

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

На правах рукописи

СИНЕЛЬЩИКОВА
Александра Юрьевна

**Ночная миграция дроздов рода *Turdus*
в юго-восточной Прибалтике**

Специальность 03.02.04 – Зоология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор,
главный научный сотрудник
К.В. Большаков

Санкт-Петербург
2015

Оглавление

Введение	3
Глава 1. Особенности миграции дроздов в Европе (литературный обзор).....	8
Глава 2. Район исследований, методы и материал	26
Глава 3. Сроки и динамика ночной миграции дроздов.....	50
Глава 4. Долговременные изменения сроков весенней и осенней миграции.....	68
Глава 5. Ритм полетной активности дроздов.....	92
Глава 6. Роль ветра в ночной миграции дроздов.....	108
Глава 7. Направление ночной миграции	121
Глава 8. Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда	139
Заключение	158
Выводы	162
Литература.....	164

Введение

Актуальность исследования. Около 80% видов птиц Евразии и Северной Америки, составляющие по численности миллиарды особей, в той или иной форме демонстрируют миграционное поведение, совершая перелеты между областями размножения и зимовок протяженностью от нескольких сотен до десяти и более тысяч километров (Curry-Lindahl, 1982). Миграция – одно из необычайно интересных и сложных явлений в жизни птиц, которое активно изучается последние 100 лет (Промптов, 1941; Дольник, 1975; Schüz, 1931; Schüz et al., 1971; Moreau, 1972; Alerstam, 1990; Berthold, 1996, 2001; Newton, 2008). Современные исследования миграций птиц направлены на решение таких важных вопросов, как ориентация и навигация, энергетика и механика полета, механизмы контроля сроков миграции со стороны внутренних и внешних факторов и ряда других аспектов.

Большинство видов птиц ведёт дневной образ жизни и прекращает активность при снижении уровня освещенности в период вечерних сумерек. Среди типичных дневных птиц уже найдены сотни видов, проявляющих в определенное время годового цикла временную ночную активность. В настоящее время известны, по меньшей мере, 4 формы такой активности, из которых наиболее заметными являются ночное пение и ночная миграция (Martin, 1990). Более половины перелётных видов птиц, гнездящихся в Европе и Северной Америке, совершают миграцию в темное время суток (Большаков, 1977а; Brewster, 1886; Bonhote, 1903; Hansen, 1954; Taylor, 1972). Миграция ночью известна для многих видов водоплавающих, куликов, но в первую очередь это явление широко распространено среди воробьиных птиц (Alerstam, 1990; Martin, 1990; Berthold, 2001). В количественном отношении ночная миграция птиц может составлять от 63 до 85% от общего суточного потока летящих птиц (Zalakevicius et al., 1995).

Существует мнение, что ночная миграция, как в смысле количества видов, так и общей численности особей, возможно, наиболее распространенный тип ночного поведения, существующий у птиц (Able, 1982; Evans, 1966). Однако это предположение носит скорее декларативный характер. В этой связи нужно отметить следующее:

- 1) До сих пор редко даже систематические списки видов, относительно которых установлен сам факт участия их в ночной миграции (Большаков, 1976б, 1977а,б; Булюк, 1984; Martin, 1990; Bruderer, Bold, 2001; Bruderer et al., 2010).
- 2) Хотя разделение птиц на «ночных» и «дневных» мигрантов часто используется исследователями, принципиально этот вопрос разработан крайне слабо (Большаков, 1977 а, б; Kerlinger, Moore 1989; Alerstam, 1990; Martin, 1990).

3) Очевидны методические трудности в изучении ночной миграции у птиц. Наиболее распространенный до сих пор метод исследований – радиолокационные наблюдения, не позволяет опознавать отдельные виды, а прогресс в этом направлении в последние 40-50 лет практически отсутствует (Eastwood, 1967; Schaefer, 1968; Bruderer, 1969; Bloch, Bruderer, 1982; Alerstam, 1990; Bruderer, Bold, 2001; Schmaljohann et al., 2008, Bruderer et al., 2010).

Становится ясно, что требуется разработка новых высокотехнологичных методов наблюдения, позволяющих изучение физиологических и поведенческих адаптаций птиц к полету, именно в естественных условиях на уровне определенных видов или отдельных систематических групп.

В настоящий момент следует согласиться с мнением Британского орнитолога Грэхема Мартина (Martin, 1990), что хотя о феномене ночной миграции птиц знает большинство орнитологов, многие аспекты этого явления аргументированы крайне не достаточно и далеки от понимания.

Цель и задачи исследования. Основная цель данной работы – детально исследовать явление ночной миграции у систематически близкой группы птиц, европейских дроздов рода *Turdus* Linnaeus, 1758, в юго-восточной Прибалтике.

В рамках выполнения основной цели работы были рассмотрены следующие вопросы:

1. Календарные сроки ночной миграции дроздов, а также сезонная динамика численности в период весенней и осенней миграции.
2. Долговременные изменения сроков весенней и осенней миграции у наиболее многочисленных видов дроздов в восточной Прибалтике - певчего дрозда (*Turdus philomelos*) и белобровика (*T. iliacus*), а также выяснение причин наблюдаемых изменений.
3. Основные элементы ночного ритма активности дроздов, включая старт, транзитный полет, прекращение ночного миграционного полета.
4. Направления ночной миграции дроздов весной и осенью.
5. Влияние ветра на численность летящих птиц, ритм их полетной активности и направление миграции. Проблема ветрового дрейфа.
6. Скорость ночного миграционного полета у одного, наиболее многочисленного вида - певчего дрозда.

Научная новизна работы. Впервые на репрезентативном материале был получен ряд важнейших малоизвестных характеристик ночной миграции европейских дроздов рода *Turdus*. Исследование ночного пролета в естественных условиях позволило подробно рассмотреть такие аспекты миграционного поведения птиц, как фенология и интенсивность миграции, ритм полетной активности, продолжительность миграционных бросков, направленность пролета и пространственное распределение дроздов в Прибалтийском регионе. Впервые была показана

роль ветра, как важнейшего фактора, определяющего изменение сроков весеннего пролета дроздов и модулятора формирования волн миграции. Были получены не известные до сих пор характеристики скорости естественного ночного миграционного полета одного вида (певчего дрозда). Выяснены способы регуляции скорости полета в зависимости от ветровых условий.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы имеют важное значение для формирования представления о малоизученной области миграции – явлении ночной миграции воробьиных птиц. Проведенное исследование дополнило наше представление о таких общих принципиальных вопросах, как пространственное распределение птиц и направленность перемещений во время сезонных миграций, адаптации птиц к полету в различных ветровых условиях, а так же основных стратегиях миграции, связанных с оптимизацией временных и энергетических ресурсов. Работа способствует пониманию принципов организации миграции воробьиных - ночных мигрантов на ближние и средние дистанции, типичными представителями которых в Европе являются дрозды рода *Turdus*.

Практическая ценность работы не формальна. Проблема реакции птиц на антропогенное преобразование ландшафта будет оставаться актуальной еще не одно десятилетие. Прежде всего, это столкновение ночных мигрантов с высотными строениями (зданиями, телекоммуникационными вышками, нефтедобывающими платформами, ветряными электрогенераторами), а также с самолетами (Gauthreaux, Belser, 2006; Gehring et al., 2009; Martin 2011). При этом масштабы гибели птиц в период миграции могут быть колоссальны: только в США ежегодная смертность птиц от указанных причин составляет от 100 млн. до 1 млрд. особей (Evans, 1998; Gauthreaux, Belser, 2006). Специально разработанные и примененные авторские методы изучения ночной миграции птиц в последние годы уже использовались для проведения локального экологического мониторинга и выработки рекомендаций по минимизации воздействия на птиц объектов высотного строительства (Большаков и др., 2011, 2012). Собранный и обобщенный материал явился основой для прогнозирования реакции одной из наиболее многочисленных групп воробьиных - ночных мигрантов *Turdus* spp. во время ночной весенней и осенней миграции на высотные здания, имеющие искусственную подсветку. Кроме этого, на основании собранной информации диспетчерские службы аэропортов, расположенных в юго-восточной Прибалтике, могут оценивать риски столкновений самолета с птицами в периоды сезонных миграций при взлете и заходе на посадку.

Положения, выносимые на защиту:

1. Продолжительность весенней ночной миграции дроздов в юго-восточной Прибалтике составляет около 70 ночей. Она проходит с середины марта до середины мая. За 45 лет мониторинговых наблюдений сроки весенней миграции у певчего дрозда и белобровика

сместились на более ранние календарные даты. Модели линейной регрессии показали, что увеличение повторяемости попутных ветров в марте и апреле объясняет около 60% вариаций сроков весеннего пролета дроздов на Куршской косе, а температурный режим - менее 30% вариаций сроков пролета. Осенняя миграция продолжительностью около 80 ночей происходит с конца августа до начала ноября.

2. В оба сезона ночная миграция дроздов имеет волнообразный характер с регулярным чередованием периодов высокой и низкой численности летящих птиц. Ветер является модулятором формирования миграционных волн. Весной массовое вторжение дроздов происходило при повороте ветра от встречно-бокового к попутно-боковому. Паузы между волнами миграции были связаны с ветрами встречных направлений. Осенью средняя продолжительность волн миграции и периоды попутных ветров были вдвое короче, чем весной, а периоды неблагоприятных для миграции встречных ветров могли длиться более 10 ночей. Волны миграции птиц осенью развивались как при ветрах попутных направлений, так и, в отличие от весны, в ночи со встречными ветрами при снижении их скорости.

3. В период осенней миграции летящие ночью дрозды стремятся поддерживать наиболее экономичную воздушную скорость полета и придерживаются стратегии минимизации общей энергетической стоимости полета. Воздушная скорость ночного миграционного полета певчего дрозда осенью варьировала в зависимости от направления и скорости ветра. При увеличении скорости ветров со встречной компонентой дрозды увеличивали свою воздушную скорость, а при увеличении скорости попутных ветров – уменьшали воздушную скорость полета.

4. Регуляция воздушной скорости осуществляется преимущественно за счет продолжительности инерционной фазы полета. Чем длиннее паузы между циклами взмахов крыльями, тем меньше воздушная скорость птицы. Физиологическая частота взмахов (частота в пределах активной фазы полета) является достаточно консервативной характеристикой, и фактором регуляции воздушной скорости не является.

Личный вклад автора состоит в анализе материала общего банка данных Биологической станции «Рыбачий». Данные по ночной миграции дроздов за период с 1977 по 1997г собраны сотрудниками Биологической станции «Рыбачий». Данные, собранные непосредственно автором работы, охватывают 10-ти летний период с 1997 по 2004 год и с 2008 по 2010 год.

Апробация работы. Материалы диссертации представлены в форме устных докладов и обсуждены на следующих конференциях и совещаниях: IV, VII и IX Конференции Европейского Орнитологического Союза (Кемниц, Германия 2003; Цюрих, Швейцария, 2009; Норидж, Великобритания, 2013), Рабочее совещание по изучению Миграций и Миграционных стоянок птиц на северо-западе России (Санкт-Петербург, 2008) .XIII Международная

орнитологическая конференция Северной Евразии (Оренбург, 2010), V Всероссийская конференция по поведению животных (Москва, 2012), конференция по Ориентации и Навигации животных (Москва, 2014).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 20 работ – 10 научных статей, в том числе 4 в рецензируемых журналах, входящих в число рекомендованных ВАК (3 из них в базе данных Web of Science), и 10 публикаций в материалах международных и всероссийских конференций.

Объем и структура диссертации. Диссертация изложена на 190 страницах и состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 420 источников, в том числе 340 на иностранных языках. Работа иллюстрирована 42 рисунками и 31 таблицей.

Благодарности. Данная работа стала возможной исключительно благодаря усилиям всего коллектива Биологической станции «Рыбачий» Зоологического института РАН. Работа по отлову и кольцеванию птиц проводилась в составе коллектива сотрудников: Н.П. Зеленова, В.Д. Ефремов, В.В. Косарев, Д.Ю. Леоке, Д.С. Люлеева, М.Ю. Марковец, А. Л. Мухин, В.А. Паевский, М.Н. Параничева, Л.В. Соколов, Н.А. Соседова, Н.В. Титов, Е.В. Тронилова, В.А. Федоров, Н.С. Чернецов, А.П. Шаповал, М.Е. Шумаков, А.Л. Цвей, а также российские и иностранные добровольные помощники, студенты и аспиранты. Всем им я крайне признательна. Огромный вклад в создание новой методики ночной регистрации летящих птиц с помощью Электронно-оптической системы, в также написания программного обеспечения обработки и анализа данных внесли сотрудники Пулковской Главной Астрономической Обсерватории РАН – М.В. Воротков, В.Л. Горшков и Н.О. Миллер. Я очень благодарна Большакову Казимиру Владимировичу, моему научному руководителю, который на протяжении многих лет создавал рабочую атмосферу в коллективе, что позволило сделать исследовательский процесс интересным и продуктивным. Казимир Владимирович поддержал множество исследовательских проектов, нашедших отражение в этой работе. Особая благодарность Виктору Николаевичу Булюку за ряд совместных проектов, инициатором которых он являлся, а также за обучение методикам наблюдения и обработки материала.

Глава 1. Особенности миграции дроздов в Европе (литературный обзор)

Сезонные миграции представляют собой регулярные перемещения птиц в пределах ареала между гнездовой и не гнездовой его областями (Newton, 2008). Эта «перелетная форма миграционной активности» (Носков, Рымкевич, 2005) является неотъемлемой частью годового цикла многих видов птиц. Возникнув, как адаптация к сезонным явлениям высоких широт, миграция имеет эндогенную обусловленность (Gwinner, 1986, 1996; Berthold, 1990, 1996), однако многие аспекты миграционного поведения птиц не исключают коррекции со стороны внешних факторов. Успешность совершения миграции определяется результатом взаимодействия эндогенных и экзогенных факторов (Gwinner et al., 1992; Thorup, Rabøl, 2001). Базовая схема формирования миграционного состояния (Дольник, 1975; Berthold, 1975) предполагает физиологическую и поведенческую перестройку организма птицы, а именно: гиперфагию (увеличение потребления пищи), миграционное ожирение, изменение суточного ритма активности, проявление соответствующего сезону направления перемещений (ориентационное поведение).

Лаконично и универсально общепринятое представление о миграции птиц, как о чередовании миграционных бросков и остановок (Чернецов, 2010; Barlein, 1992). В целом время и энергетические затраты на миграцию распределяется с существенным перевесом в пользу миграционных остановок. Лишь 10 % времени и не более трети расхода энергии приходится непосредственно на полет (Alerstam, Hedenström, 1998; Wikelski et al., 2003).

Более половины перелётных видов птиц, гнездящихся в северном полушарии, мигрируют в ночное время, отводя на кормежку и отдых преимущественно светлое время суток (Большаков, 1997; Taylor, 1972; Curry-Lindahl, 1982; Newton, 2008). Миграция ночью типична для многих видов пластинчатоклювых, куликов, пастушковых и других групп птиц, использующих силовой полет (Kerlinger, Moore, 1989), но в первую очередь это явление широко распространено среди воробьиных птиц (Alerstam, 1990; Martin, 1990; Berthold, 2001). Ночные миграции птиц в Европе можно наблюдать практически круглый год, но массовый пролет проходит весной и осенью.

1.1. Современные представления о ночной миграции дроздов

Явление ночной миграции у пяти видов европейских дроздов (певчего дрозда *Turdus philomelos* C L Brehm, 1831, белобровика *T. iliacus* Linnaeus, 1766, черного дрозда *T. merula* Linnaeus, 1758, рябинника *T. pilaris* Linnaeus, 1758, дерябы *T. viscivorus* Linnaeus, 1758) известно давно. Прежде всего, прямыми доказательствами явились находки птиц, разбившихся ночью при столкновении с маяками и другими освещенными высотными сооружениями

(Barrington, 1898,1900; Hansen, 1954; Mehlum, 1977; Simms, 1978). Для некоторых районов Европы анализ этих данных позволил оценить масштабы ночной миграции отдельных видов дроздов (Hansen, 1954; Redfern et al., 2000). Наиболее впечатляющие данные представлены в работе Л. Хансена (1954), который проанализировал находки более чем 34 000 дроздов, разбившихся о маяки в Дании с 1886 по 1939 гг. Собранные им данные позволили получить представление о сроках и сезонной динамике миграции дроздов, соотношении взрослых и молодых птиц, участвующих в ночном полете в этом районе западной Европы. Сбор птиц сразу после гибели дал возможность также исследовать их физиологическое состояние, в частности биометрические показатели у молодых и взрослых птиц, жировые накопления и степень развитости грудной мускулатуры (Redfern et al., 2000).

Регистрация сигналов, издаваемых птицами в ночном полете, также является важным источником информации о времени миграции с начала прошлого столетия и до настоящего времени. Этот метод позволил выяснить, какие виды дроздов мигрируют ночью, в какое время года происходит миграция и от каких внешних факторов зависит интенсивность сигнализации летящих птиц (Siivonen, 1936; Palmgren, 1949; Spenser, 1952; Browne, 1953; Vleugel, 1954, 1960, 1962; Rappe, 1964; Kroodsmma et al., 1982; Dierschke, 1989; Hüppop, Hilgerloh, 2012). Однако до сих пор остаются слабо исследованы особенности звуковой сигнализации отдельных видов дроздов ночью и ее возможное функциональное значения. Каких-либо «специализированных ночных сигналов», кроме видовых призывных криков, у дроздов разных видов обнаружено не было (Большаков, 1972, 1974, 1975). Мало что известно о роли звуковой коммуникации в социальном поведении дроздов во время ночного полета. Однако было показано, что у разных видов дроздов звуковая сигнализация позволяет синхронизировать взлетную активность; находить особей своего вида и образовывать временные группы (рыхлые стаи) при полете в неблагоприятных условиях. Кроме этого, сигнализация способствует объединению птиц в стаи на земле в утренние часы после окончания ночного полета (Svazas, 1993a, 1994; Žalakevičius et al., 1995; Bolshakov et al., 2002 d).

Исследования на видовом уровне (Redfern et al., 2000; Bolshakov et al., 2002 d; Hüppop, Hilgerloh, 2012) показали, что все виды европейских дроздов – ночные мигранты. Однако наблюдателям хорошо известны также их дневные направленные перемещения в период сезонных миграций (Большаков, 1977b, 1981a; Eriksson, 1970; Alerstam, 1975; Huttunen, 2004a). Вопрос о соотношении ночной и дневной фаз полетной активности рассматривался лишь в единичных работах (Большаков, 1981a; Lensink, 1986; Svazas, 1994; Bolshakov et al., 2002 d). Наличие у всех видов дроздов ночных и дневных перемещений позволяет отнести их к видам со «смешанным ритмом миграционной активности» (Большаков, 1977b). Из 5 видов дроздов наиболее выражена дневная форма полетной активности у рябинника и дерябы. В период пика

осенней миграции в Прибалтике доля рябинника в дневных перемещениях составляет более 40% (Большаков, 1981а). Певчего дрозда, белобровика и черного дрозда в большей степени можно отнести к типичным ночным мигрантам. В период массовой весенней и осенней миграции доля певчего дрозда в ночном миграционном потоке дроздов составляет 60-70% (Bolshakov et al., 2002d). Однако известны случаи массовых дневных перемещений птиц и этих видов, особенно белобровика, в северной Прибалтике и Скандинавии (Alerstam, 1975; Huttunen, 2004a). Вопрос о временном соотношении ночной и дневной форм миграционной активности, а также о статусе птиц, вовлеченных в ночные и дневные перемещения, остается открытым и требует специальных исследований.

Понятно, что изучение ночного миграционного полета птиц в естественных условиях, сталкивается с методическими проблемами распознавания объектов малых размеров, летящих в темноте на больших высотах (Bolshakov et al., 2010 b). Значительный прогресс в изучении ночной миграции дроздов в Европе (Северное море, Южная Швеция) достигнут, начиная с середины XX века в результате использования обзорных радиолокаторов. С помощью этого метода исследованы сезонная динамика миграции, ее направленность, влияние погодных условий на интенсивность ночного пролета (Lack, 1959, 1960, 1962, 1963a,b; Lee, 1963; Myres, 1964; Evans, 1966; Alerstam, 1976, 1990). Нужно отметить методические проблемы, снижающие ценность этих исследований: 1) диффузные эхо-сигналы на экране радара относили к дроздам опосредованно на основании того, что именно эти птицы были наиболее многочисленной группой ночных мигрантов в период синхронных визуальных наблюдений днем; 2) массовая ночная миграция воробьиных птиц аналогичных размеров - полевого жаворонка (*Alauda arvensis*) и скворца (*Sturnus vulgaris*) - проходила весной чуть в более ранние сроки, а осенью в более поздние сроки (Alerstam, 1976); тем не менее, сроки полета двух указанных видов и дроздов частично перекрывались. Для исследования характеристик полета птиц с середины XX века до настоящего времени широко применяются следящие радары (Schaefer, 1968; Griffiths, 1970; Bruderer, 1999; Alerstam, Gudmundsson, 1999; Bruderer, Bold, 2001; Schmaljohann et al., 2008; Bruderer et al., 2010; Mateos, Bruderer, 2012). Использование радиолокационной аппаратуры этого типа, модифицированной специально для регистрации птиц, позволило достаточно точно определять высоту полета отдельных птиц, скорость полета относительно земли, записывать индивидуальный «рисунок» полета, в частности частоту взмахов крыльями, продолжительность фаз активного (циклы взмахов крыльями) и инерционного полета (пауз между циклами взмахов). Тем не менее, точной видовой идентификации летящих ночью птиц достигнуто не было.

Исследование основных характеристик полета проводилось в основном на выпущенных и прослеженных на протяжении нескольких километров с помощью следящего радара птицах

известных видов. В работах, где делается попытка разделить поток птиц на отдельные группы (или размерные классы) (Liechti et al., 1995; Schmaljohann et al., 2008), выделение группы дроздов проводилось по частоте взмахов и наличию пауз между циклами взмахов, свойственному воробьиным птицам. Однако, последние исследования показали, что вариации «рисунка» полета, в частности у американских дроздов (р. *Hylocichla* и *Catharus*), как между разными особями одного вида, так и у одной птицы при разных условиях полета, могут быть настолько существенными, что использование только одного этого признака для систематического опознавания не достаточно (Cochran et al., 2008). Ведущие специалисты в области радарной орнитологии признают, что видовое распознавание ночных мигрантов в естественных условиях с помощью радарного оборудования вряд ли возможно в ближайшем будущем (Liechti, Desholm, 2007). Исключение составляют отдельные случаи, когда виды имеют специфические характеристики полета, как, например, стрижи (*Apus apus*), идентифицированные по рисунку полета и частоте взмахов крыльями (Bäckman, Alerstam, 2001; Henningsson et al., 2009; Karlsson et al., 2010).

Наиболее убедительная и разноплановая информация, касающаяся полетной формы активности дроздов р. *Hylocichla* и *Catharus* (американских видов), была получена радиотелеметрическим методом на птицах, непрерывно прослеживаемых в течение нескольких суток, как во время ночного полета, так и на дневных остановках. Этим методом получены уникальные данные о времени начала и окончания ночного полета, его продолжительности, направлении и высоте (Cochran et al., 1967; Cochran, Kjos, 1985; Cochran, 1987). Впервые также были получены динамические характеристики рисунка полета дроздов и их изменчивость в зависимости от направления и скорости ветра (Cochran, Wikelski, 2005; Cochran et al., 2008).

Исключительно интересным явлением в годовом цикле дроздов, гнездящихся в северо-восточной Европе, является летняя миграция, характеризующейся северной направленностью перемещений. Это явление впервые было обнаружено в 1970-х годах на северо-западе России в районе Ладожского озера и Финского залива (Большаков, Резвый, 1975, 1981; Резвый, Большаков, 1987). В летних ночных перемещениях регулярно участвуют все 5 видов дроздов. На севере восточной Прибалтики миграционная активность дроздов ежегодно проявляется с конца июня до начала августа и занимает временной промежуток между распадением первых выводков и началом постъювенальной линьки у молодых или послебрачной линьки у взрослых. Пик миграции наблюдается в середине июля. В летних перемещениях участвуют преимущественно первогодки (от 70% у певчего дрозда и рябинника до 80% у черного дрозда). В среднем особи с небольшим количеством жира составляют у разных видов от 65 до 80% (Bolshakov et al., 2002). Миграция происходит преимущественно в ночное время. Дневной пролет в выраженной форме наблюдается лишь у одного вида – рябинника. В условиях светлых

коротких ночей продолжительность ночного полета летом невелика и составляет от 0.5 до 3.5 часов. Наибольшая интенсивность миграции летом наблюдается в высотном диапазоне от 100 до 300 м, а средняя высота полета составляет 200 м.

В течение июля в районе Финского залива 73% дроздов мигрируют в направлениях северного сектора компасного круга. Некоторая часть птиц придерживается береговой линии, а средний азимут миграции составляет 353°. В юго-восточном Приладожье северная направленность миграции выражена еще более четко, при сходном среднем азимуте 006° (Большаков, Резвый, 1975, 1981; Резвый, Большаков, 1987). Небольшая протяженность ночных бросков при минимальных жировых запасах предполагает, что птицы из СВ Прибалтики могут достигать района Белого моря или центральной Финляндии. Эти расчеты отчасти подтверждаются данными кольцевания. В связи с этим можно предположить, что в условиях перехода на питание преимущественно ягодами различных растений во второй половине лета, роль летних миграций дроздов заключается в перемещении части популяции на период линьки и подготовки к осенней миграции в богатые ягодным кормом таежные районы.

1.2. Сроки миграции дроздов в Европе. Поведение на миграционных остановках

Подавляющее большинство европейских данных о сезонных перемещениях дроздов не имеют прямого отношения к ночной миграции. Тем не менее, эти данные необходимо учитывать для широкого понимания принципов организации ночной миграции дроздов в силу масштабности происходящих процессов.

В настоящее время появляется все больше публикаций, свидетельствующих о практически повсеместном изменении сроков фенологических явлений в жизни животных и растений, от простейших форм до высших (Соколов, 2010; Post et al., 2001; Nott et al., 2002; Walther et al., 2002; Hüppop, Hüppop, 2003; Stenseth, Mysterud 2003; Møller et al., 2010). У половины из 1598 исследованных видов, как в Европе, так и Северной Америке, обнаружены изменения фенологии начиная со второй половине 20 века (см. обзоры Соколов, 2006, 2010; Møller et al., 2010). Многие виды перелетных птиц, особенно ближние мигранты и мигранты на средние дистанции, такие, как дрозды, стали прилетать в районы гнездования в более ранние сроки, раньше гнездиться, а отлетать на зимовки позже, чем в середине прошлого века (Glaubrecht, 1993; Moritz, 1993; Vogel, Moritz, 1995; Bairlein, Winkel, 2001; Sparks, Mason, 2001; Marchant, 2002; Marra et al., 2005; Tøttrup et al., 2010; Studds, Marra, 2011; Altwegg et al., 2012; Hurlbert, Liang, 2012; Johansson, Jonzén, 2012). Исследователи в первую очередь связывают это с глобальными климатическими изменениями, выражающимися, в частности, в повышении зимней и ранневесенней температуры воздуха в западной, центральной и северной Европе (Hurrell, 1995; Hurrell et al. 2001; Sparks, Carey, 1995; Post et al., 2001). Четкого понимания

причин задержки осенней миграции пока нет. Есть мнение, и оно отчасти подтверждается (Jenni, Kéry, 2003), что у полициклических видов таких, как дрозды (Хохлова, 2011), сроки осенней миграции в Европе изменились на более поздние в основном за счет увеличения числа пар, успевающих вырастить вторые выводки. Это, возможно, задерживает птиц в районе размножения.

Начиная с 90-х годов прошлого века, тема экологии птиц на миграционных остановках стала активно разрабатываться европейскими орнитологами (Чернецов, 2010; Alerstam, 1990; Berthold, 2001). Основным аспектом этих исследований явились продолжительность остановки, скорость изменения массы тела (жиронакопления) и энергетическая эффективность остановки. Взаимозависимость и вариации этих параметров остаются одним из основных предметов изучения теории оптимальной миграции (Alerstam, Lindstöm, 1990; Lindstrom, 1991; Lindstrom, Alerstam, 1992; Weber, Houston, 1997; Houston, 1998). Несмотря на то, что экология птиц на миграционных остановках, на первый взгляд, не связана непосредственно с ночной полетной активностью, понять принципы организации миграции («миграционные стратегии») дроздов без соответствующей информации не возможно. К сожалению, исследования по продолжительности миграционных остановок, скорости жиронакопления в сезоны весенней и осенней миграции именно у видов дроздов рода *Turdus*, как и прежде, остаются единичными (Чернецов, 2010; Raiss, 1976; Bolshakov et al., 2002d; Chernetsov, 2002). Европейские дрозды достаточно крупные птицы и крайне перспективны для изучения экологии на остановках не только на основе повторных отловов паутинными сетями (Chernetsov, 2002), но и методом радиотелеметрии. С помощью этого метода прослеживаются локальные перемещения и время ухода с миграционной остановки птиц, помеченных радиопередатчиком (Chernetsov, 2005; Bolshakov et al., 2007). В последнее время радиотелеметрический метод стали использовать для изучения поведения отдельных видов европейских дроздов (в частности певчего и черного дроздов) в момент начала ночного полета (Åkesson et al., 1996; Åkesson, Hedenstrom, 2000). В этих работах шведскими орнитологами было показано, что старты дроздов, по энергетическим показателям (количеству жира) готовых к ночному миграционному броску, могут происходить не только в начале, но и в середине ночи, причем в значительной степени они приурочены к ветрам попутных направлений.

1.3. Исследования миграции дроздов в восточной Прибалтике

Специальные исследования ночной миграции дроздов в восточной Прибалтике начаты еще в 60-х годах прошлого столетия (Большаков, 1970). С самого начала стало ясно, что нет одного универсального метода, позволяющего исследовать разные стороны ночной миграции этих птиц. Это возможно лишь путем комплексного применения широкого спектра методов

(Большаков, 1970, 1976б, 1977а,б, 1981а; Большаков, Резвый, 1976; Большаков и др., 1981; Жалакявичус, 1987 а,б; Žalakevičius, 1986; Žalakevicius et al., 1995). До сих пор для отдельных районов Прибалтики удалось исследовать:

1) сроки и сезонную динамику пролета дроздов (Большаков, 1976а; Svazas, 1991; Zalakevicius et al., 1995);

2) поведение птиц при старте ночного полета (Большаков, Резвый, 1975б; Большаков, 1992; Zalakevicius et al., 1995; Bolshakov, Bulyuk, 2001);

3) влияние погодных факторов на численность летящих птиц (Желакавичус и др., 1987; Svazas, 1993а, 1994; Zalakevicius et al., 1995; Sinelschikova et al. 2003);

4) некоторые особенности социального поведения дроздов (Svazas, 1990, 1993а,б, 1994; Zalakevicius et al., 1995).

5) некоторые аспекты полетной активности дроздов: скорость ночного миграционного полета, вопросы компенсации ветрового дрейфа, реакция летящих ночью птиц на источники искусственного света (Синельщикова, 2012; Воротков, Синельщикова, 2014; Bolshakov et al., 2010b, 2013; Sinelschikova, Vorotkov, 2013).

Значительная информация о ночной миграции дроздов была собрана в районе Финского залива и Ладожского озера. Она включала: сроки и динамику весеннего ночного пролета дроздов (Большаков, 1976 а, в), поведение птиц при старте полета в вечерние сумерки (Большаков, Резвый, 1972, 1975б), особенности звуковой сигнализации и социального поведения (Большаков, 1974, 1975), явление летней ночной миграции (Большаков, Резвый, 1975а, 1981; Резвый, Большаков, 1987).

Крайне эффективным методом изучения сезонных миграций дроздов в восточной Прибалтике оказались большие ловушки «Рыбачинского типа», впервые примененные на Куршской косе в 50-х годах прошлого века (Дольник, Паевский, 1976; Payevsky, 2000, Bolshakov, Dolnik, 2001), а впоследствии в Ленинградской области (Носков и др., 1975, 1981; Резвый и др., 1995) и Литве (Švažas et al., 2000). Широкое применение больших ловушек позволило не только ловить и кольцевать значительное число птиц с целью получения возвратов колец, но и прижизненно обследовать дроздов на предмет выяснения половозрастной структуры популяций, энергетического стояния и линьки (Виноградова и др., 1976; Паевский, 1985, 2008; Рымкевич и др., 1990; Payevsky, 1998; Payevsky, Vysotsky, 2002, 2003). Применительно к дроздам были сформулированы такие актуальные до сих пор вопросы, как явление «берегового эффекта» у ночных мигрантов (необычно высокая доля молодых птиц, концентрирующихся в прибрежных районах), долгосрочная динамика численности мигрирующих популяций и их сроков пролета в связи с глобальными климатическими изменениями.

В районе Куршской косы Балтийского моря крупномасштабные изучения ночной миграции птиц проводятся с 1977 года с помощью разных методов и их комплекса. К настоящему времени материал по ночной миграции дроздов проанализирован и опубликован лишь частично (Большаков, 1977 а, б, 1981 а, б, 1992, 1997; Большаков, Булюк, 1978; Большаков и др., 1981, 2010; Воротков, Синельщикова, 2012, 2014; Bolshakov, Bulyuk, 2001; Bolshakov et al., 2002 d, 2010, 2013; Sinelschikova et al., 2003, 2007, 2009; Sinelschikova, Sokolov, 2004, Baushev, Sinelschikova, 2007; Vorotkov et al., 2009; Sinelschikova, Vorotkov, 2013). Основная информация, собранная сотрудниками станции, не была подвергнута анализу.

1.4. Пространственное распределение дроздов в Европе. Статус видов. Дальность миграции

В начале прошлого столетия в Европе начался массовый отлов птиц с целью кольцевания. Данные о находках окольцованных птиц явились основным источником информации о путях миграции и местах зимовок дроздов разных популяций, половых и возрастных особенностях их миграции, наличии в популяциях мигрирующих и оседлых особей. Основные итоги кольцевания дроздов в Европе обобщены в работах Ashmole (1962), Zink (1981), Busse, Maksalon (1986), Scebba (1987, 1989), Andreotti et al. (1999, 2001), Milwright (1994, 2003, 2006). Кроме того, большое число работ касается результатов кольцевания дроздов в отдельных районах Европы: Скандинавии (Rendahl, 1960; Mork, 1974; Sæther, 1978), восточной Прибалтике (Schüz, Weigold, 1931; Тауриньш, 1957, 1967; Вайткявичюс и Скуодис, 1965; Ёйги, 1967а,б; Паевский, 1971; Резвый и др., 1995), Центральной Европе (Gromadzki, 1964; Furrer, 1977; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1988), Испании (Santos Martinez, 1982), Франции (Erard, 1967; Claessens, 1988а,б, 1990, 1991; Oliso, 1989, 1995), Италии (Scebba, 1987, 1988, 1989; Andreotti et al., 1999, 2001), Великобритании (Ashmole, 1962; Snow, 1966).

В восточной Прибалтике, от Финского залива до Куршской косы, до начала 70-х годов прошлого столетия практически все сведения о пространственном распределении дроздов были получены на основе анализа немногочисленных данных кольцевания, а также визуальных наблюдений за низкими дневными перемещениями в прибрежных районах (Schüz, Weigold, 1931; Тауриньш, 1957, 1967; Белопольский, 1967; Ёйги, 1967 а,б). Огромный вклад в изучение пространственного распределения дроздов в Европе внес анализ банка данных возвратов кольцевания дроздов, пойманных преимущественно большими ловушками «Рыбачинского типа» на Куршской косе (Паевский, 1971; Bolshakov et al, 1999, 2000b, 2001, 2002a,b,c, 2003c, 2004, 2005, 2008, 2009a,b, 2010; Payevsky, 1973, 2000, Payevsky, Vysotsky, 2002, 2003), в Ленинградской области (Носков, Резвый, 1995; Резвый и др., 1995) и Литве (Švažas et al., 2000).

Через восточную Прибалтику мигрируют шесть видов дроздов рода *Turdus*: певчий дрозд, белобровик, черный дрозд, рябинник, дрозд деряба и белозобый дрозд. Белозобый дрозд (*Turdus torquatus* Linnaeus, 1758) редок повсеместно (Cramp, 1998), в Прибалтике случаи его отловов единичны, поэтому в данной работе этот вид не рассматривается.

1.4.1. Певчий дрозд (*Turdus philomelos* C L Brehm, 1831)

Гнездовая часть ареала певчего дрозда занимает большую часть Европы; его границы проходят на юге от северной Испании и Италии (примерно по 45° С.Ш.) и на севере до Лапландии (чуть южнее 70° С.Ш.) и Белого моря (Ashmole, 1962; Cramp, 1998). В совокупности популяции певчего дрозда СЗ России, Финляндии и Прибалтийских государств насчитывает порядка 2,5-3 млн. пар (Heath et al., 2000). В восточной Прибалтике этот вид является обычным гнездящимся (Гришанов, Беляков, 2000; Viksne, 1989) и наиболее многочисленным перелетным видом среди дроздов (Žalakevičius et al., 1995; Cramp, 1998; Andreotti et al., 1999). Отдельные особи или небольшие группы певчих дроздов нерегулярно встречаются в Прибалтийском регионе зимой (Кумари, 1985; Švažas et al., 2000; Raudonikis, 2001).

Помимо нескольких певчих дроздов, окольцованных в гнездовое время на Куршской косе, все остальные зарегистрированные птицы были мигрирующими (Bolshakov et al., 2001, 2002d). Хотя популяционная принадлежность мигрирующих через Куршскую косу дроздов точно не известна, можно предположить, что регион их происхождения - Финляндия, северо-запад России и страны восточной Прибалтики. Доказательством этому являются 4 возврата певчих дроздов из этих регионов в весенне-летнее время, которые во время пролета предварительно были окольцованы на Куршской косе (Bolshakov et al., 2001). Еще одна птица, родившаяся в Эстонии, во время миграции была отловлена на Куршской косе (Bolshakov et al., 2002a).

Анализ данных кольцевания дроздов популяций, пролетающих через ЮВ Прибалтику, показывает, что певчие дрозды из разных районов (включая Ленинградскую обл., Финляндию и восточную Прибалтику) зимуют в одних и тех же областях западного Средиземноморья - от Алжира до Франции и северной Италии (рис. 1) (Nordström, 1963; Вайткявичюс, Скуодис, 1965; Ёйги, 1967b; Тауриныш, 1967; Паевский, 1971; Резвый и др., 1995; Паевский и др., 2004; Patapavicius, 1982, 1986, 1987, 1998; Bolshakov et al., 1999, 2000b, 2001). Угол разлета птиц, окольцованных во время сезонных миграций на Куршской косе, составил 76° при среднем азимуте – 222° (Bolshakov et al., 1999, 2000, 2001).

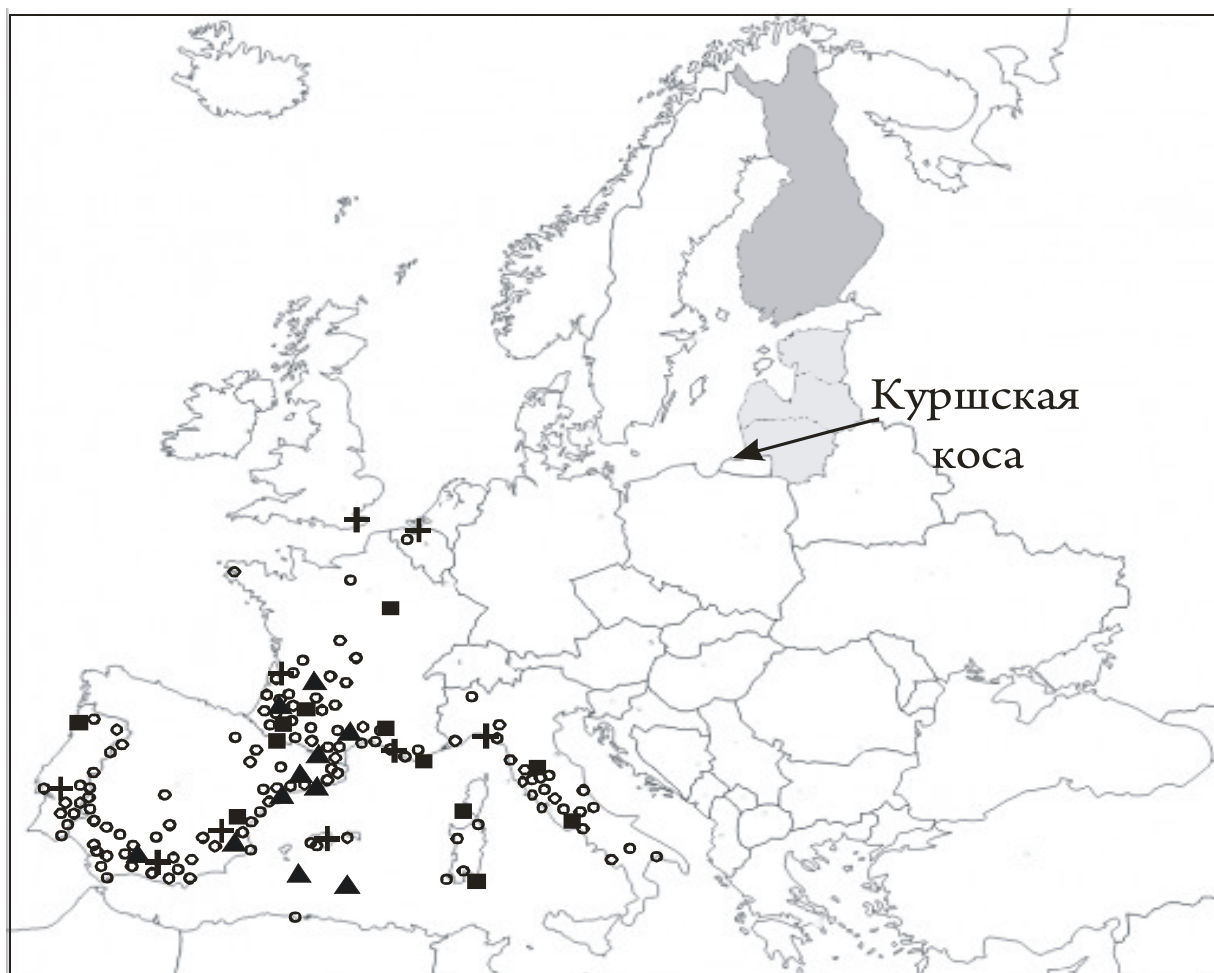


Рисунок 1. Распределение на зимовках певчего дрозда (*T. philomelos*).



Территория Финляндии залита темно-серым цветом.



Территория государств восточной Прибалтики (Эстонии, Латвии и Литвы) залита светло-серым тоном.

Символы - зимние находки дроздов.

○ Кругок – птицы окольцованы на Куршской косе во время осенней миграции (период между датой кольцевания и зимней находкой составляет менее одного года) (n=161 птиц).

▲ Треугольник - птицы окольцованы в странах Восточной Прибалтики в птенцовом возрасте или слетками (n=13).

■ Квадрат - птицы окольцованы в Ленинградской области в птенцовом возрасте или слетками (n=12).

+ Крест - птицы окольцованы в Финляндии в птенцовом возрасте или слетками (n=9).

Как известно, популяции певчего дрозда из северной, восточной и центральной Европы полностью перелетные (Ashmole, 1962; Cramp, 1998). Певчие дрозды из Скандинавских и Финских популяций (особенно первогодки) зимуют южнее птиц из центральной Европы. По мере продвижения на юг дальность миграции в популяциях уменьшается. Популяции певчего

дрозда западной Европы перелетны частично. По мнению ряда авторов, доля мигрирующих птиц в этих популяциях составляет 48-64% (Lack, 1944; Verheyen, le Grelle, 1951). В областях гнездования к югу от Нидерландов и Бельгии певчие дрозды практически оседлы или совершают сезонные перемещения на короткие дистанции в зависимости от погодных условий (Ashmole, 1962; Cramp, 1998; Milwright, 2006). По данным возвратов колец певчих дроздов, окольцованных на Куршской косе, дальность передвижений на момент достижения наиболее южных областей в январе-феврале, составила в среднем для взрослых птиц 1959 ± 41 км ($n=140$ дроздов), для молодых - 1862 ± 41 км ($n=111$). Достоверные различия в дальности перемещения между птицами двух возрастных групп отсутствуют (Паевский и др., 2004).

Средняя дальность перемещения дроздов, окольцованных птенцами в странах восточной Прибалтики (Литва, Латвия, Эстония, Калининградская обл. РФ) и найденных в зимние месяцы, составила 2239 ± 96 км ($n=13$) (Kastepõld, 1973, 1974, 1975; Kumari, Jõgi, 1974; Kastepõld, Kabal, 1976, 1978; Kastepõld, Kastepõld, 1990, 1991; Patapavičius, 1982, 1986, 1987; Bolshakov et al., 2001). Певчие дрозды, окольцованные в Ленинградской области, зимуют в тех же районах ЮЗ Европы, что и прибалтийские, т.е. во Франции, Италии, Испании и Португалии. Средняя дальность их миграции составляет 2876 ± 77 км (Резвый и др., 1995). Дрозды, окольцованные в Финляндии, также были найдены на зимовках в январе-феврале в южной Испании, Португалии и Италии, проделав путь от места кольцевания в среднем 2944 ± 104 км ($n=9$) (по Ashmole, 1962, пересчитанные данные). Несмотря на малую выборку, финские птицы показали достоверно большую дальность миграции по сравнению с дроздами восточно-прибалтийского происхождения (тесе Манна-Уитни $u=14.5$, $P=0.012$).

1.4.2. Дрозд белобровик (*Turdus iliacus* Linnaeus, 1766)

Область гнездования белобровика занимает северо-западную часть Евразии от Скандинавии до оз. Байкал. Южная граница ареала проходит примерно по 55° СШ (Ashmole, 1962; Cramp, 1998). В Скандинавских странах и на севере России белобровик массовый гнездящийся вид (Мальчевский, Пукинский, 1983; Cramp, 1998; Хохлова, 2011). С первой половины 20-ого века происходит экспансия вида в центральную и даже южную Европу, где отмечены нерегулярные случаи гнездования (Cramp, 1998). Тем не менее, в Латвии, Литве и Калининградской области в сезон гнездования белобровик встречается редко (Гришанов, Беляков, 2000; Patapavičius, 1998). За 50-летнюю историю кольцевания птиц на Куршской косе в период размножения было отловлено всего 6 молодых белобровиков. Численность популяции белобровика в Финляндии, СЗ России и Прибалтийских странах оценивается порядка 2,5 млн. пар (Heath et al., 2000). В восточной Прибалтике белобровик многочисленный перелетный вид. Только в отдельные годы

одиночные птицы отмечаются здесь зимой (Тауриныш, 1957; Йыги, 1967b; Мальчевский, Пукинский 1983; Кумари, 1985).

Предположительно, регион происхождения основной массы белобровиков, мигрирующих через Куршскую косу, – Финляндия, Ленинградская обл. и Эстония, хотя прямые возвраты отсутствуют. Анализ 26 дальних возвратов белобровиков, окольцованных в Ленинградской области птенцами, показывает, что угол их разлета на зимовку составил 31° , при среднем направлении 231° (по Резвый и др., 1995, пересчитанные данные), а окольцованных в Эстонии 50° при среднем азимуте 229° ($n=33$) (по Kasterõld, 1973,1974,1975; Kumari, Jõgi, 1974; Kasterõld, Kabal, 1976, 1978; Kasterõld, Kasterõld, 1990, 1991). Различия в среднем азимуте не достоверны (по критерию Уотсона-Уильямса $F_{1,57}=0.5$ $P>0.05$). Финские белобровики (32 возврата) зимуют чуть восточнее (но не достоверно), угол разлета составил 63° при среднем направлении 224° (пересчитано по Ashmole, 1962). Три возврата, полученные на Куршской косе, и один в Литве («Вентес Рагас»), показали, что птицы из финской популяции, по крайней мере весной, летят через ЮВ Прибалтику (Pataravičius, 1998; Bolshakov et al., 2002a). Не исключено, что часть птиц, отлавливаемых здесь во время осенней миграции, имеет Скандинавское происхождение. Об этом косвенным образом свидетельствуют визуальные и радарные наблюдения в Швеции, где отмечена интенсивная осенняя миграция белобровика через Балтийское море в юго-восточном направлении (Alerstam, 1975, 1990).

