному потеплению (Sorpack, Pulido, 2009). Результаты исследования на деревенской ласточке (*Hirundo rustica*) проливают свет на эту зависимость (Møller, 2004). В промежуток с 1971 по 2003 гг в одной из популяций этого вида в Дании степень протандрии достоверно увеличилась, поскольку самцы стали прилетать раньше, а самки не изменили сроки прилета. При этом ранний прилет самцов сопровождался достоверным увеличением длины внешних рулевых перьев, т.е. доля старых доминантных самцов увеличилась. Климатические условия в Северной Африке в период, когда проходила весенняя миграция ласточек, ухудшились, что привело к увеличенной смертности самцов, но не самок, летящих позднее. Следовательно, быстрые изменения климата могут вызывать изменения в степени протандрии, т.к. при интенсивном половом отборе самцы с более ранним прибытием получают явное преимущество.

В ряде случаев возрастно-половая последовательность весеннего прилета проявляется весьма детально: первыми прилетают взрослые самцы, затем годовалые самцы и взрослые самки, последними прилетают молодые самки. У певчих воробьеобразных это характерно для очень многих видов, как палеарктических, например обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*), варакушки (*Luscinia svecica*), камышевой овсянки (*Schoeniclus schoeniclus*), зяблика (*Fringilla coelebs*), так и неарктических — елового эмпидонакса (*Empidonax hammondi*), рисового трупяла (*Dolichonyx oryzivorus*) и других (Francis, Cooke, 1986). Однако весенний прилет европейских речных уток проходит совсем иначе. Во-первых, многие виды уток — моногамы с очень ранним формированием пар, и весной взрослые птицы мигрируют уже брачными парами, образованными на зимовке. Во-вторых, у неполовозрелых уток в возрасте одного года, хотя и прослеживаются различия самцов и самок в сроках прилета, но последовательность

иная — доля самцов постепенно увеличивается к концу весеннего прилета (Приклонский, 1965). Небольшое превышение доли самцов над долей самок, по-видимому, обязано лишь молодым птицам. У кряквы (*Anas platyrhynchos*), чирка-свистунка (*A. crecca*), чирка-трескунка (*A. querquedula*), шилохвости (*A. acuta*) и свиязи (*A. penelope*) в Окском заповеднике в апреле доля самцов составляла в среднем от 50 до 59% (Панченко, 1984). Отсутствие протандрии у взрослых речных уток и тенденция к протогинии у неполовозрелых особей — существенные отличия от других групп птиц. Эти отличия должны объясняться какими-то преимуществами при размножении. Известно, например, что у кряквы часто наблюдается насильственная внепарная копуляция. Ни эта особенность, ни отсутствие протандрии никак не согласуются с гипотезой времени прибытия и гипотезой о возможности иметь партнера. По-видимому, раннее, вне территории размножения, образование брачных пар дает возможность не тратить время на захват территории и брачные демонстрации, а сразу приступить к копуляции и откладке яиц.

У тех видов певчих птиц, у которых годовалые самцы принимают участие в размножении, весенний прилет таких самцов всегда запаздывает по сравнению с прилетом опытных взрослых самцов (в возрасте двух и более лет). Считается, что их позднее прибытие связано с невозможностью противостоять взрослым самцам при захвате гнездовых территорий, а поэтому в ходе эволюции такая особенность контролируется эндогенными факторами. Однако возможны и другие причины. В процессе весенней миграции они не могут достаточно быстро накапливать энергетические запасы на миграционных остановках, а поэтому и отстают в сроках миграции по сравнению со взрослыми. Каковы бы ни были причины, позднее прибытие годовалых птиц и их меньшая успешность в размножении зарегистрированы у многих видов птиц. Скорее всего, это может объясняться необходимостью для популяции иметь больше здорового потомства, производимого опытными взрослыми членами популяций.

На 18 видах американских древесниц семейства Parulidae было установлено, что наибольшие различия между самцами и самками в сроках прибытия были у птиц, прилетающих в более ранние сроки, и самые большие различия были в годы наиболее раннего прилета всей популяции (Francis, Cooke, 1986). Эта закономерность была признана обычной для птиц и сведения об этом вошли в капитальную сводку (Newton, 2008). Однако датские орнитологи получили противоположные результаты: у 8 видов европейских певчих птиц различия в сроках прилета самцов и самок были наименьшими в начальном, раннем периоде прилета и наибольшими в конечном периоде (Töt-

trup, Thorup, 2008). Можно предположить, что это связано с какими-то особенностями жизни певчих птиц Старого и Нового Света, но какими именно, остается неизвестным.

#### РАЗЛИЧИЯ СРОКОВ ОСЕННЕЙ МИГРАЦИИ У ПТИЦ РАЗНОГО ПОЛА И ВОЗРАСТА

Различия сроков начала осенней миграции у самцов и самок, взрослых и молодых птиц, особенно у куликов и уток, хорошо известны (Cramp, Simmons, 1983; Newton, 2008). Видовое разнообразие в этом отношении особенно велико и во многом зависит от разных ролей самцов и самок в размножении. Например, у щеголя (*Tringa erythropus*), фифи (*T. glareola*), тулеса (*Pluvialis squatarola*) и круглоногого плавунчика (*Phalaropus lobatus*) только самцы выращивают молодых, а поэтому самки оставляют места размножения раньше самцов, улетая на места линьки, а потом и мигрируют. А у большинства видов утиных самцы не участвуют в родительской заботе и покидают места гнездования на несколько недель раньше самок, удаляясь на места линьки. Некоторые виды куликов ведут себя таким же образом, например, краснозобик (*Calidris ferruginea*) и турухтан (*Philomachus pugnax*). Когда же особи обоих полов в равной степени заботятся о птенцах, то различий в сроках осеннего отлета взрослых самцов и самок нет, как это наблюдается, например, у чибиса (*Vanellus vanellus*) и большого веретенника (*Limosa limosa*). Таким образом, степень различий в сроках осеннего отлета взрослых самцов и самок у куликов и уток зависит только от их ролей в размножении. Если же размножение прошло неуспешно, а повторные кладки невозможны, то такие птицы улетают осенью первыми.