Большинство белобровиков, окольцованных во время осеннего пролета на Куршской косе, были найдены в юго-западной и южной Франции и Италии (рис. 2). Там же были обнаружены и птицы, окольцованные в Литве (Pataravičius, 2000). Две птицы обнаружены в Великобритании, а три найдено на зимовке в Грузии (один возврат прямой) (Паевский, 1971; Bolshakov et al., 1999, 2000b, 2001). Угол разлета птиц на зимовки составил 79° (от 195° до 274° , $n = 67$) при среднем азимуте 221° . По данным прямых возвратов, достоверными оказались различия в направлении перемещения птиц разных возрастных групп: в среднем 217° у взрослых ($n=27$) и 223° у молодых ($n=22$) ($\chi^2=13,2$, d.f.=2, $P<0.001$) (Паевский и др., 2004). Средняя дальность обнаружения взрослых особей (1609 ± 80 км) была немного выше, чем молодых (1466 ± 76 км), но эти различия не достоверны (Паевский и др., 2004).

Анализ 26 дальних возвратов белобровиков, окольцованных в птенцовом возрасте в Ленинградской области, 28 в Эстонии и 33 в Финляндии (рис. 2), свидетельствует о том, что птицы, происходящие из этих регионов, зимуют почти на всей территории юго-западной Европы, однако большинство из них также было обнаружено в южной Франции и у северных отрогов Пиренеев (по Резвый и др., 1995; Ashmole, 1962; Kasterõld, 1973,1974,1975; Kumari, Jõgi 1974; Kasterõld, Kabal 1976, 1978; Kasterõld, Kasterõld, 1990, 1991). Дальность миграции этих птиц, обнаруженных в последствии в зимние месяцы (январь – первая половина февраля),

составила: 2631 ± 102 км для 19 белобровиков из Ленинградской области и 2250 ± 78 км для 16 птиц из Эстонии. При этом белобровики, родившиеся в Ленинградской области, преодолевали значимо большую дистанцию до мест зимовок, чем эстонские ($u=56$ $P<0.001$). Среднее расстояние до мест зимовок у птиц из финской популяции составило 3046 ± 74 км (27 птиц) (пересчитано по Ashmole, 1962). Хотя финские белобровики зимуют в тех же районах ЮЗ Европы, что и восточно-прибалтийские, но дальность их миграции достоверно больше, чем у птиц из Ленинградской обл. ($u=145$, $P=0.002$).

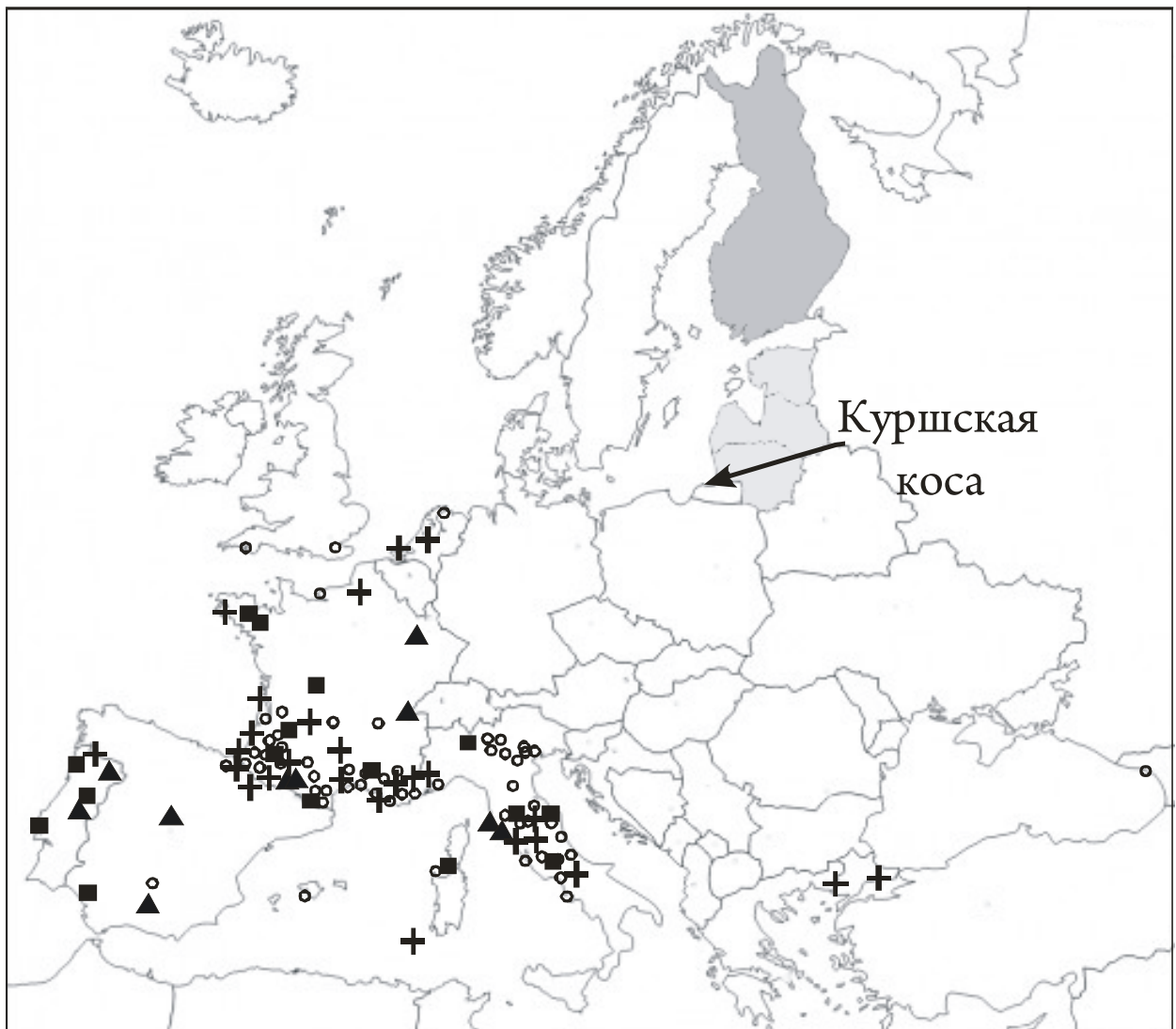


Рисунок. 2. Распределение на зимовках дрозда белобровика (*T. iliacus*).

Примечание: условные обозначения как на рис.1.

○ - 57 птиц; ▲ - 28 птиц; ■ - 26 птиц; + 33 птицы

1.4.3. Черный дрозд (*Turdus merula* Linnaeus, 1758)

Черный дрозд массово гнездится на всей территории центральной и западной Европы; на востоке доходит до Китая, на юге – до северной Африки и Ирана. В Европе северная граница ареала проходит по 60-65° С.Ш., причем заселение Феноскандии и северо-запада России происходит с начала 20-ого века (Ashmole, 1962; Stamp, 1998). Общая численность популяции черного дрозда на СЗ России, Финляндии и странах Прибалтики оценивается порядка 500 тыс. пар (Heath et al., 2000). В восточной Прибалтике черный дрозд является гнездящимся и в основном перелетным видом. Лишь небольшая часть популяций, в основном старые самцы, остаются зимовать в пределах гнездовых районов. Кроме того, в зимнее время в этом регионе встречаются птицы из северных районов ареала (Йыги, 1967а; Леухин, Роотсмая, 1985). Одна птица, окольцованная осенью в Финляндии, в декабре была поймана на Куршской косе. Больше число черных дроздов стало зимовать в восточной Прибалтике с середины 60-х годов, особенно в годы с большим урожаем рябины (Йыги, 1967а; Мальчевский, Пукинский, 1983). В Европе степень перелетности в разных популяциях варьирует и имеет градиент убывания в ЮЗ направлении. Так, в Швеции перелетные около 65% популяции (Rendahl, 1960), в Германии в среднем 33% (Drost, 1930), а в Бельгии всего 14% (Verheyen, 1958). Поскольку на Куршской косе зимние отловы проводились всего 6 зим и носили фрагментарный и кратковременный характер, судить о степени оседлости местной популяции не представляется возможным. За весь период зимних отловов был пойман 21 дрозд. Только 2 из них были окольцованы в весенне-летний период и бесспорно являлись местными птицами.

Через Куршскую косу мигрируют птицы из Феноскандии (5 возвратов птиц, окольцованных во время миграции на Куршской косе и отловленных весной и летом в Финляндии и 1 в Швеции), восточной Прибалтики (6 окольцованных в Литве, Латвии и Эстонии) (Bolshakov et al., 2001, 2002а). Места зимовок прибалтийских черных дроздов находятся в Европе от Великобритании до Италии (рис. 3). Птицы из популяций северных районов восточной Прибалтики и Финляндии (окольцованные птенцами) зимуют в Великобритании и странах Бенилюкса (Йыги, 1967а; Резвый и др., 1995; Ashmole, 1962), а из южных – на юго-западе Европы (Паевский, 1971; Patapavičius, 2000).

Для птиц, окольцованных на Куршской косе, угол разлета на зимовки составил 79° (от 198° до 277°, число прямых возвратов равно 38), при среднем направлении 227° (Bolshakov et al., 1999, 2000b, 2001). Средняя дальность передвижения птиц, найденных в середине зимы, следовавшей за кольцеванием, составила 1554±76км (n=18).

Десять птиц, окольцованных птенцами (4 птицы) и молодыми в июле (6 птиц) на Куршской косе, также были найдены в зимние месяцы во Франции, Италии и Испании, проделав путь в 1626±113 км (Bolshakov et al., 2001, 2003c). Там же были найдены пять птиц, окольцованных в

птенцовом возрасте в республиках восточной Прибалтики (Kasterôld, Kabal, 1976, 1978; Kasterôld, Kasterôld, 1990, 1991).



Рисунок 3. Распределение на зимовках черного дрозда (*T. merula*).

Примечание: условные обозначения как на рис.1.

○ - 38 птиц; ▲ - 5 птиц; ■ - 1 птица; + 3 птицы

1.4.4. Дрозд рябинник (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758)

Гнездовая область ареала рябинника занимает обширные пространства от центральной и северо-западной Европы, где на севере доходит до 68° С.Ш. и до 117° ВД на востоке, а на юге до северного Казахстана и оз. Байкал (Ashmole, 1962; Cramp, 1998). Заметная экспансия вида в западном и южном направлениях отмечается в Европе с середины 19 века, при этом с 70-80 годов 20-ого века заметно возросла численность гнездящихся птиц (Cramp, 1998). Численность гнездящейся популяции северной Европы (СЗ России, Финляндия и Прибалтийские

государства) насчитывает порядка 2,5 млн. пар (Heath et al., 2000), причем плотность гнездования в пригородных зонах может достигать 70 пар/км² (Hagemeyer, Blair, 1997).

В восточной Прибалтике рябинник – многочисленный, преимущественно колониально гнездящийся вид. Хотя в Прибалтике этот вид перелетный, но часть птиц зимует здесь практически ежегодно. Особенно велика численность зимующих рябинников в годы с обильным урожаем рябины (Йыги, 1967а; Тауриньш, 1967; Мальчевский, Пукинский, 1983; Леухин, Роотсмая, 1985; Turgvainen, 1970, 1975; Svazas et al., 2000).

Через Куршскую косу летят дрозды из популяций Финляндии, Прибалтийских стран и центральной России (7 возвратов) (Bolshakov et al., 2002а). Одна птица, окольцованная осенью на Куршской косе, весной была поймана в Красноярском крае (Bolshakov et al., 2001). Ряд авторов также указывает на то, что пути миграции и места зимовки у одной и той же птицы в разные годы могут существенно различаться (Ashmole, 1962; Patapavičius, 1998).

Более 70-ти находок рябинников, окольцованных птенцами в Прибалтийских государствах, показали, что птицы из этих популяций зимуют на территории Европы от Греции до Англии, но преимущественно в северной Италии и южной Франции (Вайткявичюс, Скуодис, 1965; Йыги, 1967b; Тауриньш, 1967; Паевский, 1971; Kastepõld, 1973, 1974, 1975; Kumari, Jõgi, 1974; Kastepõld, Kabal, 1976, 1978; Kastepõld, Kastepõld, 1990, 1991; Patapavičius, 1998). Аналогичные результаты показал анализ повторных находок рябинников, окольцованных на гнездах в Ленинградской области (Резвый и др., 1995) (рис. 4). При этом угол разлета птиц на зимовки составляет 61°, при среднем азимуте 228° (Резвый и др., 1995).

Птицы, летящие осенью через Куршскую косу, зимуют в тех же регионах Европы, что и птицы, происходящие из Прибалтики, Ленинградской области и Финляндии (рис.4). Средний азимут разлета на зимовку рябинников, окольцованных во время осенней миграции на Куршской косе и найденных в течение того же сезона в зимние месяцы, составил 219° (от 191° до 248°, n=21). Средняя дистанция перелета этих птиц составила 1413±48 км.

Дальность миграции рябинников прибалтийского происхождения, найденных в зимние месяцы, составила 1841±88км (n=23), птиц из Ленинградской области - 2173±72 км (n=30) (по Резвый и др. 1995), птиц из популяции Финляндии - 2432±59км (n=46) (данные, пересчитанные по Ashmole, 1962). Рябинники из рассмотренных популяций зимуют в одном и том же регионе Европы. Но из-за различной удаленности мест гнездования от зимовок, птицы из разных популяций совершают перелеты на достоверно различающиеся дистанции. Попарное сравнение средних дистанций по критерию Манна-Уитни показало во всех случаях достоверность различий (u в пределах от 2.2 до 2.8 при P от 0,02 до 0,004).

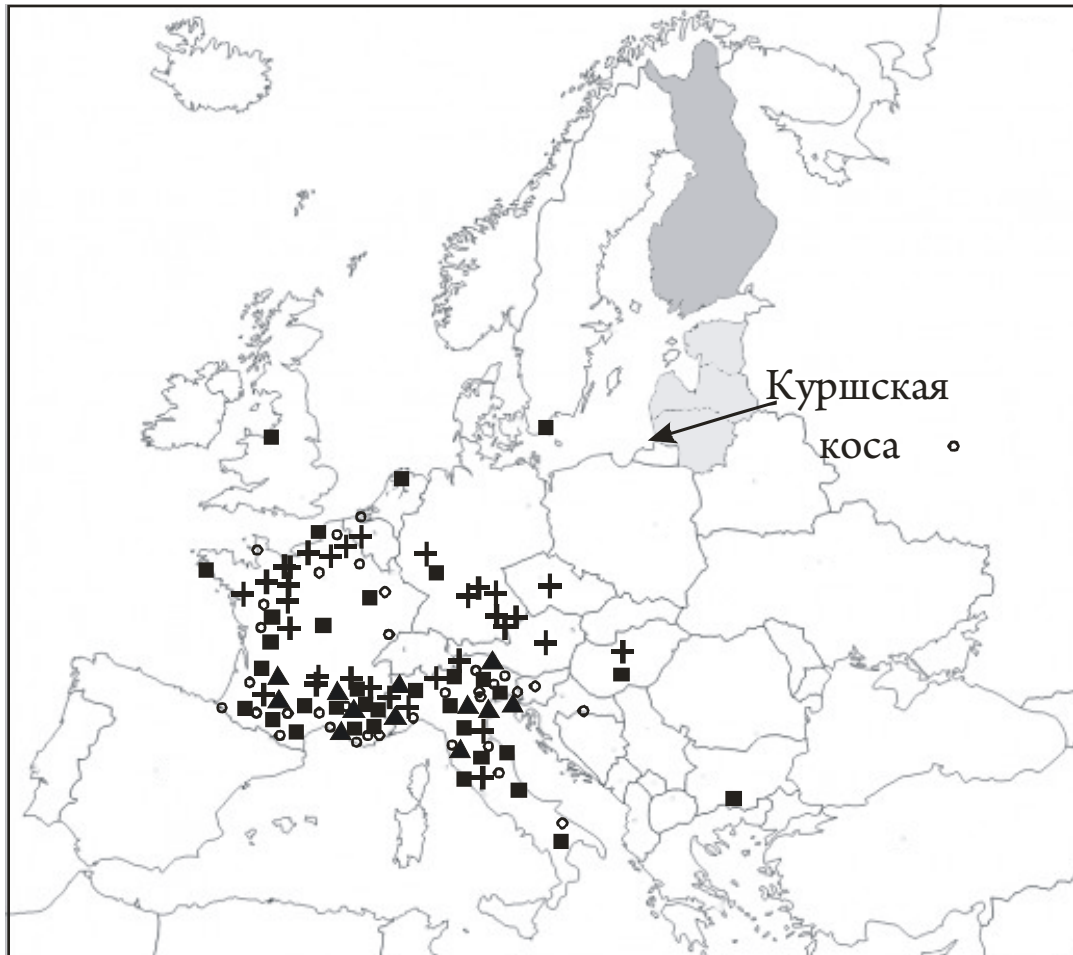


Рисунок 4. Распределение на зимовках дрозда рябинника (*T. pilaris*).

Примечание: условные обозначения как на рис.1.

○ - 21 птица; ▲ - 23 птицы; ■ - 30 птиц; + 46 птицы

1.4.5. Дрозд деряба (*Turdus viscivorus* Linnaeus 1758)

Деряба гнездится практически на всей территории Европы за исключением большей части Норвегии, севера Финляндии и России. На восток ареал простирается до центральной Азии, на юг – до северной Африки. В восточной Прибалтике, как и во всей Европе, встречается достаточно редко, а численность гнездящихся популяций СЗ России, южной Финляндии и Прибалтийских стран оценивается порядка 100 тыс. пар (Heath et al., 2000). При этом численность деряб в Прибалтике и Финляндии сокращается (Zalakevicius et al., 1995; Hagemeijer, Blair, 1997). Практически вся восточно-прибалтийская популяция деряб мигрирует. Лишь в годы с высоким урожаем рябины отдельные птицы могут встречаться здесь зимой (Svazas et al., 2000). Птицы из популяций центральной и южной Европы зимуют в основном в пределах гнездовой части ареала (Cramp, 1998). Немногочисленные данные 4-х находок колец

указывают на то, что дерабы из восточной Прибалтики зимуют на территории от Англии до Греции (Паевский, 1971; Резвый и др., 1995; Zink, 1981). Угол разлета на зимовки 4 птиц, окольцованных в период пролета на Куршской косе, составил 53° (от 177° до 230°). Финские дерабы (14 птиц) показали значимый средний азимут 188° (Huttunen, 2004a).

1.4.6. Обобщающие замечания

Область зимовки дроздов, как Прибалтийского происхождения, так и пролетающих через Прибалтику во время сезонных миграций, занимает территорию ЮЗ Европы преимущественно от Португалии и Ю Италии до С Франции и СВ Италии.

Дальность миграции дроздов разных видов, пролетающих через Куршскую косу, сравнивалась для периода с середины декабря до середины февраля, когда птицы достигали наиболее удаленных южных областей зимовок. Сравнение медиан расстояний по ранговому критерию Крускала-Уоллиса показало достоверные межвидовые различия в дальности перелетов: ближе всего зимуют рябинники (медиана расстояния 1412 км), дальше всего зимуют певчие дрозды (медиана расстояния 1886 км) (Паевский и др., 2004). Значимых различий в направлении миграционных передвижений дроздов разных видов обнаружено не было (Паевский и др., 2004).

Дрозды, из разных популяций, в том числе и размножающиеся на Куршской косе певчие и черные дрозды, найдены в последующем сезоне на трассе миграции и зимовках в разных областях Европы. Это позволяет заключить, что распределение на миграционной трассе и местах зимовок дроздов из отдельных популяций не имеет территориальной популяционной обособленности и является вполне закономерным явлением, повторяющимся ежегодно (Паевский и др., 2004).

Глава 2. Район исследований, методы и материал

Наблюдения ночной миграции дроздов в юго-восточной Прибалтике проводились на Куршской косе Балтийского моря (рис. 5). Куршская коса представляет собой узкую полосу суши, которая отделяет Куршский залив, максимальная ширина которого 35 км, от Балтийского моря. Ее длина составляет 98 км, а ширина от 0.4 до 4 км. Коса ориентирована по линии северо-восток - юго-запад. Ориентация косы совпадает с направлением Беломоро-Балтийского пролётного пути, это – одна из причин по которой коса является местом высочайшей в Европе концентрации пролётных птиц разных видов (Дольник и др., 1976; Большаков и Федоров, 1998), в том числе и дроздов.

В работе использованы данные по ночной миграции дроздов, собранные разными методами в период с 1977 до 2010 гг. на Биологической станции «Рыбачий» (55° 12' С.Ш.; 20° 46' В.Д.) (табл. 1). Эти данные являются частью общего банка данных Биологической станции «Рыбачий». Данные, собранные непосредственно автором представленной работы, охватывают 10-ти летний период с 1997 по 2004 гг. и с 2008 по 2010 гг. (табл. 1). Необработанные ранее данные за период с 1977 по 1997 гг., предоставлены для анализа сотрудниками Биологической станции (К.В. Большаковым, В.Н. Булюком, С.Н. Шешуковым).

Примененные на Куршской косе методы можно разделить на две группы:

1. Методы, позволяющие опознавать в ночное время отдельные виды дроздов:

- учеты голосов, летящих ночью дроздов
- наблюдение на освещенной площадке
- наблюдение в луче горизонтально направленных прожекторов
- отлов птиц ночью в высокие сети
- визуальные наблюдения в период вечерних и утренних сумерек

2. Методы, позволяющие отличать ночью дроздов (*Turdus* spp.) от других воробьиных на уровне рода, но крайне редко определять отдельные виды:

- лунный метод
- сейлометрический метод (вертикально направленный луч прожектора)
- регистрация летящих ночью птиц с помощью Электронно-оптической системы.

Дополнительно были проанализированы данные:

–отловов дроздов большими ловушками «Рыбачинского» типа на полевом стационаре «Фрингилла» (55°05' С.Ш., 20°44' В.Д.) в 1957 - 2009 гг.

– отловов дроздов паутинными сетями на стационаре Биологической станции «Рыбачий» ($55^{\circ} 12' \text{ С.Ш.}, 20^{\circ} 46' \text{ В.Д.}$) на Росситненском мысу Куршской косы в 1993-2003 гг. (когда число сетей было максимальным и не менялось).



Рисунок. 5. Районы сбора материала (стационары Фрингилла и Рыбачий) на Куршской косе Балтийского моря.

Таблица 1. Методы изучения ночной миграции дроздов, примененные в соответствующие годы и использованные в работе.

Метод / год	1977	1978	1979	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Учеты голосов летящих ночью птиц	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+													
Наблюдение на освещенной площадке	+	+																											
Наблюдение в луче горизонтальных прожекторов									+	+	+	+	+	+	+	+													
Отлов ночью в высокие сети																+	+	+	+	+	+	+							
Лунный метод	+	+	+		+	+	+	+	+				+	+		+	+		+	+		+	+						
Сейлометрический метод	+	+		+	+				+																				
Электронно-оптическая система																											+	+	+

Примечание: + помечены годы, когда применялся данный метод.

⊕ (крупный крестик) – материал собирался автором работы.

Пояснения к методам в тексте.

2.1. Методы исследования ночной миграции на видовом уровне

2.1.1. Метод учета голосов летящих дроздов

Метод учета голосов летящих птиц основан на том, что: (1) ряд видов птиц издает в полете специфические сигналы, по которым птицы надежно определяются; (2) ночные сигналы на слух и по типу сонаграмм неотличимы от известных орнитологам дневных криков (Большаков, 1972, 1975; Graber, Cochran, 1959,1960; Dierschke, 1989). Видовые крики европейских дроздов легко отличаются и позволяют опознавать птиц в природе. Голоса летящих птиц можно регистрировать на слух (Большаков, 1976 б в, 1977а, б; Большаков, Резвый, 1976; Большаков и др., 1981; Darlington, 1951; Spenser, 1952; Browne, 1953; Vleugel, 1954, 1960; Rappe, 1964; Lid, 1977), либо использовать звукозаписывающие устройства (Siivonen, 1936; Graber, Cochran, 1959,1960; Dierschke, 1989).

Учеты голосов дроздов на слух на Куршской косе проводились с 1977 по 1998 гг. весной и осенью, а также в период летней миграции, и охватывали все темное время суток в интервале от 30 мин после захода солнца до 30 мин до восхода солнца (всего 379 ночей). Продолжительность учета в пределах каждого часа ночи составляла не менее 20-30 мин. Для каждого вида дроздов подсчитывали общее число сигналов в зоне слышимости за сеанс учета, затем данные пересчитывали на час и все темное время суток (Большаков и др., 1981). Зона слышимости сигналов – переменная величина, которая может варьировать в зависимости от погодных условий (в первую очередь силы ветра). По оценкам наблюдателей человек распознаёт сигналы дроздов на расстоянии до 300м в безветренную погоду и около 100 м при умеренных ветрах. Примерно на таком расстоянии от вольеры с содержащимися дроздами можно ночью слышать их позывные крики. На наш взгляд переменность зоны слышимости была не существенна для тех задач, которые решались с применением этого метода.

Учет голосовых сигналов на Куршской косе проводился параллельно с другими, описанными ниже методами изучения ночной миграции (табл. 1). В данной работе результаты многолетних учетов сигналов летящих птиц использованы для: 1) изучения сроков, в первую очередь начала и окончания пролета, и сезонной динамики миграции, 2) оценки относительной численности отдельных видов дроздов в миграционном потоке. При этом было сделано допущение, что во время ночного полета все виды дроздов в равной степени издают сигналы, и частота издаваемых сигналов пропорциональна относительной численности дроздов разных видов, летящих в миграционном потоке.

Однако два момента затрудняют безусловное применение метода учета голосов для количественной оценки ночной миграции:

1) Не ясно, все ли особи данного вида издают сигналы во время ночного полета. Иными словами – есть ли «молчаливые» особи?

2) Не ясно также, от чего зависит склонность дроздов издавать сигналы в полете, и как меняется их частота в зависимости от внешних условий и суточной фазы активности, какова внутривидовая и межвидовая изменчивость этих показателей. Пока известно лишь, что частота криков однозначно усиливается в условиях плохой видимости (туман, морось, низкая облачность) (Bolshakov et al., 2002d; Hürppop, Hilgerloh, 2012).

2.1.2. Метод освещенной площадки применяли на Куршской косе в 1977-1978 гг. (78 ночей) для количественного учета дроздов, летящих ночью на низких высотах до 50 м, обычно не обнаруживаемых радиолокаторами, лунным, сейлометрическим методами и Электронно-оптической системой (Большаков, Булюк, 1978; Большаков и др., 1981; Большаков, 1981 а; Bolshakov et al., 2010). Наблюдения вели на площадке размером 40х40 м, равномерно освещенной четырьмя рядами ламп (по 12 в ряду) мощностью 60 ватт. Свет от ламп позволял видеть дроздов, пролетающих на высотах до 50м. Отдельные виды дроздов были определены по форме силуэта, характеру полета, окраске и издаваемым птицами крикам. Часть дроздов, летевших молча, могла быть определена только как *Turdus spp.* Данные отдельных 30-минутных сеансов пересчитаны на каждый час ночи и все темное время суток в интервале от 30 мин после захода солнца до 30 мин до восхода солнца.

Данные метода освещенной площадки позволяли оценить: (1) численность дроздов, летящих на высотах до 50 м; (2) численность приземлившихся птиц; (3) направления полета на низких высотах.

2.1.3. Метод горизонтальных прожекторов использовали на Куршской косе в 1990-1998 гг. для изучения поведения дроздов в темное время суток на высотах от вершин деревьев (7-12м) до 50-70 метров. Ранее было показано (Hebrard, 1971), что, ориентируя луч прожектора горизонтально над вершинами растительности, можно видеть взлетающих, низколетающих и садящихся в темноте птиц.

Во всех случаях наблюдения вели с крыши здания биостанции, расположенной на Росситенском мысу Куршской косы. Здесь же были установлены прожектора, лучи которых образовывали освещенное пространство большой площади. Подсветку вершин деревьев и кустов боковым светом прожекторов полностью устраняли специальным экраном.

Взлетающих, садящихся и низколетающих дроздов наблюдали визуально и с помощью 8 или 12 кратного бинокля. Наблюдения вели каждый час ночи в форме отдельных сеансов

продолжительностью 20 - 30 мин. Отдельные виды дроздов определяли по форме силуэта, характеру полета, особенностям окраски и, наконец, издаваемым птицами сигналам. Часть птиц также могла быть определена только как *Turdus* spp. Однако собственно дроздов легко отличали от других воробьиных птиц (Большаков, 1992; Bolshakov, Bulyuk, 2001).

Метод горизонтальных прожекторов позволил исследовать: (1) взлет птиц и начало ночного полета, (2) прекращение полета, (3) продолжительность полета в течение ночи, (4) интенсивность миграции на высотах до 70 м над землей, (5) направления миграции. В течение одного осеннего сезона (1998) все прожектора были направлены под углом 45° к поверхности земли. Росситенский мыс выдаётся в сторону Куршского залива на расстояние около 800-900 м от основной полосы суши Куршской косы. Поэтому прожектора позволяли видеть мигрирующих дроздов, пролетающих над крышей здания биостанции со стороны водного пространства Куршского залива. Эти данные использованы только для оценки численности летящих дроздов на высотах до 100 м и выяснения особенностей сигнализации отдельно прослеженных птиц.

До сих пор проанализированы и опубликованы данные, касающиеся: 1) старта ночного миграционного полёта у дрозда-рябинника осенью (Большаков, 1992); 2) графика взлетной активности трех видов дроздов (певчего, белобровика и черного) осенью (Bolshakov, Bulyuk, 2001); 3) направленности полета на низких высотах (Bolshakov et al., 2002d).

2.1.4. Метод высоких сетей (Цвей, 2008; Bolshakov et al., 2000 а) использован на Куршской косе в 1997-2003 гг. Применительно к дроздам разных видов метод позволяет: (1) определить время старта ночного полета (предварительно окольцованных птиц на территории стационара «Рыбачий»), (2) оценить массу тела и жировые резервы стартующих и прекративших полет птиц, (3) исследовать продолжительность остановок.

Дрозды, начинающие полет в темноте, практически не отлавливаются в стандартные низкие сети. Одна из причин заключается в том, что многие птицы взлетают с вершин деревьев и кустов. Другая причина состоит в том, что в темноте птицы взлетают под большими углами к земле, часто почти вертикально (Hebrard, 1971; Bolshakov, Bulyuk, 1999, 2001; Bolshakov et al., 2000 а). Дрозды, прекращающие полет, летят, как правило, почти горизонтально над вершинами деревьев и кустов, постепенно снижаясь. На практике взлетающих и садящихся птиц можно поймать только в сети, расположенные выше вершин растительности.

Метод высоких сетей применяли на Росситенском мысу Куршской косы, где ежегодно в те же сроки птиц ловят в дневное время в стандартные сроки с помощью низких паутиных сетей (10-летняя научная программа Биологической станции Рыбачий и Vogelwarte Radolfzell). Для

отлова птиц ночью в этом районе установлено от 220 до 330 м высоких сетей. Сети были размещены в несколько линий на металлических стойках, установленных на высоких деревянных трапах. В рабочем положении, все сети находились выше вершин кустарников и тростника. Верхний край сетей располагался на высоте 7 м над землей.

Высокие сети открывали за 2 часа до захода и закрывали перед восходом. В темное время суток сети проверяли каждый час с помощью фонаря с узким лучом. Сети проверялись очень осторожно, и случаев ночного испугивания дроздов не было. Мы предполагаем, что обходы сетей не провоцировали ночные старты птиц. Нужно отметить, что все виды дроздов общественные птицы и достаточно осторожны, особенно когда устраиваются на ночевку. Часть птиц могла смещаться из района высоких сетей еще при обходах в период вечерних сумерек. Кроме того, при отлове дроздов желательно применять сеть с крупной ячейей (25-30 мм), иначе значительное число птиц выскакивает из сетей, как в дневное, так и ночное время. Нами же была использована дель с ячейей 16-19 мм, рассчитанная на мелких воробьиных птиц. Часть дроздов могла вылетать из карманов сетей до появления обходчиков. Мы неоднократно наблюдали дроздов, самостоятельно выскакивавших из сетей, но точно определить долю таких птиц затрудняемся. По вышеуказанным причинам, число отловленных ночными сетями дроздов оказалось небольшим по сравнению с мелкими воробьиными. Из пяти видов дроздов за 7 лет отлова высокими ночными сетями больше всего было поймано певчих дроздов – 99 птиц. Для сравнения, за эти же годы зарянок было отловлено в 7.5 раз больше (724 зарядки) (Цвей, 2008). Дроздов других видов было поймано еще меньше: 69 черных дроздов, 28 белобровиков, 4 рябинника и всего 2 дерябы.

Для расчета базовых теоретических величин скорости V_{mp} (minimum power speed) – скорость при минимальной мощности полета и V_{mr} (maximum range speed) – скорости преодоления максимальной дистанции (см. раздел 2.2.3. «Электронно-оптическая система (ЭОС) регистрации летящих ночью птиц»), мы использовали значения массы тела стартовавших и севших певчих дроздов. Стартовавшими мы считали птиц, отловленных в высокие сети с конца I-ого часа после захода солнца (что соответствует примерно 20:00 часам местного времени в сентябре и 19:00 часам – в октябре) до VI-ого часа после захода. Медиана времени стартов певчего дрозда осенью – конец III-его, начало IV-ого часа после захода солнца. Прекращающими полет, считались птицы, пойманные в высокие сети с 3:00 (VIII-IX часы после захода солнца) до 7:00. Подробно время стартовой активности рассматривается в главе 5 «Ритм полетной активности дроздов». Выборка стартовавших птиц состояла из 28 молодых перелинявших дроздов, а севших – из 29 особей. Масса энергетических запасов, содержащееся в теле дроздов, была определено по методу Ellegren, Fransson (1992).

2.1.5. Визуальные наблюдения применяли в вечернее время до наступления темноты с целью выяснить: (1) уровень и формы полетной и звуковой активности дроздов, (2) особенности ночёвочного поведения, включая определение времени прекращения дневной активности (Большаков, Резвый, 1975 б; Большаков, 1992). При визуальных наблюдениях в утренние часы от появления возможности видеть птиц невооруженным глазом и до восхода солнца исследовали (1) прекращение ночного полета, (2) особенности после посадочного поведения, (3) старт дневного полета.

2. 2. Методы исследования на уровне рода *Turdus*

2.2.1. Лунный метод - наблюдение за летящими ночью птицами в телескоп на фоне освещенного солнцем диска Луны. Этот метод, предложенный еще в конце 19 века (Charman, 1888), является одним из способов количественной оценки ночной миграции птиц. Еще в первых работах было показано, как можно определить географическое направление полёта птицы, исходя из траектории движения её силуэта через лунный диск (Winkenwerder, 1902). Во второй половине XX столетия были разработаны подходы, позволяющие применять лунный метод для количественных оценок ночной миграции (Большаков, 1977а, 1985; Большаков и др., 1981; Бауманис и др., 1979; Lowery, 1951; Lowery, Newman, 1955; Nisbet, 1959, 1963). Попытки усовершенствовать лунный метод продолжаются до наших дней (Liechti et al., 1996; Bolshakov et al., 1998; Bruderer, 2001; Liechti, 2001; Baushev, Sinelschikova, 2007).

Лунный метод имеет ряд уникальных преимуществ перед другими методами наблюдения ночной миграции: 1) наблюдатель видит силуэты конкретных птиц, а не эхо от них в виде графика отклика сигнала, как на экране радара, 2) метод не требует искусственной подсветки, которая может привлекать и дезориентировать птиц, 3) количественная оценка возможна в наиболее понятных единицах - числе пролетевших птиц. 4) на основе очертания силуэта, характера траектории полета и частоты взмахов опытный наблюдатель определяет в среднем не менее 70% птиц до уровня отряда, семейства и рода. Однако даже профессионал крайне редко опознает отдельные виды (Большаков, 1985; Nisbet, Drury, 1969; Bolshakov et al., 1998; Bolshakov et al., 2002d). Крайне важны техническая простота метода и возможность его применения в любых полевых условиях. Как и у любого метода, у лунного метода есть определенные недостатки и неудобства: 1) невозможно наблюдать в ночи со сплошной облачностью, закрывающей лунный диск, 2) меняющийся размер видимой части лунного диска, на фоне которого наблюдатель отмечает пролетающих птиц. Фазы синодического лунного цикла (29.5 суток) определяют увеличение размера освещенной части диска из ночи в ночь в первой половине цикла до полнолуния и его уменьшение после полнолуния. Наиболее

точное определение птиц возможно в ночи вокруг полнолуния, когда птицы держатся в поле зрения наблюдателя дольше, чем при аналогичных ветровых условиях, когда освещена половина лунного диска, 3) траектория движения Луны по азимуту в течение ночи различается из ночи в ночь и имеет свои особенности для каждого конкретного лунного цикла. Луна восходит в географическом секторе от северо-востока до юго-востока в зависимости от конкретного года, месяца и широты, а заходит (или расположена на момент утренних сумерек) в секторе от северо-запада до юго-запада, 4) время восхода и захода Луны: в течение синодического лунного цикла смещается на определенное время каждый вечер (ночь) (Уиппл, 1967). Поэтому в период до полнолуния наблюдениями может быть охвачена преимущественно первая половина ночи, в ночи вокруг полнолуния практически всё темное время суток, а после полнолуния – вторая половина ночь. Из-за меняющегося положения Луны наблюдатель обычно вынужден несколько раз за ночь менять место наблюдения, чтобы, например, деревья или здания не закрывали Луну.

При обработке лунных наблюдений для получения стандартного показателя интенсивности миграции (см. ниже) учитываются азимут Луны, угол ее возвышения над горизонтом и полнота (в %) видимой части диска. В общей сложности, Луна пригодна для количественных оценок не более 14 ночей в пределах каждого цикла, пока размер видимой части диска составляет не менее 50%. Однако, на практике погодные условия уменьшают максимально возможную продолжительность лунных наблюдений.

На Куршской косе исследования ночной миграции птиц лунным методом проводились в период с 1977 по 2004 гг. В этот период наблюдениями охвачено 15 лет весной (163 ночи) и 13 лет осенью (168 ночей). Из 3727 силуэтов, опознанных как дрозды за весь период лунных наблюдений на Куршской косе (1755 дроздов весной и 1936 – осенью), до вида определен лишь 161 дрозд.

Для наблюдений применяли телескоп рефрактор с окуляром увеличением 28,5 - 40 крат. Для оценки численности летящих дроздов использованы данные наблюдений при углах возвышения луны над горизонтом более 14° , а для оценки направления миграции – не менее 20° . При таких ограничениях, практически, не возникает недоучета птиц, летящих на высоте более 1 км, также существенно уменьшается ошибка определения направления полета, возникающая из-за искажения проекции траектории движения силуэта птицы на лунный диск (Lowery, 1951; Nisbet, 1959; Newman, Lowery, 1964). Наблюдения проводили в форме отдельных сеансов продолжительностью от 30 до 60 мин. В отдельные ночи вокруг полнолуния число сеансов достигало 8-10, и наблюдениями было охвачено практически все темное время суток.

Детали техники наблюдений, обработки данных, расчета и анализа основных показателей подробно изложены в ряде публикаций (Бауманис и др., 1979; Большаков 1981a; Большаков и др., 1981; Большаков, 1985; Bolshakov et al., 1998, Bolshakov et al., 2002d; Baushev, Sinelschikova, 2007).

Численность летящих ночью дроздов оценена посредством показателя MTR (Migration Traffic Rate) (Lowery, 1951; Newman, Lowery, 1964; Большаков, 1985). Показатель MTR обозначает общее число птиц, пересекших за единицу времени (час, ночь, сезон) фронт в 1 километр во всех направлениях. Модель расчета MTR была предложена еще в середине XX века (Rense, 1946), многократно перерабатывалась и усовершенствовалась вплоть до последнего времени (Баушев, Синельщикова. 2002; Баушев и др., 2007; Lowery, 1951; Newman, Lowery, 1964; Nisbet, 1959, 1963; Bolshakov, 1985; Liechti et al., 1996; Bolshakov et al, 1998; Liechti, 2001; Baushev, Sinelschikova, 2007). Расчет MTR с учетом высотного распределения птиц стал возможен после введения простого способа определения высоты полета птицы по отношению размера ее силуэта к видимому диаметру лунного кратера Платон (Wolf, 1967). MTR является общепринятой базовой величиной для оценки численности летящих ночью птиц в разных географических областях (Newman, Lowery, 1964; Dolnik, 1990; Liechti et al., 1996; Bolshakov et al., 1998; Bruderer, 2001), что, в отличие от радарных наблюдений, позволяет сравнивать данные, полученные разными авторами для разных регионов. Некоторые другие методические детали изложены в соответствующих разделах диссертации.

В условиях стандартного систематического применения, лунный метод позволил выяснить: 1) сроки и сезонную динамику ночной миграции дроздов весной и осенью, 2) численность летящих дроздов, 3) направление миграции, 4) высотное распределение птиц, 5) изменение плотности миграции в течение ночи, 6) влияние направления и скорости ветра на основные характеристики миграции.

До сих пор лишь часть данных, собранных этим методом, обработана и проанализирована (Большаков, 1981a,б; Большаков и др., 1981; Bolshakov et al., 2002d).

2.2.2. Сейлометрический метод (Gauthreaux, 1969; Able, Gauthreaux, 1975) был использован весной и осенью на Куршской косе в 1977-1990 гг. (5 лет, 75 ночей) для количественных оценок миграции на высотах до 400 метров. Суть метода состоит в том, что, направив вертикально вверх луч мощного прожектора (сейлометра), можно в бинокль или телескоп видеть пролетающих птиц. Метод практически не позволяет определять отдельные виды дроздов, хотя силуэты *Turdus* spp. профессиональный наблюдатель во многих случаях надежно опознает. В рамках применения этого метода на Куршской косе из 271 птицы, опознанной как дрозды, до вида не удалось определить ни одного.

Для наблюдения использовали мощные прожектора с углом луча 6° . Наблюдения за птицами вели с помощью биноклей 8 и 12 кратного увеличения. Хронометраж наблюдений включал 30 минутные сеансы каждый час ночи. Число сеансов за ночь варьировало от 3 до 7. Детали техники наблюдений, обработки данных и расчета основных показателей изложены в специальной публикации (Большаков и др., 1981).

Сейлометрический метод позволил оценить: (1) численность летящих дроздов, (2) направление их миграции, (3) динамику ночного пролета для серий последовательных ночей. Серьезный недостаток этого метода в условиях Прибалтики (особенно ранней весной и поздней осенью) заключается в том, что в ночи со сплошной облачностью, туманом и дождем дрозды проявляли положительную реакцию на яркий световой конус и концентрировались в пределах луча и поблизости (аналогично эффекту маяков). В таких ситуациях птицы бывают дезориентированы и меняют естественный курс полета (Большаков и др., 2012; Bolshakov et al., 2013). Данные за такие ночи нельзя было использовать для количественных оценок. Это ограничение возникает при использовании любого метода с использованием искусственной подсветки в видимом для птиц диапазоне длин волн: горизонтальных прожекторов, освещенной площадки, а также при использовании Электронно-оптической системы регистрации с подсветкой птиц белым светом. При отсутствии тумана и низкой облачности световые потоки мало заметны. Дрозды практически не реагируют на них, сохраняя направление полета, равномерное распределение в пространстве и обычный уровень издаваемых сигналов (Большаков, 1981a; Большаков и др., 1981; Bolshakov et al., 2010; Bolshakov et al., 2013).

2.2.3. Электронно-оптическая система (ЭОС) регистрации летящих ночью птиц использовалась на Биологической станции «Рыбачий» в 2008-2010 гг. в период осенней миграции (сентябрь-октябрь) в мониторинговом режиме. Это оборудование разработано на Биологической станции «Рыбачий» при содействии сотрудников Пулковской обсерватории. Подробное техническое описание и возможности метода опубликованы в специальных работах (Воротков, Синельщикова, 2014; Vorotkov et al., 2009; Sinelschikova et al., 2009; Bolshakov et al., 2010; Bolshakov et al., 2013; Sinelschikova, Vorotkov, 2013).

Установка состоит из двух основных компонентов – модуля регистрации (самой Электронно - оптической системы) и комплекса осветителей (рис. 6 а, б). Изображение объекта получается на высокочувствительных ПЗС матрицах («Прибор с Зарядовой Связью») в видимом диапазоне длин волн при искусственной подсветке белым или инфракрасным светом. Оптическая система ориентирована вертикально и состоит из трех каналов. Оптические оси

каналов параллельны и разнесены на базовые расстояния 1 и 8 м. Высота птицы определяется параллактическим способом: при наблюдении из двух точек, разнесенных на известное базовое расстояние. По двум наложенным изображениям определяется относительное угловое смещение объекта и вычисляется расстояние до него.

Каждый оптический канал включает в себя высококачественный объектив, устройство фокусировки, ПЗС матрицу и плату сопряжения с компьютером. Объективы имеют разное фокусное расстояние. В настоящем проекте использованы объективы: 1) F (фокусное расстояние)=50мм (угол 6°), S (светосила)=1.7, 2) F=86 мм (3.5°), S=1.5, 3) F=120 мм (2.5°), S=1.8. Центры полей зрения совпадают, а масштабы отличаются в 1.5 –2 раза. Экспозиция устанавливается в диапазоне 0.3-1.5 сек в зависимости от яркости фона и контрастности изображения. За это время птица проходит, в зависимости от высоты и скорости, угловое расстояние от 0.25 до 5 градусов.

Длиннофокусный канал с высоким разрешением оснащен обтюраторным (вращающимся) затвором, создающим за время экспозиции цепочку из 10-50 мгновенных изображений птицы на одном кадре (рис. 7с). Шаговый двигатель обтюратора управляется автономным компьютером, задающим временные интервалы между отдельными изображениями в диапазоне 36-12 мс. Первый и второй каналы работают без обтюратора и формируют изображение объекта в виде трека переменной ширины и яркости (рис. 7 а,b). Широкоугольный объектив (рис. 7 а) дает возможность получать треки длиной до 50 м (3-4сек полета) для многих птиц и измерять характеристики рисунка полета.

Система подсветки отнесена на расстояние 40 метров от блока регистрации (рис. 6 а) и включает в себя 3 прожектора с параболическими зеркалами. Они имеют различную яркость (лампы OSRAM 250-400W) и разный угловой размер светового конуса ($3 -5^\circ$).

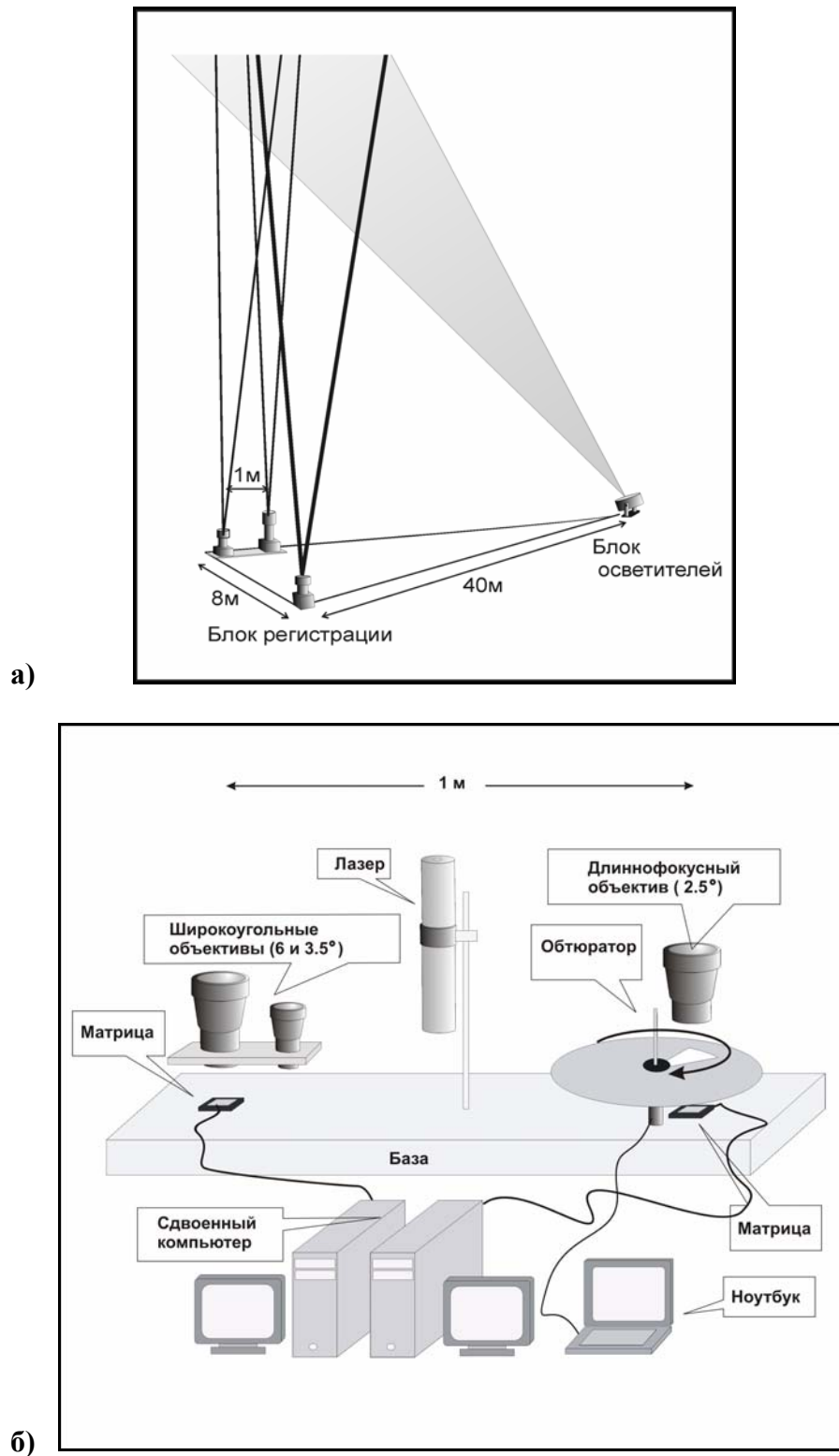


Рисунок 6. Конструктивное решение Электронно-оптической системы:

а) общая схема: блок регистрации и блок осветителей,

б) оптические каналы блока регистрации.

«Рабочая» область подсветки ограничена диапазоном высот от 100 до 1000м, в котором образуется сравнительно однородное по интенсивности засветки поле.

Осенью 2012 и 2013 гг. каждую ночь попеременно с белыми прожекторами использовалась аналогичная по интенсивности подсветка инфракрасным светодиодным прожектором, собранным из 400 светодиодов длиной волны 840 нм, не видимой для птиц, но видимыми для ПЗС матриц оптических каналов. Цель такого эксперимента – определить, при каких условиях и в какой степени искусственный белый свет вызывает привлечение и дезориентацию птиц.

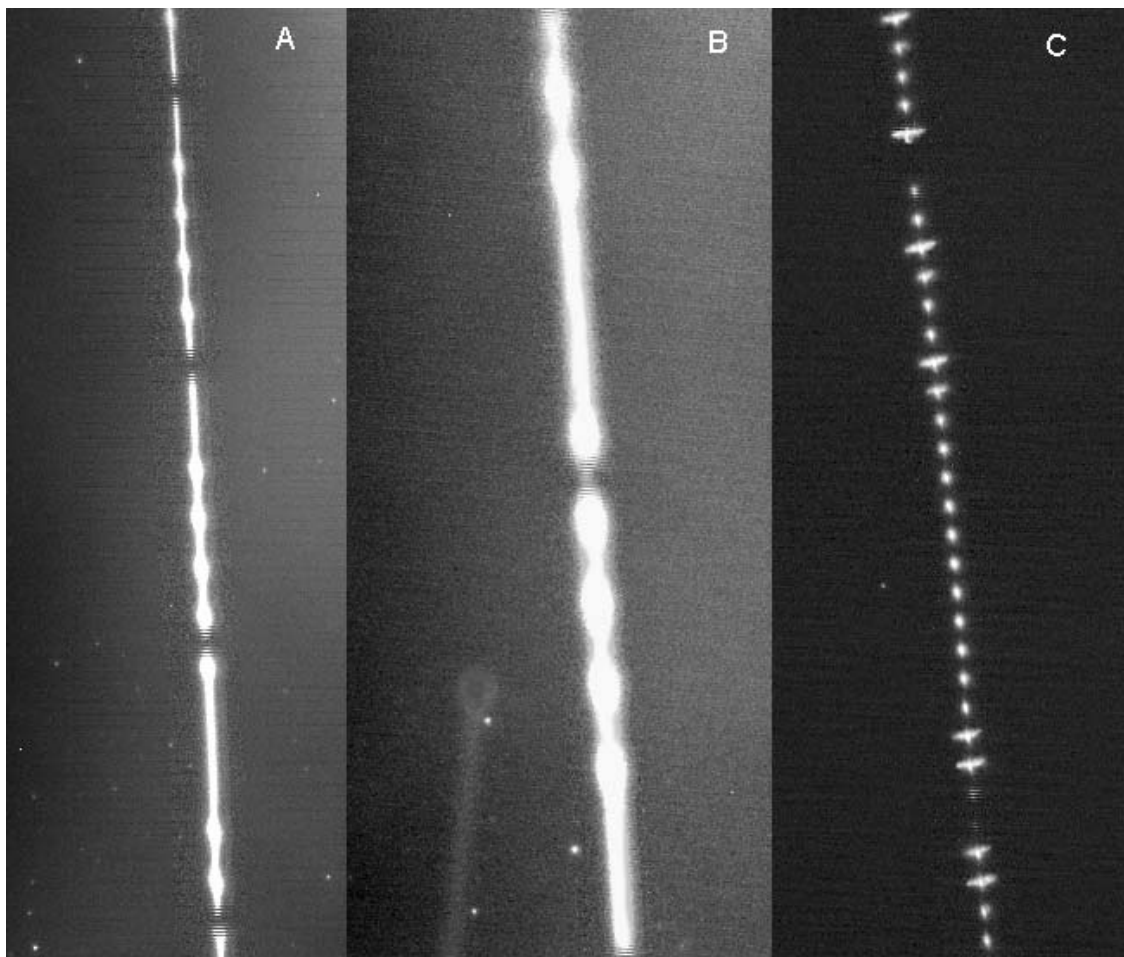


Рисунок 7. Изображение одной и той же летящей в темноте птицы (дрозд) одновременно на трех оптических каналах.

A- поле зрения объектива 6°

B - поле зрения объектива 3.5°

C - поле зрения объектива 2.5°

Электронно-оптическая система позволяла: 1) проводить мониторинговые наблюдения каждую ночь на протяжении всего периода осенней миграции и в течение всей ночи, кроме дождя, тумана и низкой облачности; 2) собирать статистически представительный объем материала; 3) получать четкое изображение летящего объекта, что необходимо для обеспечения

нужной точности измерения; 4) получать сравнимые количественные характеристики миграционного потока: число пролетевших птиц за единицу времени, также MTR (см. раздел 2.2.1 «Лунный метод»). Как результат наблюдений были получены основные характеристики полета для каждой зарегистрированной птицы:

1. Высота полета птицы;
2. Линейные размеры (размах крыльев, длина тела);
3. Направление движения (азимут полета);
4. Направление оси тела (линия хвост-голова) - heading;
5. Скорость полета относительно земли;
6. Частота взмахов;
7. Количество взмахов в каждом цикле;
8. Продолжительность паузы между циклами взмахов;
9. Характер траектории движения (прямая, изогнутая, петлевидная).

Основными параметрами, используемые нами для выделения систематической группы дроздов (*Turdus* spp.), являются очертание силуэта типичной воробьиной птицы, характер полета – чередование серий взмахов крыльями и пауз между ними, соответствующие размерные характеристики и фенологические данные.

Группа воробьиных птиц крупных размеров, выделяющаяся по длине тела и размаху крыльев (рис. 8), в период осенней миграции на Куршской косе представлена в основном дроздами и полевым жаворонком. Размеры тела певчего дрозда (длина тела 0.19 – 0.24 м, размах крыльев 0.33-0.38 м) и белобровика (длина тела 0.19 – 0.21м, размах крыльев 0.33-0.37м) практически перекрываются. Однако, данные по фенологии сроков ночной миграции (Bolshakov et al., 2002d) и отловы на остановках показывают, что мигрирующие белобровики появляются на Куршской косе в заметном количестве не ранее 5 октября, а в отдельные годы – даже 15 ноября. В течение сентября и первой декады октября певчие дрозды составляют на остановках 100% и 96% соответственно (Bolshakov et al., 2010b).

В поздние сроки (обычно с 5-10 октября) начинается и миграция черного дрозда. По сравнению с певчим дроздом и белобровиком, эти птицы заметно крупнее (длина тела 0.22 — 0.27м, размах крыльев 0.37- 0.44 м). Кроме того, на хороших изображениях они легко отличаются по темной окраске силуэта.

Во второй и третьей декадах октября и не каждый год происходит миграция «крупных серых дроздов» - рябинника (длина тела 0.22 – 0.26 м, размах крыльев 0.40-0.46 м) и малочисленных деряб (длина тела 0.24 – 0.28 м, размах крыльев 0.44- 0.49 м).

Также в октябре происходит заметная ночная миграция полевых жаворонков (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758), размеры которых несколько меньше, чем певчего дрозда и

белобровика (длина тела 0.15 – 0.19м, размах крыльев 0.30-0.38 м). Единственным надежным признаком, позволяющим определять этих птиц, является отношение размаха крыльев к длине тела, в среднем 2.0. У «мелких дроздов» этот показатель ниже – около 1.6 – 1.7.

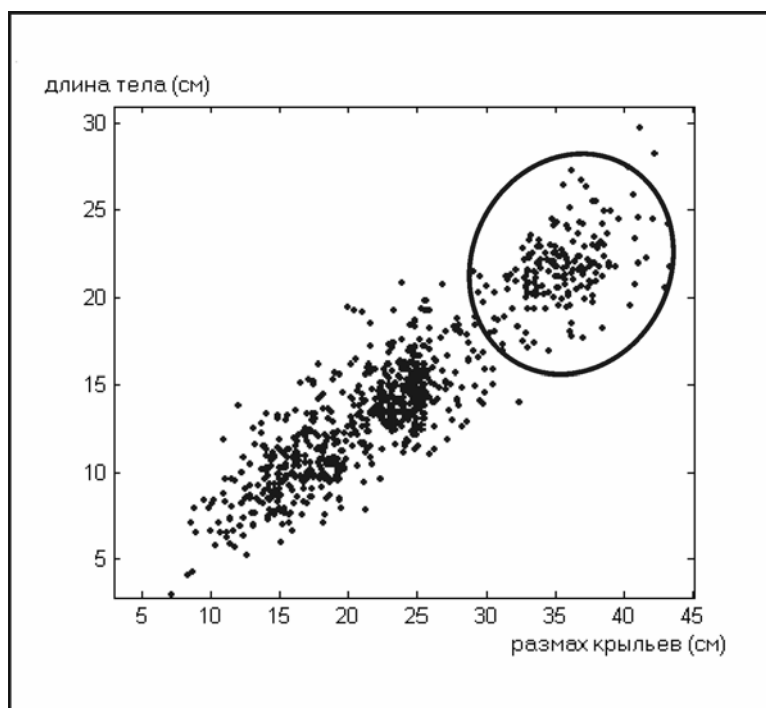


Рисунок 8. Распределение выборки воробьиных птиц для периода осенней миграции (сентябрь-октябрь 2008 г.) по параметрам «размах крыльев» и «длина тела». Отмечена размерная группа «крупные воробьиные птицы».

Наиболее актуальным представляется изучение ночной миграции на уровне отдельных видов. Поскольку мы претендовали на получение характеристик полета на видовом уровне, то отбор материала был очень строгим. Певчими дроздами мы считали воробьиных птиц, зарегистрированных в сентябре и первой декаде октября, имеющих длину тела 20-24 см и размах крыльев 32-38 см, а соотношение размаха крыльев к длине тела не более 1.7. Среди птиц, отобранных по вышеуказанным критериям «не певчие дрозды» могли составлять не более 5%. Высокие требования предъявляли к качеству полученных изображений птиц. Для анализа были отобраны только те птицы, которые имели прямую траекторию полета длиной не менее 15 м, четкие очертания силуэта, а рисунок чередования взмахов и пауз был хорошо виден. Это было необходимо для расчета частоты взмахов крыльями, продолжительности активной и инерционной фаз полета. Отдельные ночи с высокой влажностью воздуха или плотной низкой облачностью, когда наблюдалась явная реакция птиц на свет прожекторов системы подсветки (дезориентация и привлечение) (Bolshakov et al., 2013), были исключены из анализа. Общий объем материала, собранного с помощью Электронно-оптической системы в

2008-2010 гг. следующий: из 7 000 зарегистрированных птиц, как дрозды опознаны 2774 птицы. Из них 963 трека дроздов были отнесены к певчему дрозду и имели практически все необходимые измеренные характеристики.

Расчет базовых теоретических величин скорости V_{mp} и V_{mr} певчего дрозда производился по программе Колина Пенникуика Flight 1.24 (2008) (<http://www.bio.bristol.ac.uk/people/pennyquick.htm>), - где: V_{mp} (minimum power speed) – скорость при минимальной мощности полета - скорость при которой птица при данном запасе энергии летит наиболее длительное время; - V_{mr} (maximum range speed) - скорости преодоления максимальной дистанции – скорость при которой птица при данном запасе энергии пролетает наибольшую дистанцию (обзор Norberg, 2004; Pennycuick, 2008). Базовые уравнения расчета V_{mp} , V_{mr} и других динамических характеристик полета в программе Flight 1.24 скорректированы по 13 певчим дроздам, протестированным в Оттенби, Швеция (Pennycuick, 2008).

Для оценки возможных способов регуляции воздушной скорости у певчего дрозда были рассмотрены некоторые кинематические характеристики полета: физиологическая и эффективная частота взмахов, а также продолжительность пауз между циклами взмахов. Физиологическая частота, также просто называемая частотой взмахов крыльями (Bruderer et al., 2001) или действительной частотой (Cochran et al., 2008), рассматривалась только для периода активной фазы машущего полета (паузы исключены). В отличие от физиологической частоты эффективную частоту рассчитывали как число взмахов за измеренный промежуток времени, включающий как циклы взмахов, так и паузы между ними (Bruderer et al., 2001; Cochran et al., 2008). При этом выбирали одинаковое количество циклов взмахов и пауз, не менее двух каждое.

2.3. Дополнительные методы

2.3.1. Отловы дроздов большими стационарными ловушками «Рыбачинского типа»

проводили на полевом стационаре «Фрингилла» Биологической станции «Рыбачий» (Payevsky, 2000). Хотя ловушки открыты круглосуточно, но, как правило, отловы отражают дневную фазу активности дроздов, включая дневные перемещения на низких высотах. Тем не менее, данные отловов в светлое время суток были использованы для исследования определенных вопросов, касающихся и ночной миграции. Во-первых, часть птиц регулярно попадает в ловушки в конце ночи в период прекращения ночного полета и во время послепосадочных перемещений. Последние представляют собой кратковременные, низкие перелеты от мест приземления в более благоприятные биотопы. Во-вторых, окрестности больших ловушек представляют собой преимущественно субоптимальный биотоп для дроздов, здесь нет концентраций птиц,

остановившихся на продолжительные дневные остановки. В-третьих, на Куршской косе в районе расположения больших ловушек (граница песчаных дюн и соснового леса с редким подлеском) дрозды не ночуют. По этим причинам большими ловушками в период утренних сумерек и около восхода солнца отлавливаются в основном дрозды, закончившие ночной полет.

Для исследования фенологии сроков миграции отдельных видов дроздов были обработаны данные систематического отлова большими ловушками с весны 1957 и осени 1958 до 2003 гг. Обычно для отлова были одновременно открыты две ловушки, в отдельные годы осенью открывали еще одну дополнительную ловушку. Общий объем использованного материала следующий: певчий дрозд (весна – 1437, осень – 12439 птиц); дрозд белобровик (весна – 826, осень – 3765 птиц); черный дрозд (весна – 1742, осень – 4272 птицы); рябинник (весна – 211, осень – 1859 птиц); деряба (весна – 28, осень – 258 птиц).

Дрозды относятся к рано прилетающим и поздно улетающим видам, поэтому изменение сроков начала отлова весной и завершения отлова осенью могут влиять на результаты исследования фенологии миграции. Регрессионный анализ показал, что на протяжении 46 лет отлова птиц, ловушки не стали устанавливаться в более ранние сроки ($F=1.73$, $P=0.196$), равно как и сроки отлова первой птицы любого вида не претерпели существенных изменений ($F=1.72$, $P=0.197$) (Sinelschikova, Sokolov, 2004). Средняя дата постановки ловушек – 28 марта. Годы (7 лет) с установкой ловушек позднее 5 апреля были исключены из анализа сроков весеннего пролета. Для оценки сроков весенней миграции рассмотрен период начиная с момента постановки ловушек до 1 мая в каждый конкретный год. Птицы, отловленные в первые 2 часа после восхода солнца, в период с 1 по 20 мая также были включены в анализ.

Ночная миграция дроздов отмечается уже с 10 марта (Bolshakov et al., 2002d), поэтому часть птиц, которая мигрирует в марте, ловушками не контролируется. Весной из-за ранних сроков пролета мы можем недоучитывать порядка 15% певчих дроздов и 30% белобровиков (наиболее массовых видов). Однако массовая миграция обоих видов охвачена отловами, поскольку интенсивная ночная миграция певчего дрозда наблюдается в среднем с 28 марта по 29 апреля, а белобровика с 24 марта по 23 апреля (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»).

Сроки осенней миграции определяли для периода отлова с 1 сентября по 31 октября. Судя по динамике ночной миграции белобровика, в первой декаде ноября пролетает 15% дроздов, которых мы можем недоучитывать. У певчего дрозда такой недоучет составляет всего около 2%. Сроки массовой миграции обоих видов полностью контролируются отловами. Наиболее интенсивный ночной пролет певчего дрозда проходит с 8 сентября по 17 октября, белобровика с 12 по 23 октября (Bolshakov et al., 2002d).

В качестве основных временных параметров, характеризующих сроки миграции, при анализе долговременных фенологических изменений были взяты медианная (50% отловленных птиц) и средняя календарная даты отлова птиц в стационарные ловушки. Начало миграции оценивали по дате отлова 5% птиц, а ее окончание по дате отлова 95% птиц. Для белобровика, практически не гнездящегося в районе исследования (Гришанов, Беляков, 2000), рассмотрена также дата первого осеннего отлова как дата начала миграции. Наш многолетний опыт показывает, что в конце пролета, нередко попадаются птицы с разными физическими недостатками (без одной ноги, с деформированным клювом и другими уродствами). В результате мы пришли к выводу, что о сроках осенней миграции наиболее корректно судить по средней или медианной дате отлова птиц на пролете в течение всей осени (Sokolov et al., 1999; Sinelschikova, Sokolov, 2004).

2.3.2. Отловы дроздов паутиными сетями на дневных остановках на Росситенском мысу Куршской косы проводили весной и осенью 1993-2003гг. в рамках совместного 10-летнего научного проекта между Биологической станцией «Рыбачий» и Vogelwarte Radolfzell, Германия.

В отличие от стационара «Фрингилла» (где расположены большие ловушки), Росситенский мыс представляет собой место миграционных остановок, по меньшей мере, трех видов дроздов (певчего, белобровика и черного). Рябинник и деряба, используют этот район в основном для ночевки. На протяжении 10 лет методика отловов и обработки пойманных птиц не менялась (Цвей, 2008; Bairlein et al., 1995). Были установлены 73 паутиные сети, длина каждой 7 м. В более поздние годы количество сетей сокращалось, а биотопы, где обычно держались дрозды, практически не облавливались. Поэтому материал, собранный после 2003 года в данную работу не включен. Отлов птиц на стационаре проводили в два стандартных периода. Весенний период начинался 27 марта и продолжался до 10 июня. Летне-осенний период начинался с 30 июня и продолжался до 6 ноября. Сети проверяли не реже 1 раза в час в светлое время суток. Первый осмотр сетей проводили за 1 час 30 мин до восхода солнца, последний - через час после захода солнца.

Данные отловов дроздов паутиными сетями в ранние - утренние часы (-60 и +60 мин относительно восхода солнца) использованы для оценки: (1) фенологии миграции разных видов и поло-возрастных групп, (2) сезонной динамики миграции, (3) подневной динамики численности птиц на остановках, (4) для определения энергетического состояния птиц (масса тела, уровень жировых запасов). Последнее, в частности, было необходимо для построения уравнения определения тощей массы птиц при соответствующей длине крыла по методу

Ellegren, Fransson (1992) (см. главу 8 «Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда»).

Общий объем использованного материала по отловам паутинными сетями следующий: певчий дрозд (весна – 3010, осень – 3022 птиц); дрозд белобровик (весна – 495, осень – 553 птиц); черный дрозд (весна – 3233, осень - 2070 птицы); рябинник (весна - 22 птиц, осень - 95 птиц); деряба (весна – 10 птиц, осень – 7 птиц).

2.3.3. Сообщения о находках окольцованных птиц широко используются как основной источник информации для составления карт миграционных путей и мест зимовок. В отношении дроздов это, в первую очередь, данные охотничьего отстрела (Паевский и др., 2004). В работе использована база данных повторных находок дроздов, первоначально окольцованных на Куршской косе и найденных за ее пределами, а также птиц окольцованных в других регионах Европы и затем отловленных на Куршской косе. Общее число возвратов колец по видам следующее: певчий дрозд - 455 птиц; дрозд белобровик - 105 птиц; черный дрозд - 109 птиц; рябинник - 52 птицы; деряба - 7 птиц (Bolshakov et al., 1999, 2000b, 2001, 2002a,b,c, 2003c, 2004, 2005, 2008, 2009a,b, 2010a).

Кроме этого, использованы данные, опубликованные в сводках результатов кольцевания птиц в Ленинградской области, Швеции, Литве, Латвии и Эстонии (Report on Swedish Bird-ringing, 1972, 1974, 1976, 1982, 1983; Kasteþöld, 1973,1974,1975; Kumari, Jõgi, 1974; Kasteþöld, Kabal, 1976, 1978; Kasteþöld, Kasteþöld, 1990, 1991; Patapavičius, 1982, 1986,1987; Резвый и др., 1995; Slot et al. 1995, 1996, 1999, 2002; Fransson et al. 2001, 2002, 2003, 2004).

2.4. Погодные данные и методы их анализа

Для изучения ночной миграции первоочередной интерес представляют данные по направлению и скорости ветра ночью в районе наблюдений на высотах полета птиц. Нами были использованы данные радиозондирования на разных высотах (от 400 м до 2 км) в г. Калининграде (60 км к юго-западу от Куршской косы) на моменты местного времени 20 ч 30 мин, 2 ч 30 мин и 8 ч 30 мин. Эти данные были доступны для весенних и осенних сезонов наблюдения миграции в 1977-1979 гг., 1985-1994 гг. С 1997 по 2001 гг. данные радиозондирования в Калининграде были фрагментарны. В отсутствующие годы (до 2004 г.) и отдельные даты использовали данные радиозондирования в г. Балтийске (80 км к юго-западу от Куршской косы), г. Леба (120 км к юго-западу), г. Каунас (90 км к северо-востоку). Прямые радарные измерения высотного ветра использовали для изучения ветровой зависимости интенсивности ночной миграции дроздов, высотного распределения и направления полета

(вопросы ветрового сноса и его компенсации). С этой целью специально были рассчитаны: 1) розы направлений и скоростей ветра; 2) азимуты доминирующего ветра в отдельные годы и сезоны; 3) доля ветров с попутной и встречной компонентами относительно генерального направления миграции дроздов весной и осенью (подробно см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»).

В 2008-2010 гг. проводили собственные измерения направления и скорости ветра на Биостанции «Рыбачий». Эти данные использовали для расчета скорости полета дроздов относительно воздуха, т.е. их скорости без учета ветра (обычно называемой воздушной скоростью птицы). Направление и скорость ветра измеряли на высоте от 100м до 800м в точке наблюдения 2-4 раза за ночь. С этой целью был модернизирован давно применяемый в метеорологии шар-пилотный метод (Bolshakov et al., 2010b). В основе его лежит определение трехмерных координат шар-пилота в известные моменты времени. Применяемый нами метод дополнен возможностью определения расстояния до объекта. Расстояние вычисляется исходя из углового размера шар-пилота, линейные размеры которого известны. Угловая высота и расстояние позволяют определить высоту объекта. В качестве шар-пилота использовались обычные латексные шары, которые наполнялись гелием до диаметра 40 см прямо перед запуском. Для ночного гидирования (прослеживания траектории движения) использовались полупрозрачные белые шары. Для того, чтобы в темноте получить изображения шара на ПЗС матрице, внутрь шара помещался светодиод с припаянным миниатюрным элементом питания. Общая масса такого шара составляла 11 ± 0.5 г. Внутренняя подсветка обеспечивала четкое изображение летящего шара и его контуров на расстоянии до 2-2,5 км от наблюдателя. Это позволяет проводить последующие измерения и рассчитывать трехмерные координаты шара для соответствующих моментов времени и, соответственно, вычислять ветровой профиль с шагом 200-300 м.

В качестве параметра для оценки влияния ветра на воздушную скорость дроздов был использован попутный компонент ветра (см. главу 8 «Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда»). Попутный компонент – произведение скорости ветра и косинуса угла между попутным (для летящей птицы) направлением ветра и фактическим в момент наблюдения. Зависимость воздушной скорости от попутного компонента ветра оказалась нелинейной, и аппроксимация была проведена функцией обратной зависимости. Функция имела вид: $y = a + b/(x+c)$, где коэффициент a – асимптотическое значение, к которому стремится воздушная скорость при увеличении попутного компонента, а второе слагаемое – приращение воздушной скорости при соответствующем значении попутного компонента, где b – коэффициент пропорциональности, отражающий степень влияния попутного компонента, c – максимально возможное значение попутного компонента.

Сведения о погодных явлениях (облачности, видимости, тумане и осадках) при проведении лунных и сейлометрических наблюдений оценивался наблюдателями в момент начала сеанса наблюдения. При мониторинговой автоматической регистрации с помощью Электронно-Оптической системы процент облачности оценивался в среднем за час при просмотре сырого видео материала. Видимость, туман и характер облачного покрова определялись один раз за ночь в 00 часов местного времени. Для оценки региональной атмосферной ситуации использовались карты приземной синоптической обстановки.

Для изучения долгосрочных трендов сроков весенней миграции дроздов рассматривалась метеорологическая ситуация как в районах зимовки, так и на протяжении всей миграционной трассы популяций, пролетающих через Прибалтику. Это территории, простирающиеся от Ю Испании, Португалии, островов Средиземного моря и Ю Италии до ЮВ Прибалтики (Паевский и др., 2004).

Метеорологические данные (ветра, температура и осадки) в Европе (17 точек) с февраля по май за период с 1961 по 2003 гг. взяты из Интернета:

ветер (<http://dss.ucar.edu/datasets/ds195.1>);

среднемесячная приземная температура воздуха (<http://www.ncdc.noaa.gov/>);

среднемесячный уровень осадков (<http://www.cru.uea.ac.uk/~mikeh/datasets/global/>).

Все параметры представлены на сетки 5x5 градусов. Используются данные по направлению и скорости высотного ветра на высоте, соответствующей атмосферному давлению 850 мб (около 1500 м н у м) в ночное время для 00Z ч (по Гринвичу).

Ветровая ситуация для каждого года с доступной информацией оценивалась с позиции благоприятности для миграции дроздов. Попутными ветрами считались ветра, соответствующие следующему предположению. Если разложить вектор скорости ветра на генеральное направление миграции и ортогональное к нему, то величины соответствующих проекций равны соответственно $V \cdot \cos\varphi$ и $V \cdot \sin\varphi$, где V – скорость ветра, а φ – угол между направлением ветра и генеральным направлением миграции. Ветер будет являться составляющей скорости полета птицы относительно земли, если выполняется неравенство $V \cdot \sin\varphi \leq V \cdot \cos\varphi$. Это неравенство выполняется при: $0 \leq \operatorname{tg} \varphi \leq 1$, откуда следует, что $0^\circ \leq \varphi \leq 45^\circ$. Проведенные исследования показали, что генеральное направления весенней ночной миграции дроздов в Прибалтике составляет 044° (см. главу 7 «Направление ночной миграции»). При этом строго попутным является ветер направлением 224° . Поэтому в данном случае попутными были приняты ЮЗ ветра в 90 градусном секторе $224 \pm 45^\circ$. Для каждого месяца за каждый год и каждой точки была рассчитана повторяемость попутных ветров и их средняя скорость.

Для оценки влияния климатических изменений на сроки весенней миграции дроздов дополнительно использовали значения индекса NAO (North Atlantic Oscillation). Индекс NAO

отражает перераспределение воздушных масс в северном полушарии от Арктики до субтропической Атлантики, тем самым, определяя климат Европы (Hurrell et al., 2001; Forchhammer et al., 2002). Значения индекса NAO взяты для февраля, марта и апреля с 1958 по 2003 гг. (<http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/teleindcalc.shtml>).

2.5. Статистические методы

Для анализа данных применяли стандартные статистические методы (Zar, 2009). Использовались компьютерные программы для статистической обработки SPSS 16.0.2 (2008) и среда программирования R 2.7.2 (2008) (R Development Core Team 2008).

Для выявления долговременных тенденций изменения сроков весенней и осенней миграции использовался регрессионный анализ. Корреляционный анализ Спирмена использовали для выявления связей между сроками пролета у разных видов дроздов. Для анализа влияния температуры, индекса NAO (North Atlantic Oscillation), осадков, повторяемости попутных ветров и их средней скорости на сроки пролета также применяли корреляционный анализ Спирмена. Чтобы убедиться в том, что полученные корреляционные связи не являются лишь трендовыми корреляциями, дополнительно проводили корреляционный анализ регрессионных остатков. Для оценки степени связи метеорологических факторов в области зимовки и на миграционной трассе со сроками весеннего пролета в Прибалтике были построены модели множественной регрессии (Chatterjee, Hadi, 1986).

Достоверность различий медианных значений ряда величин (например, скорости ветра) устанавливали непараметрическим критерием Манна-Уитни. Однотипность распределений времени начала миграционного полета (старта) в разные периоды осенней миграции определяли по критерию Колмогорова-Смирнова.

Для анализа круговых распределений применялись методы круговой статистики (Batschelet, 1981). Использовалась компьютерная программа Oriana 2.02e (Kovack Computing Services, 2007). Критерий Рейли использовали для определения достоверности среднего азимута (отличия распределения от равномерного) и степени концентрации кругового распределения. Сравнение средних значений круговых распределений (средних азимутов) проводили согласно тесту Уотсона-Уильямса. V-тест использовали для определения соответствия среднего направления кругового распределения гипотетическому. Различия в дальности и характере распределения (скупенности) находок колец в районах зимовки и на миграционной трассе оценены с помощью теста Стьюдента и теста Мардиа (Mardia, 1972). В ряде случаев, достоверность различий в дальности перемещений для малых выборок также оценивалась по непараметрическому U-критерию Манна-Уитни.

Построение моделей оптимальных воздушных скоростей полета птиц при различных направлениях и скоростях ветра, а также сравнение модельных и эмпирических значений проводили с помощью пакета прикладных программ в среде программирования Matlab 6.5.1 (Release 13, 2003).

Глава 3. Сроки и динамика ночной миграции дроздов

3.1. Весенняя миграция

На Куршской косе силуэты пролетающих дроздов на фоне лунного диска можно наблюдать с 10 марта по 22 мая. В общей сложности за 163 ночи весенних наблюдений на протяжении 15 лет в период с 1977 по 2004 гг. опознано 1755 дроздов. По срокам весеннего пролета, данные учетов голосовых сигналов летящих ночью дроздов и лунных наблюдений практически совпадают. У всех видов дроздов за 13 лет наблюдений, полностью охватывающих начало миграции, медианные даты появления первых птиц приходятся на 10-12 марта. По данным многолетних оценок учетов сигналов самые ранние даты начала миграции приходятся на 6 марта у рябинника, 8 марта у черного дрозда, 9 марта у белобровика и 10 марта у певчего дрозда. Общая продолжительность сезона миграции по данным лунных наблюдений составляет около 74 ночей, а принимая во внимание данные учета сигналов, даже больше – 79 ночей, с 6 марта по 23 мая. В этот период миграция отмечается в 48.7% ночей. Массовая миграция (около 17 000-28 000 птиц/км·ночь) происходит во второй – третьей декадах апреля (табл. 2), когда пролетает 85% всех дроздов. Медиана интенсивности ночной миграции согласно лунным наблюдениям приходится на 17 апреля. На Куршской косе максимальная численность летящих ночью дроздов весной достигала 43 477 птиц/км·ночь.

По многолетним лунным оценкам, в районе Куршской косы за сезон пролетает около 515 000 дроздов через фронт 1 км. Численность отдельных видов в потоке, рассчитанная для периода с 10 марта по 22 мая на основе многолетних учетов голосов летящих птиц по соотношению птиц известных видов, издающих сигналы, составляет в среднем: певчий дрозд – 300 000 (58,3%), белобровик – 183 000 (35,5%), рябинник – 24 000 (4,8%), черный дрозд – 7 000 (1,4%) (табл. 2). Динамика численности отдельных видов дроздов с учетом их количественного соотношения показана на рисунке 9. В общей сложности два вида, белобровик и певчий дрозд, по численности составляют в среднем 93% всех мигрирующих видов дроздов весной в районе исследований: певчий составляет 56% и белобровик 37%. В течение мая 94-100% всех мигрирующих ночью дроздов составляет один вид – певчий дрозд.

Продолжительность и сроки ночной миграции отдельных видов дроздов, представленные в таблице 3, определены на основе данных учета голосовых сигналов за 13 лет наблюдений, охватывающих начало пролета. Из таблицы видно следующее:

1) Весной самый продолжительный период миграции имеет певчий дрозд. Период его ночной миграции на 12-13 дней длиннее (составляет 75 ночей), чем у других трех видов дроздов, имеющих продолжительность миграции 62-63 ночи.

Таблица 2. Динамика весенней ночной миграции дроздов на Куршской косе (данные, полученные лунным методом, 1977-2004 гг.).

даты	Март		Апрель			Май		
	2 – 21.3	22 – 31.3	1 – 10.4	11 – 20.4	21-30.4	1-10.5	11-20.5	21.5-9.6
Ночей наблюдений	17	9	25	12	14	30	33	23
Ночей с миграцией	2	6	20	12	13	16	11	2
Отмеченных дроздов	3	81	226	859	414	132	38	2
Среднее MTR (птиц·км⁻¹·ночь⁻¹)	75	4570	4440	28220	17020	1250	670	320
Среднее MTR (птиц·км⁻¹·10 ночей⁻¹)	145	32670	35550	282200	156040	5350	2320	290
<i>Turdus philomelos</i> , %	19.4	51.2	39.9	63.3	53.0	94.0	100.0	100.0
<i>Turdus iliacus</i> , %	49.7	39.6	54.0	29.6	43.1	5.4	0.0	0.0
<i>Turdus merula</i> , %	29.4	3.7	4.3	1.3	0.2	0.3	0.0	0.0
<i>Turdus pilaris</i> , %	1.4	5.5	1.8	5.7	3.7	0.3	0.0	0.0

Примечания: 1) численность птиц за 10 ночей рассчитана с учетом доли ночей с миграцией в каждой декаде; 2) численное соотношение отдельных видов дроздов рассчитано на основе многолетних учетов сигналов летящих птиц; 3) MTR (Migration Traffic Rate) – показатель интенсивности миграции: число пролетевших птиц через фронт в 1 км за единицу времени (выделен жирным шрифтом).

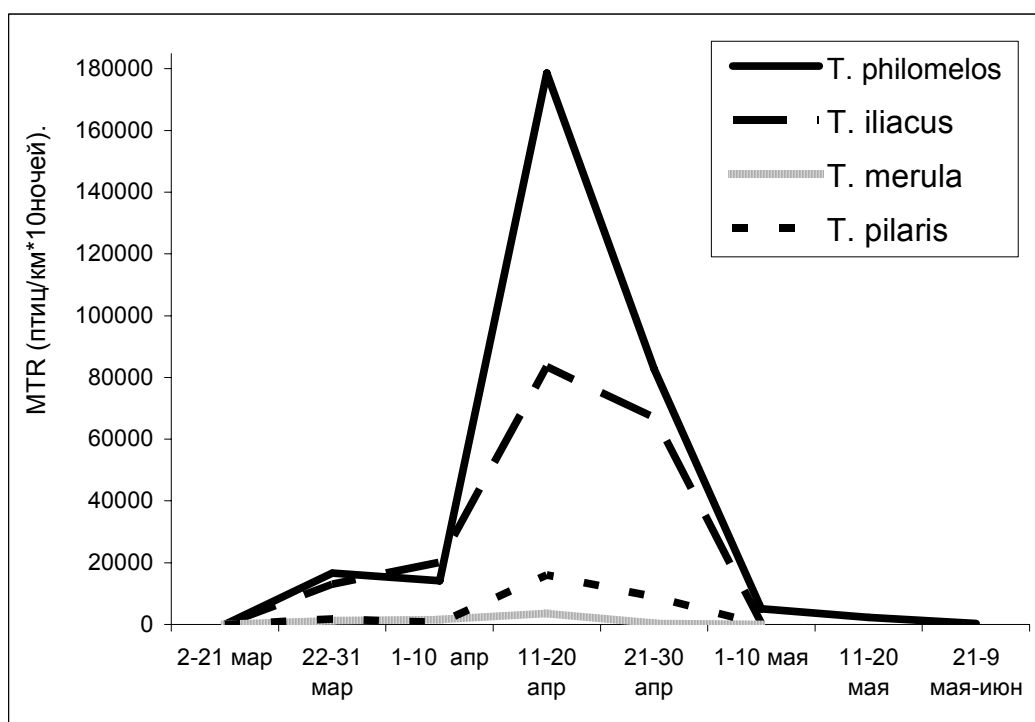


Рисунок 9. Динамика численности дроздов четырех видов в период весенней миграции на Куршской косе. На оси ординат - число пролетевших птиц через фронт в 1 км за 10 ночей.

2) Для трех видов дроздов медианы численности весенней миграции близки, они колеблются от 9 до 14 апреля. Лишь у черного дрозда ночной пролет основной массы птиц происходит почти на месяц раньше. Возможно, это связано с тем, что значительное число черных дроздов ежегодно зимуют в ближайших районах южной Прибалтики.

3) Интересно отметить совпадение сроков и динамики миграции рябинника с одной стороны и певчего и белобровика с другой (рис. 9). Возможно, это говорит о том, что в отдельные годы рябинники ведут себя как регулярные мигранты, проявляющие довольно стабильные сроки миграции.

4) У трех видов дроздов (певчего, белобровика, рябинника) межгодовые вариации медиан численности весенней миграции сходны и составляют 8-9 дней. Лишь у черного дрозда вариации пика численности между отдельными годами достигают 27 дней. Скорее всего, прибалтийские популяции черного дрозда регулярно проявляют склонность зимовать в районах гнездования и меняют сроки начала миграции в зависимости от характера весенней погоды. При этом размах вариаций удаленности зимних находок птиц, окольцованных на Куршской косе, у черного дрозда максимальный по сравнению с другими видами (Паевский и др., 2004).

Таблица 3. Сроки и продолжительность ночной миграции у четырех видов дроздов на Куршской косе весной (по данным учета голосовых сигналов).

Вид	Сроки миграции			Межгодовые вариации медианы (число ночей)	Продолжительность сезона миграции (число ночей)
	Первые птицы, Ме (дата)	Последние птицы, Ме (дата)	Медиана пролета (дата)		
<i>T. philomelos</i>	11.03	13.05	15.04	9	75
<i>T. iliacus</i>	12.03	06.05	09.04	8	63
<i>T. merula</i>	8.03	29.04	10.03	27	62
<i>T. pilaris</i>	12.03	29.04	13.04	9	62

Таблица 4. Межгодовые вариации численности мигрирующих ночью дроздов по данным учетов сигналов (10 марта – 22 мая).

Вид	Межгодовые вариации (голосов/сезон)	крат
<i>T. philomelos</i>	2910 - 4330	1,5
<i>T. iliacus</i>	2330 - 3890	1,7
<i>T. merula</i>	14 - 347	24,8
<i>T. pilaris</i>	115 - 565	5,0

Межгодовые вариации численности мигрирующих ночью дроздов представлены в таблице 4, из которой видно, что:

1) У двух видов регулярных мигрантов, певчего дрозда и белобровика, межгодовые колебания численности при ночном пролете весной не превышают 2 крат (за 15 лет учетов)

2) У дрозда рябинника наблюдаются пятикратные колебания численности в те годы, когда весенняя миграция птиц имеет выраженный характер.

3) Почти 25 кратные колебания численности имеют место на весеннем пролете у черного дрозда. По-видимому, в отдельные годы значительная часть этих птиц зимует в южных районах Прибалтики и в теплые вёсны рано отлетает с места зимовок до начала наблюдений и недоучитывается методически. Наоборот, в другие годы черные дрозды зимуют южнее (в ЮЗ Европе) и пролетают над Куршской косой в более поздние сроки и в большем количестве. Только у черного дрозда была обнаружена достоверная корреляционная связь сроков начала и середины весеннего пролета (по данным отлова большими ловушками) с мартовскими температурами в ряде Прибалтийских регионов за 45-летний период. Значения коэффициента корреляции Спирмена варьировали в пределах от -0.398 до -0.327 при P от 0.01 до 0.04. Чем

теплее весна в Прибалтике, тем раньше проходит весенний пролет черного дрозда. В отличие от черного, у белобровика и певчего дрозда была обнаружена связь сроков начала пролета только с мартовским индексом NAO, но не с температурой воздуха в Прибалтике (Sinelschikova, Sokolov, 2004).

Вариации численности мигрирующих ночью дроздов, полученные методом учета голосов (табл. 4), сравнили с результатами, полученными с помощью отловов птиц на дневных остановках паутиными сетями (первый утренний отлов) (табл.5).

Таблица 5. Межгодовые вариации численности мигрирующих дроздов по данным первого отлова на дневных остановках (26 марта – 22 мая) паутиными сетями, 1993-2003 гг.

Вид	Межгодовые вариации (птиц/сезон)	Крат
<i>T. philomelos</i>	130 - 407	3.1
<i>T. iliacus</i>	15 - 134	8.9
<i>T. merula</i>	98 - 447	4.6
<i>T. pilaris</i>	2 - 8	

Примечание: Кратность вариаций численности для птиц, отловленных только в ранние утренние часы во время трех первых обходов, показала такие же значения.

Вариации численности, полученные по данным ранних утренних отловов на дневных остановках, превышали вариации, полученные по ночным учетам голосов. При этом черный дрозд не выделяется широким диапазоном колебаний численности, как в случае ночных учетов голосов. О вариациях численности рябинника на дневных остановках судить трудно, т.к. по методическим причинам птицы этого вида отлавливаются редко (см. главу 2 «Район исследований, методы и материал»). Рассмотренные вариации численности зависят в первую очередь от метода учета. Для весны, когда численность летящих птиц сильно коррелирует с попутными ветрами, основная масса птиц может транзитом проходить в течение нескольких ночей (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»). В таких случаях высокие плотности летящих ночью птиц не отражаются на численности отловленных утром. Кроме этого, численность птиц, отловленных в большие ловушки, достоверно отрицательно коррелирует с повторяемостью попутных ЮЗ ветров в апреле только у певчего дрозда ($r = -0.576$, $P=0.001$, $n=29$ лет) и белобровика ($r = -0.501$, $P=0.021$, $n=21$ год). Чем больше повторяемость ЮЗ ветров в регионе в апреле, тем меньше число отлавливаемых в этот год дроздов. В годы с высокой повторяемостью попутных ЮЗ ветров дрозды быстрее проходят

трассу миграции и совершают меньше миграционных остановок (Sinelschikova, Sokolov, 2004; Sinelschikova et al., 2007). Корреляции числа отловов дроздов на дневных остановках в паутинные сети с повторяемостью попутных ветров не обнаружено ни у одного вида.

Межгодовые вариации численности птиц на остановках также могут определяться температурным режимом весны (Sokolov et al., 2001). Однако только у черного дрозда была обнаружена достоверная корреляционная связь численности отловленных птиц большими ловушками с мартовской температурой воздуха в ЮВ Прибалтике (значение коэффициента корреляции Спирмена $r = -0.433$, $P=0.024$, $n=27$ лет). Чем выше температура воздуха в марте, тем больше за сезон было отловлено черных дроздов на дневных остановках. Апрельские температуры в регионе не влияли на численность отлавливаемых птиц. Корреляции числа отловов дроздов на дневных остановках в паутинные сети с температурой воздуха обнаружено не было.

3. 2. Ночные перемещения на Куршской косе в летнее время (июль-август)

Особенностью поведения дроздов, гнездящихся в северо-восточной Европе, является наличие в их годовом цикле летней миграции, характеризующейся северной направленностью перемещений (Большаков, Резвый, 1975, 1981; Резвый, Большаков, 1987). В западной Европе и на юге восточной Прибалтики выраженной летней миграции дроздов в июне – июле не отмечалось (Большаков, 1981a; Lack, 1962). Многолетние наблюдения на фоне луны не показали ночной активности дроздов на Куршской косе в период с 20 июня по 29 июля (за 38 ночей наблюдения не отмечено ни одного дрозда). За 26 ночей лунных наблюдений между 30 июля и 17 августа незначительная по интенсивности ночная миграция от 20 до 390 птиц/км·час, в среднем 170 птиц/км·час, была отмечена только в течение 6 ночей (медиана численности 4 августа). Заметим, что в период пика летней миграции в районе Финского залива (2 декада июля), средняя численность летящих дроздов составляет 420, а максимальная - 2340 птиц/км·час (Bolshakov et al., 2002).

На Куршской косе медиана высоты летних (августовских) перемещений у 12 зарегистрированных особей составила 314 м. Малый объем выборки не позволил провести детальный анализ направленности перемещений. Средний азимут оказался выражен не значимо 120° $n=12$, $r=0.25$, $P>0.1$. При этом только 4 птицы действительно летели в северо-восточном направлении. Поэтому говорить о летней фазе сезонных перемещений дроздов из популяций южных районов восточной Прибалтики на имеющемся материале невозможно.