Что же касается возрастных различий сроков осеннего отлета, то почти у всех куликов молодые птицы улетают на зимовку позже взрослых, поскольку им требуется больше времени на достижение полного миграционного состояния. Осенний отлет семейной группой, родителей вместе с молодыми, возможен лишь у лебедей, журавлей и некоторых видов гусей. Среди хищных птиц только у дальних мигрантов, таких как скопа (*Pandion haliaetus*) и черный коршун (*Milvus migrans*), взрослые птицы мигрируют сразу после размножения, значительно ранее отлета молодых птиц, приостанавливая свою начавшуюся линьку. У остальных хищников взрослые отлетают осенью после окончания послебрачной линьки, при этом самки часто раньше самцов, поскольку они начинают линять раньше, чем самцы (Newton, 2008). Взрослые особи обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus*) улетают раньше молодых, т.к. молодых выкармливают другие виды птиц, и различия в сроках отлета кукушек разного возраста достигают почти месяца. Молодые кукушки при

наступлении миграционного периода летят на зимовку в Африку ночью, поодиночке, без всякого общения друг с другом и со своими биологическими родителями, оказываясь, тем не менее, в тех местах Африки, где проводят зиму все европейские кукушки – в Анголе и Конго (Willemoes et al., 2014). Такое самостоятельное передвижение молодых птиц по стабильным видовым маршрутам уже само по себе доказывает, что направление и длительность миграции регулируется эндогенными программами.

Сроки и пути миграций могут совмещаться и перекрываться не только для птиц разного пола, возраста и популяций, но и для особей из разных подвидов. Это было, например, показано по исследованиям миграционных передвижений соловья-красношейки (*Calliope calliope*) на юге Дальнего Востока России. У птиц этого вида, отловленных в Южном Приморье, были изучены генетическое разнообразие и внутривидовая дифференциация по данным секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК и было установлено, что одним миграционным путем летят птицы, принадлежащие разным расам. При этом сроки и пути их передвижений в значительной степени перекрываются, так же, как и сроки пролета через точку наблюдения птиц разного возраста, а достоверных половых различий в сроках миграций не обнаружено (Масловский и др., 2014; 2018).

Возрастные различия в сроках осеннего отлета многих певчих птиц зависят в первую очередь от сроков линьки маховых перьев. У ближних мигрантов молодые улетают раньше взрослых, т.к. сменяют только контурное перо, в отличие от взрослых, линяющих полностью. Многие же дальние мигранты, зимующие в тропиках, могут приостанавливать или вообще откладывать линьку до прилета на зимовку. В результате у видов, не линяющих перед миграцией, взрослые улетают раньше молодых, а у видов, линяющих перед отлетом, молодые улетают раньше взрослых (Jenni, Winkler, 1994; Carlisle et al., 2005). Существует и такая форма прохождения линьки, когда осенняя миграция, начавшаяся в разные сроки у непереживавших молодых и взрослых особей, приостанавливается, птицы линяют, и только после ее завершения продолжают миграцию, но взрослые и молодые летят при этом вместе. Эта форма миграции и линьки описана (Young, 1991) у лазурного овсянкового кардинала (*Passerina amoena*) из Северной Америки. Подобная стратегия была обнаружена и у рыжей овсянки (*Ocyris rutilus*) на Дальнем Востоке России (Valchuk, 2003; Вальчук и др., 2018).

ВОЗРАСТНЫЕ И ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ  
В ДАЛЬНОСТИ МИГРАЦИЙ

Данные по возрастным и половым различиям в отношении протяженности осенних миграций, т.е. дальности расположения зимовок, весьма разнообразны и часто противоречивы. Считается, что все три вышеназванные основные гипотезы – времени весеннего прибытия, размера тела и социального доминирования – четко соотносятся с картиной различий самцов и самок в местах зимовки (хотя это далеко не всегда проявляется). Самцы, как более крупные и сильные у большинства видов, зимуют ближе к местам размножения, чтобы быстрее прилететь весной и занять территорию. Несмотря на то, что по данным обнаружения окольцованных птиц в зимовочном ареале птицу любого пола и возраста можно встретить в самых разных точках, в среднем определение возрастно-половых различий распределения вполне возможно. У ряда видов различия зимовок самцов и самок очень четкие. Так, большинство самцов турухтана остается зимовать в Европе, а большинство самок летит в Африку, и на самых южных зимовках соотношение полов 10 самок : 1 самец (Gill et al., 1995).

У хищных птиц, самки которых значительно крупнее самцов, по гипотезе размера тела можно ожидать обратную картину: самки должны зимовать ближе к местам размножения, чем самцы. Действительно, на примере гренландских сапсанов (*Falco peregrinus*) это подтверждается: самки зимуют в районе Мексиканского залива, а самцы улетают на 4 тыс. км южнее. Этот пример поддерживает и гипотезу доминирования, и гипотезу размера тела, но не соответствует гипотезе времени прибытия, поскольку самцы, несмотря на такую дальнюю миграцию, прилетают весной первыми (Newton, 2008). Причины такого несоответствия можно усмотреть в том, что у сапсанов, в отличие от других птиц с обратным размером самцов и самок, именно самцы захватывают территорию размножения, несмотря на более крупные размеры самок, и используют ее много лет.