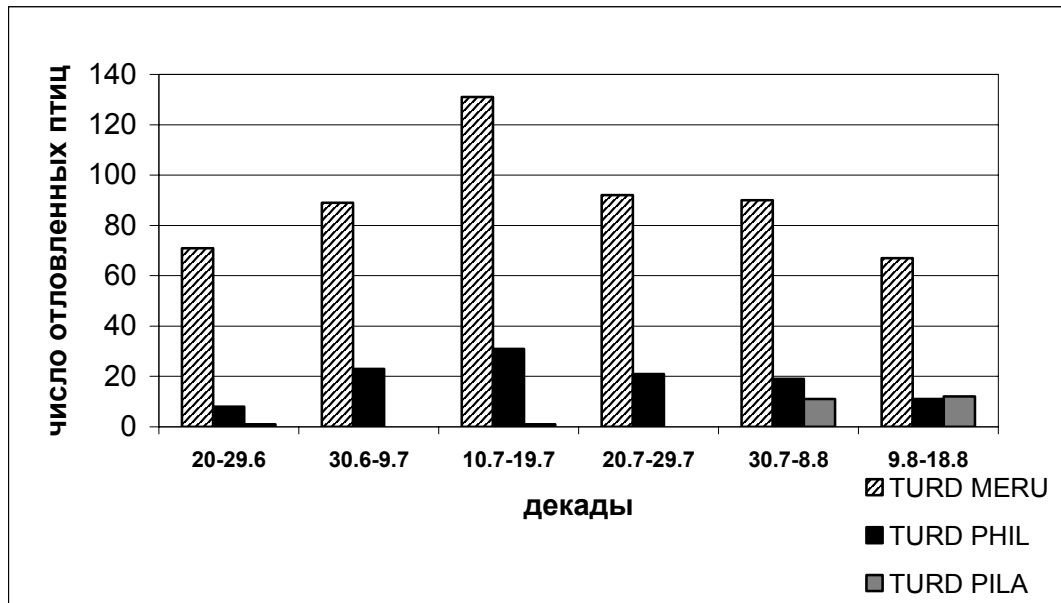


Рисунок 10. Динамика отлова дроздов на Куршской косе в период с 20.6 по 18.8 (1958-2005 гг.). Данные отловов птиц большими ловушками и паутиными сетями объединены.

Динамика отлова дроздов в дневное время в послегнездовой период большими ловушками и паутиными сетями (обобщенные данные) представлена на рисунке 10. Из 678 отловленных дроздов 80% составляли черные дрозды, массово гнездящиеся на Куршской косе. В основном это молодые нелиняющие птицы с баллом жирности 1-2 (89%). Незначительный подъем численности у этого вида также был отмечен во второй декаде июля. Из 119 пойманных певчих дроздов только 8 (6,7%) были взрослыми птицами, остальные были молодыми.

Полученные данные позволяют заключить, что во второй декаде июля на Куршской косе наблюдается пик летних перемещений, преимущественно первогодков. Однако свидетельств о вовлеченности этих птиц в ночные перемещения не найдено. Только два черных дрозда и один певчий были пойманы в ночное время летом высокими сетями в течение одного сезона. Отсутствие, либо, по всей видимости, незначительность ночной летней миграции в ЮВ Прибалтик, возможно объясняется рядом причин. Во-первых, лимит времени до начала линьки не позволяет дроздам, родившимся в нашем регионе, достичь таежных районов, как это делают птицы из более северных популяций. Во-вторых, при северном направлении миграции возникает необходимость пересечения Балтийского моря, что требует специальных физиологических адаптаций. Также отметим, что важную роль может иметь степень оседлости западно-европейских популяций дроздов, которая у всех видов имеет тенденцию к увеличению в юго-западном направлении (см. главу 1 «Особенности миграции дроздов в Европе (литературный обзор)», раздел 1.4).

3.3. Осенняя миграция

По данным лунных наблюдений собственно осенняя миграция дроздов на Куршской косе начинается не ранее 20-24 августа, а заканчивается не раньше первой пятидневки ноября, возможно позднее. В целом за 168 ночей наблюдений (13 лет) между 19 августа и 6 ноября по силуэтам определено 1936 дроздов. Медиана ночной миграции осенью приходится на 30 сентября. Более половины птиц (59%) пролетает в течение 20 ночей между 18 сентября и 7 октября при интенсивности пролета более 13 500 птиц/км*ночь (табл. 6). Массовый пролет (более 1000 птиц за час через фронт в 1 км) происходит с 28 сентября по 27 октября. На Куршской косе максимальная численность летящих дроздов осенью достигает 8480 птиц/км*час.

Данные учетов голосов позволяют уточнить сроки начала осенней миграции. В некоторые годы первые летящие певчие дрозды появляются уже 14 августа. Таким образом, общая продолжительность сезона ночной миграции этих птиц составляет не менее 82 ночей. Данные многолетних лунных наблюдений в сочетании с учетом голосов отдельных видов позволяют оценить численность пролетающих ночью дроздов как на уровне группы в целом, так и отдельных видов (табл. 6).

По многолетним оценкам, в районе Куршской косы за сезон осенней миграции через фронт в 1 км пролетает в среднем около 391 000 дроздов. Численность отдельных видов составляет в среднем: певчий дрозд – 305 000 (78.0% всех дроздов), белобровик – 70 000 (17.9%), черный дрозд – 12 500 (3,2%), рябинник – 3 100 (0,8%), деряба – 300 (менее 0,1%). В течение всего сентября певчие дрозды по численности составляют около 98% всех летящих птиц этой группы (табл. 6). Динамика численности дроздов отдельных видов с учетом их количественного соотношения в потоке показана на рисунке 11.

Данные, собранные методом лунных наблюдений, дают только средние значения численности для осеннего периода вплоть до 6 ноября. Часть белобровиков, а особенно черные дрозды и рябинники мигрируют также и в более позднее время. Например, в Карелии основной пролет белобровика происходит вплоть до конца октября. Отдельные особи белобровика и певчего дрозда, а также большинство черных дроздов остаются в окрестностях гнездовых участков до снегопадов (Хохлова, 2011). В районе Финского залива ночная миграция дроздов продолжается до 10 ноября (Большаков и др., 2011). Таким образом, по численности доля обсуждаемых трех видов в суммарном ночном потоке вероятно несколько выше, а певчего дрозда ниже значений, рассчитанных для периода окончания осеннего пролета в начале ноября.

Таблица 6. Динамика осенней ночной миграции дроздов на Куршской косе (данные, полученные лунным методом, 1977-2004 гг.).

даты	Август	Сентябрь			Октябрь			Ноябрь
	19 – 28.8	29.8 – 7.9	8 – 17.9	18 – 27.9	28.9-7.10	8-17.10	18-27.10	28.10 - 6.11
Ночей наблюдений	19	20	24	23	22	29	17	14
Ночей с миграцией	3	9	15	20	19	22	9	9
Опознанных дроздов	16	122	137	570	655	353	46	37
Среднее MTR (птиц·км⁻¹·ночь⁻¹)	400	2240	6600	13560	13600	9130	3590	2910
Среднее MTR (птиц·км⁻¹·10 ночей⁻¹)	710	10100	41670	114150	115620	69340	19310	20110
<i>Turdus philomelos</i> , %	88.6	98.3	98.4	97.5	86.3	46.8	37.7	12.2
<i>Turdus iliacus</i> , %	7.6	0.9	1.3	1.9	11.3	47.6	55.0	53.9
<i>Turdus merula</i> , %	0.0	0.0	0.2	0.4	1.9	3.6	5.4	30.6
<i>Turdus pilaris</i> , %	3.8	0.9	0.1	0.2	0.5	1.6	1.9	3.3
<i>Turdus viscivorus</i> , %	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	<0.1	0.0

Примечание: пояснения как к таблице 2.

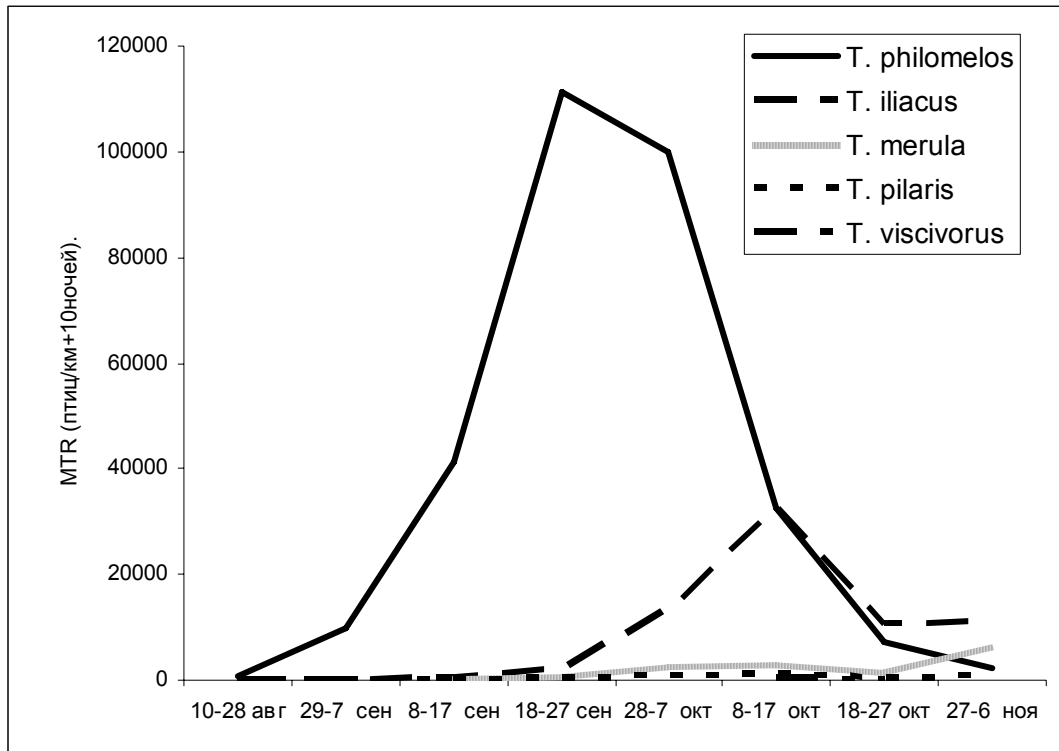


Рисунок 11. Динамика численности дроздов пяти видов в период осенней миграции на Куршской косе. На оси ординат - число пролетевших птиц через фронт в 1 км за единицу времени.

Данные учетов сигналов позволяют определить сроки, динамику и продолжительность сезона осенней миграции отдельных видов дроздов. Из таблицы 7 видно следующее:

1) Наиболее продолжительный сезон миграции имеет певчий дрозд. Динамика его ночного пролета на Куршской косе совпадает с общей картиной пролета дроздов, установленной лунными наблюдениями (табл. 6,7).

2) Три других вида (белобровик, черный дрозд и рябинник) мигрируют в среднем на 16-28 дней позднее (согласно медиане численности), а продолжительность сезона их осенней миграции на 24-33 дня короче. У черного дрозда и рябинника продолжительность сезона пролета осенью, вероятно, больше, поскольку известно, что часть птиц мигрирует еще и в ноябре.

3) Сравнения сроков миграции для двух массовых и полностью перелетных для региона видов – певчего дрозда и белобровика, показывает, что транзитные для Куршской косы белобровики мигрируют осенью в целом на 17 дней позднее, чем певчие дрозды.

4) Большая растянутость сроков осеннего пролета певчего дрозда по сравнению с белобровиком, вероятно, связана с разными сроками миграции птиц местных (популяций юга Прибалтики) и транзитных для региона популяций. Не исключено, что последние пролетают через Куршскую косу в те же сроки, что и транзитные для региона белобровики.

5) К категории явно поздних, но не регулярных мигрантов на Куршской косе, следует отнести черного дрозда и рябинника. В поздние сроки мигрирует и дераба. О реальной продолжительности сезона осенней миграции последних судить сложно из-за малочисленности данных.

Таблица 7. Сроки, динамика и продолжительность ночной миграции осенью на Куршской косе у отдельных видов дроздов по данным учета голосов.

Вид	Сроки миграции			Межгодовые вариации медианы (число ночей)	Продолжительность сезона миграции (число ночей)
	Первые птицы, Ме (дата)	Последние птицы, Ме (дата)	Медиана пролета (дата)		
<i>T. philomelos</i>	25.08	25.10	30.09	11	79
<i>T. iliacus</i>	14.09	30.10	17.10	12	55
<i>T. merula</i>	25.09	30.10	28.10	17	50
<i>T. pilaris</i>	02.10	23.10	16.10	19	46
<i>T. viscivorus</i>	08.10	27.10	-	-	20

6) У всех видов дроздов межгодовые вариации медианной даты сроков осенней миграции превышают 10 дней (табл.7). Они минимальны у певчего дрозда и белобровика, и почти в 2 раза меньше, чем у черного дрозда и рябинника. Заметные межгодовые вариации даже у регулярного мигранта – певчего дрозда, возможно, связаны, по всей видимости, с изменениями сроков первого гнездования в связи с более ранними сроками весеннего прилета, наблюдающимися в последние десятилетия (Sinelschikova, Sokolov, 2004; Sinelschikova et al., 2007). Это, в свою очередь, позволяет птицам в норме вывести второй выводок, а при оптимальных условиях даже третий (Хохлова, 2011), из-за чего сроки осеннего пролета смещаются на более поздние календарные даты (Jenni, Kéry, 2003).

Несомненно, численность мигрирующих ночью дроздов также подвержена межгодовым вариациям. Особенности лунного метода (ограниченность числа ночей видимой луны в разные годы) не позволяют рассчитать этот показатель. Некоторые представления о межгодовых вариациях численности мигрирующих ночью дроздов дают данные учетов сигналов (табл. 8).

У регулярного мигранта и наиболее массового вида – певчего дрозда межгодовые вариации численности не превышают 2 крат (табл. 8). С другой стороны, у дрозда-рябинника, зимнее распределение которого в значительной степени зависит от урожая рябины, межгодовые вариации численности на осеннем пролете достигают 16 крат.

Таблица 8. Межгодовые вариации численности мигрирующих ночью дроздов по данным метода учетов сигналов (19 августа – 6 ноября).

Вид	Межгодовые вариации (число голосов/сезон)	крат
<i>T. philomelos</i>	6900-13000	1,9
<i>T. iliacus</i>	1220-6250	5,0
<i>T. merula</i>	180-1000	5,5
<i>T. pilaris</i>	14-220	16,0

У двух других видов – черного дрозда и белобровика обнаружены значительные и сходные вариации численности, от 5,0 до 5,5 крат (табл. 8). У черного дрозда, как и у рябинника, они могут определяться как изменениями сроков миграции в разные годы, так и численностью участвующих в ней птиц. У белобровика, у которого лишь единичные особи остаются на зимовках в Прибалтике, вариации численности птиц на пролете, возможно, определяются другими причинами. Для Куршской косы белобровик практически транзитный вид. Погодные условия в отдельные годы, возможно, влияют на темпы миграции – быстрая миграция в одни годы и медленная в другие. В результате разное число птиц будет обнаруживаться методом учета сигналов.

Результаты отлова дроздов на дневных остановках дают иную картину межгодовой вариации численности (табл. 9) по сравнению с учетом голосовых сигналов (табл. 8). Согласно отловам дроздов на дневных остановках, вариации численности птиц максимальны у белобровика. Только у этого вида в последние десятилетия наблюдается значимое смещение сроков осенней миграции на более поздние в Прибалтике (Sinelschikova, Sokolov, 2004).

Таблица 9. Межгодовые вариации численности мигрирующих ночью дроздов по данным первого утреннего отлова паутиными сетями на дневных остановках (19 августа – 6 ноября) 1993-2003 гг.

Вид	Межгодовые вариации (число птиц/сезон)	Крат
<i>T. philomelos</i>	48 - 590	12.3
<i>T. iliacus</i>	6 - 122	20.3
<i>T. merula</i>	57 - 305	5.4
<i>T. pilaris</i>	2 - 16	8

Как и в случае весенней миграции, межгодовые вариации осенней численности, полученные разными методами, с помощью учета голосов и отлова на дневных остановках различаются как

по кратности вариаций для каждого вида, так и по соотношению вариаций между видами (табл. 8, 9). На наш взгляд существует ряд причин, определяющих эти различия:

1) Связь численности летящих ночью птиц и птиц, распределенных на миграционных остановках, не однозначна. Хотя численность ночных мигрантов, летящих в небе осенью в целом коррелирует с численностью в отловах на дневных остановках на следующее утро, в отдельных случаях, утренние отловы абсолютно не отражают ночные волны миграции (Zehnder, Karlsson, 2001). В работах, проведенных на Куршской косе с использованием разных методов, было показано, что вариации интенсивности ночного пролета птиц по результатам реконструкции ночного пролета за весь период осенней миграции с августа по конец октября, в целом не отражались отловами большими ловушками на следующее утро (коэффициент корреляции 0.033) (Большаков, 1981a). Тем не менее, корреляция между лунными наблюдениями в период пролета преимущественно ближних мигрантов (конец сентября-октябрь) и результатами учета птиц, приземлившихся на контрольную площадку в период утренних сумерек, была очень высока ($r=0.989$) (Большаков и др., 1981). На примере певчего дрозда удалось показать следующее. Заметим, что в период с начала сентября по середину октября на Куршской косе поток летящих ночью дроздов на 86-98% представлен певчим дроздом (Sinelschikova et al., 2003). Для этого периода обнаруживается достоверная положительная корреляция численности летящих ночью дроздов (средняя MTR за час для отдельных ночей) и числа отловленных певчих дроздов большими ловушками в последующее утро ($r=0.360$, $n = 115$ ночей, $P=0.002$). При этом 90% птиц обоих возрастов отлавливается большими ловушками в течение первых 5 часов после восхода солнца, т.е. до полудня. Таким образом, чем более интенсивный пролет происходит ночью, тем больше певчих дроздов отлавливается на следующий день. Однако ряд явно выраженных волн (14 ночей) миграции, обнаруженных лунным методом с исключительно высокой интенсивностью пролета более 1000 и даже 3000 птиц/км·час, отловами вообще отражены не были. Видимо по этой причине регрессионный анализ показал, что не более 10% вариаций отловов в дневное время объясняется интенсивностью ночного пролета в предыдущую ночь. Обнаруженную связь можно назвать «односторонней» и выразить следующим образом: птицы ловятся днем, преимущественно утром, если предыдущей ночью был интенсивный пролет; но если дневной отлов незначителен или птиц поймано не было, это не означает, что предыдущей ночью пролет отсутствовал.

2) Как и весной, осенью количество отловленных птиц зависит от ветровых условий. Особенности топографии Куршской косы осенью также оказывают большее влияние на вариации численности отлавливаемых птиц. Осенью в ЮВ Прибалтике доминируют ЗЮЗ и З ветра (Sinelschikova et al., 2003). Эти ветра являются встречными и встречно-боковыми для

дроздов, чье генеральное направление миграции практически совпадает с ориентацией Куршской косы (с СВ на ЮЗ). В годы с преобладанием таких ветров, вероятнее всего, птицы в большей степени придерживаются береговой линии Куршского залива с материковой стороны и в меньшем количестве заходят на Куршскую косу.

3) Различия размаха вариаций летящих и отлавливаемых птиц могут также отражать видовые особенности сигнализации и зависимость активности голосовых сигналов от погодных условий. Однако этот вопрос практически не изучен.

По всей видимости, каждый массив данных, приведенных в таблицах 8 и 9, достаточно объективно отражает вариации численности и межвидовые соотношения вариаций, однако эти показатели у птиц, летящих в воздухе и распределенных на остановках действительно различны.

3.4. Различия динамики пролета и численности между сезонами

Данные лунных наблюдений обнаруживают значительные различия в динамике ночной миграции в районе Куршской косы между сезонами, не смотря на почти полное совпадение продолжительности сезонов – около 80 ночей (рис. 12 а, б). В связи с этим отметим, что:

1) Весной около 85% дроздов пролетает в течение 20 ночей между 11 и 30 апреля, а более половины птиц (55%) в течение всего 10 ночей, с 11 по 20 апреля.

2) Осенью сходная доля птиц (87%) пролетает в течение 50 ночей между 8 сентября и 17 октября, причем около 59% - в течение 20 ночей между 18 сентября и 7 октября.

3) Явная растянутость сроков массовой осенней миграции, прежде всего, связана с разными сроками пролета отдельных видов – ранними у певчего дрозда и поздними – у трех других видов.

4) Весной массовая миграция у всех видов, за исключением черного дрозда, в отдельные годы совпадает по срокам, образуя явный пик во второй-третьей декадах апреля.

Вопрос численного соотношения мигрантов весной и осенью оказался достаточно сложным. У мигрирующих воробьиных птиц численность осенью должна быть выше, чем весной за счет молодняка. У дроздов, родившихся в Прибалтике, по имеющимся оценкам реальное соотношение численности птиц осенью и весной близко к 5:2 (Bolshakov et al., 2002). У певчего дрозда количество слетков на пару составляет 2.24 (Мальчевский, Пукинский, 1983). В Карелии у трех видов дроздов (певчего, черного и белобровика) этот показатель составляет 2-2.5 слетка. За сезон размножения птицы обычно успевают выкормить даже 2 выводка, а в особо благоприятные годы до 3 выводков (Хохлова, 2011). В связи с этим, осенняя численность дроздов хотя бы в 2-2.5 раза должна превышать весеннюю. На Куршской косе обращает на себя внимание следующий факт: по данным многолетних лунных наблюдений имеет место обратная

картина. Общая численность мигрирующих ночью дроздов осенью в 1,3 раза ниже, чем весной, т.е. 391 000 осенью и 515 000 птиц/сезон·км весной (рис. 12 а, б). Особенно резко это выражено у белобровика (в 2,6 раза) и у рябинника (в 7,7 раза). Численность певчих дроздов весной и осенью практически не отличается. Только у черного дрозда в 1,8 раза больше птиц пролетает осенью, чем весной. Заметная ночная миграция деряб происходит только осенью.

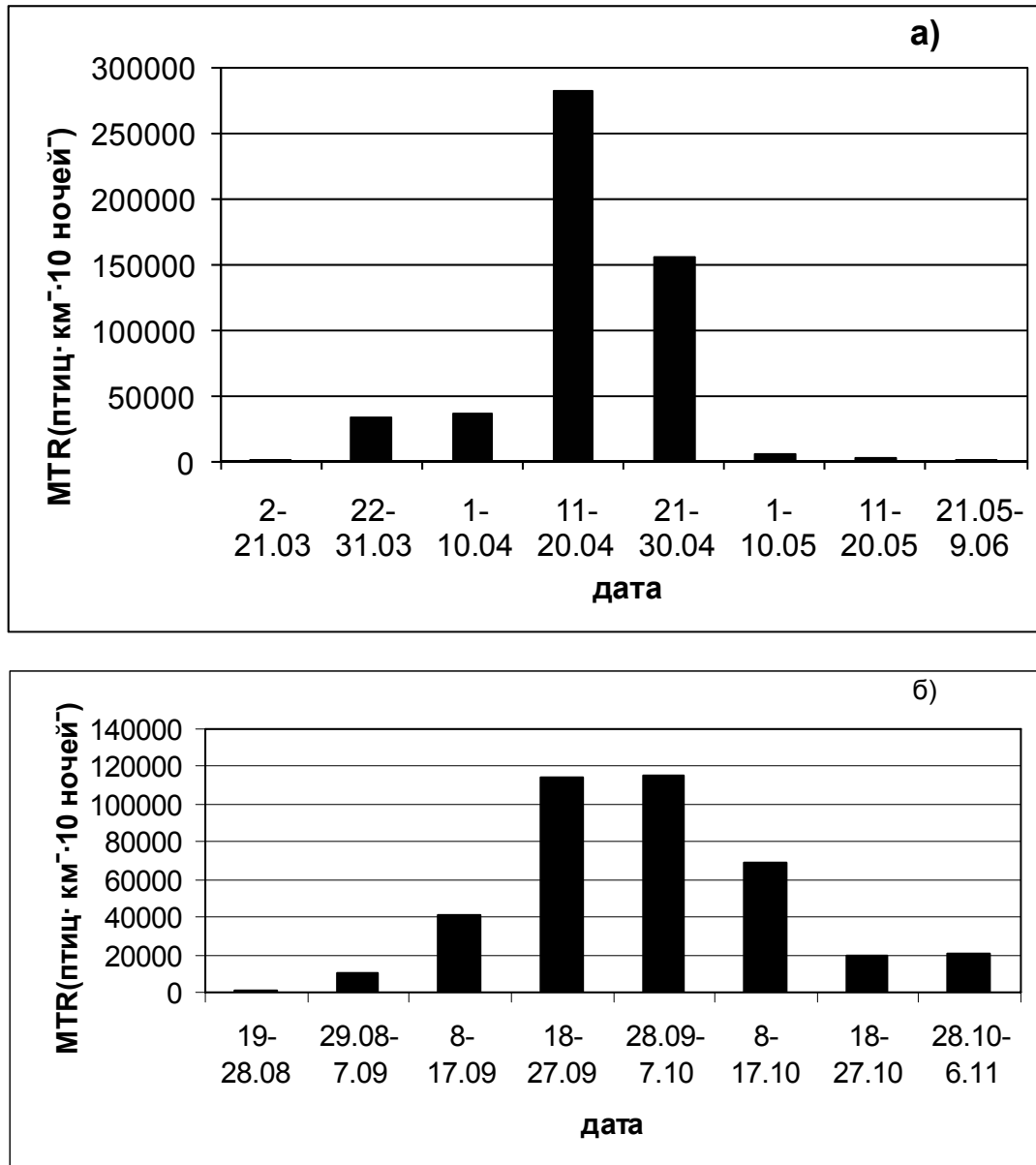


Рисунок 12. Динамика ночной миграции дроздов на Куришской косе по данным лунных наблюдений.

а) весной, б) осенью.

Несколько меняет представление о соотношении численности дроздов весной и осенью введение поправок на недоучет низко летящих птиц. Миграция дроздов на низких высотах (до 100 м над землей) в условиях доминирования в регионе встречно-боковых ветров осенью - типичное явление преимущественно для осенней миграции (Bolshakov et al., 2002; Bulyuk, 2005). В оба сезона ночная миграция на низких высотах наблюдается у 4 видов - певчего

дрозда, белобровика, черного и рябинника. Осенью численность птиц, пролетающих на высотах до 100 м над землей, варьирует в разные годы от 44 800 до 22 2150 за сезон и в среднем составляет 121 200 дроздов через фронт в 1 километр. Весной масштабы миграции дроздов на низких высотах значительно меньше и численность летящих птиц по примерным оценкам не превышает 25 000 за сезон (Bolshakov et al., 2002; Bulyuk, 2005).

Согласно этим оценкам, численность дроздов, пролетающих на высотах ниже 100 м, осенью достигает 30% от плотности на всех высотах (по лунным оценкам только 6.0%), а весной – около 5% (по лунным оценкам около 10%). Таким образом, осенью, когда видимая луна находится над горизонтом в среднем выше, чем весной, лунным методом недоучитывается около 24% птиц, летящих на высотах до 100 м. При введении поправок на недоучет низко летящих птиц, суммарная интенсивность ночной миграции дроздов осенью в среднем достигает около 510 000 птиц через фронт в 1 километр, а весной 535 000 птиц/км·сезон. Однако, даже в этом случае, приблизительное соотношение численности дроздов между сезонами на Куршской косе будет 1:1, что также не соответствует ожидаемому. Соотношение числа отловленных дроздов на дневных остановках паутинными сетями (табл. 10) показывает, что весной и осенью численность дроздов разных видов примерно одинакова, т.е. соответствует соотношению летящих ночью (1:1). Черных дроздов осенью было отловлено даже меньше, чем весной, но не достоверно в виду больших межгодовых вариаций.

Таблица 10. Число отловленных дроздов в среднем за сезон паутинными сетями на дневных остановках, 1993-2003 гг.

Вид	Весна	Осень	Достоверность различий
	Среднее за сезон \pm SE	Среднее за сезон \pm SE	Манн-Уитни тест
<i>T. philomelos</i>	269 \pm 30	278 \pm 57	U=42.0 Z=-0.605, P=0.545
<i>T. iliacus</i>	44 \pm 11	48 \pm 11	U=45.0 Z=-0.378, P=0.705
<i>T. merula</i>	213 \pm 44	136 \pm 25	U=31.0 Z=-1.437, P=0.091
<i>T. pilaris</i>	3 \pm 1	9 \pm 2	—

Исходя из этого, можно предположить, что Балтийское море представляет серьезный барьер для мигрирующих дроздов, влияя на пространственное распределение их в районе восточной Прибалтики в оба сезона, и нарушает ожидаемое распределение численности между весной и осенью (2:5). Другой вопрос, за счет чего это происходит? Либо за счет «избытка» птиц в районе Куршской косы весной, либо «недостатка» их осенью, либо за счет обоих факторов?

Дрозды из популяций, населяющих районы Финского залива, Кольского полуострова и более восточные территории к северу от 60° С.Ш., неизбежно должны сталкиваться с необходимостью пересечения Балтийского моря, причем протяженность таких перелетов может составлять около 1000 км. Это вполне сопоставимо с перелетами через Северное море между Скандинавией и Англией (Lack, 1960) или пересечением Средиземного моря (Bruderer, 2001). Таким образом, в районе восточной Прибалтики могли возникнуть сложные маршруты миграции, включающие огибание Балтийского моря. В большей степени это может касаться белобровика, широко проникающего на север, а возможно и рябинника, ареал гнездования которого далеко простирается на восток. Не исключено, что весной дрозды концентрируются вдоль южного и юго-восточного побережья Балтийского моря, избегая его пересечения, а впоследствии изменяют направление миграции с СВ на ССВ (см. главу 7 «Направление ночной миграции»). Три возврата кольцевания белобровика, полученные на Куршской косе, и один в Литве («Вентес Рагас») показали, что птицы из финской популяции весной летят через ЮВ Прибалтику (Pataravičius, 1998; Volshakov et al., 2002). Влияние ветровых условий ЮВ Прибалтики и топографических особенностей расположения Куршской косы также могут влиять на соотношение численности мигрирующих птиц. Весной в ЮВ Прибалтике (как и во всей западной Европе) доминируют ЮЗ ветра (Liechti, Bruderer, 1998; Sinelschikova et al., 2007). Это - попутные ветра для дроздов летящих в северо-восточном направлении, что соответствует ориентации Куршской косы (Sinelschikova et al., 2003, 2007; Baushev, Sinelschikova, 2007). В результате локальной концентрации может возникать «избыток» птиц весной в районе Куршской косы. Осенью наблюдается другая картина. Во-первых, осенью здесь доминируют ЮЗ и З ветра, являющиеся для птиц встречными и боковыми. В этих условиях часть птиц неизбежно будет отклоняться к востоку и проходить над материковой частью. Во-вторых, наличие обширных водных пространств, скорее всего, уменьшает суммарное число птиц, пролетающих над Куршской косой. Птицы, летящие над морем, могут достигать этого района только в дневное время. В результате возникает явный «недостаток» птиц осенью. В итоге, в оба сезона в восточной Прибалтике птицы не летят равномерным широким фронтом, что приводит к нарушению ожидаемого соотношения численности дроздов между весной и осенью.

Очень интересная работа Марку Хуттунена (2004а) может пролить свет на вопрос численного соотношения мигрантов весной и осенью. Возвраты дроздов, окольцованных в Финляндии, показывают, что среднее направление осенней миграции у четырех видов юго-западное: у певчего дрозда - 233°, белобровика - 235°, черного дрозда - 255° и рябинника - 232° (Huttunen, 2004а). Только у малочисленного вида - дерябы, оно южное 188°. Однако визуальные наблюдения в дневное время в сентябре-октябре показали значительные перемещения дроздов

в СЗ направления. Так у белобровика среднее направление утренних и дневных перемещений составляет 299° , певчего дрозда - 287° , рябинника - 292° , черного - 311° (правда в отличие от предыдущих видов, исчисляемых в этих наблюдениях сотнями и тысячами, черных дроздов было отмечено всего 22 птицы). Этот факт позволяет допустить, что часть птиц из С и СВ Европы осенью обязательно должна огибать Балтийское море вдоль западного его побережья, чтобы вначале двигаясь на СЗ в итоге попасть во Францию и Испанию. Птицы из СВ районов Прибалтики после совершения летней миграции оказываются, вероятно, в районе Белого моря (Большаков, Резвый, 1975, 1981; Резвый, Большаков, 1987; Bolshakov et al., 2002). Не исключено, что часть из них также может двигаться к местам зимовки в ЮЗ направлении вдоль западного побережья Балтики (см. главу 7 «Направление ночной миграции»).

Отчасти свой вклад в завышение ожидаемой численности весной может вносить нерегулярное, но и не редкое весной в Европе явление, так называемая, обратная миграция, как правило, являющаяся следствием раннего прилета, когда птицы вынуждены откочевывать обратно из-за существенного ухудшения погоды. Так, например, в Южной Финляндии даже во второй половине апреля отмечалась очень интенсивная обратная миграция белобровика в утренние часы в ЮЗ направлении (Eriksson, 1970). Нельзя исключать, что часть птиц, совершивших пролет в обратном направлении, в последствии, двигаясь в направлении свойственном весенней миграции, могла быть зарегистрирована «второй раз». Правда, на Куршской косе в обратном направлении относительно генерального весеннего курса (044°) ночью в среднем за сезон пролетает не более 5% дроздов (см. главу 7 «Направленность ночной миграции»).

Другой из возможных причин ненормального соотношения численности птиц весной и осенью могло бы быть изменение соотношения доли птиц, мигрирующих днем и ночью в разные сезоны. В Финляндии дневная миграция дроздов осенью отмечена у всех видов, но преимущественно она характерна для белобровика и рябинника (Alerstam, 1975; Huttunen, 2004a). Только специальные программы наблюдений за пространственным распределением мигрирующих дроздов могут дать новые факты, объясняющие несоответствие численности птиц в разные сезоны ожидаемому соотношению весной и осенью в восточной Прибалтики.

Глава 4. Долговременные изменения сроков весенней и осенней миграции

4.1. Вводные замечания

Фрагментарность лунных наблюдений не позволяет проследить тенденции изменения сроков сезонных миграций дроздов в течение длительного периода. Отловы птиц паутиными сетями на остановках в течение нескольких лет (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов») могут дать некоторое представление о вариациях численности и сроков пролета. Но увидеть закономерности изменений в биологии отдельных видов и оценить их дальнейшие перспективы, а также установить связи, обуславливающие наметившиеся изменения, возможно только на большом развернутом во времени массиве данных, которыми, в частности, располагает биологическая станция «Рыбачий».

Долговременный мониторинг с помощью Рыбачинских ловушек даёт большие возможности для анализа состояния сроков весенней и осенней миграции птиц. Многолетние данные отлов птиц, мигрирующих через Куршскую косу Балтийского моря весной и осенью, позволили проанализировать некоторые аспекты фенологии певчего дрозда и белобровика в юго-восточной Прибалтике, и рассмотреть такие вопросы, как: 1) изменение сроков весенней и осенней миграции у обоих видов на протяжении второй половины 20-го века (с 1958 по 2003 гг.); 2) влияние климатических изменений в Северном полушарии на изменение сроков сезонных миграций дроздов.

Поставленные вопросы касаются в первую очередь влияния внешних факторов на миграционное поведение птиц. Проведенный здесь анализа стал возможен только благодаря собранной информации, касающейся непосредственно ночной миграции дроздов, отраженной в предыдущих и последующих главах представленной работы.

4.2. Долговременный мониторинг сроков весенней миграции дроздов

4.2.1. Тенденции изменения сроков миграции

В качестве временных параметров, характеризующих сроки миграции, были взяты медианная (50% отловленных птиц) и средняя календарная даты отлова птиц в стационарные ловушки. Начало миграции оценивали по дате отлова 5% птиц, а ее окончание по дате отлова 95% птиц. Весенняя миграция обоих видов проходит достаточно согласовано: существует достоверная положительная корреляция средней и медианной дат пролета с датами отлова 5 и 95% (табл.11). Таким образом, чем раньше начинается миграция, тем раньше проходит основной поток мигрантов обоих видов. Однако сроки окончания весенней миграции обоих видов значимо не связаны со временем ее начала.

Таблица 11. Корреляция между датами начала, середины и окончания пролета дроздов через Куршскую косу весной, 1961-2003 гг. (коэффициент корреляции Спирмена: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

Вид		Медианная дата	Средняя дата	Дата отлова 95% птиц
<i>T. philomelos</i>	дата отлова 5% птиц	0,481*	0,596**	0,142
	медианная дата		0,805**	
	дата отлова 95% птиц	0,486*	0,704**	
<i>T. iliacus</i>	дата отлова 5% птиц	0,736**	0,684**	0,321
	медианная дата		0,961**	
	дата отлова 95% птиц	0,394*	0,482*	

Регрессионный анализ выявил у обоих видов дроздов значимое смещение сроков начала и массового весеннего пролета на Куршской косе на более ранние даты в период с 1958 по 2003 гг. (рис. 13, 14). У белобровика выявлено близкое к значимому смещение сроков окончания весенней миграции (95% особей) только начиная с 1970 г. ($F=3.63$, $P=0.60$). За 45 лет мониторинга медианные сроки весеннего пролета у обоих видов достоверно сместились на более ранние календарные даты, в среднем на 10 дней (у певчего дрозда: $0,25 \pm 0,16$ дней в год ($P=0.009$); у белобровика: $0,23 \pm 0,18$ ($P=0,01$)).

Корреляционный анализ показал, что многолетние флуктуации сроков миграции этих двух видов связаны между собой (табл. 12). Это означает, что если в данный год на Куршской косе наблюдается ранняя по срокам весенняя миграция у певчего дрозда, то с большой вероятностью такая же ранняя по срокам миграция будет иметь место и у белобровика.

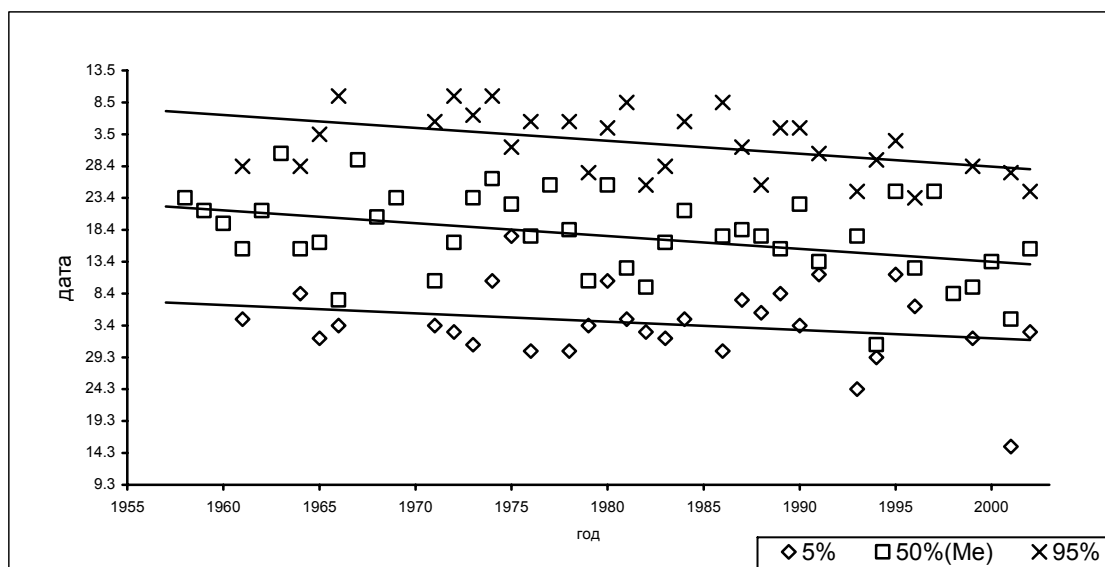


Рисунок 13. Многолетняя динамика сроков весеннего пролета певчего дрозда на Куришской косе, 1957-2003 гг.

(Регрессионный анализ: дата отлова 5% $F=4.32$, $P=0.043$; медианная дата $F=7.56$, $P=0.008$; средняя дата $F=7.28$, $P=0.009$; дата отлова 95% $F=13.5$, $P=0.001$).

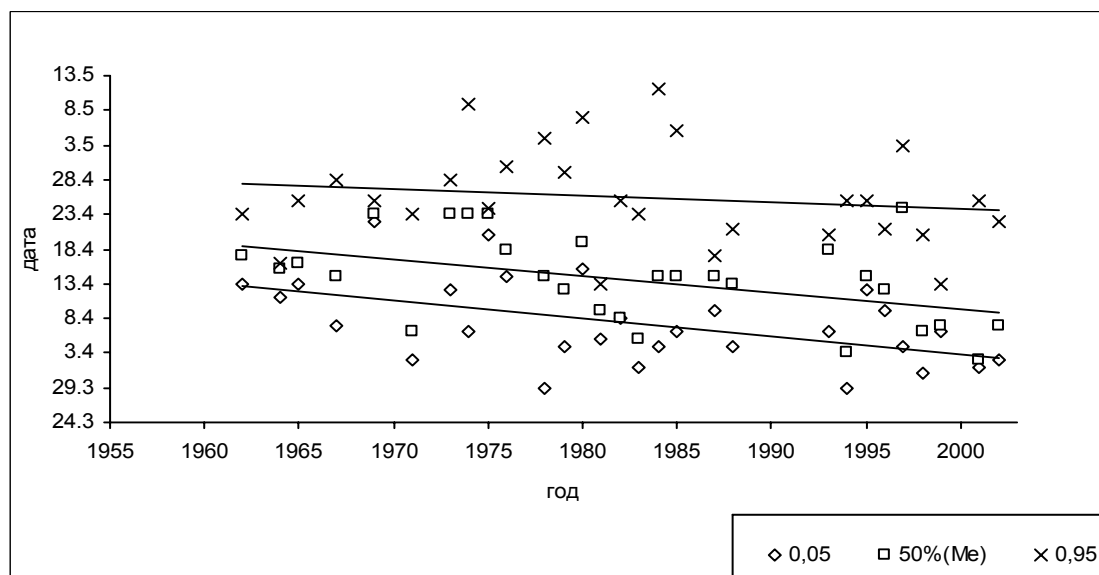


Рисунок 14. Многолетняя динамика сроков весеннего пролета дрозда белобровика на Куришской косе, 1961-2003 гг.

Регрессионный анализ: дата отлова 5% $F=7.57$, $P=0.010$; медианная дата $F=6.49$, $P=0.017$; средняя дата $F=7.57$, $P=0.010$; дата отлова 95% $F=1.06$, $P=0.312$).

Таблица. 12. Корреляция между сроками отлова певчего дрозда и белобровика в период весенней миграции на Куршской косе, 1964-2003 гг. (коэффициент корреляции Спирмена: * $P < 0.05$, ** $P < 0.001$).

Вид	Дата отлова 5%	Медианная дата	Средняя дата	Дата отлова 95%
<i>T. philomelos</i> / <i>T. iliacus</i>	0.474*	0.819**	0.889**	0.455*

4.2.2. Связь сроков весенней миграции с индексом NAO и температурами воздуха.

Корреляционный анализ показал, что существует зависимость между сроками начала весенней миграции (отлов 5% птиц) обоих видов только с мартовским индексом NAO (табл. 13, рис. 15, 16). Ни февральское, ни апрельское значения NAO не оказывают значимого влияния на сроки прилета птиц. Связи же медианой, средней даты и даты окончания пролета дроздов весной с индексом NAO не обнаружено (табл.13).

Таблица 13. Корреляция между сроками весеннего пролета дроздов на Куршской косе и средней температурой воздуха в районе исследования ($^{\circ}\text{C}$), а также индексом NAO в период с 1958 по 2003 гг. (коэффициент корреляции Спирмена: * $P < 0.05$).

Виды	Даты пролета	$T^{\circ}\text{C}$			NAOI		
		Февраль	Март	Апрель	Февраль	Март	Апрель
<i>T. philomelos</i>	5%	-0.051	-0.234	0.065	-0.154	-0.379*	-0.208
	Медиана	0.076	-0.056	-0.195	-0.182	-0.043	0.092
<i>T. iliacus</i>	5%	-0.157	-0.231	-0.181	-0.218	-0.361*	-0.043
	Медиана	0.046	-0.155	-0.221	-0.035	-0.138	-0.110

Индекс NAO в значительной мере отражает температурный режим в Европе, включая и наш регион, зимой и в начале весны (в марте), показывая в последние десятилетия тенденцию к потеплению. О потеплении климата свидетельствуют и прямые температурные данные по нашему региону. Температура марта и апреля в г. Калининграде имела значимый положительный тренд в период с 1955 по 2003 гг. (рис. 17). Сравнительный анализ многолетней (с 1913 по 1993 гг.) динамики температуры марта в разных регионах Европы (от Франции до России) показал, что существует сильная положительная связь температурного режима в Калининградской области с температурой в этих европейских регионах (Sinelschikova, Sokolov, 2004). Это говорит о том, что если в районе зимовок дроздов (Франция, Бельгия, Италия) устанавливается в марте теплая погода, то с большой вероятностью сходный температурный режим будет наблюдаться на протяжении всей миграционной трассы (Германия, Польша, Калининградская область).

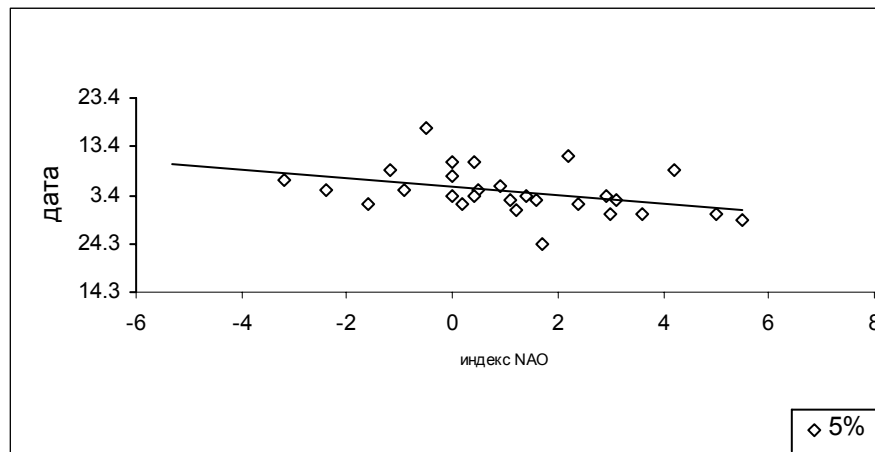


Рисунок 15. Зависимость сроков начала пролета певчего дрозда на Куршской косе от значений индекса NAO в марте.

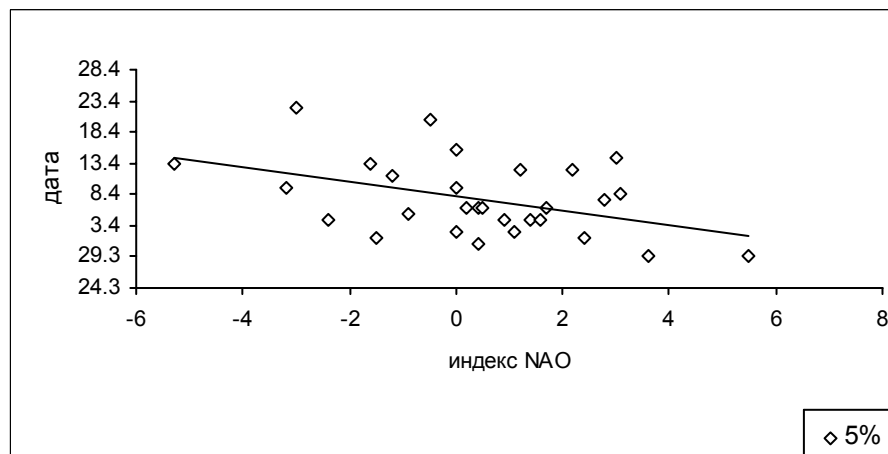


Рисунок 16. Зависимость сроков начала пролета белобровика на Куршской косе от значений индекса NAO в марте.

Тем не менее, значимой связи сроков миграции основной массы дроздов (медианная дата пролета) в восточной Прибалтике с температурой воздуха в этом же регионе ни в феврале, ни в марте, ни в апреле не обнаружено (табл.13).

На первом этапе исследования динамики сроков весеннего пролета нам удалось выяснить следующее: 1) В последние десятилетия белобровик и певчий дрозд весной стали прилетать раньше. То же самое отмечают разные авторы для многих видов ближних и дальних мигрантов практически по всей Европе (Sparks, Mason, 2001; Forchhammer et al., 2002; Hürppor, Hürppor, 2003). 2) Сроки начала весеннего пролета дроздов на Куршской косе оказались скоррелированными с мартовским индексом NAO. Большинство исследователей связывают ранние прилеты птиц с положительной тенденцией индекса NAO и в первую очередь именно с ростом весенних температур воздуха, называя температуру главной причиной изменений

сроков пролета (Sparks, Carey, 1995; Hurrell et al. 2001; Post et al., 2001). Однако в наших исследованиях связи сроков прилета с зимними и весенними температурами в районе исследования не установлено.

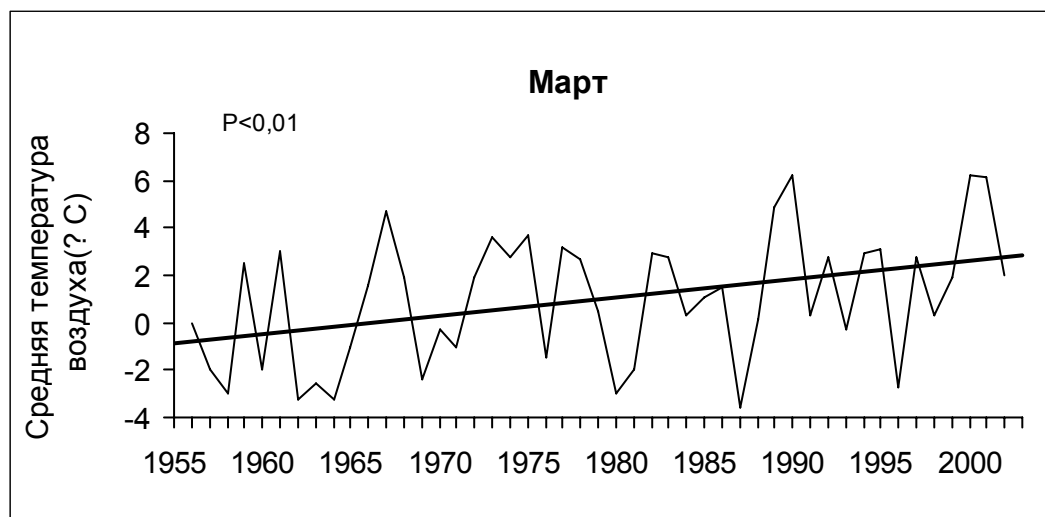


Рисунок 17. Многолетняя динамика среднемесячной температуры воздуха в марте на Куршской косе в 1955-2003 гг.

4.2.3. Влияние ветровых условий в Европе на изменение сроков весеннего пролета певчего дрозда в ЮВ Прибалтике

Известно, что увеличение значений индекса NAO отражает усиление циркуляции воздушных масс над Атлантикой, что приводит к увеличению повторяемости западных и юго-западных ветров и их скорости в зимний и ранневесенний периоды в западной, центральной и северной Европе (Hurrell, 1995; Nott et al., 2002). В следствии западного переноса, происходит увеличение зимней и ранневесенней температур воздуха в Европе, которым обычно и объясняют фенологические изменения у птиц (Sparks et al., 2003). Учитывая склонность дроздов к выбору попутных ночных ветров во время миграции, особенно весной (Sinelschikova et al., 2003; Vaushev, Sinelschikova, 2007) (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»), есть полные основания предполагать, что ветровые условия на трассе пролета оказывают влияние на изменение сроков весеннего пролета. У певчего дрозда, самого многочисленного в отловах вида, дающего также массовые возвраты колец с мест зимовок, были подробно рассмотрены возможные причины изменения сроков весеннего пролета.

Целью второго этапа исследования было выяснить: (1) как изменилась ветровая ситуация в Европе за последние 40 лет с позиции благоприятности для ночного весеннего пролета мигрантов, летящих в СВ направлении; (2) как эти изменения наряду с иными факторами (дислокацией птиц на зимовках, температурой и осадками), отразились на сроках весеннего

пролета певчего дрозда; (3) насколько важным фактором, влияющим на смещение сроков весеннего пролета у дроздов, является изменение ветровых условия на трассе миграции.

4.2.3.1. Распределение певчих дроздов на местах зимовки и миграционной трассе в годы позднего и раннего весеннего пролета в Прибалтике

Наиболее удаленных от Куршской косы мест зимовок в районе Средиземноморья певчие дрозды достигают в январе – первой половине февраля (Паевский и др., 2004). В марте начинается передвижение птиц в СВ направлении. Мартовские находки окольцованных птиц распределены в основном в пределах ЮЗ и Центральной Европы (рис. 18). Поскольку в теплые годы на Куршской косе первые летящие ночью певчие дрозды отмечаются уже со 2-ой декады марта (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»), то в марте птицы могут быть распределены достаточно широко: от южных областей зимовки до Прибалтики.

В апреле птицы в большинстве своем покидают южные области зимовок и распределяются в пределах всей миграционной трассы. Медианная и средняя календарные даты пролета певчего дрозда на Куршской косе приходятся на 17 апреля. Эта календарная дата сходна как по данным отлова большими ловушками (Sinelschikova, Sokolov, 2004), так и по результатам ночных наблюдений. Весенний пролет певчего дрозда на Куршской косе заканчивается в среднем во 2-ой декаде мая, хотя последние мигрирующие ночью птицы отмечаются практически до начала июня. В мае основные находки окольцованных дроздов располагаются уже севернее Куршской косы.

Одной из возможных причин изменения сроков весенней миграции могло быть смещение к северу районов зимовки или/и более ранний уход птиц с мест зимовки. Анализ изменения областей зимовок у ряда европейских видов птиц на протяжении полувека показал, что некоторые виды в последние годы действительно стали зимовать заметно севернее (Clark et al., 2005). Не исключено также, что в последние два десятилетия 20-го века воробьиные птицы начали покидать области зимовки значительно раньше, нежели в 70-е годы (Соколов, 2006, 2010). Известно, что изменение сроков начала весенней миграции под влиянием внешних факторов возможно. Так, в лабораторных условиях начало весеннего ночного миграционного беспокойства может сдвигаться на более ранние сроки при повышении температуры воздуха на несколько градусов (Kendeigh et al., 1960). Для белого аиста (*Ciconia ciconia*), зимующего в Африке, было показано, что у одной и той же помеченной спутниковым передатчиком птицы начало весенних перемещений в разные годы варьировало в пределах месяца (Kaatz, 2004; Kosarev, Sokolov, 2007).

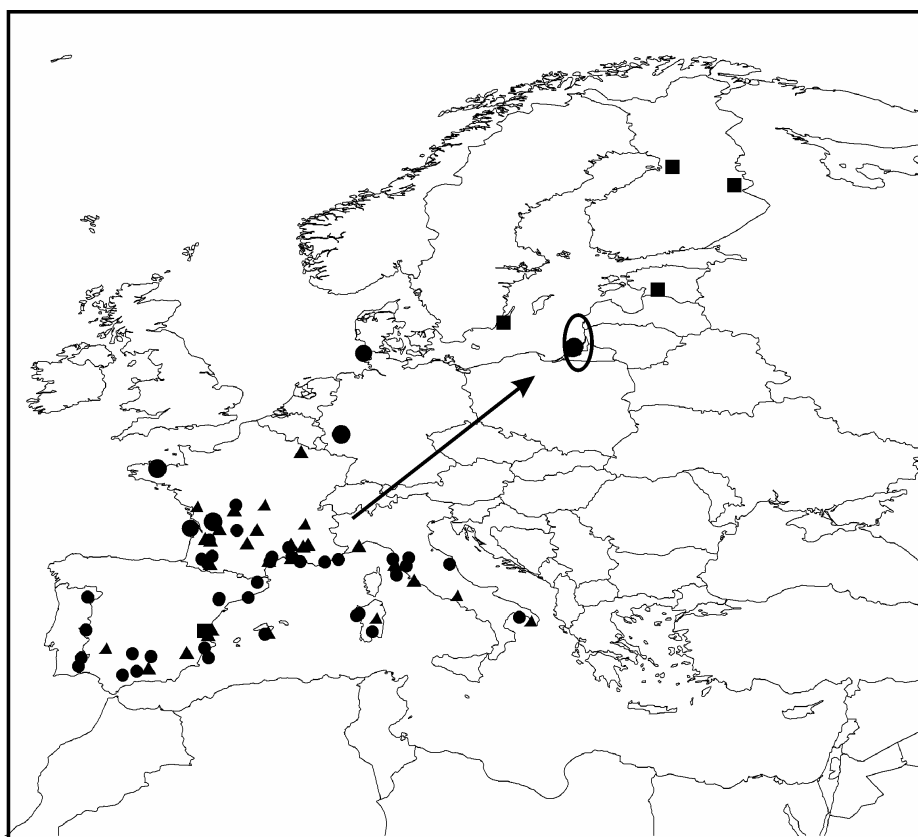
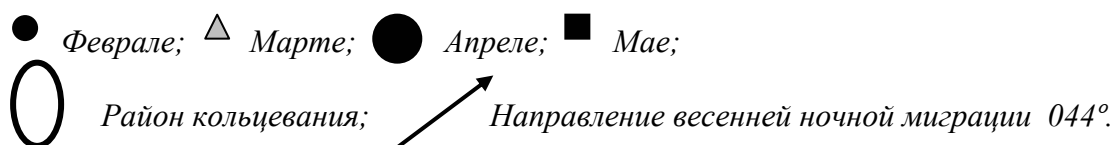


Рисунок 18. Распределение певчих дроздов, окольцованных в ЮВ Прибалтике ($n = 123$), на местах зимовки и миграционной трассе весной.

Обозначения: птицы, чьи повторные находки колец обнаружены в



Анализ повторных находок прибалтийских дроздов, на предмет влияния их пространственного распределения на зимовках на сроки миграции в Прибалтике, дал следующие результаты. В январе - первой половине февраля средняя дальность находок в годы с самой ранней миграцией составила 1991.0 км (средняя координата $42^\circ 33'$ С.Ш., $2^\circ 15'$ В.Д., $n=21$ птиц, 10 лет) и 2102.8 км (ср. коорд. $41^\circ 16'$ С.Ш., $1^\circ 11'$ В.Д.) в годы с самой поздней миграцией ($n=25$, 10 лет). Разница средних значений удаленности недостоверна, $t=1.34$, $P=0.094$. Достоверных различий в характере пространственного распределения находок на зимовках в годы ранней и поздней миграции в Прибалтике, согласно тесту Мардиа, выявлено также не было ($\chi^2=0,839$, $P=0.66$).

В период начала весенних перемещений, т.е. со второй половины февраля по март, в годы ранней миграции средняя дальность находок составила 1788.6 км (ср. коорд. 43° 17' С.Ш., 5° 00' В.Д., n=18). Это значение достоверно не отличается от среднего значения дальности находок в годы с поздней миграцией, которая составила 1833.8 км (ср. коорд. 43° 26' С.Ш., 2° 24' В.Д., n=13) ($t=0.68$ $P=0.25$). Тест Мардиа также не выявил достоверных различий в пространственном распределении находок в годы ранней и поздней миграции певчих дроздов в Прибалтике ($\chi^2=3.47$, $P=0.18$).

Полученные сравнительные результаты говорят о том, что в годы раннего весеннего пролета, птицы не были распределены в более северных областях, чем в годы позднего пролета. В рассмотренной нами ситуации удаленность и характер распределения дроздов на зимовках, а также положение в момент начала весенних перемещений не явились факторами, определяющими смещение сроков весеннего пролета в Прибалтике на более ранние календарные даты.

4.2.3.2. Ветровая ситуация в Европе

Тенденция изменения ветровой обстановки в Европе за 40-летний период с 1961 по 2003 гг., была рассмотрена с позиции благоприятности для ночной миграции дроздов, в первую очередь певчих, зимующих в пределах ЮЗ Европы. Были проанализированы повторяемость и средняя скорость ночных ветров, дующих в ЮЗ секторе $224^\circ \pm 45^\circ$ на высоте, соответствующей атмосферному давлению 850 мб (около 1500 м н. у. м.) в момент времени 00Z ч (по Гринвичу). Причины такого выбора следующие: среднее направление весенней миграции 044° (см. главу 7 «Направление ночной миграции»); медианная высота весеннего пролета составляет около 700 м (Bolshakov et al., 2002); время съёмки ветровых характеристик наиболее близко к +5 + 6 часам ночи после захода солнца, когда наблюдается интенсивный пролет дроздов (см. главу 5 «Ритм полетной активности дроздов»).

В феврале в районе зимовки певчего дрозда в Испании, на островах Средиземного моря и в Северной Италии, как показал регрессионный анализ, повторяемость попутных ветров достоверно уменьшилась в период с 1961 по 2003 гг. (рис.19). При этом их средняя скорость не изменилась, а на востоке Испании даже уменьшилась. В других точках области зимовки ветровая ситуация заметно не изменилась.

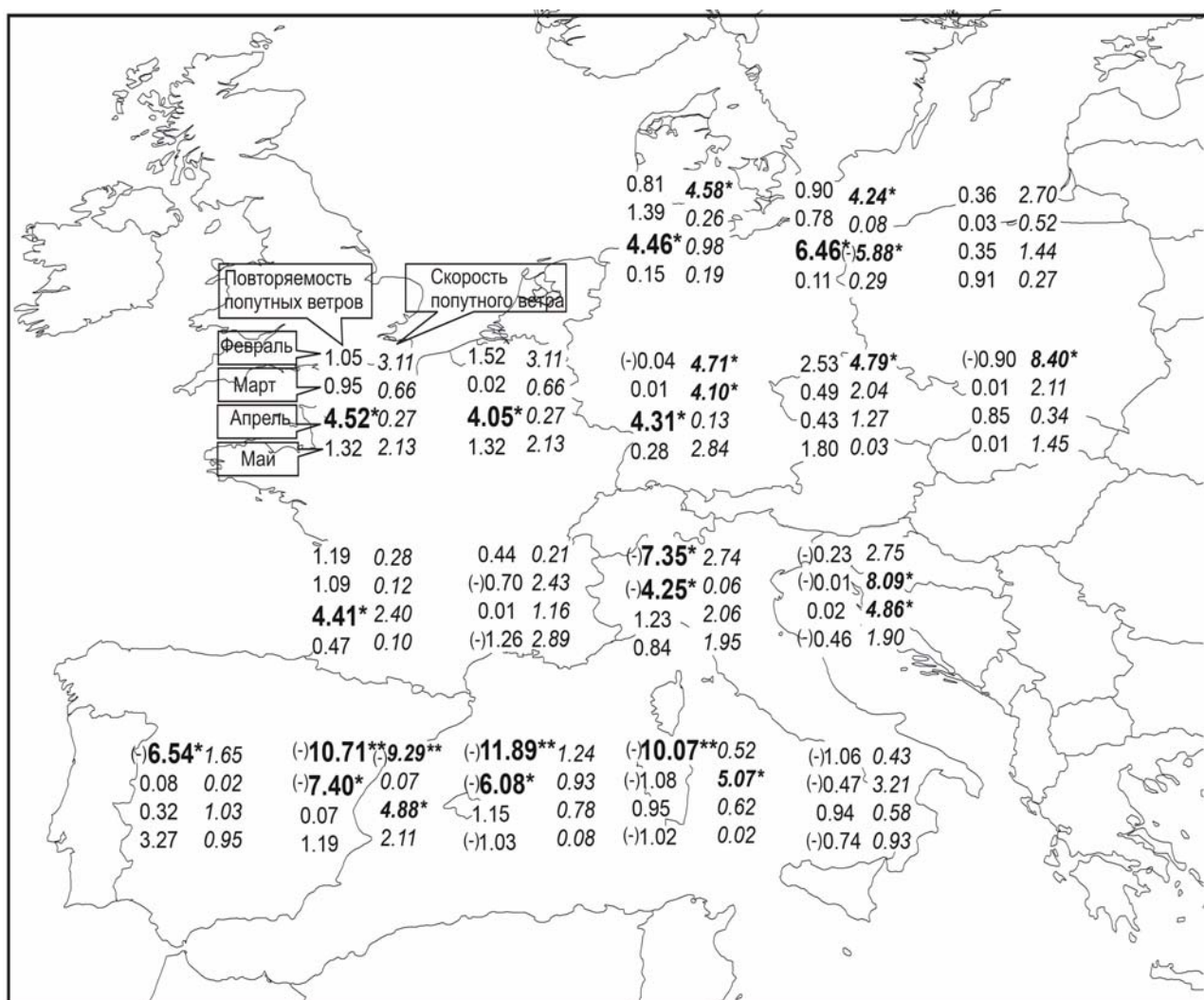


Рисунок 19. Тенденции изменения ветровой ситуации в Европе в секторе попутных ЮЗ ($224 \pm 45^\circ$) ветров за период с 1961 по 2003 гг. Результаты регрессионного анализа представлены на рисунке в виде значений коэффициента F . В каждой паре колонок: первая колонка – повторяемость попутных ветров, вторая колонка – средняя скорость попутных ветров. 1-ая строчка – февраль, 2-ая строчка – март, 3-я строчка – апрель, 4-ая строчка – май. Жирным шрифтом выделены достоверные значения F , при: * $P < 0.05$, ** $P < 0.005$. (-) $V < 0$ (значения отрицательные, если доля попутных ветров или их скорость уменьшились).

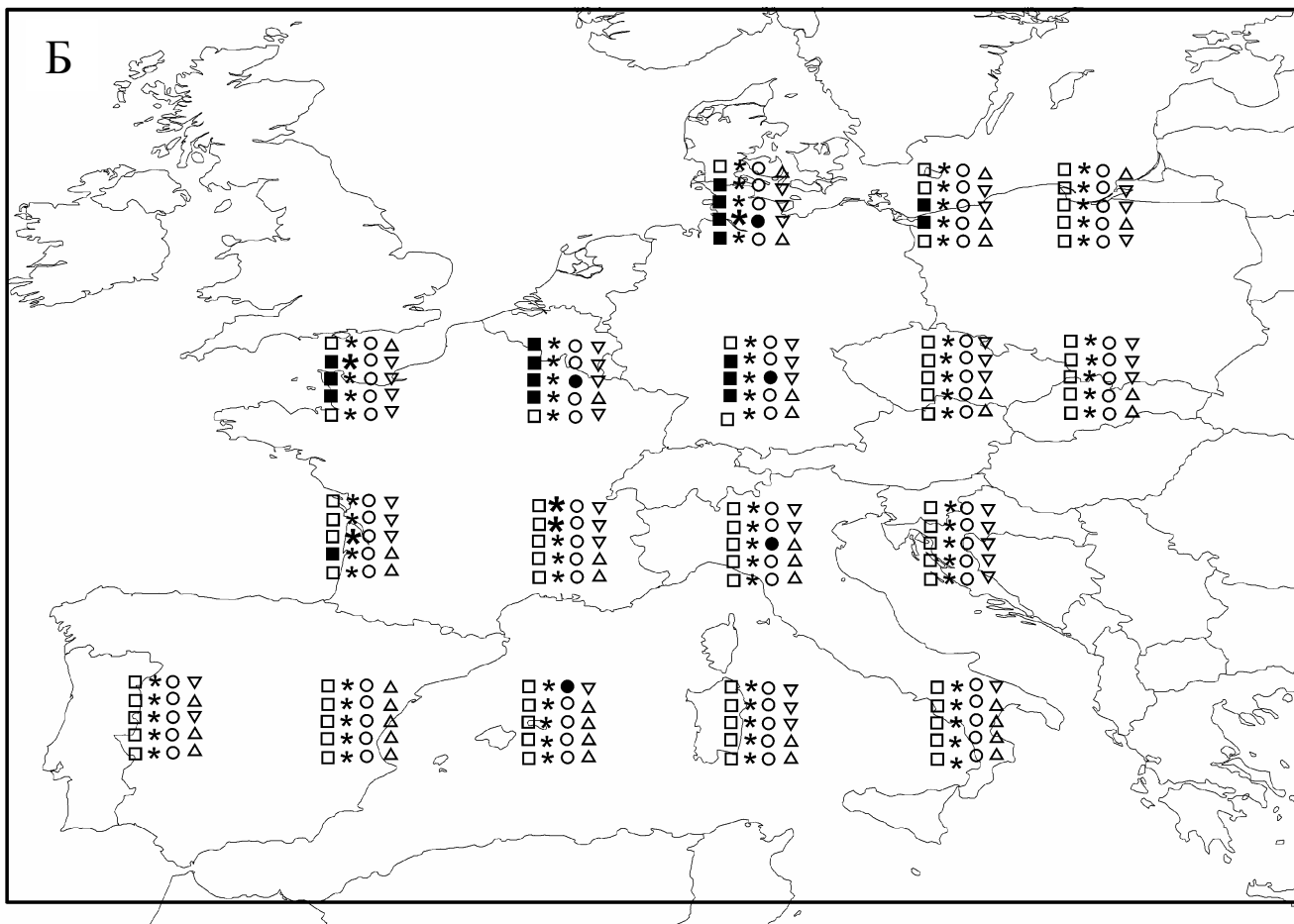
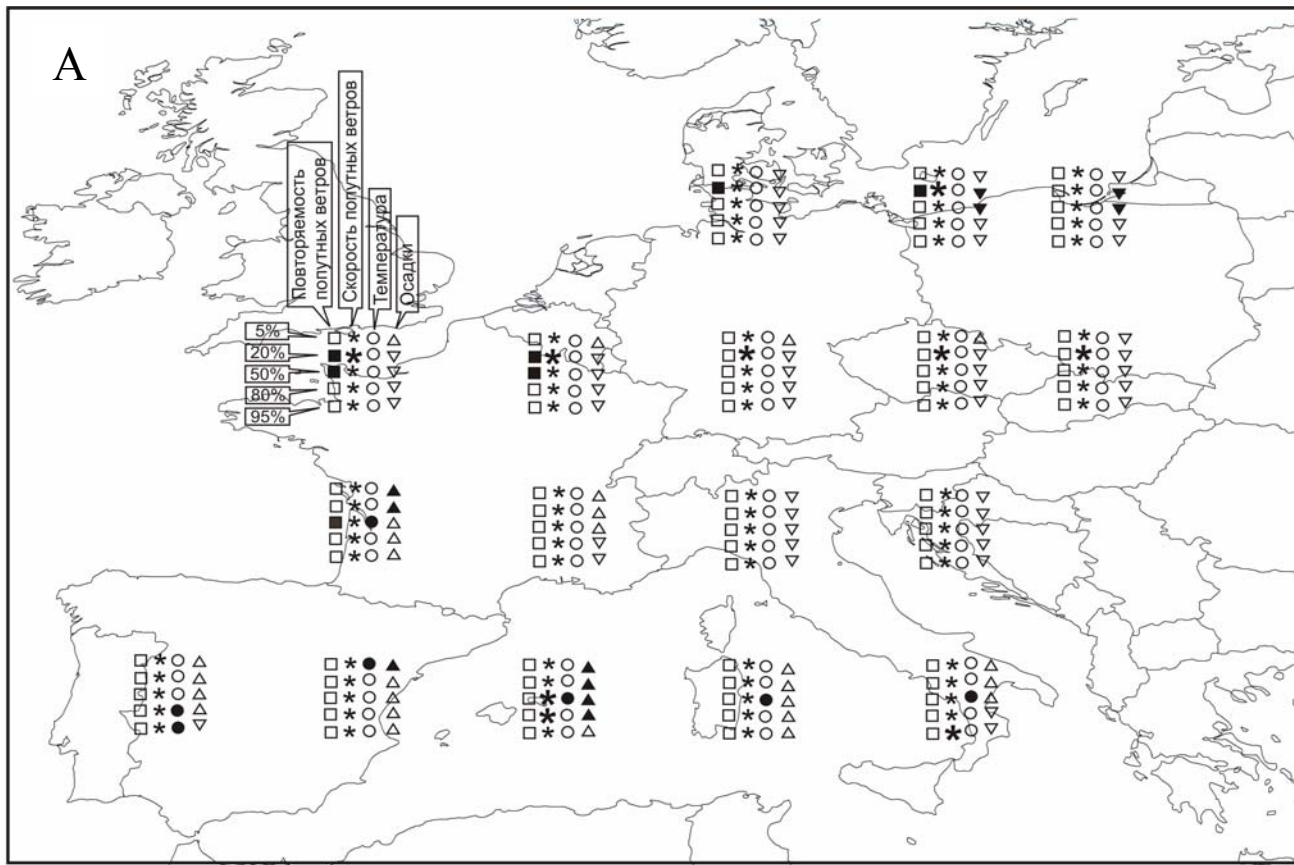
В марте в районах зимовки дроздов наблюдалась схожая с февральской картина. Изменение повторяемости попутных ветров в пределах миграционной трассы также не наблюдалось. Значимое увеличение скорости попутных ветров наблюдалось только на участке миграционной трассы в Германии. В апреле же, когда проходит массовая миграция дроздов, повторяемость попутных ветров достоверно увеличилась на протяжении всего западного и центрального участка миграционной трассы от ЮЗ Франции до южной Прибалтики (рис.19). Средняя скорость попутного ветра в пределах миграционной трассы в апреле практически не

изменилась. В мае, в отличие от апреля, ветровая ситуация в Европе достоверно не изменилась ни в одной из 17 рассмотренных точек за 40-летний период.

4.2.3.3. Связь сроков весеннего пролета певчего дрозда с ветрами

Анализ влияния ветровой ситуации в Европе на сроки весеннего пролета певчего дрозда на Куршской косе дал следующие результаты. Все значения коэффициентов корреляции повторяемости попутных ветров в феврале со сроками пролета имели значения, соответствующие уровню значимости $P > 0.05$ (связь отсутствовала). Для марта установлена достоверная отрицательная корреляционная связь ветровых условий на СЗ области зимовки и трассе пролета со сроками первой половины и середины миграции в Прибалтике (20%, 50% особей) (рис. 20 а). В пределах миграционной трассы достоверная корреляционная связь сроков пролета с повторяемостью попутных ветров, а также их скоростью отмечена на большей части западного участка трассы вдоль побережья Северного и Балтийского морей. Не исключено, что скорости попутных и попутно-боковых ветров на восточных участках трассы также оказывают влияние на сроки пролета дроздов в Прибалтике. Таким образом, чем чаще наблюдается повторяемость и выше скорость ветров попутных направлений в марте в пределах трассы миграции, тем раньше проходит первая половина и середина весенней миграции певчего дрозда в Прибалтике.

Ветровые условия в Европе в апреле могут оказывать наиболее сильное влияние на сроки миграции, и, соответственно, на темпы прохождения миграционной трассы, т.к. именно в этом месяце проходит наиболее массовая миграция дроздов. В апреле практически все этапы пролета певчих дроздов (20, 50, 80, 95% особей) в Прибалтике достоверно связаны с повторяемостью ветров попутных направлений на западном участке трассы миграции и северо-западных участках области зимовки, где, судя по данным возвратов кольцевания, еще могут находиться птицы (рис. 20 б). Наибольшие значения коэффициентов корреляции ($r =$ от $-0,65$ до $-0,71$, при уровне достоверности $P < 0.001$) отмечены для этапов пролета 50, и 80% птиц на отрезке миграционной трассы от северной Франции до Ю. Прибалтики. Наибольшее влияние скорости попутного ветра на сроки первой половины пролета певчих дроздов обнаружены на западном участке миграционной трассы. Таким образом, чем чаще наблюдается повторяемость ветров попутных направлений и выше их скорость, тем раньше в целом проходит весенний пролет певчего дрозда в ЮВ Прибалтике.



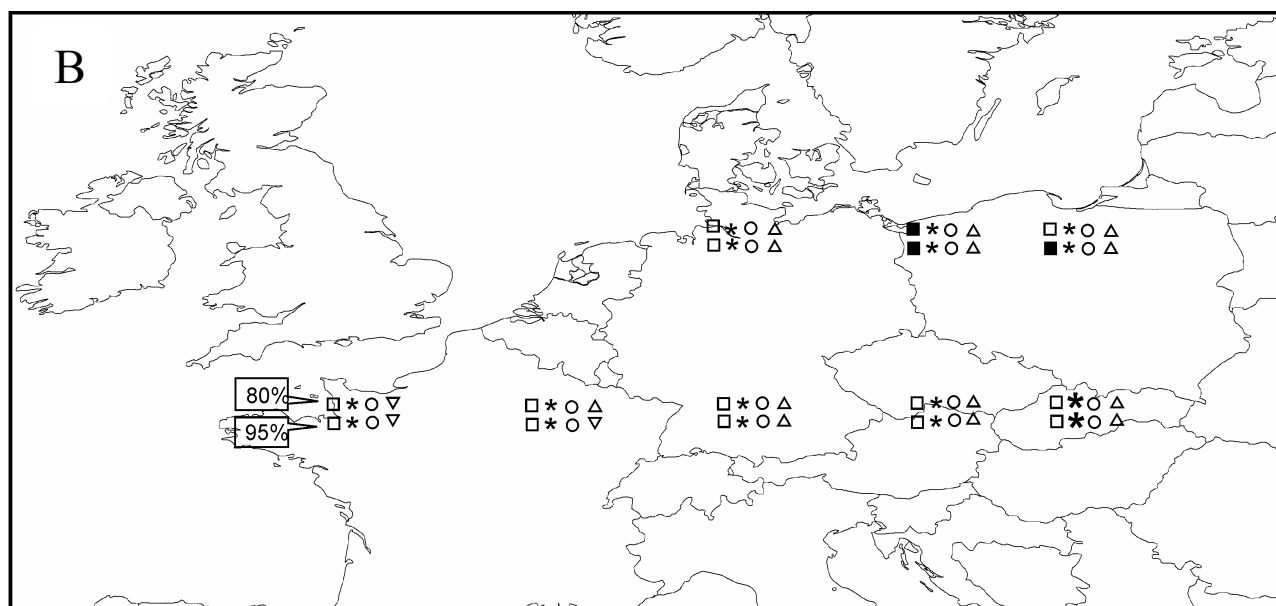


Рисунок 20. Корреляции между датами отлова 5, 20, 50, 80 и 95% птиц в ЮВ Прибалтике и погодными характеристиками в Европе (результаты корреляционного анализа Спирмена). а – март, б – апрель, в – май.

В каждом массиве обозначений:

1-ая строчка – корреляция погодных факторов с 5% отловленных птиц,

2-ая строчка – корреляция погодных факторов с 20% отловленных птиц,

3-я строчка – корреляция погодных факторов с 50% отловленных птиц,

4-ая строчка – корреляция погодных факторов с 80% отловленных птиц,

5-ая строчка – корреляция погодных факторов с 95% отловленных птиц.

Квадрат – корреляция дат отлова с повторяемостью попутных ЮЗ ветров

Заполненные квадраты – связи значимы при $r < 0$, $P < 0.05$.

Звездочки – корреляция дат отлова со средней скоростью попутных ЮЗ ветров

Жирные звездочки – связи значимы при $r < 0$, $P < 0.05$.

Кружки – корреляция дат отлова со среднемесячной приземной температурой воздуха.

Заполненные кружки – связи значимы при $r < 0$, $P < 0.05$.

△ – корреляция дат отлова со среднемесячным уровнем осадков ($r > 0$)

▽ – корреляция дат отлова со среднемесячным уровнем осадков ($r < 0$)

заполненные треугольники – связь значима ($P < 0.05$).

В мае обнаружена достоверная отрицательная корреляционная связь сроков окончания пролета (дата отлова 80 и 95% птиц) с повторяемостью ветров попутных направлений только на Ю и ЮВ Балтийского региона (рис. 20 в).

Результаты корреляционного анализа регрессионных остатков не изменили полученную картину. Это подтверждает, что полученные корреляционные связи определяются не только совпадением тенденций, но и согласованностью вариаций. Таким образом, общие тенденции изменения сроков и вариации дат весеннего пролета певчих дроздов в Прибалтике за 40-летний период достоверно связаны с тенденцией изменения ветровой ситуации в Европе.

4.2.4. Связь сроков пролета дроздов в Прибалтике с температурным режимом в регионах зимовки

Влияния среднемесячной февральской температуры воздуха в районах зимовки на сроки весеннего пролета певчего дрозда в Прибалтике выявлено не было.

Между мартовскими температурами воздуха в западных и южных районах области зимовки (Испании, Ю Франции, Ю Италии и на островах Средиземноморья) и сроками весеннего пролета в Прибалтике обнаружена достоверная отрицательная корреляционная связь (рис. 20 а). Мартовские температуры влияют преимущественно на начало и середину пролета. Хотя в марте температуры скоррелированы с ветрами, достоверной связи сроков пролета с ветровой обстановкой в южных районах зимовки обнаружено не было. В пределах миграционной трассы влияния мартовских температур на сроки пролета не отмечено.

В апреле достоверная корреляционная связь сроков середины пролета в Прибалтике с температурами в Европе обнаружена только в 3 точках миграционной трассы. В этих точках была также установлена связь с ветрами (рис. 20 б). Заметим, что в отличие от конца зимы и начала весны, когда температурный режим в Европе в значительной степени определяется вторжением атлантических циклонов, в апреле важную роль играет уровень радиационного баланса (Баринова, 2002; Weisberg, 1976). Поэтому на большей части миграционной трассы корреляция между температурами и ветрами отсутствует.

Достоверной связи сроков окончания весеннего пролета с майскими температурами на миграционной трассе не установлено (рис. 20 в).

4.2.5. Связь сроков пролета дроздов с уровнем осадков

В феврале месячный уровень осадков за 37 лет имеющихся данных (1961-1998 гг.) достоверно не изменился ни в одной из рассмотренных точек западной Европы. Как показал регрессионный анализ, все значения F не превышали $P > 0.170$. Достоверных корреляционных связей сроков пролета с осадками обнаружено также не было. Наибольшее значение коэффициента корреляции (r) составило 0.338 ($P = 0.124$).

В марте в области зимовки (Испании и СЗ Средиземноморье) месячный уровень осадков уменьшился достоверно (F от 13.14 до 4.21 при P от 0.001 до 0.047). В других регионах западной Европы значимых изменений не отмечено. В области зимовки уровень осадков достоверно положительно скоррелирован со сроками весеннего пролета, а в Ю Прибалтике – отрицательно (рис. 20 а).

В апреле среднемесячный уровень осадков за 37 лет не изменился ни в одной из рассмотренных точек на всей территории западной Европы. Достоверных корреляционных

связей сроков пролета с осадками обнаружено также не было (рис. 20 б). Наибольшее значение коэффициента корреляции (r) составило 0.372 ($P=0.088$).

В мае изменения уровня осадков на трассе миграции, а также их влияния на сроки пролета не отмечено (рис. 20 в).

4.2.6. Модели множественной линейной регрессии. Какие факторы важнее?

Для того, чтобы выявить степень связи рассмотренных погодных факторов в районе зимовки и на участках миграционной трассы со сроками пролета дроздов в Прибалтике, были составлены модели множественной линейной регрессии. Для каждой группы точек, где погодные характеристики показали достоверную корреляционную связь со сроками пролета, за каждый год были рассчитаны средние значения температуры, повторяемости и скорости попутных ветров. Уровень осадков был исключен, как скоррелированный с температурой или ветрами. Таким образом, было получено шесть, не скоррелированных друг с другом, независимых переменных, которые вошли в генеральную модель множественной линейной регрессии в качестве предикторов (факторов): средняя температура в районе зимовки в марте, температура на миграционной трассе в апреле, повторяемость попутных ветров на миграционной трассе в марте и апреле, а также их средние скорости. В качестве зависимой переменной взята медианная дата весеннего пролета дроздов в Прибалтике. Ранее проведенные нами исследования показали, что медианные даты пролета значимо скоррелированы с датами начала и конца весенней миграции у певчего дрозда в Прибалтике.

Генеральная модель имела вид:

$$T=17.36-1.65\Delta t^{\prime}\text{Mar}-1.87\Delta t^{\prime}\text{Apr}-2.62\Delta d^{\prime}\text{Mar}-4.23\Delta d^{\prime}\text{Apr}-0.52\Delta v^{\prime}\text{Mar}-0.72\Delta v^{\prime}\text{Apr}+0.33,$$

($F_{6,18}=5.88$, $P=0.002$, $R^2=0.67$).

Где $\Delta t^{\prime}=(t-t_{cp})/SD(t)$, $\Delta d^{\prime}=(d-d_{cp})/SD(d)$, $\Delta v^{\prime}=(v-v_{cp})/SD(v)$,

t -температура

d - повторяемость попутных ветров

v -скорость попутного ветра

Чтобы выявить силу связей отдельных предикторов (какой из факторов наиболее важный) со сроками прилета, были рассмотрены 6 моделей с каждым из независимых предикторов (табл.14).

Таблица 14. Регрессия погодных факторов относительно медианной даты отлова певчих дроздов в период весеннего пролета на Куршской косе. Модели с одним фактором.

Фактор	β	F(1,23)	P	R ²
$\Delta d'$ Apr (повторяемость попутных ветров в апреле на трассе миграции)	-8,716	24,233	0,0001	0,513
$\Delta d'$ Mar (повторяемость попутных ветров в марте на трассе миграции)	-2,465	6,343	0,019	0,216
$\Delta t'$ Apr (температура в апреле на трассе миграции)	-2,449	5,812	0,024	0,202
$\Delta t'$ Mar (температура в марте в районе зимовки)	-2,432	5,273	0,031	0,186
$\Delta v'$ Apr (средняя скорость попутного ветра в апреле на трассе миграции)	-0,310	2,446	0,091	0,096
$\Delta v'$ Mar (средняя скорость попутного ветра в марте на трассе миграции)	-0,236	1,363	0,099	0,056

Кроме этого были рассмотрены модели, включающие в качестве факторов только повторяемость попутных ветров в марте и апреле на миграционной трассе, а также модель, включающая температуру в марте в районе зимовки и в апреле на трассе миграции (табл.15).

Таблица 15. Регрессия повторяемости попутных ветров и температуры относительно медианной даты отлова певчего дрозда в период весеннего пролета на Куршской косе. Модели с двумя факторами.

Факторы, включенные в модель	F(2,22)	P	R ²
$\Delta d'$ Apr + $\Delta d'$ Mar	16,214	0,0001	0,596
$\Delta t'$ Mar + $\Delta t'$ Apr	4,329	0,026	0,282

Анализ показал, что температурный режим в области зимовки и на трассе миграции достоверно связан со сроками весенней миграции, но объясняет не более 30% вариации (табл. 15). У певчего дрозда изменение сроков весеннего пролета связано с повышением температуры воздуха лишь в марте в районе зимовки и частично на трассе миграции в апреле. Предполагается, что причиной тому может быть более раннее формирование в теплые весны «готовности» экосистем обеспечивать жиронакопление птицам, начинающим миграцию (Both, Visser, 2001; Penuelas et al., 2002; Sparks et al., 2003). В то же время, сроки весеннего пролета певчего дрозда в Прибалтике сильно скоррелированы с повторяемостью попутных юго-

западных ветров практически на всем протяжении трассы миграции в марте и особенно в апреле. Именно в апреле наблюдается значимое увеличение повторяемости попутных ветров на большей части миграционной трассы. Повторяемость попутных ветров в апреле объясняет порядка 50% вариации сроков весеннего пролета в ЮВ Прибалтике (табл. 14), а в марте и апреле, даже 60% вариаций (табл. 15). Таким образом, изменение ветровой ситуации в Европе можно назвать одной из первостепенных причин смещения сроков прилета дроздов в Балтийский регион на более ранние календарные даты.

4.3. Долговременный мониторинг сроков осенней миграции дроздов

4.3.1. Динамика сроков осенней миграции певчего дрозда и белобровика

Осенняя ночная миграция певчих дроздов на Куршской косе начинается с третьей декады августа (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»). Массовая миграция проходит с середины сентября до середины октября. Вариации ежегодных медианных дат осенней миграции по данным отлова большими ловушками за 45 лет составляют порядка месяца (21.09-20.10). Последние птицы этого вида отлавливаются вплоть до момента снятия ловушек (31 октября).

Первые белобровики согласно ночным учетам голосов могут появляться в середине сентября, а начинают отлавливаться, преимущественно, в последнюю декаду сентября. Основной пролет этого вида наблюдается во второй декаде октября. Ежегодные медианные даты отловов большими ловушками варьируют, как и у певчего дрозда, в пределах месяца, от 29.09 до 28.10. Молодые и взрослые летят в одни и те же календарные сроки (Sokolov et al., 2001). Для белобровика, практически не гнездящегося в Калининградской области (Гришанов, Беляков, 2000), помимо сроков отлова 5, 50 и 95 % птиц, рассмотрена также дата первого осеннего отлова как дата начала миграции.

Между средней, медианной и датой отлова 5% птиц у обоих видов существует сильная положительная корреляционная связь (табл. 16). Сроки окончания осенней миграции не связаны с датами пролета основной массы дроздов и датами начала миграции. Для белобровика «окончание пролета» достаточно условно, т.к. известно, что дрозды этого вида продолжают мигрировать в начале ноября.

У певчего дрозда регрессионный анализ не выявил значимого изменения сроков осенней миграции в районе Куршской косы в период с 1958 по 2003 гг. (рис. 21). Даже для периода с 1970 по 2001 гг., когда в западной Европе отмечен достоверный тренд к смещению сроков осенней миграции у этого вида на более позднее время (Fiedler, 2003), на Куршской косе эти изменения не были значимы (для медианной даты отлова $F=3.81$, $P=0.060$). У певчего дрозда,

обычного гнездящегося вида на Куршской косе, отловы в ловушки 5% птиц, представлены молодыми особями во время послегнездовых перемещений.

Таблица 16. Корреляции между датами начала, середины и окончания осенней миграции у певчего дрозда и белобровика на Куршской косе, 1961-2002 гг. (коэффициент корреляции Спирмена: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

Вид		Дата отлова 5% птиц	Медианная дата	Средняя дата	Дата отлова 95% птиц
<i>T. philomelos</i>	Дата отлова 5%		0.483*	0.606**	-0.601
	Медианная дата			0.836**	0.284
	Дата отлова 95%			0.305	
<i>T. iliacus</i>	Дата первого отлова	0.576**	0.383*	0.353*	0.019
	Дата отлова 5%		0.599**	0.637**	0.101
	Медианная дата			0.894**	0.230
	Дата отлова 95%			0.222	

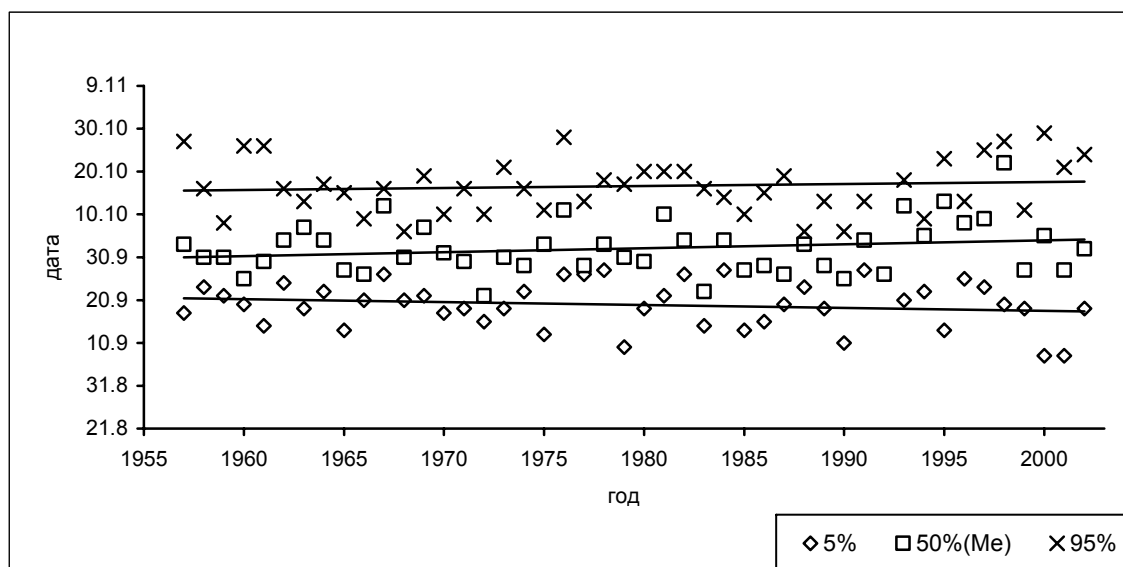


Рисунок 21. Многолетняя динамика сроков осеннего пролета певчего дрозда на Куршской косе, 1958-2003 гг. Регрессионный анализ: дата отлова 5% $F=2.22$, $P=0.144$; медианная дата $F=2.46$, $P=0.124$; дата отлова 95% $F=0.42$, $P=0.519$.

Как показал регрессионный анализ, временной промежуток между датами отлова 5% и 50% особей с годами достоверно увеличивается ($F=5.98$, $P=0.018$). Увеличения численности отловленных птиц во время осенней миграции в последние годы при этом не наблюдалось

($F=0.12$, $P=0.73$). С целью проверки возможного влияния сроков послегнездовых перемещений на медианную и среднюю даты пролета, для периода с 1972 по 2003 гг. нами дополнительно была проанализирована многолетняя динамика сроков осенней миграции молодых жирных певчих дроздов (с баллом жирности не менее 3), полагая, что они являются уже мигрирующими особями (Bairlain et al., 1995). Достоверных долговременных изменений сроков миграции у этой группы особей также не было обнаружено (для медианной даты отлова $F=3,05$, $P=0,091$).

В отличие от певчего дрозда, у белобровика выявлено достоверное смещение сроков осенней миграции на более позднее время (рис. 22). Эта тенденция наблюдается как в отношении медианной и средней дат отлова, так и для даты отлова первой птицы. Интересно, что такая характеристика начала пролета, как дата отлова 5% птиц не изменилась. Раннее завершение стационарного отлова (к 1 ноября) не дает возможность судить об истинных тенденциях сроков окончания осеннего пролета у белобровика.

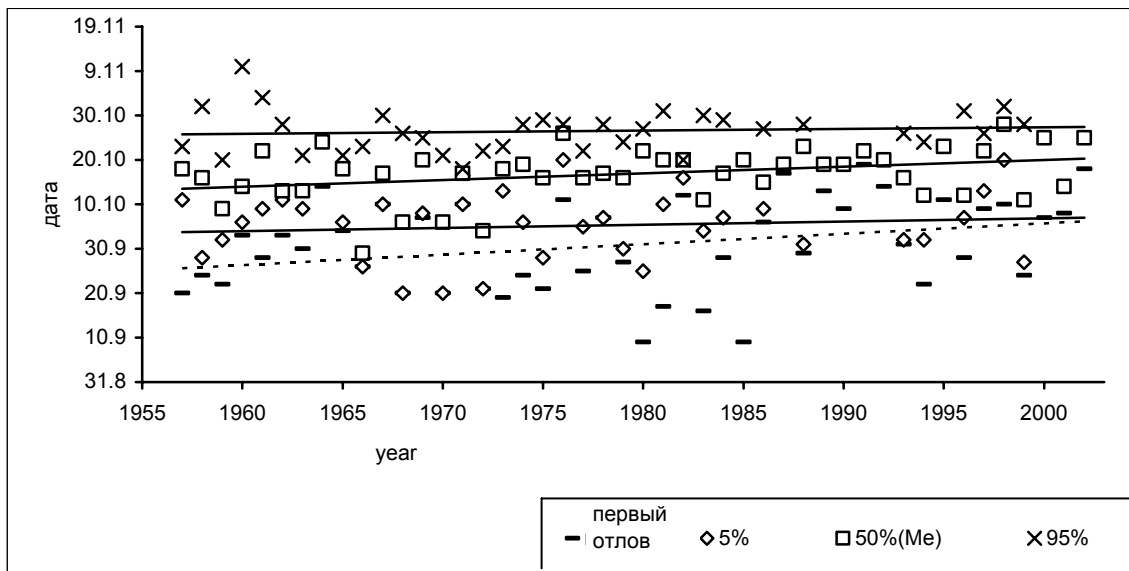


Рисунок 22. Многолетняя динамика сроков осеннего пролета дрозда белобровика на Куршской косе, 1958-2003 гг. Регрессионный анализ: дата первого отлова $F=4.57$, $P=0.038$; дата отлова 5% $F=3.05$, $P=0.089$; медианная дата $F=5.69$, $P=0.021$; средняя дата $F=4.88$, $P=0.032$; дата отлова 95% $F=1.18$, $P=0.284$).