Что же касается другого хищника, ястреба-перепелятника (*Accipiter nisus*), то для него обнаружена другая картина. Первоначально в публикациях, касающихся миграций перепелятника через Куршскую косу в Восточной Прибалтике, нами утверждалось на основании данных кольцевания, что самцы тоже улетают достоверно дальше самок: в среднем  $1413 \pm 106$  км против  $923 \pm 86$  км, при отсутствии возрастных различий (Белопольский, 1972; Паевский, 1982). Однако в последующие годы количество результатов кольцевания перепелятников на Куршской косе значительно увеличилось (Bolshakov et al., 2001; 1999–2014). При пересмотре данных кольцевания обнаружилось полное отсутствие половых различий в даль-

ности миграции. Помимо медианы и среднего арифметического значения, для расчетов был использован Т-критерий Вилкоксона для независимых выборок, который применим к случайным величинам с непрерывным распределением. Выяснено, что по всем использованным показателям не найдено достоверных различий в дальности миграций перепелятников разного пола и возраста. В среднем расстояния перелета оказались следующими: от  $1072 \pm 47$  км у молодых самок до  $1221 \pm 53$  км у молодых самцов и от  $1167 \pm 64$  км у взрослых самок до  $1161 \pm 57$  км у взрослых самцов (Паевский, 2018). Эти результаты совпали с выводами об отсутствии различий в дальности миграций самцов и самок перепелятников, полученными ранее на птицах, окольцованных в Финляндии и на Ладожской орнитологической станции (Saurola, 1981; Saurola et al., 2013; Резвый, Бузун, 1995; Носков и др., 2016).

Такое полное отсутствие различий в протяженности миграций самцов и самок перепелятников совершенно не соответствует гипотезе размеров тела в отношении дифференциальной миграции птиц. А ранее полагали даже, что результаты исследования миграций перепелятников подтверждают правило Бергмана о различиях в размерах тела северных и южных обитателей среди животных (Mead, 1973). На сегодняшний день противоречивая ситуация с ястребом-перепелятником остается без каких-либо объяснений.

В отношении утиных наиболее интересны результаты исследований по чирку-свистунку (*Anas crecca*). Данные по отлову уток, собранные за 40-летний период в двух местах зимовки чирков, в Эссексе, Англия, и в заповеднике Камарг, на юге Франции, показали, что в Англии доля самцов была достоверно выше, чем на юге Франции. Однако птицы во Франции были в среднем тяжелее, чем в Англии, что не поддерживает гипотезу размера тела (Guillemain et al., 2009). Это тоже противоречивый результат в вопросе о дифференциальной миграции настоящих уток, для которых гипотеза размера тела была всеми положительно воспринята (Cristol et al., 1999).

Дифференциальная миграция разных видов куликов в восточном Азиатско-Австралийском миграционном пути была исследована (Nebel, 2007) по опубликованным материалам. На примерах осенне-зимнего распределения птиц разного пола и возраста в разных регионах были выдвинуты новые гипотезы. По гипотезе риска хищничества (“predation risk” hypothesis) распределение самцов и самок куликов на зимовках соотносится с зависимой от массы тела степенью защищенности от хищников. Увеличенная масса тела приводит к уменьшению скорости и маневренности, и поэтому птицы того пола, у которого тело тяжелее, улетают в области, близкие к эква-

тору, где вследствие климата птицы набирают меньше жира, увеличивающего массу тела. А гипотеза разделения ресурсов (“resource partitioning” hypothesis) предсказывает, что половые различия в кормовой нише ведут к пространственному разделению самцов и самок у тех видов куликов, где есть половой диморфизм в размерах клюва. Это связано с объектами животной добычи куликов, которые погружены в субстрат по-разному, глубже в местах зимовки, расположенных ближе к экватору. Эти различия хорошо видны на примере краснозобика (*Calidris ferruginea*). Самцы этого вида мигрируют дальше на юг, чем самки, но на места размножения прибывают раньше самок. Самки тяжелее и больше по размеру, чем самцы, и с более длинным клювом, поэтому на этом виде птиц поддерживаются гипотезы социального доминирования, разделения ресурсов и риска хищничества, но не поддерживаются гипотезы времени прибытия и размера тела (Nebel, 2007).

Возрастные различия распределения на зимовках других куликов из восточно-сибирских популяций, по данным обзора (Nebel, 2007), видоспецифичны. У исландского песочника (*Calidris canutus*) и песчанки (*C. alba*) молодые птицы зимуют в более южных областях, чем взрослые. У большого улита (*Tringa nebularia*) возрастных различий в территориях зимовок не обнаружено. А у камнешарки (*Arenaria interpres*), малого веретенника (*Limosa lapponica*), песочника-красношейки (*Calidris ruficollis*) и большого песочника (*C. tenuirostris*) в этом отношении нет стойкого, непротиворечивого тренда. Однако к этим данным следует относиться с осторожностью, поскольку для некоторых видов материал по возрастному соотношению ограничен лишь одним годом.

В других группах птиц возрастные различия в протяженности осенних миграций существуют у многих видов. Например, результаты кольцевания морских птиц в Великобритании (Wernham et al., 2002) показали более дальние в среднем места зимовок молодых птиц по сравнению со взрослыми у большого баклана (*Phalacrocorax carbo*), северной олуши (*Morus bassanus*), гагарки (*Alca torda*), тупика (*Fratercula arctica*), и нескольких видов чаек (*Larus marinus*, *L. argentatus*, *L. fuscus*, *L. ridibundus*).

Особая картина обнаружена в дифференциальной миграции золотистого шилоклювого дятла (*Colaptes auratus*) в Северной Америке (Gow, Wiebe, 2014), который, в отличие от многих других видов дятлов, является настоящим мигрантом. По 182 данным кольцевания и 17 данным геолокации самки этого вида остаются зимовать в более северных областях, чем самцы, хотя и есть небольшая зона перекрытия зимовок. Это проти-

воречит всем трем основным гипотезам о внутривидовой вариации в дальности миграции. По предположению авторов, самцы этого дятла гораздо больше вкладывают усилий в заботу о потомстве, чем самки, и к концу периода размножения очень истощены. Такая особенность дифференциальной миграции, по мнению авторов, в наибольшей мере соответствует гипотезе “голодной выносливости” (fasting endurance), когда особи при риске голодной смерти улетают в наиболее южные комфортные условия.