Корреляционный анализ показал, что многолетние флуктуации сроков осенней миграции основной массы птиц (медианы и средней) у обоих видов дроздов значимо связаны между собой (табл. 17). Это означает, что если в данный год на Куршской косе наблюдается более поздняя осенняя миграция у певчего дрозда, то более поздняя миграция, скорее всего, будет отмечена и у белобровика.

Таблица 17. Корреляция между сроками отлова (5% птиц, медианной, средней датами отлова и отлова 95%) певчего дрозда и белобровика в период осенней миграции на Куршской косе, 1964-2003 гг. (коэффициент корреляции Спирмена: $*P < 0.05$).

Виды	Дата отлова 5% птиц	Медианная дата	Средняя дата	Дата отлова 95% птиц
<i>T. philomelos</i> / <i>T. iliacus</i>	0.297	0.409*	0.495*	0.300

4.3.2. Влияние температуры на сроки осенней миграции дроздов

На сроки осенней миграции могут влиять весенние, летние и осенние температуры воздуха. Температуры весны и лета могут определять сроки размножения дроздов (Хохлова, 2011). Летние и осенние температуры влияют на сроки пролета опосредовано, через формирование кормовой базы, определяя время появления и обилие ягод, которыми активно питаются дрозды. Нами была проанализирована связь сроков осенней миграции обоих видов дроздов с температурным режимом: а) весной и летом в регионе их возможного гнездования (Ленинградская область) и б) осенью в нашем районе во время миграции. У обоих видов дроздов выявлена связь сроков осенней миграции на Куршской косе только с летними температурами в районах их предполагаемого размножения: у певчего дрозда с июньской и июльской, у белобровика с июльской температурой (табл. 18). Если выявленные связи не являются случайными, то это означает, что после более холодного лета наблюдается более поздняя осенняя миграция. Значимой связи сроков осенней миграции с осенними температурами воздуха в Калининградской области у обоих видов дроздов не обнаружено (табл. 19).

Таблица 18. Корреляция между сроками осенней миграции у дроздов на Куршской косе и среднемесячными температурами воздуха ($^{\circ}\text{C}$) в Ленинградской области в 1959-2003 гг. (35 лет, коэффициент корреляции Спирмена: $*P < 0.05$).

Вид	Дата осеннего пролета	$T^{\circ}\text{C}$ Март	$T^{\circ}\text{C}$ Апрель	$T^{\circ}\text{C}$ Май	$T^{\circ}\text{C}$ Июнь	$T^{\circ}\text{C}$ Июль
<i>T. philomelos</i>	5% птиц	0.023	-0.250	0.055	-0.144	-0.050
	Медиана	-0.011	-0.077	0.168	-0.418*	-0.342*
<i>T. iliacus</i>	5% птиц	0.179	0.006	0.004	-0.017	-0.319*
	Медиана	0.177	0.092	-0.060	-0.244	-0.103

Таблица 19. Корреляция между сроками осенней миграции у дроздов на Куршской косе и среднемесячными температурами воздуха (°С) в Калининградской области в 1959-2003 гг. (значения коэффициент корреляции Спирмена).

Вид	Дата осеннего пролета	Т °С Август	Т °С Сентябрь	Т °С Октябрь
<i>T. philomelos</i>	5% птиц	0.099	-0.211	-0.060
	Медиана	-0.007	0.241	0.175
<i>T. iliacus</i>	5% птиц	-0.031	-0.003	0.105
	Медиана	-0.088	0.213	-0.098

4.4. Заключение

Обнаруженное нами смещение сроков весенней миграции на более ранние календарные даты у певчего дрозда и белобровика подтверждает наметившиеся тенденции, которые в последние десятилетия отмечают разные авторы для многих видов ближних и дальних мигрантов: в Прибалтике (Соколов, 2006; Sokolov et al., 1999; Žalakevičius et al., 2006), в Норвегии (Forchhammer et al., 2002), в Финляндии (Lehikoinen et al., 2004), в Германии (Hürppor, Hürppor, 2003), в Англии (Mason, 1995; Sparks, Mason, 2001), Чехии (Hubálek, 2003; Hubálek, Šarek, 2008) и других европейских странах.

Большинство исследователей связывают ранние прилеты птиц с положительной тенденцией индекса NAO (Северо-Атлантической Осцилляции). Связь сроков весеннего пролета с NAO наблюдается у обоих видов дроздов в наших исследованиях. Наблюдаемые позитивные тенденции изменения индекса NAO отражают усиление атмосферной циркуляции над Атлантикой. Как результат, мы наблюдаем усиление западного переноса воздушных масс, что соответственно приводит к росту зимней и ранневесенней температуры воздуха в западной, центральной и северной Европе (Hurrell, 1995; Sparks, Carey, 1995; Post et al., 2001; Nott et al., 2002). Именно рост весенних температур воздуха как фактор, определяющий обилие и доступность кормовых ресурсов для мигрирующих весной птиц, многие авторы считают главной причиной изменения сроков пролета (Sokolov, 2000; Both, Visser, 2001; Sparks et al., 2003).

Кроме уже известного факта повышения ранневесенней температуры воздуха, нами установлена тенденция увеличения повторяемости юго-западных ветров, являющихся попутными для многих видов птиц весной в западной и центральной Европе на протяжении всего участка миграционной трассы от ЮЗ Франции до южной Прибалтики. Эта тенденция наблюдается в апреле, когда проходит массовая миграция дроздов. Связь сроков весенней

миграции певчих дроздов в Прибалтике с повторяемостью, а также скоростью попутных ветров очевидна. В марте сроки первой половины миграции связаны с ветрами в СЗ области зимовки; в апреле практически все этапы пролета певчих дроздов связаны с попутными ветрами на участке от северной Франции до Ю Прибалтики. Майские ветра на Ю и ЮВ Балтийского региона влияют на сроки окончания пролета. Повторяемость попутных ЮЗ ветров в апреле объясняет порядка 50% вариации сроков весеннего пролета певчих дроздов в ЮВ Прибалтике, а в марте и апреле, даже 60% вариаций.

У певчего дрозда изменение сроков весеннего пролета также связано с повышением температуры воздуха, но лишь в марте в районе зимовки и частично на трассе миграции в апреле. Температурный режим объясняет не более 30% вариаций сроков пролета.

Таким образом, более ранние сроки прилета дроздов в Балтийский регион обусловлены изменением преимущественно ветровой ситуации в Европе. На практике это выражается в ускорении темпа прохождения миграционной трассы за счет использования большего числа ночей с благоприятными для миграции попутными ветрами и, возможно, увеличением их скорости (Sinelschikova et al., 2007). На наш взгляд, участвовавшие попутные ветра в последние десятилетия обеспечивают ускорение «переноса» птиц над Европой в северо-восточном направлении, а более высокие весенние температуры воздуха позволяют птицам «закрепиться» на достигнутых территориях в более ранние календарные сроки. В ином случае мы бы регулярно наблюдали обратную миграцию – явление, известное для ближних мигрантов, «опередивших» наступление весны (Eriksson, 1970). Высокая степень скоррелированности между собой сроков пролета у певчего дрозда и белобровика, вида, также зимующего в основном в ЮЗ Европе, позволяет предполагать, что сроки весеннего пролета у обоих видов определяются одними и теми же причинами.

Четкого понимания причин изменения сроков осенней миграции у некоторых видов птиц пока нет. Несмотря на значительные межгодовые колебания, сроки осенней миграции у певчего дрозда в восточной Прибалтике, на протяжении 45 лет существенно не изменились. А вот в отношении белобровика можно говорить о значимом тренде задержки осенней миграции. По данным немецких исследователей (Северное море, о. Гельголанд) у 19 видов ближних мигрантов обнаружена тенденция начинать осеннюю миграцию в 80-е годы позже обычного, в среднем на 10 дней, что авторы связывают с влиянием отмеченного в этот период значительного потепления климата (Glaubrecht, 1993; Moritz, 1993; Vogel, Moritz, 1995). О более поздних сроках осенней миграции у ряда видов в последние десятилетия пишут и другие европейские исследователи, объясняя этот феномен тем, что в теплые годы птицы дольше остаются в районе гнездования (Sparks, Mason, 2001; Bairlein, Winkel, 2001). Исследования миграционного поведения у содержащихся в неволе черных дроздов из оседлых и перелетных

популяций Германии показали, что миграционная активность птиц может определяться не только генетическими, но и внешними факторами, в частности наличием доступного корма (Partecke, Gwinner, 2003). Снижение миграционной активности при обилии пищи наступает, начиная со второго года жизни.

Замедлением темпов передвижения птиц по миграционной трассе можно отчасти объяснить и тот факт, что на более южных ее участках, например в Германия (Fiedler, 2003), мы уже видим смещение сроков осенней миграции певчего дрозда, а в более северных районах (Калининградская обл.) его еще практически не заметно. Известно, что в теплые годы дрозды способны перезимовывать в пределах гнездовой части ареала. Так, например, в последние годы белобровик стал обычным зимующим видом в Калининградской области (Гришанов, Беляков, 2000).

Существует мнение, что влияние потепления климата на задержку осенней миграции птиц может проявляться не столько через осенние температуры, слабо изменившиеся в Европе за последние полвека (Easterling et al., 1997), сколько опосредованно, через весенние температуры. Благодаря раннему прилету и гнездованию, продолжительность репродуктивного периода у полициклических видов увеличивается за счет увеличения числа пар, успевающих вырастить вторые выводки (Jenni, Kéry, 2003). Частичное подтверждение этому мы находим у обоих видов дроздов: временной промежуток между началом (5% особей) и серединой осенних перемещений (50% особей) с годами достоверно увеличивается. Правда, надо учитывать, что молодняк из вторых выводков приступает к осенним перемещениям в более раннем возрасте, чем из первых, как, например, это было показано на большой синице (Vojarinova et al., 2002).

Связи сроков миграции с осенними температурами воздуха в ЮВ Прибалтике мы не выявили ни у одного из исследуемых видов дроздов. Ранее такой связи также не было обнаружено и у других видов воробьиных на Куршской косе (Sokolov et al., 2001). Сроки осенней миграции обоих видов дроздов в нашем районе также оказались не связаны с апрельскими или майскими температурами. А вот с летними температурами воздуха (июнь - июль) в местах предполагаемого размножения (Ленинградская обл.) - связаны значимо. После более холодного лета после ранней весны (что с конца XX века наблюдается все чаще) осенняя миграция проходит позднее (Sinelschikova, Sokolov, 2004). В отличие от весны, температурный режим июня и июля в северной Европе значимо не изменился в сторону потепления, причём июль стал даже чуть холоднее. В Карелии и Ленинградской области на июнь и начало июля приходится разгар вторых кладок у дроздов (Хохлова, 2011). Можно предполагать, что в Карелии при сравнительно бедной кормовой базе (Хохлова, 2011), в холодные и дождливые лета, когда эмбриональная и птенцовая смертность выше, последние успешные кладки и выводки появляются позднее.

Особенностью годового цикла дроздов, гнездящихся в северной Европе, является летняя ночная миграция в ССВ направлении (Большаков, Резвый, 1975, 1981; Резвый, Большаков, 1987). Наиболее вероятная «цель» этой миграции – ягодники северной тайги – неограниченный источник корма в предмиграционный период. Известно, что сроки цветения и созревания дикорастущих ягод зависят от летних температур и уровня осадков (Соловьев и др., 2011). В особенно жаркие годы начало созревания может опережать норму на 14-18 дней. В холодное и дождливое лето, наоборот, созревание ягод, например брусники, цветущей в июне происходит позднее (Прокопьева, 2006). Поэтому в такие годы можно ожидать более позднюю осеннюю миграцию у дроздов, активно питающихся ягодами. Однако эта версия не объясняет причин задержки осенней миграции у других видов птиц, которые не едят ягод.

На наш взгляд, задержка осенней миграции у дроздов, может объясняться совокупностью общих и видоспецифичных факторов, связанных в первую очередь с изменением климата. Теплые зимы и весны, а также ветровая ситуация в Европе, усиливающая западный перенос, благоприятствуют более раннему прилету птиц, что пролонгирует репродуктивный сезон. Отчасти понижение летних температур в районах гнездования может задерживать сроки появления вторых кладок и выводков. В годы более позднего созревания ягод из-за холодного лета мы также можем наблюдать более позднюю осеннюю миграцию дроздов.

Судя по обзорным работам (Борисенков, 1982; Еськов, 2004; Соколов, 2010), охватывающим геологические эпохи, в кайнозой неоднократно периоды потепления климата намного более значительные, чем сейчас, сменялись существенными похолоданиями. Однако стремительные темпы изменений климатического и геофизического облика планеты, которые мы наблюдаем последние десятилетия, ставят под угрозу исчезновения или катастрофического сокращения численности многие виды растений и животных, от планктонных форм до высших. Европейские виды дроздов кажутся достаточно пластичными в отношении современных климатических изменений. Численность певчего дрозда на пролете, отмечаемая на орнитологических станциях, за последние 20-50 лет в целом не изменилась. В то время как численность белобровика, который зимует примерно в тех же регионах, что и певчий дрозд, резко сокращается, начиная с 80-х годов прошлого века (Sokolov et al., 2001). Трудно сказать, связан ли обвал численности белобровика, который, по мнению Т. Ю. Хохловой (2011), является наиболее адаптированным к условиям северо-западной тайги видом дроздов, с событиями на местах зимовок, или же это следствие сильно возросшего антропогенного влияния в местах его гнездования (где на протяжении последних десятилетий проводятся чудовищные вырубki). Тем не менее, сокращение численности ряда широко распространенных видов воробьиных наблюдается по всей Европе (Sokolov et al., 2001).

Глава 5. Ритм полетной активности дроздов

5.1. Вводные замечания

Суточный ритм активности воробьиных птиц в период сезонных миграций представляет собой чередование полета и остановок (Чернецов, 2010; Barlein, 1992). Миграционный полет складывается из трех основных форм поведения – старта, собственно полета и посадки. Применительно к ночным мигрантам из отряда воробьиных, включая дроздов, общепринятая схема ночной миграционной активности предполагает: 1) синхронный взлет всех птиц вскоре после захода солнца (в интервале между 1-ым часом после захода и окончанием вечерних навигационных сумерек), 2) полет в течение нескольких часов (1-4 часов), 3) постепенное прекращение полета. После полуночи все, либо подавляющее большинство птиц садятся (Berthold, 1996, 2001; Kerlinger, Moore, 1989). Такое представление сформировалось на основе радарных наблюдений. Для сухопутных птиц, таких как дрозды, эта схема применима только в случае миграции над экологически благоприятными территориями (сушей). Более того, предполагается, что типичные ночные мигранты не совершают миграционные полеты в дневное время. Установленные для этих птиц «специальные утренние перелеты», выполняют две функции: 1) компенсация смещения по трассе миграции, вызванного ветровым дрейфом в период предшествующего ночного полета (Gauthreaux, Able, 1970; Gauthreaux, 1978; Moore, 1987), 2) выполнение обратной миграции (Eriksson, 1970; Bigman, 1980; Moore, 1990). Другие формы дневных перемещений ночных мигрантов связаны преимущественно с поиском благоприятных мест для кормежки и небольшими перемещениями в пределах выбранного для остановки района. Тем не менее, известно, что в период сезонных миграций дрозды демонстрируют и ночную и дневную формы полетной активности (Alerstam, 1975; Bolshakov et al., 2002d; Huttunen, 2004a). Вопрос о временном соотношении ночной и дневной форм миграционной активности и о статусе птиц, вовлеченных в ночные и дневные перемещения, остается открытым и требует специальных исследований. В настоящем разделе представлены данные о слабо изученной стороне миграционного поведения дроздов, касающихся ритма именно ночной полетной активности.

5.2. Динамика пролета в течение ночи

5.2.1. Весенняя миграция

Весной на Куршской косе, судя по результатам лунных наблюдений, интенсивность миграции дроздов во второй половине ночи выше, чем в первой: в 4.6 раза в конце марта и в среднем в 2.0 раза в апреле. В мае, когда мигрирует в основном только певчий дрозд, но уже в незначительных количествах, численность птиц в первой половине ночи, наоборот выше, в

среднем в 2.1 раза, чем во второй. В первой половине ночи массовая миграция (более 1000 птиц/час·км) происходит в 11% ночей, а во второй – в 24% ночей. Максимальные значения численности летящих дроздов весной достигают 10 120 и 8 430 птиц/км·час в первой половине ночи и второй соответственно (табл. 20).

Таблица 20. Значения среднего и максимального показателя интенсивности пролета MTR (птиц/ км · час) у дроздов в первой и второй половине ночи на Куршской косе весной (результаты лунных наблюдений, 1977-2004 гг.).

Даты	Март		Апрель			Май		
	2 – 21.3	22 –31.3	1 –10.4	11 – 20.4	21-30.4	1-10.5	11-20.5	21.5-9.6
Первая половина ночи, Средняя MTR	10	170	330	2040	1390	230	140	30
Первая половина ночи, Максимальная MTR	160	720	1670	5360	10120	870	1050	110
Вторая половина ночи, Средняя MTR		780	600	4530	3120	120	60	80
Вторая половина ночи, Максимальная MTR		2000	2490	8430	3420	580	310	630

Почасовая динамика ночной миграции весной рассмотрена для ночей вокруг полнолуния, когда наблюдениями была охвачена большая часть ночи (рис. 23). Значком «+» помечены часы после захода, значком «-» часы перед восходом солнца. В марте, при продолжительности ночи около 12 часов, пик численности приходился на +9-ый час после захода солнца, т.е. конец ночи. В апреле - на середину и вторую половину ночи - + 5 -+7 часы, при продолжительности ночи порядка 10 часов. В мае в условиях коротких ночей (8 часов) пик миграции наблюдается во втором (+2) часу после захода солнца.

Более интенсивная миграция дроздов во второй половине ночи весной, вероятно, связана с особенностями временного графика стартовой и посадочной активности птиц (см. подглавы 5.3 и 5.4). Обратная картина, наблюдаемая в мае, отражает ритм полетной активности певчих дроздов в условиях короткой ночи в конце сезона миграции. Ясно прослеживается смещение пика интенсивности пролета весной с конца ночи на ее начало. Однозначно объяснить это явление пока не удастся. В определенной степени наблюдаемое смещение пика интенсивности пролета может отражать пространственное распределение птиц на трассе миграции к югу от района исследования. При поступательном продвижении основной массы дроздов на север в течение сезона, плотность птиц к югу от Куршской косы в марте - начале апреля нарастает, и во время ночного пролета дрозды отмечаются в месте наблюдения преимущественно во второй

половине ночи. Основная масса птиц весной может стартовать с п-ва Хель на территории Польши в 200 км от места наблюдения и попадать в поле зрения наблюдателя во второй половине ночи. В мае в конце пролета численность дроздов, еще продолжающих миграцию и распределенных южнее Куршской косы совсем не велика, и тогда летящие птицы в основном отмечается вскоре после старта.

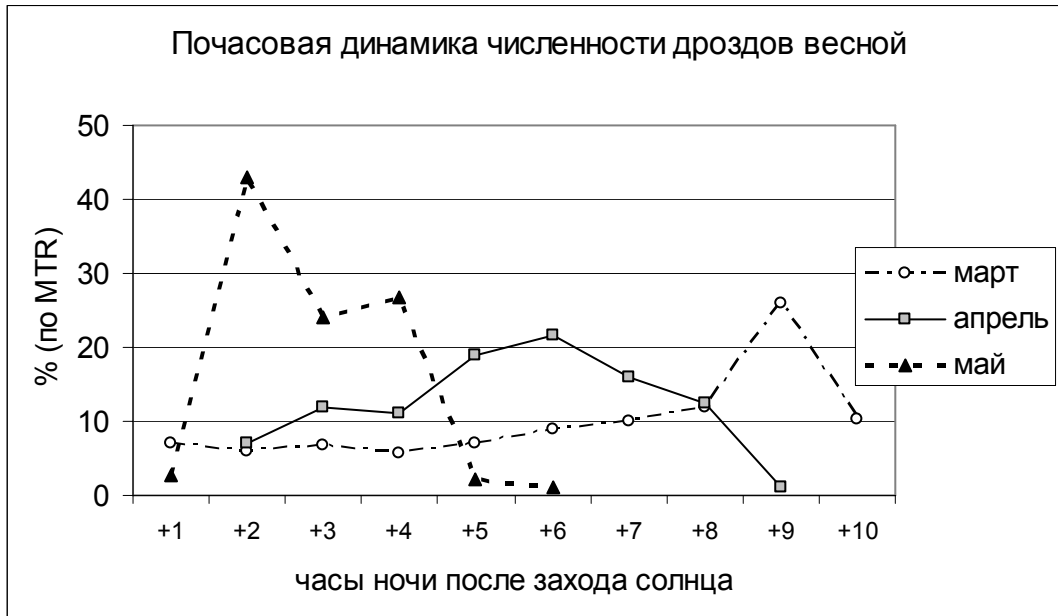


Рисунок 23. Почасовая динамика интенсивности ночной миграции дроздов весной на Куршской косе.

(по оси ординат - доля пролетевших птиц, рассчитанная по MTR).

Март - 3 года, 4 ночи, 34 птицы, суммарная MTR 5000 птиц/км·час

апрель - 9 лет, 18 ночей, 1157 птиц, 130000 птиц/км·час

май - 6 лет, 12 ночей, 113 птиц, 14000 птиц/км·час).

5.2.2. Осенняя миграция

Осенью на Куршской косе интенсивность пролета дроздов в первой половине ночи по многолетним данным в среднем в 1.6 раза выше, чем во второй. Только в начале периода массовой миграции (8-19 сентября) наблюдается обратная картина: средняя и максимальная численность птиц во второй половине ночи в 3.5 и 3.1 раза выше, чем в первой. По-видимому, именно в этот период происходят первые массовые вторжения в район Куршской косы дроздов из севера восточной Прибалтики. Максимальные значения численности дроздов осенью оказываются ниже, чем весной, - 8480 и 3920 птиц/км·час в первую и вторую половины ночи соответственно. Высокая численность летящих дроздов (более 1000 птиц/км·час) регистрируется только в период с 18 сентября по 7 октября и наблюдается в 38 – 43% ночей с миграцией (табл. 21).

Динамика численности миграции по часам ночи специально исследована нами лунным методом для ясных ночей вокруг полнолуния с интенсивной миграцией, когда наблюдениями была охвачена практически вся ночь в 1977-1978 гг. В сентябре численность летающих дроздов достигает максимума в четвертом (+4), а в октябре в пятом часу (+5) после захода солнца и сохраняется на высоком уровне на протяжении последующих 4-5 часов (рис. 24). Такая динамика численности летающих птиц, в первую очередь, определяется временным графиком полетной активности дроздов осенью, когда значительная часть дроздов остается на земле в первую половину ночи. В среднем несколько более интенсивный пролет дроздов осенью в первой половине ночи, по сравнению со второй, определяется ритмом полетной активности певчего дрозда, составляющего осенью 78% всех дроздов, а в сентябре – первой декаде октября 98-86% дроздов (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»). Наконец, осенью миграция дроздов проходит в более сложных погодных условиях, и значительное число птиц вынуждено прекращать полет в разное время ночи. При доминировании осенью встречно-боковых западных ветров птицы часто вынуждены заканчивать полет раньше, чем весной, когда доминируют попутные ЮЗ ветра (см главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»).

Таблица 21. Значения средней и максимальной MTR (птиц/час · км) дроздов в первой и второй половине ночи на Куршской косе осенью (результаты лунных наблюдений, 1977-2004 гг.).

Даты	Август		Сентябрь			Октябрь		Ноябрь
	19 – 28.8	29.8 – 7.9	8 – 17.9	18 – 27.9	28.9 – 7.10	8 – 17.10	18 – 27.10	28.10 – 6.11
Первая половина ночи, Средняя MTR	90	300	290	1560	1440	980	350	270
Первая половина ночи, Максимальная MTR	540	1400	1190	5740	8480	5490	1210	910
Вторая половина ночи, Средняя MTR	10	220	1010	1070	1040	540	220	160
Вторая половина ночи, Максимальная MTR	50	1030	3690	3920	4890	1650	670	450

Тем не менее, достаточно высокие плотности в период массовой миграции во второй половине ночи осенью, а весной также и в конце ночи, могут быть связаны с особенностью положения Куршской косы, разделяющей водные пространства Балтийского моря и Куршского залива. В часы посадки птицы, летающие над морем и заливом, стягиваются к косе, что определяет их повышенную концентрацию. Весной, при доминировании попутных ветров,

когда массовая посадка, как правило, происходит в конце ночи (раздел 5.4.2), мы часто отмечаем высокие плотности дроздов во второй половине ночи. Осенью, в условиях доминирования боковых ветров, многие птицы не только начинают полет достаточно поздно (раздел 5.4.3), но и начинают садиться уже в середине ночи. Максимальные плотности осенью наблюдаются в середине ночи. Заметим, что в радарных работах, например, где птиц отслеживали над иным типом ландшафта – над сушей (Alerstam, 1976), либо над морем (Hurrup, Hill, 2007), предпосадочного всплеска численности не отмечали.

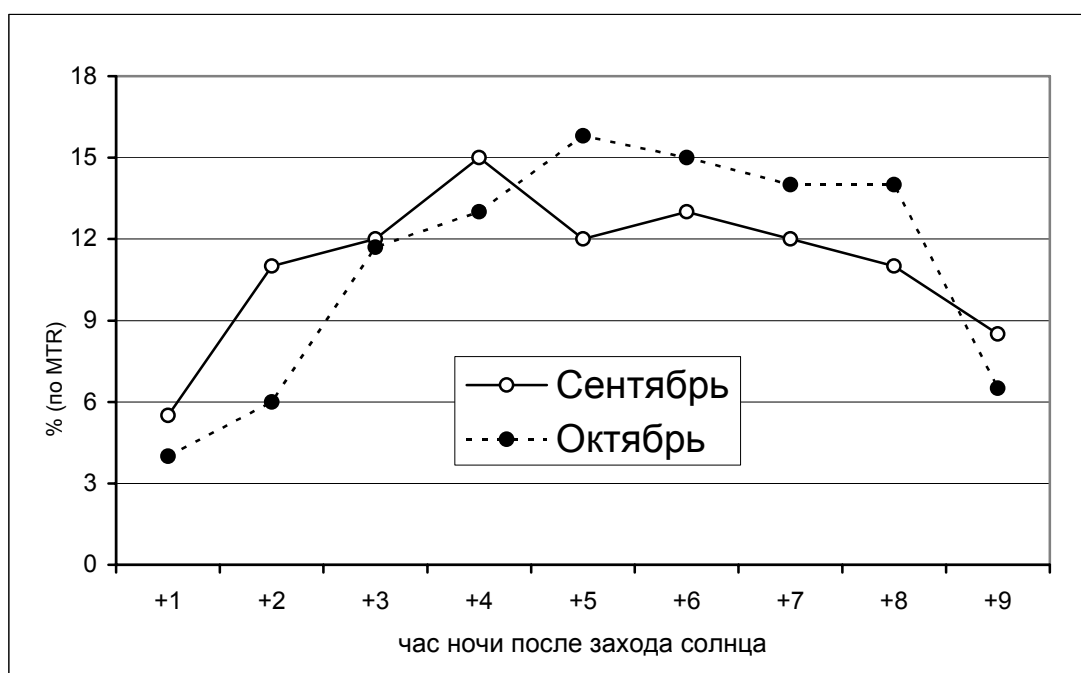


Рисунок 24. Почасовая динамика интенсивности ночной миграции дроздов осенью на Куриской косе.

Сентябрь - 2 года, 5 ночей, 230 птиц, суммарная MTR = 44400 (птиц/км · час)

Октябрь - 2 года, 4 ночи, 218 птиц, MTR = 23000 (птиц/км · час)

5.3. Старт ночного полета

Представленный в этом разделе материал собран преимущественно К.В. Большаковым, С.П. Резвым и В.Н. Булюком с 1977 по 1998 гг. Часть данных опубликована (Большаков, Резвый, 1975; Большаков, 1992; Bolshakov et al., 2000a; Bolshakov, Bulyuk, 2001). Не опубликованные ранее данные, включая ряд дополнений, использованы в настоящем разделе работы для целостного понимания явления ночной миграции дроздов.

5.3.1. Весенняя миграция

Данные наших наблюдений опровергают устоявшееся мнение о синхронном старте воробьиных птиц в начале ночи. Наоборот, весной, а также и осенью (раздел 5.3.2), период

взлетной активности у разных видов дроздов растянут на 7-11 часов (11 часов у певчего дрозда, 9 часов у черного, 8 часов у белобровика и 7 часов у рябинника): от последнего часа перед заходом солнца вплоть до десятого часа после захода.

Весной часть дроздов начинает ночной полет еще до захода солнца, самое раннее – за 55 минут до захода. Доля птиц, начинающих полет в это время, невелика: от 1% у певчего дрозда до 15% у черного. Старт ночного полета до захода солнца весной наиболее выражен у рябинника. Взлетная активность рябинников до захода солнца не связана с дневной формой миграции. Весной свыше 90% стай взлетает после полного завершения дневных перемещений. Около 97% птиц, начавших полет в интервале –55 - +54 мин относительно захода солнца, не прекращают полет до наступления темноты (Большаков, 1992).

Позднее первого часа после захода солнца, т.е. после наступления темноты (навигационных сумерек), начинают полет около 67% черных дроздов, 92% певчих и 94 % белобровиков. Среднее время начала ночного полета было точно определено лишь у черного дрозда и певчего, и составляет 145 и 189 мин после захода солнца. Весной более половины черных и певчих дроздов начинают ночной полет спустя 2.5 – 3.0 часа после захода солнца.

Для сравнения, визуальные наблюдения за зарянками, полученные теми же методами, дали очень близкие результаты. Весной время старта зарядок (ближних мигрантов) растянуто вплоть до +10 часа после захода солнца при медианном времени стартов 152 мин после захода (Bolshakov, Bulyuk, 1999). Однако у дальних мигрантов, таких как тростниковая камышевка и барсучок, время старта ограничено первой половиной ночи (Bolshakov et al., 2000a, 2003a, 2003b).

5.3.2. Осенняя миграция

Осенью в восточной Прибалтике у разных видов дроздов время взлета первых птиц сходно и составляет около 26-35 минут после захода солнца (табл. 22). В некоторые даты первые птицы могли стартовать не только в начале ночи, но даже в +5 или +8 часах после захода солнца.

Временное расписание взлетной активности дроздов таково, что половина птиц остается на земле в течение первых четырех и даже шести часов после захода солнца. Часть особей начинает полет осенью всего за 2-3 часа до восхода солнца, а одиночки даже позднее. Белобровики и черные дрозды, мигрирующие осенью чуть позднее в условиях более продолжительной ночи, чем певчий дрозд, и начинают ночной полет в среднем на 1.3 – 3.6 часа позже (медианы 250 мин, 386 мин и 172 мин после захода солнца, соответственно) (табл. 23).

Таблица 22. Начало миграционного полета (старт первой птицы) у дроздов осенью (Куршская коса, наблюдения 1990-1995 гг.).

Вид	Интенсивность стартовой активности, птиц/ночь	Число ночей	Начало миграционного полета		
			Самый ранний старт, мин после захода солнца	Вариации, часы после захода солнца	Медиана, мин после захода солнца
<i>T. philomelos</i>	10 - 88	33	32	I - V	47
<i>T. merula</i>	5 - 24	8	26	I - VII	136
<i>T. iliacus</i>	5 - 18	11	26	I - VIII	131

Таблица 23. Временной график ночных стартов у дроздов в период осенней миграции (Куршская коса, 1990-1995 гг.) (из Bolshakov et al., 2002d).

Вид	Сезон массовой миграции	Продолжи- тельность ночи, ч	Число опознан- ных птиц	Продолжи- тельность взлетной активности, часы после захода солнца	Ме времени стартов, минуты после захода солнца	Доля (%) птиц стартовавших в I и II часах после захода солнца
<i>T. philomelos</i>	10.9 - 12.10	10.9 – 13.3	745	I - X	172	30.2
<i>T. merula</i>	12 – 23.10	13.3 – 14.1	63	I - XII	386	24.7
<i>T. iliacus</i>	4 - 21.10	12.7 – 14.0	102	I - XII	250	20.5

Осенью певчий дрозд мигрирует в условиях больших изменений продолжительности ночи от 9 до 14 часов. С увеличением продолжительности ночи дрозды начинают стартовать в среднем позже относительно захода солнца (табл. 24). У этого вида имеют место значительные колебания времени старта от ночи к ночи (табл. 25) между соседними датами, в период волн миграции и пауз между ними (Bolshakov, Bulyuk, 2001).

Таблица 24. Сезонные изменения во временном расписании ночных стартов певчего дрозда осенью на Куршской косе, 1990-1995 гг. (из: Bolshakov et al., 2002d).

Сезон	Продолжительность ночи, часы	Число опознанных птиц	Продолжительность стартовой активности, часы после заход солнца	Ме, мин после захода солнца	Достоверность различий По критерию Колмогорова-Смирнова
10 – 25.9	10.9 - 12.1	272	I - X	142	$\lambda=3.32>1.95$; $P<0.001$
26.9 –12.10	12.1 - 13.3	385	I - X	201	

Таблица 25. Вариации времени стартовой активности и певчего дрозда от ночи к ночи на Куршской косе, 1990-1995 гг. (из: Bolshakov, Bulyuk, 2001).

Интенсивность взлетной активности, птиц/ночь	Сезон	Количество ночей	Продолжительность стартовой активности, часы	Ме, мин После захода солнца
21 – 88	10.9 - 8.10	12	3 – 9	6 – 385

У наиболее массового вида, певчего дрозда, медианы времени стартов весной (189 мин после захода) и осенью (172 мин) практически одинаковы. Основная масса певчих дроздов стартует в конце 3-го, начале 4-го часа ночи. Другие виды (черный и белобровик) стартуют еще позднее. Растянutosть графика взлетной активности на несколько часов после захода солнца, при смещении медианы времени старта на вторую четверть ночи (у певчего), или на более позднее время (у белобровика и черного дрозда) оказываются крайне выгодными для дроздов по следующим причинам:

- 1) птицы имеют возможность использовать первую половину ночи для завершения процессов утилизации пищи. Это особенно важно в случае интенсивной вечерней кормежки и значительном сокращении длины дня осенью;
- 2) птицы могут своевременно реагировать на изменения погоды и начинать полет немедленно при переходе к благоприятной синоптической ситуации. При жестком графике взлетной активности такая возможность была бы ограничена;

3) птицы получают возможность оптимально использовать весь объем астрономической информации в период не только захода солнца и вечерних сумерек, но в первую половину ночи. Особенно важно это может быть в условиях значительной облачности, ограничивающей видимость астроориентиров;

4) птицы могут мигрировать при низком уровне жирности, совершая короткие броски в конце ночи, заканчивая полет на рассвете.

Данные, полученные для ряда видов ближних и дальних мигрантов, говорят, что растянутость стартовой активности осенью также вполне типичное явление среди воробьиных (Чернецов, 2010). Зарянки могут стартовать вплоть до +10 часа после захода солнца при медиане времени 283 минуты (Bolshakov, Bulyuk, 1999). Птицы из объединенной группы дальних мигрантов (пеночки, камышевки, мухоловки) стартуют с +1 по +8 час после захода солнца при медиане времени 152 мин (Bolshakov, Bulyuk, 2001).

5.4. Прекращение ночного полета

5.4.1. Особенности поведения птиц, прекращающих ночной полет

Поведение европейских дроздов, связанное с прекращением полета, практически не изучено. Исследования площадочным методом (Большаков, 1977 а,б; Большаков, Булюк, 1978; Большаков, Резвый, 1976; Резвый, Большаков, 1987), а также с помощью метода горизонтальных прожекторов и приборов ночного видения, выявили следующие особенности:

- 1) У дроздов разных видов снижение высоты при ночном полете происходит постепенно. Случаев резкого спуска с большой высоты с последующей посадкой в темноте пока не установлено. Резкое снижение, сопровождаемое характерным звуком «падающей» птицы, проявляется у дроздов в оба сезона только в утренние часы;
- 2) На последнем этапе полета перед посадкой в темноте птицы летят почти горизонтально, следуя неровностям рельефа, огибая естественные препятствия и постепенно снижая высоту над открытыми участками;
- 3) Прямыми наблюдениями установлено, что посадка в темноте, даже в условиях полной луны, происходит непосредственно на землю и часто сопровождается слышимым звуком «удара». Посадка в кроны деревьев в темноте отмечена только около освещенных сооружений и также часто сопровождается шумом;
- 4) В период утренних сумерек, когда линия горизонта уже хорошо видна, дрозды регулярно садятся в кроны деревьев, подлетая к ним, против ветра с явно сниженной скоростью полета;
- 5) У дроздов основная роль в осуществлении посадки в темноте, несомненно, принадлежит зрению. Низкая высота полета перед посадкой и замедление скорости позволяют птицам постоянно контролировать линию горизонта и осуществлять посадку на открытых местах.

Осмотры таких участков ночью обнаруживают уже приземлившихся в темноте птиц. Как правило, дрозды остаются в месте посадки до рассвета и лишь потом перелетают в ближайшие участки с растительностью.

5.4.2. Временной график прекращения ночного полета весной

Весной, как и осенью (раздел 5.4.3), дрозды прекращают полет в разное время ночи. У певчего дрозда первые птицы могут приземляться уже в начале ночи, за 7.5-5 часов до восхода солнца. По данным прожекторных наблюдений весной певчие дрозды прекращают ночной полет в интервале от –380 мин до –34 мин до восхода солнца, однако 74% птиц садится в последние два часа до восхода, а 50% в пределах короткого интервала от –61 до –25 мин до восхода. По данным площадочного метода период прекращения полета даже продолжительнее, от – 446 мин до – 25 мин до восхода, но 81% певчих дроздов приземляется в течение последних трех часов ночи (медиана –75 мин до восхода). Резкий спуск с высоты, прекращающих полет певчих дроздов, происходит весной в пределах короткого отрезка времени от –46 до –26 мин до восхода.

Белобровики весной также прекращают полет на протяжении большей части ночи в интервале от –480 мин до –26 мин до восхода, однако около 57% этих птиц приземляются в течение последних двух часов перед восходом. Резкий спуск с высоты у белобровиков также происходит только в пределах утренних сумерек, от –35 мин до –26 мин до восхода.

Хотя осенью дрозды могут так же прекращать полет в разное время ночи (раздел 5.4.3), но всё же полет до рассвета в большей степени является характерной особенностью поведения дроздов весной. По суммарным данным для четырех видов (певчего, белобровика, черного и рябинника), 58% птиц прекращают ночной полет в последние два часа ночи, а 50% в пределах ограниченного периода утренних сумерек от – 82 мин до –26 мин до восхода. В отдельные ночи с высокой посадочной активностью медианное время прекращения ночного полета варьирует от –202 мин до –45 мин до восхода солнца. Прекращение полета в форме резкого спуска с высоты ограничено примерно 20-ти минутным периодом утренних сумерек (от –46 мин до –26 мин до восхода) и характерно, по меньшей мере, для певчего дрозда, белобровика и рябинника. Посадка в предрассветные часы минимизирует риск оказаться в совершенно неподходящем биотопе и, наоборот, может способствовать быстрому поиску оптимального для миграционной остановки участка.

5.4.3. Временной график прекращения ночного полета осенью

По данным площадочного метода, осенью разные виды дроздов (певчий, белобровик, черный) прекращают полет достаточно равномерно на протяжении всей ночи, однако большее

число птиц прекращает полет в период утренних сумерек. Если темное время суток условно разделить на три периода, а общее число приземлившихся дроздов принять за 100%, то у певчего дрозда доля птиц, прекращающих полет в начале, середине и конце ночи, в целом за сезон будет соотноситься как 13, 27 и 60%. Осенью примерно в 30% ночей певчие дрозды полностью прекращают полет за 1.5 часа до восхода солнца. В 70% ночей последние летящие дрозды наблюдаются в интервале от -74 до -30 мин до восхода солнца.

Наши данные позволили выявить влияние ряда погодных факторов на временной график прекращения полета у певчего дрозда:

- (1) Осенью полет до рассвета не является доминирующей стратегией, однако при оптимальных для миграции попутных СВ ветрах около 75% дроздов прекращают полет только в конце ночи. При боковых и встречных ветрах более 35-40% дроздов прекращает полет в начале и середине ночи. При скоростях неблагоприятных ветров около 10 м/с число дроздов, прекращающих полет в начале и первой половине ночи, достигает 45-60%;
- (2) Дождь и туман вызывают более раннее прекращение полета у дроздов осенью, особенно в условиях неблагоприятных ветров. При встречных ветрах, в дождливую погоду прекращает полет в начале и середине ночи значительно большее число дроздов, чем без дождя – 57.9 и 34.5% соответственно ($P < 0.001$); при боковых ветрах скоростью 7-9 м/сек – 66.6 и 30.9% соответственно ($P < 0.01$);
- (3) В условиях тумана достоверно большее число дроздов прекращает полет в середине ночи, чем в ночи без тумана – 36.9 и 23.9%, соответственно ($P < 0.01$). Особенно сильно эффект тумана проявляется при наличии ветров неблагоприятных встречных и боковых направлений. Такие ситуации наблюдаются редко, но в этих условиях уже в начале ночи прекращает полет 44.9% дроздов (24.9% в ночи без тумана) ($P < 0.001$).

5.4.4. Продолжительность ночного полета весной

Данные по срокам старта и приземления, позволяют примерно оценить продолжительность ночного полета у дроздов весной на юге восточной Прибалтики. В 1991 г. среднее время старта 258 дроздов (из которых: певчих дроздов было опознано 47 птиц, белобровиков – 32, черных дроздов – 32, рябинников – 4, *Turdus* spp. – 143) составило +191 мин после захода солнца, и не отличалось в первой (19 марта – 4 апреля) и второй (5 апреля – 3 мая) половинах сезона миграции – 200 мин и 189 мин после захода солнца, соответственно ($P > 0.05$). Среднее время прекращения полета 131 дрозда (певчий дрозд – 29 птиц, рябинник – 6, белобровик – 1, *Turdus* spp. – 83) составило – 82 мин до восхода солнца. Медианы сезонов стартовой и посадочной активности дроздов весной 1991 г. совпадали – 5 апреля и 6 апреля, соответственно. У певчего

дрозда весной медиана времени страта оценивается в +189 мин (начало IV час) после захода, завершение полета -75мин (-II) час перед восходом.

При продолжительности ночи в медианную дату сезона 10 ч 35 мин, половина дроздов *Turdus* spp. мигрировала на протяжении около 6 часов. Продолжительность полета певчего дрозда, как самого массового в начале апреля вида, также оценивается в 6–6.5 часов. Максимальная продолжительность полета отдельных птиц могла достигать 11 часов. Весной продолжительный полет в течение ночи становится возможен благодаря благоприятным условиям доминирования попутных ветров, дующих примерно в 43% ночей, а ветров с попутной компонентой даже в 72% ночей (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»). Осенью такой продолжительный полет невозможно осуществлять регулярно, поскольку попутные ветра дуют только примерно в 14% ночей, с попутной компонентой в 33% ночей (т.е. порядка 6 ночей в месяц, в отдельные годы и того реже). Продолжительность ночного миграционного полета осенью рассмотрена в главе 8 «Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда».

5.5. Заключение

Используя собственные данные и взятые из литературных источников, мы рассмотрели время начала ночного полета у нескольких видов воробьиных мигрантов на ближние и дальние дистанции в период весеннего и осеннего пролета, полученные разными методами (табл. 26).

Вопреки классическим представлениям о расписании ночного миграционного полета, мы пришли к выводу, что время старта воробьиных растянуто в пределах нескольких часов после захода солнца. У дальних мигрантов, особенно весной в условиях короткой ночи, старты приурочены к первой половине ночи и даже первым часам после захода (половина птиц взлетает в первые три часа ночи). У ближних мигрантов, прилетающих, как правило, раньше, т.е. в условиях более продолжительной ночи старты возможны практически вплоть до рассвета. При этом медиана стартов приходится не раньше, чем на 3-ий час, а у ряда видов на 5-6 часы после захода солнца.

Весной птицы обычно стартуют раньше, чем осенью. Причем у видов (кроме певчего дрозда), для которых была определена медиана времени старта весной и осенью, различия времени старта по критерию Манна-Уитни были статистически значимы (Чернецов, 2010). Различия во времени начала полета весной и осенью могли бы объясняться разным уровнем жирности птиц, в соответствии с гипотезой Ф. Мура и Д. Аборна (Moore, Aborn, 1996), связывающей время старта и продолжительность полета с количеством накопленных энергетических запасов. Но, такой связи в явном виде не обнаруживается. Согласно ряду исследований, более «жирные» птицы склонны начинать полет раньше птиц с небольшими

Таблица 26. Медианное время старта и временной диапазон старта (римские цифры) у ночных мигрантов в Прибалтике, согласно разным методам исследования (по Чернецову, 2010).

Вид	Весна			Осень		
	Метод горизонтальных прожекторов	Метод высоких сетей	Метод телеметрии	Метод горизонтальных прожекторов	Метод высоких сетей	Метод телеметрии
<i>T. philomelos</i>	I-X 189			I-X 172		
<i>T. iliacus</i>				250		
<i>T. merula</i>	145			386		
<i>E. rubecula</i>	I-X 152		II-VII 208	I-X 283	II-XII 260	II-XIII 319
Сборная группа дальних мигрантов				I-VIII 152		
<i>A. scirpaceus</i>		I-VI 84				I-XI 128
<i>A. shoenobaenus</i>		I-VI 94	II-III 100			
<i>F. hypoleuca</i>			I-VI 145			
Литературные источники	Bolshakov, Bulyuk, 1999	Bolshakov et al., 2000; 2003a,b	Bolshakov, Chernetsov, 2004; Bolshakov et al., 2007	Bolshakov, Bulyuk, 2001; Bolshakov et al., 2002	Bulyuk, Tsvey, 2006	Akesson et al., 2001; Bolshakov et al., 2007

Примечание: римскими цифрам указаны часы ночи; арабскими жирным шрифтом – минуты после захода солнца.

жировыми запасами, но эти различия оказываются не достоверными (Bulyuk, Tsvey, 2006; Bolshakov et al., 2007). Различия в средней массе тела дроздов разных видов (молодых и взрослых) на миграционных остановках весной и осенью не подчиняются единой

закономерности. У певчего дрозда масса тела больше весной, у белобровика и молодых черных дроздов, наоборот, осенью. Межгодовые вариации массы у всех видов дроздов статистически значимы (Bolshakov et al., 2002d; Chernetsov, 2002).