Все вышеназванные основные гипотезы относительно дифференциальной миграции первоначально прошли тестирование на примере темноглазого юнко (*Junco hyemalis*) в Северной Америке и подробно обсуждались в публикациях Кеттерсон и Нолана (Ketterson, Nolan, 1976; 1979; 1982; 1983; 1985) с привлечением данных об общих аспектах биологии разных птиц (социального доминирования, роли полов в размножении и устойчивости к холоду). На юнко было четко показана клинальная изменчивость соотношения самцов и самок на зимовках: доля самок изменялась от 20% на севере до 70% на юге. Демографический анализ зимующих популяций позволил сделать выводы о влиянии миграционных передвижений и уровня смертности среди разных, северных и южных групп зимующих птиц на поддержание их обычной численности. Предполагается, что у птиц, мигрирующих на юг, большое пройденное расстояние положительно соотносится и с уровнем смертности в течение перелета и с уровнем выживаемости в течение зимы. А у зимующих на севере повышенные потери вследствие смертности из-за северного климата оказываются такими же, как и потери вследствие долгой миграции. В результате годовой уровень выживаемости птиц, зимующих на севере и на юге, оказывается одинаковым (Ketterson, Nolan, 1982).

Среди других певчих птиц такие же достоверные данные по степени возрастно-половых различий в дальности миграций получены нами для европейских популяций зяблика, юрка (*Fringilla montifringilla*) и чижа (*Spinus spinus*) (Паевский, 1990; 1995; Payevsky, 1994; 1994a). Эти мигрирующие по Восточной Прибалтике птицы принадлежат популяциям Финляндии и северо-запада России, а зимуют они в пределах Западной Европы. В связи с увеличением количества возвратов колец за последующие годы после этих публикаций данные были нами заново пересчитаны, но отличий от ранее сделанных выводов не оказалось. Сравнение средней дальности обнаружения птиц в каждый месяц осенью и зимой показало, что в ряде случаев достоверные помесечные различия отсутствуют. Это говорит о том, что существенные миграционные передвижения в такие периоды прекращаются, и территории, на которых находятся птицы в эти месяцы, можно рас-

смаивать как действительную область зимовок. Для зяблика и юрка такими месяцами были ноябрь, декабрь, январь и февраль, а для чижа — только декабрь и январь. Для анализа использованы данные о находках окольцованных нами в 1956–2013 годы птиц только в эти указанные месяцы: 1087 возвратов колец зябликов (от 767681 окольцованных), 1012 возвратов чижей (от 229358 окольцованных) и 306 возвратов юрков (от 74763 окольцованных). Однородность осенне-зимнего распределения в разные годы была проверена по критерию Фридмана для рандомизированных блоков. Поскольку достоверных различий по годам не обнаружено, данные за все годы были объединены. Достоверность различий в дальности миграций возрастно-половых групп определена двухфакторным дисперсионным анализом и Т-критерием Вилкоксона. Было выяснено, что в отношении направления передвижения у каждого из трех видов нет достоверных различий — ни половых, ни возрастных. Самцы и самки, молодые и взрослые мигрируют осенью в одном и том же юго-западном направлении, которое в среднем составляет 236° у зяблика, 232° у юрка и 224° у чижа. Результаты дисперсионного анализа различий в дальности миграций показали, что нулевая гипотеза опровергается с вероятностью 0.99 у зяблика и 0.95 у юрка в отношении обоих факторов — возраста и пола, т.е. различия в дальности миграций самцов и самок, молодых и взрослых у этих видов вполне достоверны. А у чижа все эти возможные различия оказались недостоверными. Взрослые и молодые самки зяблика и юрка находились в среднем на более южных частях территории зимовки по сравнению с самцами и, что несколько неожиданно, взрослые самцы были обнаружены в среднем на более южных зимовках по сравнению с молодыми самцами. Различий в дальности перелета между взрослыми и молодыми самками, в отличие от самцов, не было.

Обсуждая эти результаты, следует учитывать зимнюю экологическую специфику анализируемых видов. Из них юрок более специализирован, предпочитая в Западной Европе в качестве пищи буковые орешки. Чиж питается чаще всего на деревьях семенами березы, ольхи и хвойных, а зяблик наиболее генерализован по составу растительных кормов, но использует только опавшие семена. Эти особенности, безусловно, отражаются на интенсивности зимних перемещений в зависимости от урожайности растений и уровня снежного покрова. Всем обсуждаемым в статье гипотезам соответствуют лишь некоторые наши результаты по зяблику и юрку. Данные о более южных зимовках взрослых, а не молодых самцов, на первый взгляд противоречат и гипотезе размера тела, и гипотезе времени прибытия. Тем не менее, у темноглазого юнка и американского чижа

(*Spinus tristis*) отмечено то же самое явление: взрослые самцы зимуют южнее, чем молодые (Ketterson, Nolan, 1982; Prescott, Middleton, 1990). Как было указано выше, чем дольше миграция по времени, тем больше риск гибели, но чем южнее зимовка, тем этот риск меньше, поэтому у птиц, зимующих южнее и севернее, потери одинаковы. Ранее нами было показано (Payevsky et al., 1997; Payevsky, 1998; 2009), что самцы всех птиц, в отличие от других животных, подвержены меньшей смертности по сравнению с самками. Поскольку взрослые самцы зимуют южнее, чем молодые, но все же севернее, чем самки любого возраста, то эта схема подтверждает и гипотезу социального доминирования, и гипотезу времени прибытия.

В поведении птиц зимой важно не только доживание пищевых ресурсов, но и поиск условий для их экономичного использования; в частности, сокращение потерь тепла во время ночевки (Андреев, 1980). Наши результаты по зяблику и юрку показали, что места зимовок взрослых самцов оказываются в наилучших условиях, и не столь удалены от мест размножения, но и не в самых холодных районах зимовочного ареала. Учитывая повторяющуюся привязанность взрослых птиц не только к местам размножения, но и к местам зимовки (Соколов, 1991), можно предположить, что какая-то часть птиц прилетает на одно и то же место зимовки вне зависимости от конкретных условий года. Кроме того, вполне вероятно, что в самых лучших местах молодые, менее опытные птицы, подвергаются большему прессу конкуренции, нежели в других местах, и поэтому молодым по-видимому выгоднее остаться в худших условиях, но без жесткой конкуренции со стороны взрослых самцов.

Среди популяций птиц, зимующих в тропических регионах, наиболее многочисленные данные по широтной сегрегации особей разного пола проанализированы на зимовках в Мексике (Komat et al., 2005). Несмотря на то, что анализ проводился по музейным коллекционным экземплярам и вследствие этого нужно с осторожностью относиться к таким данным, результаты сравнения разноречивы. Из 45 исследованных видов птиц достоверные данные получены только для 9 видов. Из них у 8 видов самцы по сравнению с самками преобладали в более северных областях, но у индиговой овсянки (*Passerina cyanea*) наоборот, самки зимовали севернее. Причины этого не обсуждаются.

Одним из явлений, относящихся к распределению молодых и взрослых птиц во время осенней миграции, является так называемый “эффект побережья”. Доля молодых птиц среди ночных мигрантов, пойманных на морских побережьях, неестественно высока (80–95%) и достоверно выше, чем в континентальных частях материка. Ги-

потезы, выдвинутые для объяснения этого явления, в основном касаются различий в поведении взрослых и молодых птиц во время приземления на первую сушу после полета над водой (Ralf, 1978; Payevsky, 1998a; Соколов, Шаповал, 2018). Эффект побережья в Прибалтике четко выражен у таких ночных мигрантов, как пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*), желтоголовый королек (*Regulus regulus*), обыкновенная горихвостка (*Phoenicurus phoenicurus*), певчий дрозд (*Turdus philomelos*) (Паевский, 2008), а на Дальнем Востоке – у соловья-красношейки (Масловский и др., 2018).

Среди других певчих воробьеобразных интересны данные по изучению дифференциальной миграции у зарянки (*Erithacus rubecula*), славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) и пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita*). Зарянка, пол у которой определялся молекулярными методами, оказалась видом с четкой дифференциальной миграцией, поскольку в южных частях зимовочного ареала самки достоверно преобладали. При этом субординатные особи (самки, а также молодые и мелкие особи) количественно преобладали в худших биотопах (Catry et al., 2004). Более дальние территории зимнего обитания самок по сравнению с самцами обнаружены и у пеночки-теньковки, хотя южнее пустыни Сахары такой ясной картины уже не было, и местами самцы были в большем числе (Catry et al., 2005). По более обширным данным по теньковке была обнаружена несколько другая картина распределения (Moreno-Oro et al., 2015), а именно: на более низких широтах зимовало больше взрослых птиц и самок. Самые крупные по размерам теньковки и в лучшем состоянии находились на самых южных местах зимовки, южнее Сахары.

У славки-черноголовки из британских популяций обнаружено полное отсутствие различий в отношении распределения самцов и самок на разных широтах зимовки (Catry et al., 2006). Авторы полагают, что такие видовые различия в дифференциальной миграции обязаны различиям в размере тела: у славки-черноголовки размер тела одинаков у самцов и самок, а у зарянок и пеночек-теньковок самцы крупнее самок. Следовательно, данные по зарянке и теньковке соответствуют гипотезам размера тела, социальной доминантности и времени весеннего прибытия, а данные по славке-черноголовке этим гипотезам не соответствуют.

\* \* \*

Приведенный обзор, не претендующий на исчерпывающую полноту, показывает, тем не менее, что дифференциальная миграция птиц очень разнообразна по особенностям своего проявления и не всегда укладывается в рамки известных

гипотез. В некоторых случаях противоречивые данные можно объяснить особенностями жизненного цикла разных видов птиц, но иногда соответствующих объяснений найти не удастся. Среди всех аспектов дифференциальной миграции наиболее разнообразному изучению подверглась протандрия, т.е. более ранний весенний прилет самцов по сравнению с самками на территорию размножения. Безусловное эволюционное значение протандрии состоит в увеличении репродуктивной успешности доминантных самцов, а, следовательно, и популяции в целом, за счет экстрапарного размножения и выбора партнера с лучшим генотипом. Протандрия у ряда видов заменяется протогинией у видов с обратными половыми ролями, а также образованием брачных пар на местах зимовок.

Разнообразие возрастно-половых различий в дальности миграций свидетельствует о всестороннем использовании всех возможных территорий вне периода размножения. Однако многочисленные отклонения от обычной схемы “самцы и взрослые ближе, самки и молодые дальше” позволяют высказать некоторые сомнения в общих подходах к получению фактических данных. Если предположить, что эта обычная схема существует для каждой отдельной популяции, то обнаружить ее можно только по результатам кольцевания членов именно этой популяции. Однако большинство результатов кольцевания, по которым составляются карты осенне-зимнего распределения птиц и делаются расчеты направления и дальности, получены орнитологическими станциями. Через места, где расположены эти станции, проходит массовый поток мигрирующих птиц из разных популяций. Относительно последовательности осеннего и весеннего пролета разных популяций нет достоверных данных. Отдельные так называемые волны пролета не представляются собой прохождение разных популяций. О незначительной части окольцованных птиц поступают сообщения о находках их в разных местах зимнего ареала. Остается неизвестным, к каким популяциям относятся эти птицы, к весьма удаленным от места кольцевания или же к соседним. Следовательно, остаются неизвестными и различия в дальности миграций этих популяций, и действительные различия в дальности передвижений самцов и самок, молодых и взрослых птиц из отдельных популяций.