Время прекращения ночного полета у дроздов может быть растянуто с начала до конца ночи и весной и осенью, но всё же при благоприятных погодных условиях чаще приурочено к предрассветным часам. В такие ночи около 50% дроздов садятся в последние 2 часа перед восходом солнца. Поскольку осенью пролет проходит в менее благоприятных ветровых условиях, чем весной, то в целом осенью большее количество птиц имеет тенденцию садиться в середине ночи.

Таким образом, продолжительный полет до предрассветных сумерек типичен в большей степени для весны. Сведений о завершении ночного полета в литературе мало. Известно, что тростниковые камышевки и камышевки-барсучки заканчивают полет, начиная с 3-его часа до восхода (Bolshakov et al., 2003a; Bolshakov, Chernetsov, 2004). Документально установлена посадка нескольких видов птиц, относящихся к дальним мигрантам во 2-1-ом часах перед восходом солнца (Bulyuk, 2006). Мелкие воробьиные, видимо также как и дрозды, при приемлемых погодных условиях садятся в конце ночи в предрассветных сумерках.

Продолжительность ночного миграционного полета – один из основных параметров, необходимых для оценки энергетической цены миграционного полета, скорости продвижения по миграционной трассе и продолжительности миграции. Весной продолжительность полета дроздов (*Turdus* spp), певчего дрозда в частности, оценивается в 6-6.5 часов. При средней воздушной скорости певчего дрозда 14.2 ± 3.1 м/с (Воротков, Синельщикова, 2014), за один ночной миграционный бросок дрозды преодолевают расстояние не менее 300 км. Учитывая, что весной 82% дроздов пролетают в условиях попутных ветров скоростью около 5-8 м/с (Baushev, Sintlschikova, 2007; и глава 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»), скорость полета относительно земли (т.е. сумма векторов воздушной скорости и ветра) будет соответственно составлять уже 19-22 м/с (68-79 км/ч). Таким образом, весной за один бросок дрозды в норме могут преодолевать расстояние порядка 400 км.

Американские виды дроздов (*Catharus* spp. сборная группа), средняя воздушная скорость которых 10.1 м/с, что несколько меньше, чем у европейских дроздов, были прослежены радиотелеметрическим методом во время весенней миграции. При ясном небе полет, прослеженных до момента посадки птиц, продолжался 4-7 часов, одна птица пролетела 8,5 часов (Cochran et al., 1967). Дистанция ночного броска составляла от 200 до 700, в среднем 300 км (Cochran, Kjos, 1985).

Учитывая вышеизложенные соображения и расстояние от мест зимовок до Куршской косы, составляющее в среднем около 2000 км (см. главу 1 «Особенности миграции дроздов в Европе

(литературный обзор)»), наши дрозды могут преодолеть за 5-7 бросков. Средняя продолжительность миграционной остановки на Куршской косе весной у певчего дрозда 3.1 дня, у белобровика 5.3 дня (Chernetsov, 2002). Американские дрозды, помеченные передатчиками, останавливались весной, как правило, всего на 1-2 дня (Cochran, Kjós, 1985). По нашим самым приблизительным оценкам, с учетом миграционных остановок, весной дрозды затрачивают на перелет от мест зимовок до Куршской косы 15-20 суток, а до СЗ России и Финляндии (еще около 700-900 км) 20-25 суток, при средней скорости продвижения по трассе 100 км в сутки. Оценки безусловно грубые, поскольку не учитывают возможного изменения расписания стартов и посадок, продолжительности дневных остановок на разных участках трассы пролета, широтное изменение длины ночи и т.д. Единственный прямой весенний, относительно быстрый возврат кольца певчего дрозда (ТА06704) в 2003 г., свидетельствует о том, что расстояние от Куршской косы до Финляндии в 1109 км птица пролетела не более чем за 11 дней (Bolshakov et al., 2004), продвигаясь на последних этапах миграции со скоростью 100 км в сутки. Весенних возвратов дроздов, окольцованных южнее Куршской косы, к сожалению, нет, поскольку практически все возвраты из ЮЗ Европы – охотничьи трофеи.

С точки зрения продолжительности ночного полета, осенняя миграция изучена намного хуже. Она в огромной степени зависит от погодных, в частности ветровых условий. Продолжительность полета осенью может варьировать в широком диапазоне. Оценка потенциальной и реалистичной продолжительности полета в течение ночи для певчего дрозда осенью рассматривается в главе 8 «Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда» на основе энергетических резервов у начинающих и заканчивающих ночной полет птиц, скорости полета и ветровой ситуации в регионе.

Осенних данных возвратов кольцевания больше, чем весенних. Многолетние результаты мечения птиц показали, что временной промежуток между максимумом кольцевания певчего дрозда и белобровика на Куршской косе и пиком возвратов с мест зимовок составляет порядка месяца (Паевский и др., 2004). Надо заметить, что поскольку повторные находки колец - преимущественно отстрелянные птицы, то пик возвратов может определяться в значительной степени сроками сезона охоты в ЮЗ Европе. Можно лишь предположить, что осенью перелет этого участка расстоянием в 2000 км занимает у птиц порядка 25-30 дней, а средняя скорость продвижения по трассе 60-80 км в сутки. Окольцованные осенью на Куршской косе 23 певчих дрозда были вскоре найдены в интервале от 4 до 20 дней после кольцевания. За этот период, в среднем 15 (SD=4) дней, птицы пролетели в среднем 1421 (SD=447) км. Для этих птиц средняя скорость продвижения по трассе была не менее 94 км в сутки. Промежуток между периодами наибольшей численности отловов в Прибалтике и Италии (Ломбардия), составляет 13-16 дней (Huttunen, 2004b), а расстояние - порядка 1300 км. В этом случае птицы проходят этот участок

со скоростью также 80-100 км. Шведские орнитологи на основе данных кольцевания оценивают скорость миграции 28-60 км в сутки, хотя отдельные птицы нередко продвигались со скоростью более 100 км/сутки (Ellegren,1993). Наблюдаемые низкие скорости осенней миграции в Швеции Х. Еллегрен объясняет тем, что в начале пути птицы продвигаются с более медленной скоростью.

Глава 6. Роль ветра в ночной миграции дроздов

6.1. Ветер как регулятор миграционной активности птиц

Сезонные миграции птиц проходят в разных погодных условиях. Одним из основных погодных факторов, оказывающих решающее влияние на миграционную активность птиц, является ветер (Lack, 1960; Richardson, 1978, 1990; Alerstam, 1990). Визуальные и радарные наблюдения показали, что численность птиц, в первую очередь воробьиных ночных мигрантов, сильно коррелирует с направлением и скоростью ветра (Lowery, Newman, 1966; Gauthreaux, Able, 1970; Alerstam, 1976; Akesson, Hedenstrom, 2000; Zehnder et al., 2001). Мигранты предпочитают лететь в ночи с попутными ветрами или выбирают диапазон высот с ветрами наиболее попутных направлений (Liechti, Bruderer, 1998; Shamoun-Baranes et al., 2007).

Ветер влияет на мигрирующих воробьиных, по меньшей мере, по следующим трем направлениям: 1) Скорость ветра может представлять существенную часть скорости полета птиц, поскольку вектор скорости полета птиц относительно земли является суммой векторов ее воздушной скорости и ветра. При попутных ветрах птицы летят быстрее относительно земли, а также тратят меньше энергии на преодоление определенной дистанции, чем при встречных (Alerstam, 1976; Alerstam, Lindsröm, 1990; Liechti, Bruderer, 1998); 2) Боковая компонента ветра вызывает дрейф птиц от курса миграции. Компенсация дрейфа, вызванного сильным боковым ветром, требует от птиц дополнительных энергетических затрат (Alerstam, 1990; Liechti et al., 1994; Liechti 2006); 3) В регионах с преобладанием определенных типов ветров, именно ветровая обстановка может определять стратегии миграции птиц и маршруты их пролета (Большаков, 1997; Lack, 1960; Dolnik, 1990; Richardson, 1990; Erni et al., 2005; Liechti, 2006).

Поток ночных мигрантов обычно представлен одновременно десятками видов, для которых направление миграции, динамические характеристики полета и стратегии миграции могут существенно различаться (Richardson, 1990; Hedenström et al., 2002). По этой причине изучение влияния ветра на воробьиных «вообще», как сборную группу, не выявит искомым закономерностей реакции птиц на ветер. На наш взгляд актуальным представляется работа с отдельными видами или группой близких видов с известным близким генеральным направлением сезонных миграций и летними характеристиками. Такой оптимальной модельной группой систематически и экологически близких видов как раз и являются дрозды рода *Turdus*. По данным ночных учетов голосов (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»), весной в районе исследований, около 93% мигрирующих дроздов представлены двумя видами, певчим дроздом - 56% и белобровиком - 37%. Осенью на пролете явно преобладает певчий дрозд, составляющий 70% мигрирующих дроздов, а в сентябре миграция дроздов представлена практически только этим видом (98%). Таким образом,

представленные данные в основном относятся к певчему дрозду осенью, и певчему и белобровику весной.

В этом разделе рассматриваются стратегии полета, которые используют дрозды во время весенней и осенней миграции в зависимости от ветровой ситуации, а также то, как эти стратегии модулируются ветровым режимом региона в разные сезоны.

6.2. Зависимость численности летящих дроздов от направления и скорости ветра

Результаты лунных наблюдений

Влияние ветра на численность летящих птиц рассматривали, на основании двух характеристик: 1) направления ветра, 2) скорости ветра с учетом его направления, так называемого попутного компонента. Для оценки связи интенсивности миграции с направлением ветра рассчитывали средний угол отклонения ветра в каждую ночь наблюдений от значения направления строго попутного ветра в соответствующий сезон.

Весной генеральное направление миграции составило 044° , осенью 218° (см. главу 7 «Направление ночной миграции»). Исходя из этих значений, весной строго попутным был принят ветер направлением 224° , а осенью 038° . Весной попутными ветрами считали ветра в девяносто градусном секторе с направлением $224 \pm 45^\circ$, боковыми $224 \pm$ [от 45° до 135°], встречными $044 \pm 45^\circ$. Ветрами с попутной компонентой были приняты ветра в диапазоне $224 \pm 90^\circ$, со встречной компонентой $044 \pm 90^\circ$. Осенью, при генеральном направлении 218° , попутными ветрами считали ветра с направлением $038 \pm 45^\circ$, боковыми $038 \pm$ [от 45° до 135°], встречными $218 \pm 45^\circ$. Ветрами с попутной компонентой были приняты ветра $038 \pm 90^\circ$, со встречной компонентой $218 \pm 90^\circ$.

Количественные оценки для периода массовой миграции по данным лунных наблюдений (с конца марта до начала мая), показывают, что весной около 82% дроздов пролетают при ветрах с попутной компонентой (рис. 25 а).

Половина птиц мигрирует при отклонении направления ветра от строго попутного не более, чем на 33° . Максимальные плотности миграции (более 6000 птиц/км•час) весной имели место при отклонении ветра от строго попутного всего на 1-2 градуса и при скорости ветра от 2 до 12 м/с.

Осенью только 62% дроздов мигрируют при ветрах с попутной компонентой (рис. 25 б). Для половины птиц значение отклонения ветра от строго попутного, при котором проходила

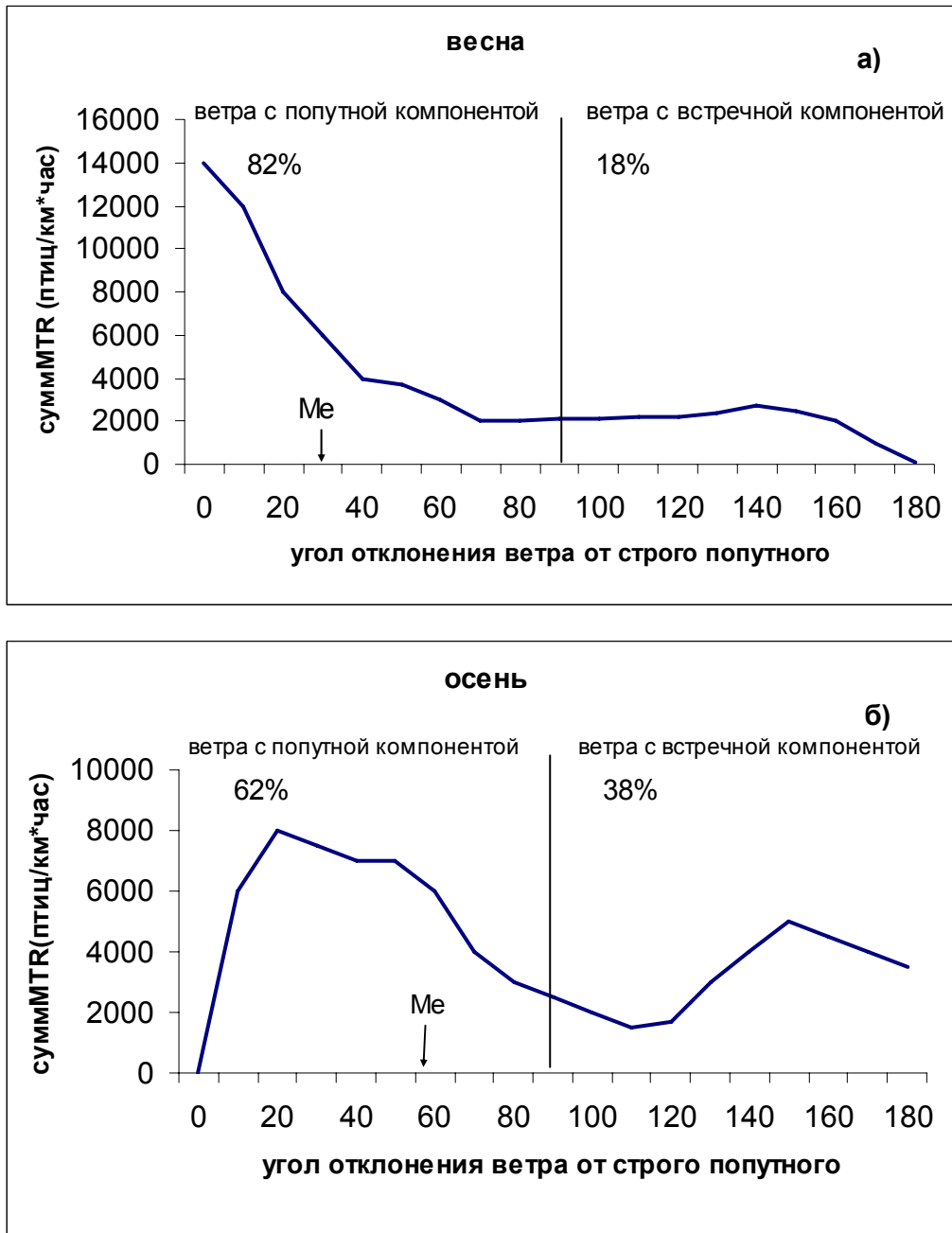


Рисунок 25. Распределение плотности ночной миграции дроздов в зависимости от угла отклонения ветра в каждую ночь наблюдений от значения строго попутного ветра. а) весной; б) осенью. Me – медианное значение угла отклонения ветра от строго попутного.

миграция осенью было достоверно больше, чем весной и составило 60° (тест Манна-Уитни: $u = 405.3$, $P < 0.001$). В отличие от весны, осенью птицы не столь избирательно относились к попутной составляющей ветра. Осенью не обнаружено существенного увеличения интенсивности пролета в ночи со строго попутными ветрами. В ночи наиболее массового пролета (более 4000 птиц/км²·час) угол между генеральным направлением миграции и ветром составлял от 40 до 85 градусов при скорости ветра от 3 до 7 м/с.

Для выяснения влияния скорости ветра на интенсивность миграции, были рассчитаны медианные значения скорости ветра (скорости при которых пролетала половина отмеченных птиц) в условиях попутных, боковых и встречных ветров весной и осенью. Медианные значения скорости ветра в выделенных секторах попутных и боковых ветров, при которых проходила миграция весной и осенью, достоверно различались между сезонами (табл. 27).

Весной миграция в целом проходит при достаточно больших скоростях попутных и попутно-боковых ветров. При средней воздушной скорости певчего дрозда 14.2 м/с, т.е. 51 км/ч (Sinelschikova et al., 2009; Bolshakov et al., 2010b) и сходной у белобровика (Bruderer, Bold, 2001), весной дрозды регулярно могут развивать скорости полета относительно земли не менее 20м/с (72 км/ч), а иногда и более.

Для сектора встречных ветров достоверных различий в скорости ветров между сезонами не обнаружено.

Таблица 27. Медианные значения скорости попутного, бокового и встречного ветра, при которых проходит весенняя и осенняя миграция дроздов и значимость их различия между сезонами по критерию Манна-Уитни.

Направление ветра относительно генерального направления миграции весной и осенью	Весна		Осень		Значение U критерия Манна-Уитни, для Me значений скоростей ветра весной и осенью	Достоверность различий Me значений скоростей ветра весной и осенью по критерию Манна-Уитни
	Me	Число ночей	Me	Число ночей		
Попутные ветра	8.2 м/с	19	3.9 м/с	8	25.1	$P < 0.01$
Боковые ветра	7.2 м/с	18	5.0 м/с	27	280.6	$P < 0.001$
Встречные ветра	5.6 м/с	8	5.1 м/с	25	1.2	$P > 0.05$

6.3. Динамика миграции из ночи в ночь. Результат сейлометрических наблюдений

В оба сезона ночная миграция дроздов имеет волнообразный характер с регулярным чередованием периодов высокой и низкой численности летящих птиц. Исследования волн миграции путем непрерывного контроля численности летящих птиц из ночи в ночь сейлометрическим методом показали следующее:

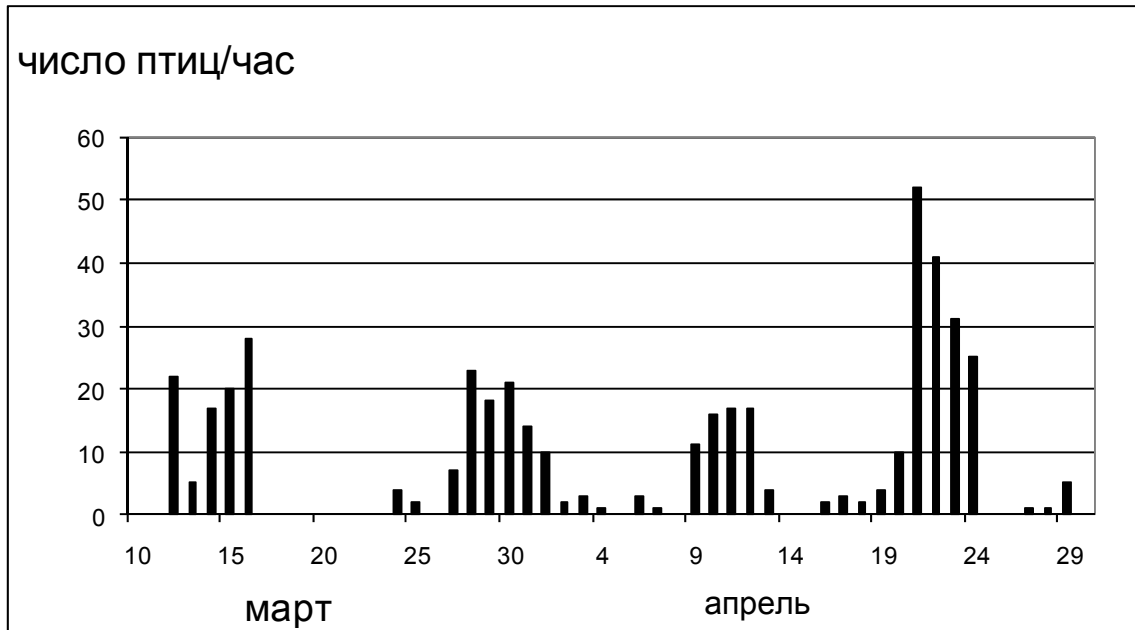


Рисунок 26. Динамика численности мигрирующих дроздов из ночи в ночь на Куршской косе весной 1978 г.

Примечание: по ординате указано среднее количество зарегистрированных дроздов за час, пересекавших вертикально направленный луч сейлометрического прожектора.

1) Весной на Куршской косе в период с 11 марта по 30 апреля 1978 г. обнаружено 4 волны миграции дроздов (рис. 26). Численность дроздов в период волн была в 10.5 раз выше, чем в паузах. Средняя продолжительность волны миграции весной у дроздов составляла 5.3 ночи (от 4 до 6 ночей), а средняя продолжительность пауз между ними – 6.8 ночей (от 4 до 10). (Bolshakov et al., 2002d; Sinelschikova et al., 2003);

2) Все волны миграции проходили при ветрах попутных направлений. В период волн миграции пролетело 91.3% дроздов. Дрозды весной мигрируют в целом в 48.7% ночей, в период массовой миграции – в 92.3 – 100% ночей

3) Весной начало волны миграции дроздов сопровождается: (1) установлением малооблачной погоды в первую или предшествующую ночь волны, (2) ослаблением встречных ветров, (3) поворотом ветра на высотах полета птиц от встречно-боковых к попутно-боковым и попутным. Паузы между волнами миграции дроздов весной характеризуются ветрами

встречных направлений в условиях антициклона, а также прохождением холодных фронтов. Кратковременные ослабления скорости встречных ветров в период пауз вызывают лишь незначительное увеличение численности летящих дроздов. Сейлометр обнаруживает дроздов лишь на высотах до 400-500 м, но, как и лунные наблюдения, селометрические данные показывают, что массовая ночная миграция дроздов весной происходит в условиях попутных ветров;

4) Осенью средняя продолжительность миграционных волн была значительно короче, чем весной и составляла 2.2 ночи. Паузы между волнами также короче и составляли 1.8 ночи (Большаков, 1981a; Bolshakov et al., 2002d; Sinelschikova et al., 2003). Волны миграции осенью развиваются как при ветрах попутных направлений, так и в, отличие от весны, при снижении скорости встречных ветров. В отдельные годы осенью до 86% дроздов пролетает в период волн, а 14% - в период пауз между ними. Численность летящих дроздов в период волн миграции в среднем в 5.0 раз выше, чем в паузах. Эти различия осенью выражены вдвое ниже, чем весной. Заметный пролет осенью наблюдается в 63.3% ночей, в период максимальной численности – в 84.2 – 85.0% (Большаков, 1981a; Bolshakov et al., 2002d).

6.4. Оценки численности летящих дроздов лунным методом для серии последовательных ночей

6.4.1. Период весенней миграции

Данные лунных наблюдений позволили обнаружить следующее:

1) В марте заметный пролет дроздов происходит только при ветрах попутных направлений относительно главного курса миграции.

2) В период массовой миграции (апрель) средняя численность летящих дроздов при ветрах попутных направлений в 2.3 раза выше, чем при встречных – 1950 и 850 птиц/км·час. В первой декаде мая численность летящих певчих дроздов при ветрах попутных направлений в 2 раза выше, чем при встречных – 210 и 100 птиц/км·час.

3) Анализ данных для серий последовательных ночей весной (с 6 по 14 апреля 1979 г. и с 19 по 21 апреля 1978 г.) показал, что численность летящих дроздов была наименьшей в период устойчивых встречных ветров (550-580 птиц/км·час). Она возрасла в 4.5 раза в условиях перехода от встречного ветра к попутному (2610 птиц/км·час), т.е. в последнюю ночь встречного ветра и в 7.5-10.3 раза в первую ночь попутного ветра (4130-5950 птиц/км·час). В последующие ночи, даже в условиях продолжающихся попутных ветров, численность летящих дроздов снижается. Именно по этой причине, при обобщении многолетних лунных данных,

численность летящих ночью дроздов при попутной компоненте ветра оказывается только в 2.0-2.3 раза выше, чем при встречной.

В рассмотренных случаях Ю и ЮВ Прибалтика находилась под влиянием антициклонов и уже подступающих с запада циклонов. Ослабление встречных ветров над районом наблюдения сопровождалось формированием ветров попутных направлений в областях, расположенных к юго-западу (на расстоянии не более 1 ночи полета от места наблюдений; это расстояние оценивается порядка 400-600 км). Птицы, стартовавшие с территорий, расположенных к юго-западу от Куршской косы, в первой половине ночи уже находились в зоне влияния ветров попутных направлений и были нами отмечены во второй половине ночи. Заметим, что весной в разгар миграции интенсивность пролета во второй половине ночи в 2 раза выше, чем в первой (см. главу 5 «Ритм полетной активности дроздов»).

6.4.2. Период осенней миграции

1) Осенью на Куршской косе средняя численность летящих дроздов за час максимальна при попутных СВ ветрах (7700 птиц/км·час). Численность снижается в 1.9 раза при боковых СЗ и ЮВ, и в 4.9 раза при встречных ЮЗ ветрах и составляет 4100 и 1600 птиц/км·час, соответственно.

2) Осенью численность летящих дроздов зависит от направления и скорости ветра на средних высотах полета птиц, максимальные колебания численности достигают 21.5 крат (Большаков, 1981а). Минимальное число дроздов (340 птиц/км·час) отмечено при скоростях встречных ветров более 10 м/сек на средних высотах полета. В оба сезона сильные встречные ветра скоростью более 20 м/с полностью блокируют миграцию.

6.5. Ветровые условия в восточной Прибалтике в сезоны миграции

Синоптическая ситуация в Калининградской области была проанализирована для периодов, когда проводились лунные наблюдения, во время весенней миграции – с середины марта до середины мая (12 лет) и осенней миграции – в сентябре и октябре (10 лет). Весной доля попутных ветров, направлением $224 \pm 45^\circ$ (см. раздел 6.2) в разные годы составляла от 14 до 65% ночей, в среднем $43 \pm 15\%$, а доля ветров с попутной компонентой ($224 \pm 90^\circ$) от 47 до 88%, в среднем $72 \pm 12\%$.

Осенью (сентябрь-октябрь) попутные ветра ($038 \pm 45^\circ$) были отмечены в 3-39% ночей, среднее значение $14 \pm 12\%$. Ветра с попутной компонентой ($038 \pm 90^\circ$) преобладали в 16-53% ночей, в среднем в $33 \pm 12\%$. Различия средних значений между весенним и осенним сезонам значимы (для попутных ветров $t=42.9$, $n_1=261$ ночь весной, $n_2=87$ ночей осенью, $P<0.01$; для ветров с попутной компонентой $t=21.1$, $n_1=480$, $n_2=187$, $P<0.05$).

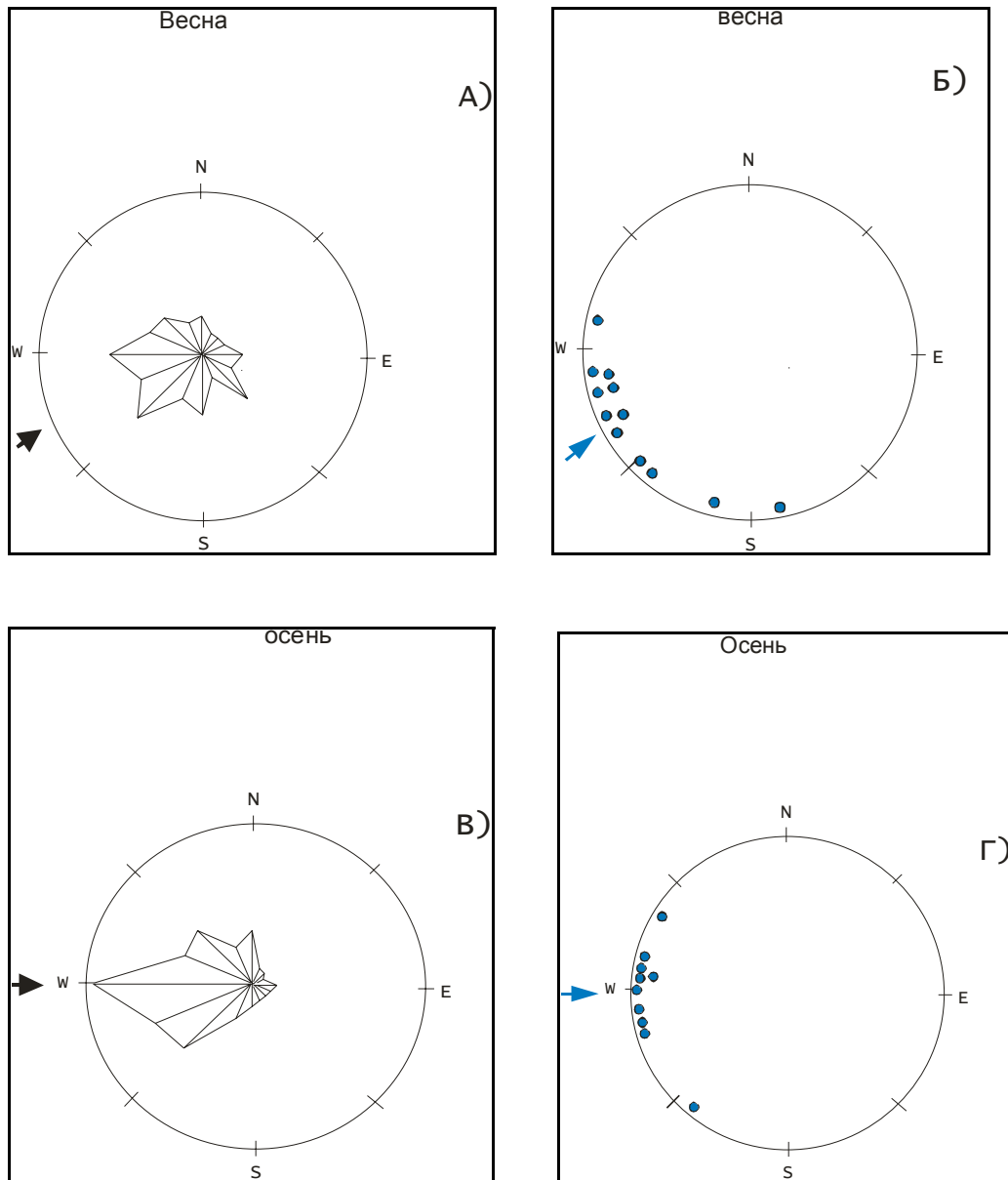


Рисунок 27. Ветровые условия в восточной Прибалтике в период сезонных миграций дроздов.

а) Распределение направлений ветров в период весенней миграции.

➔ Средний азимут $A^{\text{ср}} = 241^{\circ}$, $n=666$ ночей, $r=0.26$, $P<0.025$.

б) Распределение средних азимутов - направлений ветров в отдельные годы в период весенней миграции

➔ Средний азимут $A^{\text{ср}} = 238^{\circ}$, $n=12$ лет, $r=0.86$, $P<0.005$.

в) Распределение направлений ветров в период осенней миграции.

➔ Средний азимут $A^{\text{ср}} = 270^{\circ}$, $n=525$ ночей, $r=0.48$, $P<0.01$.

г) Распределение средних азимутов - направлений ветров в отдельные годы в период осенней миграции

➔ Средний азимут $A^{\text{ср}} = 269^{\circ}$, $n=10$ лет, $r=0.93$, $P<0.005$.

6.6. Стратегии полета птиц во время весенней и осенней миграции в зависимости от ветровой ситуации

Полученные результаты показали, что в оба сезона динамическая картина интенсивности миграции дроздов модулируется ветровыми условиями. Весной и осенью реакция птиц на направление и скорость ветра оказывается различной. На наш взгляд, сезонные ветровые особенности региона во многом определяют различия стратегии полета дроздов во время весенней и осенней миграции. Заметим, что тип доминирующих ветровых условий, который наблюдается в Прибалтике, не является локальным явлением, а охватывает бóльшую часть миграционной трассы от Балтийского моря до Средиземноморья (Liechti, Bruderer, 1998; Erni et al., 2005; Sinelschikova et al., 2007).

Исследования волн миграции, путем непрерывного контроля численности летящих птиц из ночи в ночь сейсмометрическим методом показали, что весной средняя продолжительность волны миграции составляет 5.3 ночи, а паузы между ними 6.8 ночей (Большаков, 1981a; Bolshakov et al., 2002d; Sinelschikova et al., 2003). Такая ритмика миграционных волн практически накладывается на периодичность и продолжительность «волн» попутного ветра: 5.6 ночи длится «волна» попутного ветра, 7.0 ночей дует встречный ветер, но с небольшим смещением (рис. 28). Миграционные волны, как правило, на одну ночь опережают наступление попутных ветров. Первое массовое вторжение дроздов в начале миграционной волны происходит при снижении скорости встречных ветров и уменьшении облачности, которые происходят перед сменой направления ветра. Птицы используют все возможные периоды попутных ветров и только в эти периоды проходят все волны миграции. В Восточной Прибалтике в отдельные годы весной до 91% дроздов пролетает в ночи миграционных волн (Bolshakov et al. 2002d). Иногда период попутного ветра может продолжаться достаточно длительное время 6-8 ночей. Во второй половине таких длительных периодов попутного ветра миграция уже ничтожна, а в конце вообще отсутствует (рис. 28).

Осенью средняя продолжительность миграционных волн значительно короче и составляет 2.2 ночи. Паузы между волнами так же короче и составляют 1.8 ночи (Большаков, 1981a; Bolshakov et al., 2002d; Sinelschikova et al., 2003). Таким образом, осенью средняя продолжительность периодов попутных ветров 2.5 ночи, практически соответствует длине миграционных волн. Периоды неблагоприятных для миграции встречных ветров осенью исключительно велики и составляют около 12 ночей. Более слабые миграционные волны наблюдались также и в эти периоды при скоростях ветра не более 4 м/с. Волны миграции осенью развиваются как при ветрах попутных направлений, так и в, отличие от весны, при снижении скорости встречных ветров (рис. 28).

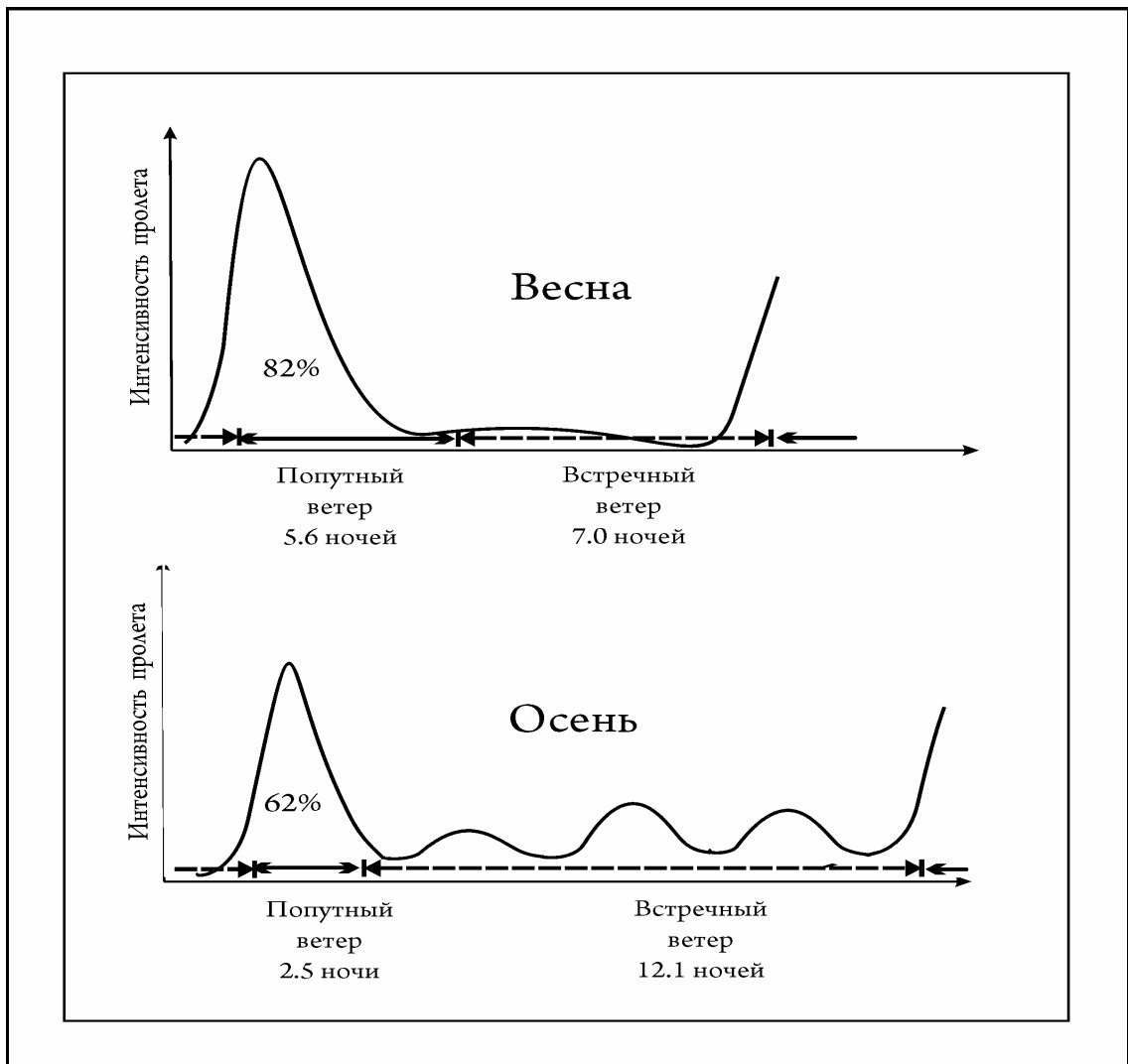


Рисунок 28. Схематическое изображение периодов попутных и встречных ветров и наложенных на них волн миграции дроздов, во время весеннего и осеннего пролета.

Примечание: Стрелками отмечена продолжительность периодов попутных и встречных ветров. Волнообразная кривая отражает относительную численность мигрирующих птиц в периоды волн и пауз между ними.

Распределение интенсивности пролета в отдельные ночи при ветрах различных направлений и скоростей для периода осенней миграции 2008-2010 гг. графически показано на рисунке 29. Данные, представленные на этом рисунке, получены с помощью Электронно-оптической системы регистрации ночной миграции птиц. Значения MTR на рисунке показаны в виде окружностей, диаметр которых пропорционален интенсивности пролета. Значения MTR построены в системе координат, где по оси ординат отложен попутный компонент (скорости ветра с учетом направления), а по оси абсцисс ортогональный к нему боковой компонент. На диаграмме видно, что интенсивность миграции дроздов при встречных ветрах силой не более 4 м/с в отдельные часы достигает 4000–7000 птиц/км•час (окружности, расположенные ниже

горизонтальной линии, проходящей через середину рисунка, которая указывает нулевое значение попутного компонента) и вполне сопоставима с интенсивностью при попутных ветрах (окружности, расположенные выше горизонтальной линии). В целом за сезон при попутных и попутно-боковых ветрах пролетает около 67% птиц. Более заметный вклад восточных ветров (справа от вертикальной стрелки, показывающей генеральное направление миграции) по сравнению и западными, доминирующими в регионе ветрами, отражает географическое положение Куршской косы. С запада коса омывается Балтийским морем, а с востока соседствует с обширной материковой территорией, откуда, как правило, наблюдается вторжение дроздов, имеющих ЮЗ генеральное направление миграции.

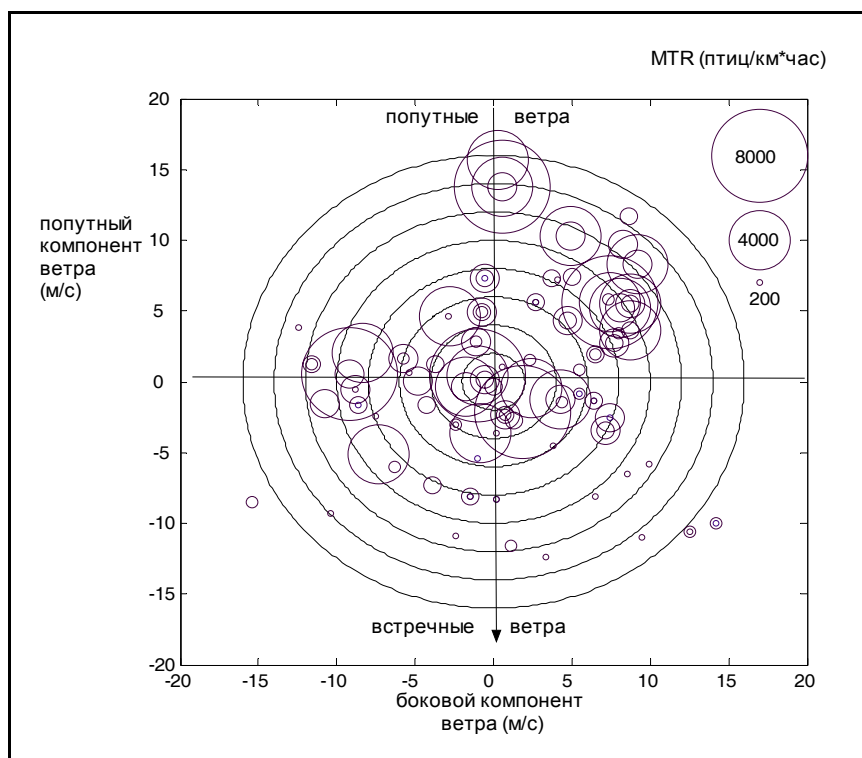


Рисунок 29. Зависимость интенсивности пролета осенью от направления и скорости ветра. Данные, собранные с помощью Электронно-оптической системы в 2008-2010гг, 49 ночей наблюдений.

Примечание: Концентрические кольца – скорость ветра с шагом 2 м/с. Вертикальная стрелка – генеральное направление миграции (218°). Диаметр кружков пропорционален средним значениям MTR (птиц/км²·час)

Доминирование попутных ветров весной создаёт исключительно благоприятные условия для миграции воробьиных птиц. В ночи с ветрами попутных направлений пролетают около 82% дроздов. Полёт при попутных ветрах силой порядка 8 м/с (когда в ночи с попутными

ветрами пролетает половина птиц), позволяет птицам в полтора раза увеличить скорость перемещения по трассе при минимальных энергетических затратах на полет. Выбор дроздами попутных ветров, практически совпадающих с генеральным курсом миграции, предполагает, что весной птицы стремятся не отклоняться от цели миграции. Увеличение повторяемости попутных ветров весной в западной Европе, начиная со второй половины XX века, во многом повлияло на изменение сроков прилета дроздов на более ранние (по меньшей мере, певчего и белобровика) (Sinelschikova, Sokolov, 2004; Sinelschikova et al, 2007).

Осенью, небольшая повторяемость ветров с попутной компонентой не позволяет дроздам регулярно использовать их преимущество. С попутными и попутно-боковыми ветрами успевают пролететь около 62% дроздов (по лунным оценкам) или близкое значение 67% дроздов (по оценкам наблюдения с помощью Электронно-оптической системы). Птицы вынуждены периодически мигрировать при ветрах боковых и встречных направлений, используя для полета ночи с низкими скоростями ветра.

Строгая корреляция между ветрами попутных направлений и интенсивностью миграции в радарных исследованиях была обнаружена не только весной, но, в отличие от наших наблюдений, и осенью (Lack, 1960; Alerstam, 1990). На наш взгляд, это могло быть вызвано недоучетом птиц, летящих на низких высотах (до 100 м), по методическим причинам работы радарного оборудования. Достаточно высокие плотности (около 4540 пт/км·ночь), летящих на низких высотах дроздов, отмеченные сейлометрическим методом, наблюдались при слабых встречных ветрах в приземном слое (до 100 м), в то время как на медианных высотах миграции (500 м) сила встречного ветра достигала 11 м/с и практически блокировала пролет (Bolshakov et al., 2002d; Bulyuk, 2005). Вопреки вышесказанному, существует альтернативное мнение, что «вспомогательная» роль попутного ветра для миграции воробьиных не существенна, и более чем преувеличена (Karlsson et al., 2011). Такое представление действительно может складываться, поскольку весной в конце «волн» абсолютно попутного ветра миграция практически отсутствует, а осенью при встречных, но слабых ветрах, пролет бывает достаточно интенсивным.

Как известно, миграция воробьиных проходит в форме чередование полета и остановок. У певчего дрозда весной продолжительность миграционных остановок (3.1 суток) значимо короче, чем осенью (5.7 суток) (Chernetsov, 2002). Эти различия могут свидетельствовать не только о сезонных различиях в доступности корма, но и о принципиально отличных стратегиях весенней и осенней миграции (Bolshakov et al., 2002d; Chernetsov, 2002). По всей видимости, основной стратегией весенней миграции является продолжительный полет в условиях попутных ветров с последующими достаточно непродолжительными остановками. Осенью продолжительность ночного полета дроздов в условиях встречных ветров значительно меньше,

чем при попутных (см. главу 5 «Ритм полетной активности дроздов»). На наш взгляд осенью дрозды могут использовать две стратегии миграции: а) продолжительный полет ночью при попутных ветрах с последующими продолжительными остановками и б) непродолжительный полет ночью в условиях слабых встречных ветров с последующими более короткими остановками.

Глава 7. Направление ночной миграции

7.1. Вводные замечания

Представление о путях пролета и направлении миграции дроздов складывается на основе традиционного кольцевания, радарных, визуальных и оптических наблюдений. Собранный нами, а также европейскими орнитологами материал дает представление о ряде особенностей пространственного поведения дроздов во время весенней и осенней миграции и позволяет ответить на следующие вопросы:

1) Как географическое положение региона влияет на направленность миграции дроздов? Насколько региональное направление пролета соответствует интегральному направлению на предполагаемую область зимовки или размножения? Существует ли у дроздов смена направления миграции на протяжении трассы пролета?

2) Как влияет ветер на направленность миграции? Происходит ли компенсация ветрового сноса (дрейфа) относительно генерального курса миграции во время полета? Как проблема возможного дрейфа решается весной, когда взрослые птицы согласно общим представлениям (обзор Rozhok, 2008) достигают цели, используя навигационными навыками (Rabøl, 1978; Berthold, 1991)? Есть ли компенсация дрейфа осенью, когда, молодые птицы, численно преобладающие в потоке мигрантов, используя только ориентационные возможности, рискуют быть не только существенно смещены относительно курса, но и отнесены в море?

7.2. Оценка направления миграции на основе данных кольцевания

Благодаря тому, что в странах Европы дрозды всех видов традиционно являются объектами охоты (Ashmole, 1962; Andreotti et al., 1999, 2001; Ricci, 2001), процент возврата колец от числа окольцованных птиц на Куршской косе относительно высок среди воробьиных и составляет от 0.9 до 2.0% (табл. 28). Для сравнения процент возвратов зарянок, редко становящихся объектом охоты, - всего 0.2% (рассчитано по спискам возврата колец Bolshakov et al., 2001).

Традиционный и надежный метод кольцевания имеет определенные недостатки с точки зрения оценки направления миграции. В первую очередь - это неравномерность находок колец, вызванная рядом следующих обстоятельств:

- 1) Сложность топографии Европы - в море и горах окольцованных птиц не найти;
- 2) Основной источник возврата колец дроздов (например, 86% певчих дроздов, окольцованных на Куршской косе) - охотничьи трофеи (Payevsky, Vysotsky, 2003). В разных странах Европы пресс охоты различен. Наиболее высок индекс пресса охоты на дроздов (отстрел и ловля паутинными сетями) в Италии, Франции и Испании (Payevsky, Vysotsky, 2003; Milwright, 2006);

3) Информированность и желание населения сообщать о находках колец в местные центры кольцевания в разных странах Европы также различны (Паевский и др., 2004).