Самые важные последствия дифференциальной миграции состоят в возможности действия разных природных угроз на самцов и самок, молодых и взрослых птиц. Их различия в отношении сроков и протяженности миграций приводят к тому, что особи одного вида испытывают разные сезонные изменения среды, поскольку самцы и самки продвигаются через разные широты и климатические условия в разное время. Условия

внешней среды на местах зимовок птиц могут иметь серьезные последствия для эволюции различных видов в связи с возможным сильным давлением отбора из-за суровых погодных условий, а также в связи с тем, что у некоторых видов в этот период образуются брачные пары. Изменения в сроках прилета самцов и самок и их реакции на изменение окружающих условий могут приводить к вариациям в спаривании, успешности размножения и в результате к вариациям в общей жизнестойкости популяции.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность своим коллегам — сотрудникам Биологической станции “Рыбачий” Зоологического института РАН за возможность использования коллективных материалов — результатов кольцевания птиц, в сборе которых автор принимал участие в 1958–1997 гг., а также О.П. Вальчук за информацию о деталях миграций соловья-красношейки и рыжей овсянки по данным исследований в Южном Приморье Дальнего Востока России.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., 1980. Адаптация птиц к зимним условиям Субарктики. М.: Наука. 176 с.
- Белопольский Л.О., 1972. Экологические особенности миграций ястреба-перепелятника // Экология. Т. 2. С. 58–63.
- Вальчук О.П., Масловский К.С., Лелюхина Е.В., Ириняков Д.С., Сурмач С.Г., 2018. Сезонная динамика явлений годового цикла рыжей овсянки в Южном Приморье в периоды осенней миграции // Первый Всероссийский орнитологический конгресс. Тезисы докладов. Тверь. С. 51–52.
- Масловский К.С., Вальчук О.П., Лелюхина Е.В., 2018. Дифференциальная миграция и динамика состояния транзитной популяции соловья-красношейки в Южном Приморье: анализ многолетних данных кольцевания в долине реки Литовка // Вестник ДВО РАН. № 2. С. 19–28.
- Масловский К.С., Вальчук О.П., Спиридонова Л.Н., 2014. Комплексное изучение осенней миграции соловья-красношейки (*Luscinia calliope*) в Южном Приморье: анализ данных кольцевания и секвенирования гена цитохрома В митохондриальной ДНК // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных: материалы междунар. конф. Владивосток. С. 181–189.
- Носков Г.А., 2011. Изменчивость параметров миграционной активности в годовом цикле сезонных явлений птиц и ее роль в микроэволюционном процессе // Труды Мензбирова орнитологического общества. Т. 1. С. 17–30.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2008. Миграционная активность в годовом цикле птиц и формы ее проявления // Зоологический журнал. Т. 87. Вып. 4. С. 446–457.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., Гагинская А.Р. (Ред.), 2016. Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобьиные. СПб.: Изд-во АНОЛА Професионал. 655 с.
- Паевский В.А., 1982. Перепелятник — *Accipiter nisus* (L.) // Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Хищные—Журавлеобразные. М.: Наука. С. 45–60.
- Паевский В.А., 1985. Демография птиц. Ленинград: Наука. 285 с. (Труды Зоологического института АН СССР. Т. 125).
- Паевский В.А., 1990. Возрастно-половые особенности территориального распределения мигрирующих птиц // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. № 23. С. 46–54.
- Паевский В.А., 1995. Раздельная зимовка и уровень выживаемости возрастно-половых групп некоторых вырковых птиц // Зоологический журнал. Т. 74. Вып. 1. С. 129–135.
- Паевский В.А., 2008. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.: Товарищество научных изданий КМК. 235 с.
- Паевский В.А., 2015. Возрастно-половые аспекты миграций птиц // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника). Материалы международной конференции, Звенигородская биостанция МГУ. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 239–244.
- Паевский В.А., 2018. Различается ли дальность миграции ястребов-перепелятников разного пола и возраста? Повторное рассмотрение вопроса // Орнитология: история, традиции, проблемы и перспективы. Материалы Всероссийской конференции, посвященной 120-летию со дня рождения профессора Г.П. Дементьева. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 292–297.
- Панченко В.Г., 1984. К вопросу о соотношении полов у речных уток в весенний период. Труды Окского государственного заповедника. № 15. С. 226–228.
- Приклонский С.Г., 1965. Результаты изучения пролета водоплавающих птиц на стационарах Центральной орнитологической станции при Окском заповеднике. Труды Окского государственного заповедника. № 6. С. 50–213.
- Соколов Л.В., 1991. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды Зоологического института Академии наук СССР. Т. 230. 233 с.
- Соколов Л.В., Шаповал А.П., 2018. Долговременная динамика соотношения взрослых и молодых птиц у ближних и дальних мигрантов на осеннем пролете на Куршской косе Балтийского моря // Acta Biologica Sibirica. V. 4. № 4. Р. 71–80.
- Резвый С.П., Бузун В.А., 1995. Перепелятник (*Accipiter nisus*) // Носков Г.А., Резвый С.П. (Ред.). Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Т. 85. № 4. С. 61–64.
- Alerstam T., Hedenström A., 1998. The development of bird migration theory // Journal of Avian Biology. V. 29. P. 343–369.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P., 2001. Results of bird ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds

- ringed in 1956–1997. Part 1 // Avian Ecology and Behaviour. Suppl. 1. P. 1–126.
- Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P.*, 1999–2014. Results of bird ringing by the Biological Station “Rybachy” on the Courish Spit in 1998–2013 // Avian Ecology and Behaviour. V. 2–V. 25.
- Canal D., Jovani R., Potti J.*, 2012. Multiple mating opportunities boost protandry in a pied flycatcher population // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 66. № 1. P. 67–76.
- Carlisle J.D., Kaltenecker G.S., Swanson D.L.*, 2005. Molt strategies and age differences in migration timing among autumn landbird migrants in southwestern Idaho // Auk. V. 122. P. 1070–1085.
- Catry P., Campos A., Almada V., Cresswell W.*, 2004. Winter segregation of migrant European robins *Erithacus rubecula* in relation to sex, age and size // Journal of Avian Biology. V. 35. P. 204–209.
- Catry P., Lecoq M., Araujo A., Conway G., Felgueiras M., King J. M. B., Rumsey S., Hamidi S., Tenreiro P.*, 2005. Differential migration of chiffchaffs *Phylloscopus collybita* and *Phylloscopus ibericus* in Europe and Africa // Journal of Avian Biology. V. 36. P. 184–190.
- Catry P., Lecoq M., Conway G., Felgueiras M., King J.M.B., Hamidi S.*, 2006. Are Blackcaps *Sylvia atricapilla* differential distance migrants by sex? // Ardeola. V. 53. № 1. P. 31–38.
- Coppack T., Pulido F.*, 2009. Proximate control and adaptive potential of protandrous migration in birds // Integrative and Comparative Biology. V. 49. № 5. P. 493–506.
- Coppack T., Tøttrup A.P., Spottiswoode C.*, 2006. Degree of protandry reflects level of extrapair paternity in migratory songbirds // Journal of Ornithology. V. 147. P. 260–265.
- Cramp S., Simmons K.E.L.* (eds), 1983. The Birds of the Western Palearctic. V. 3. Waders to Gulls. Oxford: Oxford University Press. 913 p.
- Cristol D.A., Baker M.B., Carbone C.*, 1999. Differential migration revisited: Latitudinal segregation by age and sex classes // Current Ornithology. V. 15. P. 33–88.
- Darwin C.*, 1874. The descent of man and selection in relation to sex. 2nd Edition. London: John Murray.
- Francis C.M., Cooke F.*, 1986. Differential timing of spring migration in wood warblers (Parulidae) // Auk. V. 103. № 3. P. 548–556.
- Gauthreaux S.A., Jr.*, 1982. The ecology and evolution of avian migration systems // Avian Biology. V. 6. New York & London. P. 93–168.
- Gätke H.*, 1879. The migration of birds // Nature. V. 20. P. 97–99.
- Gill J.A., Clark J.A., Clark N., Sutherland W.*, 1995. Sex differences in the migration, moult and wintering areas of British-ringed Ruff // Ringing and Migrations. V. 16. № 3. P. 159–167.
- Gow E.A., Wiebe K.L.*, 2014. Males migrate farther than females in a differential migrant: an examination of the fasting endurance hypothesis // Royal Society. Open Science. V. 1: 140346.
- Guillemain M., Hearn R., King R., Gauthier-Clerc M., Simon G., Caizergues A.*, 2009. Differential migration of the sexes cannot be explained by the body size hypothesis in Teal // Journal of Ornithology. V. 150. P. 685–689.
- Jenni L., Winkler R.*, 1994. Molt and ageing of European passerines. London–New York: Academic Press. 217 p.
- Ketterson E.D., Nolan V.*, 1976. Geographic variation and its climatic correlates in the sex ratio of eastern-wintering dark-eyed juncos (*Junco hyemalis hyemalis*) // Ecology. V. 57. P. 679–693.
- Ketterson E.D., Nolan V.*, 1979. Seasonal, annual, and geographic variation in sex ratio of wintering populations of dark-eyed Juncos (*Junco hyemalis*) // Auk. V. 96. P. 532–538.
- Ketterson, E. D., Nolan, V., Jr.*, 1982. The role of migration and winter mortality in the life history of a temperate-zone migrant, the dark-eyed junco, as determined from demographic analyses of winter populations // Auk. V. 99. P. 243–259.
- Ketterson E.D., Nolan V.*, 1983. The evolution of differential bird migration // Current Ornithology. V. 1. P. 357–401.
- Ketterson E.D., Nolan V.*, 1985. Intraspecific variation in avian migration: evolutionary and regulatory aspects // Migration: Mechanism and Adaptive Significance. Austin: University of Texas. P. 553–579.
- Knudsen E., Both C., Linden A., Stenseth N.C.*, 2011. Challenging claims in the study of migratory birds and climate change. Appendix S1. Patterns of differential migration // Biological Reviews. V. 86. P. 928–946.
- Kokko H.*, 1999. Competition for early arrival in migratory birds // Journal of Animal Ecology. V. 68. P. 940–950.
- Kokko H., Gunnarsson T.G., Morrell L.J., Gill J.A.*, 2006. Why do female migratory birds arrive later than males? // Journal of Animal Ecology. V. 75. P. 1293–303.
- Komar O., O’Shea B., Peterson A., Navarro-Siguenza A.G.*, 2005. Evidence of latitudinal sexual segregation among migratory birds wintering in Mexico // Auk. V. 122. P. 938–948.
- Lerche-Jørgensen M., Korner-Nievergelt F., Tøttrup A.P., Willemoes M., Thorup K.*, 2018. Early returning long-distance migrant males do pay a survival cost // Ecology and Evolution. V. 8. P. 1–16.
- Mead C.J.*, 1973. Movements of British raptors // Bird Study. V. 20. № 4. P. 259–286.
- Møller A.P.*, 2004. Protandry, sexual selection and climate change // Global Change Biology. V. 10. P. 2028–2035.
- Morbey Y.E., Coppack T., Pulido F.*, 2012. Adaptive hypotheses for protandry in arrival to breeding areas: a review of models and empirical tests // Journal of Ornithology. V. 153. Suppl. 1. P. 207–215.
- Morbey Y.E., Ydenberg R.C.*, 2001. Protandrous arrival timing to breeding areas: a review // Ecology Letters. V. 4. P. 663–673.
- Moreno-Opo R., Belamendia G., Vera P., Onrubia A., Monteagudo A., De La Puente J.*, 2015. Differential migration in the Common Chiffchaff *Phylloscopus collybita* // Ardeola. V. 62. P. 237–253.
- Myers J.P.*, 1981. A test of three hypotheses for latitudinal segregation of the sexes in wintering grounds // Canadian Journal of Zoology. V. 59. P. 1527–1534.
- Nebel S.*, 2007. Differential migration of shorebirds in the East Asian–Australasian flyway // Emu. V. 107. P. 14–18.

- Newton I., 2008. The Migration Ecology of Birds. London: Academic Press. 976 p.
- Payevsky V.A., 1982. Spring mortality as a mechanism in regulation of numbers of some northeastern European songbirds // XVIII Congressus Internationalis Ornithologicus. Abstracts of Symposia and Poster Presentations. Moscow: Nauka Publishers. P. 263.
- Payevsky V.A., 1994. Age and sex structure, mortality and spatial winter distribution of Siskins (*Carduelis spinus*) migrating through eastern Baltic area // Vogelwarte. Bd. 37. №. 3. P. 190–198.
- Payevsky V.A., 1994a. Differential migration and survival of age/sex groups in some finch species // Journal für Ornithologie. Bd. 135. Sonderheft (Selected contributions from XXIst International Ornithological Congress). P. 26.
- Payevsky V.A., 1998. Bird trapping and ringing as an inexhaustible source of most valuable data for demographic investigations (with special reference to the work of the Biological Station Rybachy) // Avian Ecology and Behaviour. V. 1. P. 76–86.
- Payevsky V.A., 1998a. Age structure of passerine migrants at the eastern Baltic coast: the analysis of the “coastal effect” // Ornis svecica. V. 8. № 4. P. 171–178.
- Payevsky V.A., 2009. Songbird Demography. Sofia-Moscow: Pensoft. 260 p.
- Payevsky V.A., Vysotsky V.G., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Morozov Y.G., Shapoval A.P., 1997. Sex-specific survival rates in birds // Zhurnal obschey biologii. V. 58. № 6. C. 5–20.
- Prescott D.R.C., Middleton A.L., 1990. Age and sex differences in winter distribution of American goldfinches in eastern North America // Ornis scandinavica. V. 21. P. 99–104.
- Ralf C.J., 1978. Disorientation and possible fate of young passerine coastal migrants // Bird-Banding. V. 49. № 3. P. 237–247.
- Rubolini D., Spina F., Saino N., 2004. Protandry and sexual dimorphism in trans-Saharan migratory birds // Behavioral Ecology. V.15. P. 592–601.
- Runge M.C., Marra P.P., 2005. Modeling seasonal interactions in the population dynamics of migratory birds // Greenberg R., Marra P.P. (Eds). Birds of two worlds: the ecology and evolution of migration. Baltimore & London: John Hopkins Univ. Press. P. 375–389.
- Saurola P., 1981. Migration of the Sparrowhawk *Accipiter nisus* as revealed by Finnish ringing and recovery data // Lintumies. V. 16. P. 10–16.
- Saurola P., Valkama J., Velmala W., 2013. The Finnish Bird Ringing Atlas. V. 1. Helsinki: Finnish Museum of Natural History. 550 p.
- Spina F., Massi A., Montemaggiori A., 1994. Back from Africa: who’s running ahead? Differential migration of sex and age classes in Palearctic-African spring migrants // Ostrich. V. 65. P. 37–50.
- Tøttrup A.P., Thorup K., 2008. Sex-differentiated migration patterns, protandry and phenology in North European songbird populations // Journal of Ornithology. V. 149. P. 161–167.
- Valchuk O.P., 2003. Interruption of autumn migration for molt in a palaeartic passerine: the Chestnut Bunting *Emberiza rutila* case // Vogelwarte. Bd. 42. H. 1–2. Abstracts 4<sup>th</sup> Conf. European Ornith. Union. Chemnitz. P. 23.
- Wernham C.V., Toms M.P., Marchant J.H., Clark J.A., Siriwardena G.M., Baillie S.R. (eds.), 2002. The Migration Atlas: Movements of the Birds of Britain and Ireland. London: T. & A. D. Poyser. 900 p.
- Willemoes M., Strandberg R., Klaassen R.H.G. et al., 2014. Narrow front loop migration in a population of the Common Cuckoo *Cuculus canorus*, as revealed by satellite telemetry // PLoS ONE. V. 9. Issue 1. e83515.
- Young B.E., 1991. Annual molts and interruption of the fall migration for molting in Lazuli Buntings // Condor. V. 93. P. 236–250.

## DIFFERENTIAL MIGRATION OF BIRDS: DIVERSITY AND INCONSISTENCY

V. A. Payevsky\*

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

\*e-mail: payevsky@yandex.ru

The present review shows the differential migration of birds to be highly diverse in various species and it fails to always fit in the framework of known hypotheses. The evolutionary significance of protandry consists of increasing the reproductive success of dominant males and, consequently, of the population as a whole due to extrapair breeding and the best genotype. The diversity of age and sex variations in migration distance shows the comprehensive use of all possible territories outside the breeding season. Numerous deviations from the usual pattern, “males and adults are closer, females and young are farther” allow us to express some doubts concerning the general approaches to obtaining factual evidence. If we assume this usual pattern to exist for each individual population, then it can be detected only from the ringing results of this particular population. However, most of the results of ringing were obtained by ornithological stations, where mass flows of migratory birds from different populations pass by. Neither the populations these birds belong to and nor the actual differences in the distance of movements thus remain known.

**Keywords:** differential migration, population, protandry, birds, territorial distribution