В итоге, находки дроздов, окольцованных в Европе в целом, крайне скудны восточнее 10° ВД, за исключением Апеннинского п-ва (Паевский и др., 2004; Ashmole, 1962; Andreotti et al., 1999, 2001; Huttunen, 2004a). Тем не менее, мы не можем быть уверены, что дрозды из популяций С и СЗ Европы действительно исключительно малочисленны на зимовках в ЮВ Европе. Информация откуда может просто не поступать. Наибольшее количество возвратов дроздов, как окольцованных на Куршской косе - 76% (Bolshakov et al., 2001), так и в других странах Европы, получено из Италии, Франции и Испании с октября по февраль. Самая высокая плотность находок Европейских дроздов - густонаселенная долина реки Горон на границе Франции и Испании (Ashmole, 1962). Возвраты колец с востока Италии многочисленны, а прямо от границ с Хорватией, их количество обвално сокращается (Andreotti et al., 1999, 2001). Что отражает картина распределения возвратов колец, - плотность зимующих птиц, плотность охотников, или количество присланных сообщений о находках – однозначно ответить нельзя. Таким образом, данные кольцевания объективно показывают, что массовые зимовки дроздов, летящих через Восточную Прибалтику, расположены в Ю-ЮЗ Европе. Что же касается стран ЮВ Европы, вопрос остается открытым. Число возвратов колец, полученных иным способом (отлов, находки мертвых птиц) не достаточно для пространственного анализа.

Возвраты колец с трассы миграции, когда птицы пролетели менее 1000 км, единичны и весной и осенью. Так же остается не понятно, отлавливают ли дроздов на трассе пролета в незначительном количестве или они задерживаются на очень короткий срок на дневных остановках и за 1-2 броска проходят всю Европу, что всё-таки маловероятно. Есть основание считать, что паутинные сети с мелкой ячейкой, которыми обычно ловят воробьиных птиц в Европе, не особенно подходят для ловли дроздов. Большая часть дроздов не запутывается в мелкой ячее и успевает выскочить из сетей до прихода обходчиков. Например, на европейских станциях кольцевания, использующих паутинные сети, зарянок отлавливается примерно в 7-8 раз больше, чем певчих дроздов (Woźniak, 1997), а на стационаре «Фрингиллы», где в те же годы преимущественно использовали большие ловушки, в среднем только в 1.8 раза.

Находок окольцованных дроздов также оказалось не достаточно, чтобы проследить траектории миграции прибалтийских дроздов и региональную направленность пролета. Известно, что пути миграции у птиц могут быть изогнутые и иметь сложную форму, как, например, у сокола Элеоноры (Gschweng et al., 2008). Кроме того, предполагается, что осенью пути миграции части скандинавских белобровиков, пересекающих Балтийское море, также может иметь сложную изогнутую форму (Andreotti et al., 2001).

Таблица 28. Направление миграции дроздов по результатам кольцевания на Куршской косе во время осенней миграции (1958-2009 гг).

Вид	Всего окольцовано птиц	Доля (%) всех возвратов	Находки птиц через соответствующее число дней после кольцевания		
			14 дней	21 день	До 1 декабря текущего года
<i>T. philomelos</i>	27512	1,8	230° (217°-240°), n=8	224° (202°-248°), n=28, r=0.98, P<0.001	222° (195°-264°), n=115, r=0.98, P<0.001
<i>T. iliacus</i>	6173	1,6	217° (208°-225°), n=3	216° (208°-225°), n=5	218° (208°-274°), n=27, r=0.97, P<0.001
<i>T. pilaris</i>	2513	2.0			210°-214°, n=3
<i>T. merula</i>	13041	0,9	189° и 258°, n=2	234° (189°-258°), n=5	225° (189°-277°), n=22, r=0.93, P<0.001
Среднее направление осенней миграции, исходя из доли (%) возвратов дроздов каждого вида	49239		226°, n=13	224°, n=38, r=0.97, P<0.001	222°, n=167, r=0.97, P<0.001

Примечание: Для ячеек таблицы, в которых представлено направление осенней миграции дроздов, найденных через соответствующее количество дней после кольцевания: первое значение – средний азимут, значения в скобках – вариации направлений, n – число находок колец. Для выборок более 20 птиц приведены значения теста Рейля (r).

7.2.1. Осенняя миграция

Осенью, судя по данным находок птиц в течение первых 14 дней после кольцевания на Куршской косе (табл. 28), среднее направление миграции певчих дроздов составляет 230° (от 217° до 240°, n=8); в течение 21 дня после кольцевания - 224° (от 202° до 248°, n=28).

Незначительные различия направлений объясняются случайными вариациями возможно ввиду малого объема выборки (тест Вотсона-Уильямса $F=1.98$, $P>0.05$).

Среднее направление миграции пяти белобровиков, обнаруженных в течение 21 дня после кольцевания на Куршской косе, составило 216° (от 208° до 225°); 27 птиц, найденных до 1 декабря - 218° (от 208° до 274°). У белобровика отмечены самые юго-восточные находки колец на зимовках. По данным кольцевания на Куршской косе три белобровика найдены на зимовках в Грузии (Паевский и др., 2004; Volshakov et al., 2001), один из них прямой возврат. Эти находки предполагают перемещения птиц в ЮВ направлении.

У других видов дроздов находки птиц в течение 14-21 дня после кольцевания на Куршской косе единичны. К сожалению «быстрые возвраты» не смогли дать никакой информации о региональной направленности осеннего пролета в ЮВ Прибалтике. Практически все они (кроме 3х возвратов – один певчий и два черных дрозда) получены для птиц, прошедших более 1000 км (а это уже север Франции). Достоверных различий между средним азимутом обобщенной группы дроздов, найденных через 21 день после кольцевания и через 1,5-2 месяца (т.е. до 1 декабря соответствующего года), не обнаружено: 224° vs 222° ($F= 1.32$ $P>0.05$).

Прямые возвраты колец, найденные в год кольцевания до 1 декабря, т.е. к моменту достижения основных мест зимовок (Паевский и др., 2004), показывают близкие значения направления осенней миграции у разных видов (табл. 28). Межвидовых различий у четырех видов дроздов в направлении на зимовку не обнаружено. Например, у двух видов дроздов, имеющих крайние значения средних направлений на зимовку, белобровика (218° , угловое отклонение 12.9° , $r=0.97$, $n=27$) и черного дрозда (225° угл. откл. 20.6° , $r=0.93$, $n=22$) тест Вотсона-Уильямса не показал достоверных различий направления осенней миграции ($F=2.28$, $P=0.138$).

7.2.2. Весенняя миграция

Весной данные возвратов кольцевания исключительно скудны для статистического анализа направления весенней миграции. Согласно находкам двух певчих дроздов (одна прямая), весной (в апреле) через Куршскую косу мигрируют певчие дрозды из финских (015°) и эстонских популяций (037°).

Данные находок 3 окольцованных белобровиков (2 прямых) показывают, что весной (4-8 апреля) через Куршскую косу мигрируют белобровики, по меньшей мере, финских популяций (направления пролета 354° , 019° , 026°).

Прямые находки двух черных дроздов показали (094° и 080°), что через косу летят птицы из Англии и Дании в восточном направлении. Одна птица в сезон кольцевания была поймана в Финляндии (023°).

Пять находок рябинника, две из которых прямые, показали разлет от 010° до 074° и имели среднее направление 035° ($r=0.93$, $n=5$, $P<0.01$). Эти птицы были обнаружены в Финляндии, Эстонии, одна птица в Тверской области.

Среднее направление обобщенной группы дроздов весной (в направлении к северу от Куршской косы) составило 029° ($r=0.96$, $n=13$, $P<0.001$). Девять из этих птиц были обнаружены в Финляндии. Скорее всего, дрозды мигрируют также и в более восточные районы, но поступление оттуда информации о находках маловероятно.

7.3. Направление миграции птиц согласно лунные наблюдениям

7.3.1. Генеральный курс миграции

Ничтожное число находок дроздов весной, окольцованных на Куршской косе, не позволяет использовать эти данные для определения главного (=генерального) курса весенней миграции. Для восточной Прибалтики его можно оценить посредством лунных наблюдений для ночей с высокой численностью пролета (MTR более 1000 пт/км·ч), когда скорость ветра на высотах полета птиц минимально влияет на их направление. При скоростях ветра до 3 м/с генеральное направление весенней ночной миграции дроздов на Куршской косе составляет 044° (рис. 30, табл. 29).

Осенью по данным прямых находок дроздов, окольцованных на Куршской косе, среднее направление миграции составляет для всех видов 222° . По данным лунных наблюдений в ночи со слабыми и штилевыми ветрами, главный курс миграции дроздов ЮЗ-ЮЮЗ - 218° (табл. 29, рис. 30 левая колонка). Осенью в юго-восточной Прибалтике главный курс миграции дроздов не полностью противоположен весеннему, а отличается от него на 6° (218° , а не 224°). Тем не менее, V-тест показал, что среднее направление для выборки дроздов, летящих при слабых ветрах осенью в направлении 218° , соответствует гипотетическому значению 224° ($u=235.1$, $P<0.0001$, $n=341$), т.е. различия не достоверны.

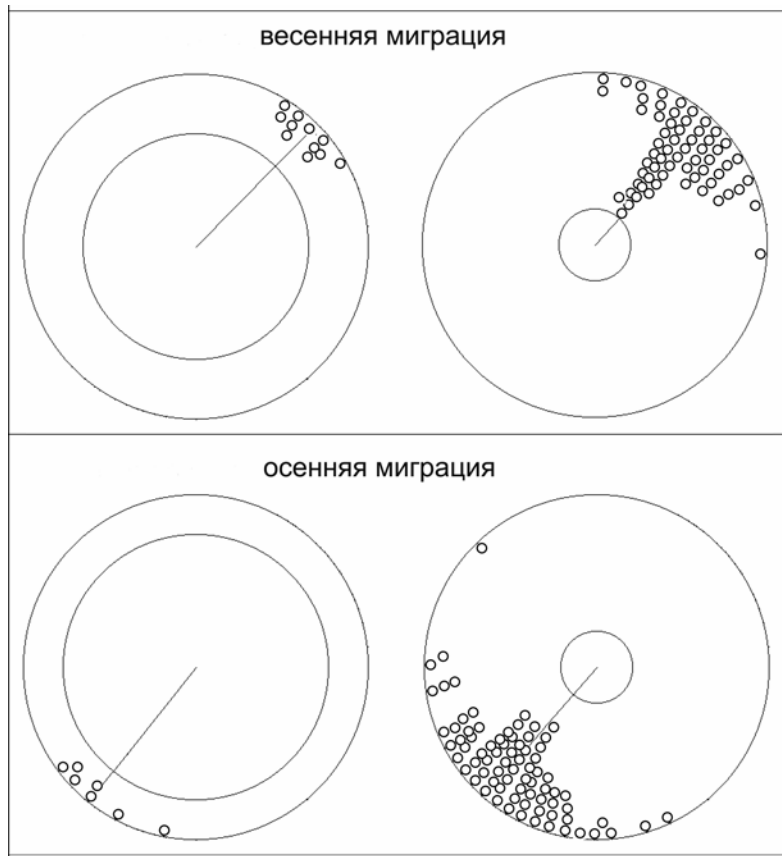


Рисунок 30. Распределения направлений полета дроздов в ночи, имеющие достоверно выраженную направленность (по тесту Рейля) весной и осенью на Куршской косе.

Примечание: Для Куршской косы рассмотрены птицы, летящие на высоте более 300 м над уровнем моря, первый и последний часы ночи исключены из анализа. Левая колонка – при слабых ветрах скоростью ≤ 3 м/с. Правая колонка – при всех ветрах. Значения круговой статистики приведены в таблице 29. Радиус внутреннего круга пропорционален r по тесту Рейля, приняв за 1 большой радиус круга.

Таблица 29. Генеральные курсы и средние направления ночной миграции дроздов в ночи высокой численности весной и осенью на Куршской косе (результаты лунных наблюдений).

Сезон	Генеральное направление (скорость ветра до 3м/сек)			Среднее направление (все ветра)		
	А азимут	N ночей	г	А азимут	N ночей	г
весна	044°	11	0.99	042°	70	0.94
осень	218°	7	0.97	222°	78	0.91

Примечание к таблице: Материал представленный для весны: $n=1479$ дроздов, суммарная MTR= 154 572 пт/км·час; для осени: $n= 1341$ дрозд, MTR= 143 776 пт/км·час.

7.3.2. Среднее направление миграции

Ночная миграция дроздов в восточной Прибалтике проходит при разных ветровых условиях, поэтому реальные направления миграции могут отличаться от генерального курса.

На Куршской косе массовая миграция дроздов (MTR более 1000 пт/км·ч) весной происходит при доминирующих попутных ЮЗ ветрах (в среднем 211° для 70 ночей с наблюдениями, $r=0.32$, $P<0.01$, средней скоростью 7.3 м/сек). Среднее направление ночного пролета составляет 042° , что не отличается от генерального курса при штиле 044° (рис. 30 правая колонка, табл. 29).

Осенью через район Куршской косы массовый пролет дроздов происходит при еще более разнообразных направлениях ветра и вариации скоростей, чем весной (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»). Средний курс миграции составляет 222° и отличается всего на 4° от генерального курса (218°) (таблица 29, рис. 30 правая колонка). Эти отличия не достоверны по критерию Вотсона-Уильямса ($F=1.47$, $P>0.05$). Средние направления миграции осенью, установленные находками окольцованных птиц и лунными наблюдениями, полностью совпадают и составляют в обоих случаях 222° .

7.4. Представление о путях миграции дроздов через восточную Прибалтику: обсуждение

Весенняя миграция дроздов от мест зимовок в ЮЗ Европе в направлении гнездовой части ареала, расположенной в восточной Прибалтике, СЗ России и Финляндии, т.е. тех регионов, откуда предположительно происходит основная масса дроздов пяти видов, пролетающих через Куршскую косу, а также их осенняя миграция в обратном направлении, имеют не прямолинейные траектории. Об этом свидетельствуют наши и зарубежные данные кольцевания (Andreotti et al., 1999, 2001; Bolshakov et al., 2001, 2002a,b,c; Huttunen, 2004a), оптические и визуальные наблюдения (Bolshakov et al., 2002d, Huttunen, 2004a,b), радарные исследования (Alerstam, 1975, 1976, 1990). Схематически направления пролета дроздов в период сезонных миграций в районе Балтийского моря изображены на рисунке 31.

Прямые данные по дроздам, окольцованным весной на трассе пролета южнее Куршской косы, практически отсутствуют. У зарянки, например, ближнего мигранта, также зимующего в ЮЗ Европе, среднее направление прямых весенних возвратов (18 зарядок), окольцованных преимущественно в Польше, Германии и Испании составило 056° ($r=0.87$, $n=18$, $P<0.001$). Но две птицы в последствии были найдены в Финляндии. Это может свидетельствовать о том, что птицы стремятся избегать обширных водных пространств Балтийского моря и по возможности огибают его с востока.

Среднее направление «сборной» группы дроздов, возвраты колец которых обнаружены севернее Куршской косы - 029° (рис. 31a). Однако генеральное направление ночной миграции

дроздов на Куршской косе согласно лунным наблюдениям - 044° , что совпадает со средним направлением пролета 042° . Птицы летят при попутных ветрах, преобладающих весной и практически не отклоняются от курса (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»).

В СВ Прибалтике – в районе Финского залива (в 760 км на СВ) ночью дрозды летят уже в другом генеральном направлении 026° (ССВ) (Bolshakov et al., 2002d). В этом регионе при доминирующих боковых ЗСЗ ветрах среднее направление весенней миграции дроздов, полученное лунным методом, составляет 027° и не отличается от среднего курса при штиле (Bolshakov et al., 2002d).

Весной различия в главном курсе миграции между двумя районами, возможно, определяются тем, что популяции дроздов, населяющие Финляндию и Карелию, не мигрируют из районов зимовок в Европе прямым путем, а изменяют направление при пролете через восточную Прибалтику с СВ на ССВ (примерно на 18°), чтобы избежать риска, возникающего при продольном пересечении Балтийского моря. А это всё-таки 700-800км полета над водой. Огибанию Балтийского моря с востока также способствуют преобладающие весной ЮЗ ветра.

Выраженной летней миграции дроздов в северном направлении в районе Куршской косы не наблюдается (см. главу 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»). Зато в более северных районах (как минимум от 60° СШ и выше) (рис. 31 б) это – достаточно обычное явление (Большаков, Резвый, 1975, 1981; Резвый, Большаков, 1987; Bolshakov et al., 2002d). При этом в районе Финского залива среднее направление летних ночных перемещений 353° , а чуть северо-восточнее на Ладожском озере - 006° .

Осенняя миграция дроздов отражена чуть более разнообразным материалом. На Куршской косе данные возвратов кольцевания показывают направление пролета уже на момент достижения дроздами районов зимовок 222° (рис. 31 в). Направление ночной миграции на Куршской косе полностью соответствует этому значению (218° - генеральное и 222° - среднее направление).

Особенно интересна осенняя миграция белобровика (рис. 31 г). Вполне вероятно, что среди птиц, проходящих через район восточной Прибалтики, часть особей скандинавского происхождения и имеет юго-восточное направление осенней миграции. Об этом свидетельствуют как находки трех «наших» и скандинавских птиц в Грузии (Alerstam, 1990; Bolshakov et al., 2001), так и интенсивная осенняя дневная миграция белобровиков через Балтийское море в юго-восточном направлении, обнаруженная визуальными и радиолокаторами (Alerstam, 1975, 1976, 1990).

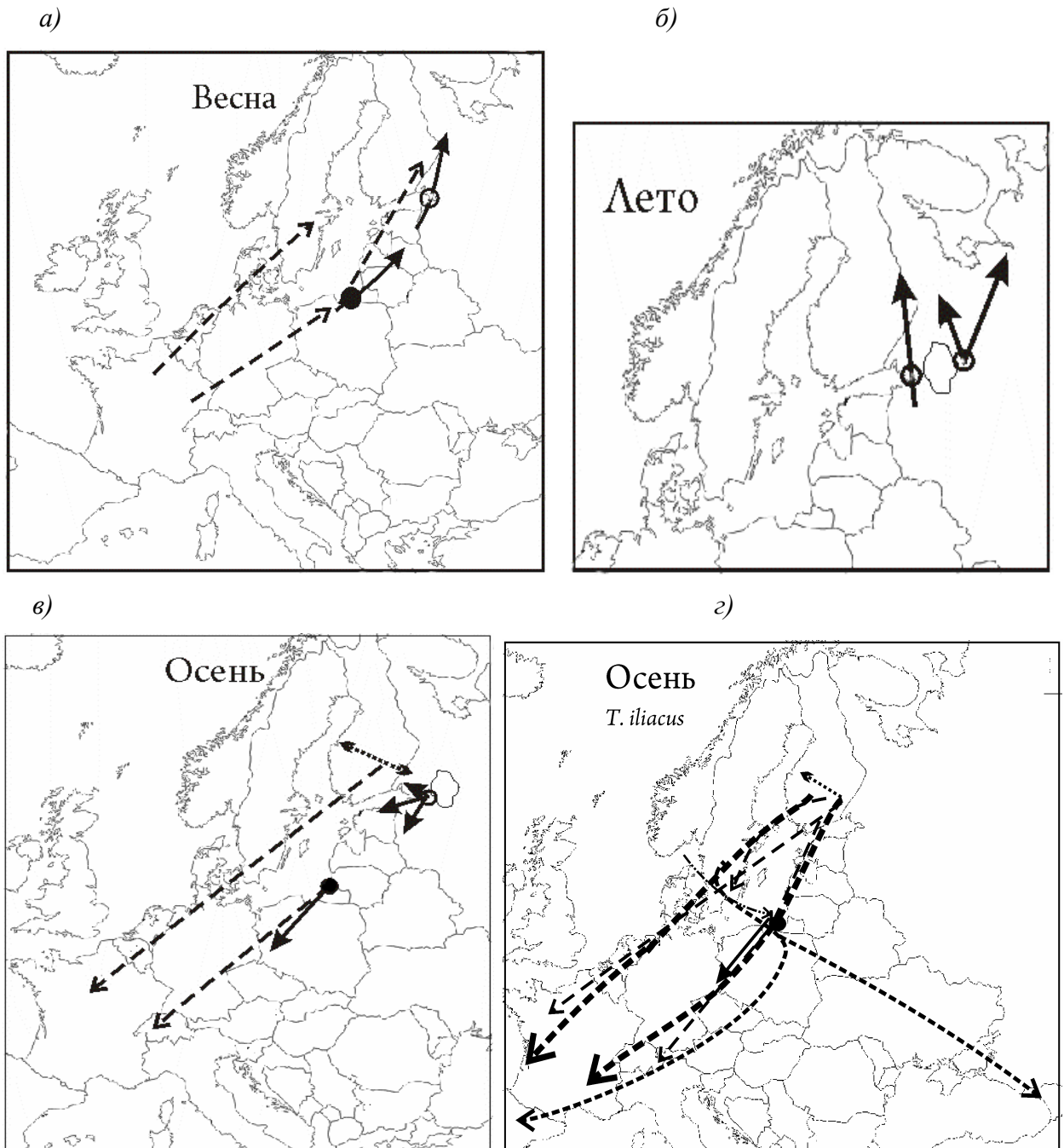


Рисунок 31. Схема направлений сезонных миграций дроздов в районе Балтийского моря, построенная по результатам различных методов изучения миграции дроздов.

Примечания : Черный кружок – Куршская коса Балтийского моря

Пустые кружки – пункты проведения оптических наблюдений ночной миграции

- Оптические наблюдения
- ⋯→ Визуальные наблюдения
- - - → Данные кольцевания
- ! - - → Радарные наблюдения
- - - → Пути миграции белобровика осенью согласно результатам анализа возврата колец А. Андреотти (2001).

На Куршской косе не обнаружено дроздов, окольцованных в Швеции, но прямые находки белобровиков и певчих дроздов из Швеции есть в Эстонии, Латвии и Польше (Slot et al., 1995, 1996, 1999, 2002). Пересечение Балтийского моря в период осенней миграции не является уникальным явлением только для белобровика. Нужно отметить, что прямые достаточно быстрые возвраты некоторых видов воробьиных ночных мигрантов, пришедших из Швеции в В и ЮВ направлении также имеются в базе данных возвратов кольцевания биостанции «Рыбачий». Это, например, три желтоголовых королька (пойменные через 1 день после кольцевания в Швеции), две пеночки-веснички (пойменные через 2-3 дня) и зарянка (4 дня) (Bolshakov et al., 2002 a,c).

Алессандро Андреотти обработал европейский банк возвратов кольцевания дрозда белобровика (Andreotti et al., 2001). Большая часть этих птиц происходила из стран Балтийского региона: Швеции, Финляндии, северо-запада России и государств восточной Прибалтики. В итоге он нашел подтверждение гипотезе Т. Алерстама (1990), что под влиянием доминирующих осенью западных ветров определенная часть воробьиных птиц из Скандинавии пересекает Балтийское море в ЮВ направлении и попадает в восточную Прибалтику. После этого часть белобровиков шведского происхождения продолжает двигаться в ЮВ направлении (находки белобровиков в Грузии – см. выше), а часть может следовать ЮЗ курсом и достигать областей зимовки в ЮЗ Европе. Для других видов дроздов такая «петлевидная траектория миграции» пока документально не установлена. Наши лунные и сейлометрические наблюдения, а также наблюдения с помощью Электронно-оптической системы на Куршской косе в октябре (когда проходит интенсивный пролет белобровиков) не обнаружили сколько-нибудь заметной миграции дроздов (и птиц других видов) ночью в направлении с северо-запада на юго-восток. Тем не менее, не исключено, что в условиях доминирования западных ветров птицы могут достигать восточного берега Балтийского моря только утром, проделав путь около 300 км, и реальное число белобровиков, пролетающих через восточную Прибалтику таким путем, может быть в действительности больше, чем предполагается. Радарные наблюдения на Балтийском побережье Литвы показали, что вероятно около 25% дроздов имеют ЮЮВ направления миграции (Bolshakov et al., 2002d).

Для сравнения направленности пролета в южной и северной частях восточной Прибалтики приводим также наши неопубликованные данные, полученные осенью 2011 г на северном побережье Финского залива с помощью Электронно-оптической системы наблюдения (рис. 31 в). Среднее направление миграции дроздов летящих на высоте не менее 200 м за весь осенний сезон (сентябрь-начало ноября) составляло 239° ($r=0.59$, $n=137$, $MTR=11180$ птиц/км·ч). В сентябре и октябре вид распределений направленности летящих ночью дроздов абсолютно различался. В сентябре распределение направлений имело две четко выраженные моды

Mo1= 210° (ЮЗ) и Mo2=300° (СЗ). В ночи со слабыми ветрами (49 птиц, MTR= 3896 птиц/км·ч) распределение выглядело также: Mo1=216° и Mo2=300°. Соотношение плотностей в потоках СЗ : ЮЗ секторов было 1 : 4. Унимодальное распределение со средним азимутом 249° (75 птиц MTR 6380 птиц/км·ч) и острой модой 256° наблюдался только в октябре. В это время преобладали С-СВ ветра, сопутствующие вторжению дроздов с СВ и вероятно огибающих с востока Ладожское озеро.

Исключительно интересные и похожие на выше представленные данные приводит финский орнитолог Марку Хуттунен (Huttunen, 2004a). У четырех видов дроздов в восточной Финляндии средние направления осеннего пролета по данным кольцевания с одной стороны и массовым дневным перемещениям с другой стороны принципиально различались. По данным повторных находок колец направление на зимовки у певчего дрозда было 233°, при этом дневные перемещения, исчисляемые сотнями и тысячами особей проходили в СЗ направлении 287°, у белобровика 235° vs 299° (соответственно), рябинника 232° vs 292° и 112° (две моды), черного дрозда 255° vs 311° и 131°. Среднее направление белобровиков в клеточном ориентационном эксперименте соответствовало направлению на зимовку и составляло 238° (Huttunen, 2007). Анализ находок колец финских дроздов, окольцованных на гнездах, и найденных не позднее, чем через 180 дней, показал, что у разных видов от 14 до практически 100% молодых птиц смещается на северо-запад (Huttunen, 2007). В юго-восточной Прибалтике птицы, летящие в северном направлении, единичны и наблюдаются только при сильных встречных ветрах. По данным кольцевания дрозды из Финляндии могут направляться к местам зимовок, как через западную Прибалтику (Скандинавию), так и через восточную Прибалтику (Zink, 1981; Fransson et al., 2001, 2002, 2003, 2004).

Обобщенные данные показывают, что осенью дрозды из северной и северо-восточной Прибалтики могут мигрировать к местам зимовок в юго-западную Европу двумя путями: 1) через восточную Прибалтику, 2) через Скандинавию (т.е. западную Прибалтику), предварительно совершая перемещения в северо-западном направлении (рис. 31 б, в). На основе возвратов колец, визуальных, оптических и радарных наблюдений складывается достаточно интересная картина «пролетных путей». Весной дрозды, огибая Балтику, меняют направление с СВ на ССВ. Летом дрозды, как минимум четырех видов, из северных популяций перемещаются в ССВ, С и ССЗ направлениях. Осенью «пролетный путь» дроздов, мигрирующих через восточную Прибалтику, выглядит сложнее. Часть птиц пролетает в направлении обратном весеннему через ЮВ Прибалтику. Часть дроздов сначала перемещается в северном направлении, а затем через Финляндию и Скандинавию попадает в ЮЗ Европу. Часть белобровиков из Швеции может пересекать Балтику в ЮВ направлении (только у этого

вида подтверждено кольцеванием) и следовать дальше на ЮВ или поддерживать направление пролета на ЮЗ.

Можно предположить, что у дроздов, гнездившихся или родившихся на СЗ России и Финляндии, частичное смещение летом и осенью в СЗ направлении, а затем уход к местам зимовки через западную Прибалтику может отчасти объяснить дисбаланс соотношения численности дроздов во время сезонных миграций (осень vs весна 1:1), наблюдаемый на Куршской косе (проблема, поставленная в главе 3 «Сроки и динамика ночной миграции дроздов»).

Как обычно, анализ направленности миграции порождает вопросов больше, чем ответов. Какими путями пролетают осенью дрозды после летней миграции? Почему осенью достаточно много дроздов летит в северном направлении? Какие дрозды осенью летят на СЗ, какие на ЮЗ? Насколько широк фронт пересечения Балтийского моря? Насколько объективно выражено «восточное крыло» регионов зимовки дроздов? Пока эти вопросы остаются открыты.

7.5. Влияние направления и скорости ветра на направление миграции

7.5.1. Весенняя миграция

В ночи, имеющие достоверно выраженную направленность пролета, при всех ветрах с попутной компонентой ($224^{\circ} \pm 90^{\circ}$), среднее направление миграции не отличается ни от генерального (044°), ни от среднего курса (042°) и составляет 043° ($n = 19$ ночей, $r = 0.95$) (рис. 32). Среднее направление ветра в ночи с наиболее высокой численностью дроздов составляло 221° (38 ночей $r=0.62$ $P<0.01$) и скоростью 8.0 м/с, что является практически строго попутным для среднего курса миграции. Массовый ночной пролет дроздов весной на Куршской косе происходит при строго попутных ветрах относительно генерального курса миграции.

В ночи со встречной компонентой ветра ($44^{\circ} \pm 90^{\circ}$), массовый пролет дроздов происходит, в основном, при слабых ветрах ВСВ направлений, в среднем 069° , 3.6 м/сек. При этих ветрах, средний курс миграции дроздов отклоняется к северу от генерального всего на 5° и составляет 039° ($n = 12$ ночей, $r = 0.97$). Это значительно меньше, чем в случае пассивного дрейфа птиц от генерального курса, когда это направление составило бы 018° . Пассивный дрейф может наблюдаться, если направление оси тела, называемое «хедингом» (Alerstam, 1990), ориентировано в соответствии с генеральным курсом, а реальное направление движения птицы («трек») отклонено ветром. Направление движения птицы (трек) является суммой скорости и направления ветра с одной стороны и воздушной скорости и направления оси тела («хединга») с другой. Если птицы полностью компенсируют латеральный дрейф, направление «трека»

соответствует генеральному направлению миграции (Alerstam, 1979; Alerstam, 2000), а ось тела птицы развернута в сторону ветра.

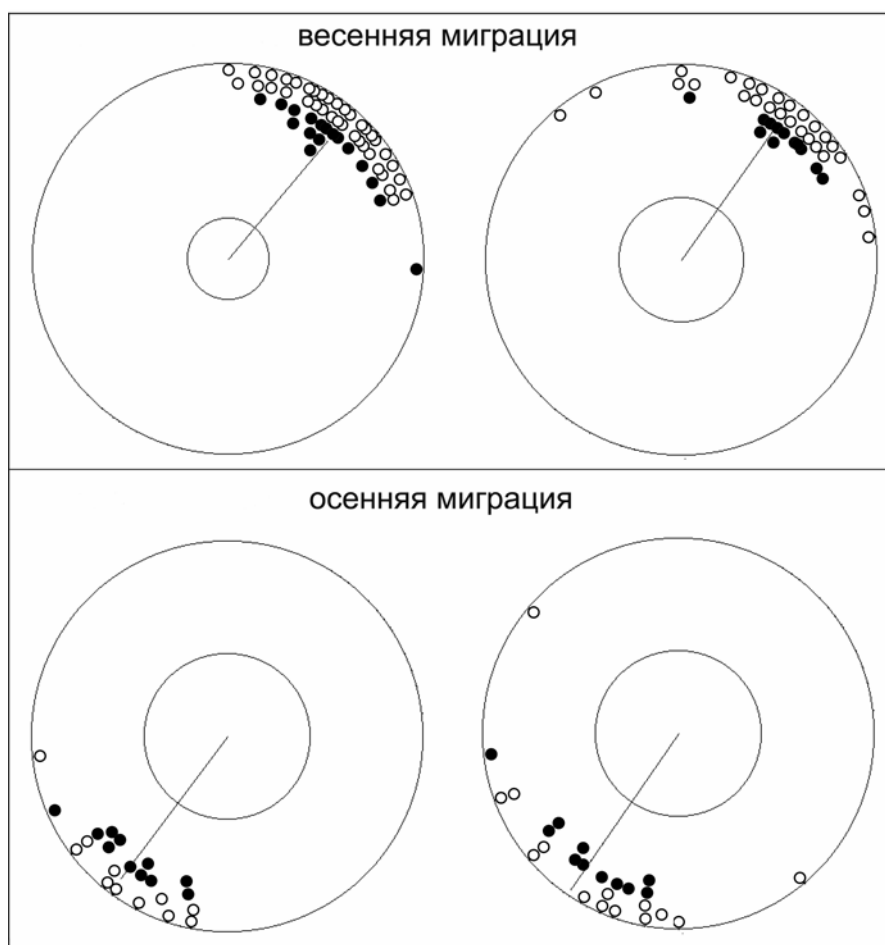


Рисунок 32. Распределения направления полета дроздов в отдельные ночи весной и осенью на Куршской косе при ветрах с попутной компонентой и ветрах со встречной компонентой (данные лунных наблюдений).

Примечания к рисунку: Левая колонка – при попутных ветрах. Правая колонка – при встречных ветрах.

Черные кружки – распределения, имеющие достоверную направленность по Rayleigh тесту ($P < 0.05$). Для ночей, имеющих достоверную направленность пролета:

Весна: при попутных ветрах $A_{ср} = 43^\circ$, $n = 19$ ночей, $r = 0.95$; при встречных ветрах $A_{ср} = 39^\circ$, $n = 12$ ночей, $r = 0.97$

Осень: попутных ветрах $A_{ср} = 218^\circ$, $n = 12$ ночей, $r = 0.97$; при встречных ветрах $A_{ср} = 215^\circ$, $n = 11$ ночей, $r = 0.92$

Белые кружки – распределения, имеющие не достоверную направленность по Rayleigh тесту ($P > 0.05$). Для ночей, имеющих не достоверную направленность пролета:

Весна : при попутных ветрах $A_{ср} = 42^\circ$, $n = 38$ ночей, $r = 0.96$; при встречных ветрах $A_{ср} = 40^\circ$, $n = 27$ ночей, $r = 0.93$.

Осень : при попутных ветрах $A_{ср} = 218^\circ$, $n = 12$ ночей, $r = 0.97$; при встречных ветрах $A_{ср} = 214^\circ$, $n = 13$ ночей, $r = 0.90$.

Более строгие оценки отклоняющего влияния ветров получены при учете их боковых компонент (ветров справа и слева относительно главного курса миграции). В случае полного дрейфа, ожидаемые отклонения курсов от главного курса миграции 044° при попутных ветрах с боковой компонентой должны составлять от 11° до 16° (в среднем около 14°), но реально не превышают 8° (в среднем около 3°) (табл. 30). Весной дрозды на 85 – 88 % компенсируют отклоняющее влияние боковой компоненты попутных ветров скоростью от 7.5 до 8.1 м/с. Полная (100%) компенсация предполагала бы сохранение среднего направления пролета 044° в ночи с боковыми ветрами.

Таблица 30. Средние курсы миграции дроздов весной при боковых компонентах попутных и встречных ветров (данные лунных наблюдений на Куршской косе, 1977-2004 гг.).

Направление ветра относительно генерального курса 044°		Средний ветер		Среднее направление миграции			Ожидаемое направление миграции, A° при пассивном дрейфе
		A°	Скорость, м/сек	A°	R	n	
Попутный	Слева $224^\circ+45^\circ$	251°	7.9	045°	.96	17	055°
		254°	7.5	043°	.96	39*	055°
	Справа $224^\circ-45^\circ$	184°	8.1	040°	.94	13	028°
		182°	7.9	036°	.95	28*	028°
Встречный	Слева $044^\circ-45^\circ$	082°	5.4	037°	.97	10	022°
		086°	6.0	029°	.89	34*	018°
	Справа $044^\circ+45^\circ$	358°	7.0	054°	.98	8	076°

Примечания. Жирным шрифтом выделены данные для ночей с высокой численностью летящих дроздов; * все ночи с пролетом дроздов. Строго попутный ветер - 224° , встречный – 044° .

Отклоняющее влияние боковой компоненты встречных ветров значительно большее, чем боковой компоненты попутных ветров (табл. 30). Наблюдаемое отклонение курсов от главного курса миграции 044° при этих ветрах составило от 7 до 15° , в среднем 10° . Ожидаемое отклонение при пассивном дрейфе должно было бы составить от 22 до 32° . Однако этого не происходит. При скоростях встречных ветров 5.4 – 7.0 м/с, дрозды компенсируют в среднем 60% ожидаемого дрейфа, а при скорости ветра около 9 м/с – лишь около 48%. Дрозды не мигрируют весной при скоростях встречных ветров более 10.5 м/с. Если считать, что их средняя воздушная скорость порядка 14.2 м/с, как у певчего дрозда (Bolshakov et al., 2010; Воротков, Синельщикова, 2014), то эффективность полета в таких условиях практически нулевая.

Для сравнения интересно привести данные, полученные К.В. Большаковым в районе Финского залива (Bolshakov et.al., 2002d). Здесь массовая миграция дроздов в первой половине ночи часто происходит при почти боковых ветрах (угол между ветром и главным курсом миграции 026° составляет от 91° до 116°). При скоростях боковых ветров до 8.7 м/с, реальные отклонения от главного курса составляют около 6° (от 0 до 8°), а ожидаемые в случае пассивного дрейфа - 21° (от 15° до 26°). При скоростях ветра 10.4-11.4 м/с реальные отклонения составляют 21° , а ожидаемые - 29° . При строго боковых ветрах скоростью до 9 м/с дрозды компенсируют до 70% отклонения ветром, а при ветрах скоростью около 11 м/с – лишь 38%.

7.5.2. Осенняя миграция

Осенью, в отличие от весны, массовый ночной пролет дроздов в районе Куршской косы происходит как при попутных, так и при встречных ветрах (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»). При попутных ветрах среднее направление миграции в ночи, имеющие достоверную направленность пролета, полностью соответствовало генеральному курсу миграции - 218° (n=12 ночей, $r=0.97$), при встречных 215° (n=11, $r=0.92$) (рис. 32). В ночи с массовой миграцией ожидаемые при полном дрейфе отклонения средних курсов дроздов боковой компонентой попутных ветров от генерального (218°) составляли в среднем 14° , а реальные – не более 3° (табл. 31). Осенью при ночном полете дрозды на 80 - 86% компенсируют отклоняющее влияние боковой компоненты попутных ветров скоростью 5 – 7 м/с.

Заметная миграция дроздов осенью в условиях встречных ветров происходит только в ночи, когда скорость их не превышает в среднем 4 – 6 м/с (табл. 31). При умеренных встречных ветрах дрозды отклонялись от генерального курса (218°) в среднем не более, чем на 5° и компенсировали от 64% до 72% дрейфа боковой компонентой встречных ветров. Здесь следует отметить, что сама Куршская коса в 20-ти километровой зоне относительно пункта наблюдения ориентирована с северо-востока на юго-запад (на 215 - 220°). Не исключено, что ориентация косы, как направляющей линии, играет существенную роль в столь высокой степени компенсации дрейфа осенью, когда основную массу в потоке составляют молодые птицы, летящих согласно врожденной программе векторной ориентации (Gwinner, Wiltschko, 1978; Berthold, 1990; Rozhok, 2008). В условиях отсутствия направляющих ландшафтных линий, как было показано в работе, проведенной в Лунде (Швеция), осенью дрозды не компенсировали ветровой снос. Весной же, в отличие от осени, в Лунде наблюдалась частичная компенсация ветрового сноса (Bäckman, Alerstam, 2003).

Таблица 31. Средние курсы миграции дроздов осенью при боковых компонентах попутных и встречных ветров (данные лунных наблюдений на Куршской косе, 1977-2004 гг.).

Направление ветра относительно генерального курса 218°		Средний ветер		Среднее направление миграции			Ожидаемое направление миграции, А°
		А°	Скорость, м/сек	А°	R	n	
Попутный	слева	085°	5.8	220°	.96	7	232°
		082°	5.1	224°	.89	12*	230°
	справа	355°	6.6	215°	.98	5	204°
		355°	5.1	221°	.95	11*	206°
Встречный	слева	247°	4.1	213°	.97	8	201°
		261°	5.9	214°	.83	20*	192°
	справа	198°	5.9	223°	.87	3	232°
		193°	5.5	217°	.89	6	236°

Примечания. Жирным шрифтом выделены данные для ночей с высокой численностью летящих дроздов; * все ночи с пролетом дроздов.

Строго попутный ветер - 38°, встречный ветер -218°.

На наш взгляд отклонение от генерального курса к западу (в сторону моря) не более, чем на 37° не критично для дроздов. Даже если направление полета будет 255°, птицы менее чем через 200 км оказываются в береговой зоне мыса Хель (Польша). Согласно векторной сумме направления и скорости полета птицы с одной стороны и направления и скорости ветра с другой стороны, чтобы вызвать такое сильное отклонение, даже при пассивном дрейфе дрозды (при своей воздушной скорости около 14 м/с) должны будут лететь в условиях боковых ветров, с направлением 130° и скоростью не менее 11 м/с, или при встречно-боковых ветрах 170-180° скоростью не менее 7 м/с. Если посмотреть на розу ветров восточной Прибалтики для осени (сентябрь, октябрь) (глава 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов» рис. 27 в, г) видно, что такие ветра ЮВ сектора – имеют наименьшие частоты встречаемости в период осенней миграции дроздов. Согласно лунным наблюдениям при слабых и умеренных ветрах ЮВ сектора (от 90 до 180°) пролетает 21% дроздов. Тем не менее, в общей сложности 10% дроздов, летящих транзитным полетом (в середине ночи на высоте более 300м) имеют западное направление более 255°.

7.5.3. Компенсация ветрового дрейфа весной и осенью

Мы установили, что на Куршской косе в период весенней и осенней миграции (даже когда большинство птиц осенью в потоке составляют молодые особи) дрозды способны

компенсировать боковое смещение ветром во время ночного миграционного полета. Как показывают лунные наблюдения в оба сезона, а также наблюдения, проведенные осенью с помощью электронно-оптической системы регистрации летящих ночью птиц (Синельщикова, 2012; Синельщикова, Воротков, 2014; Vorotkov et al., 2009; Bolshakov et al., 2010; Sinelschikova, Vorotkov, 2013), компенсация дрейфа у дроздов достигается комбинацией двух поведенческих реакций: увеличением угла между направлением полета (треком) и положением оси тела птиц (хедингом), а также вариацией воздушной скорости полета. Степень компенсации зависит от направления ветра относительно главного курса миграции и его скорости. При штилевых и слабых ветрах распределения и средние значения направлений полета и ориентации оси тела (хедингов) практически совпадают. При попутных ветрах воздушная скорость дроздов минимальна (см. главу 8 «Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда»). При увеличении угла отклонения наблюдаемого в данный момент времени ветра от значения строго попутного направления ветра (для осенней миграции, например, это 38°), а также увеличении его скорости, угол между направлением полета и положением оси тела птиц (хедингом) увеличивается. Как показали наблюдения с помощью Электронно-оптической системы регистрации летящих ночью птиц, при сильных боковых ветрах более 10 м/с угол между направлением полета и осью тела птиц (хедингом) может достигать $60-70^\circ$. Однако даже в этом случае полной компенсации не происходит и дрозды отклоняются от генерального курса на $10-20^\circ$. Лунный метод также показывает, что при сильных встречно-боковых ветрах угол отклонения направления полета от генерального курса может достигать $10-15^\circ$. Чтобы уменьшить дрейф от сильных боковых ветров, дрозды могут снижать высоту пролета, где в приземных слоях воздуха скорости ветров значительно ниже, чем на больших высотах (Bulyuk, 2005). Мигрируя на низких высотах, дрозды, как правило, практически полностью могут компенсировать ветровой дрейф (Bolshakov et al., 2002d; Sinelschikova, Vorotkov, 2013). Очевидно, что в этом случае значительную роль играют наземные ориентиры (Åkesson, 1993; Liechti, 2006). В ситуации существенного отклонения от генерального курса при полете на больших высотах, полет на низких высотах может способствовать перекомпенсации ветрового сноса, т.е. коррекции курса с учетом смещения, вызванного боковой компонентой ветра (Alerstam, 1979; Alerstam, 2000; Liechti, 2006). Величина компенсации дрейфа различна для боковых ветров с попутной и встречной составляющими в оба сезона. Согласно лунным наблюдениям, при умеренных попутных и попутно-боковых ветрах дрозды компенсируют не менее 85-88% бокового смещения весной и 80 - 86% осенью. При слабых и умеренных встречных и встречно-боковых до 60-70% - весной и 64-72% осенью. Компенсация отклоняющего влияния встречно-боковых ветров явно меньше, чем попутных и попутно-

боковых и, безусловно, требует от птиц дополнительных энергетических затрат. Дрозды весной явно предпочитают мигрировать при ветрах строго попутных направлений, позволяющим им:

- 1) минимально отклоняться от генерального курса (Alerstam, 1990),
- 2) снижать энергетические затраты на компенсацию дрейфа (Alerstam, Lindsrom, 1990, Liechti, Bruderer, 1998) и
- 3) увеличивать скорость полета относительно земли (Liechti, 2006).

Осенью наиболее интенсивная миграция дроздов также происходит преимущественно при попутных ветрах, соответствующих главному курсу миграции. В условиях встречно-боковых западных ветров, доминирующих в это время года в восточной Прибалтике, также наблюдается заметный пролет дроздов, однако происходит он только при низких скоростях ветра (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»).

Глава 8. Скорость ночного миграционного полета певчего дрозда

8.1. Вводные замечания

Скорость полета относительно земли, а также скорость полета относительно воздуха (или воздушная скорость) являются базовыми динамическими характеристиками полета птиц (Norberg, 2004; Pennycuik, 2008). Это – одни из тех величин, на основе которых складываются наши представления о времени и энергии, которые необходимы птицам различных видов для совершения сезонных миграций (Alerstam, 1990; Hedenström, Alerstam, 1995; Alerstam, Hedenström, 1998). Использование Электронно-оптической системы (ЭОС) регистрации ночной миграции птиц и комплекса методов изучения ночной миграции, описанных в предыдущих главах, позволило впервые на статистически репрезентативном материале получить практически не известные характеристики естественного ночного миграционного полета у одного вида птиц - певчего дрозда. Это – скорость полета относительно земли и воздуха, высота, направление полета и ориентация оси тела, частота взмахов крыльями и продолжительность пауз между сериями взмахов. Собранные данные позволили рассмотреть следующие вопросы: 1) каков диапазон скоростей полета относительно земли и воздуха у мигрирующих осенью певчих дроздов; 2) как изменяется воздушная скорость в зависимости от направления и скорости ветра; 3) за счет каких кинематических характеристик птицы контролируют и изменяют свою воздушную скорость; 4) как можно интерпретировать реально наблюдаемые значения воздушной скорости с позиции оптимизации временных и энергетических затрат на миграцию.

8.2. Скорость полета относительно земли и воздушная скорость певчего дрозда

8.2.1. Статические показатели скорости полета относительно земли и воздушной скорости

Полученные значения скорости полета относительно земли при разных ветрах варьировали в пределах 6–7 крат, от 5 до 32 м/с (рис. 33). Поскольку осенью при попутных ветрах пролетает 62% дроздов, а при встречных – 38% (см. главу 6 «Роль ветра в ночной миграции дроздов»), распределение скоростей полета относительно земли асимметрично. Медианное значение скорости полета певчих дроздов относительно земли составило 17.6 м/с ($n = 963$ птиц), при этом 70% птиц пролетали при скоростях от 11 до 24 м/с.

Среднее значение воздушной скорости составило 14.2 м/с ($SD = 3.1$, $n = 963$). По нашим оценкам воздушная скорость певчих дроздов варьирует в 4 кратном диапазоне от 6 до 24 м/с, а 70% птиц пролетает в достаточно узком диапазоне воздушных скоростей – от 11 до 17.5 м/с.

Теоретически предельно низкая воздушная скорость певчего дрозда, при которой происходит чередование активной (взмахи) и пассивной (паузы) фаз полета, составляет 6.0 м/с

(рассчитано по программе Flight 1.24). При меньших скоростях птицы вынуждены непрерывно и с большей частотой махать крыльями.

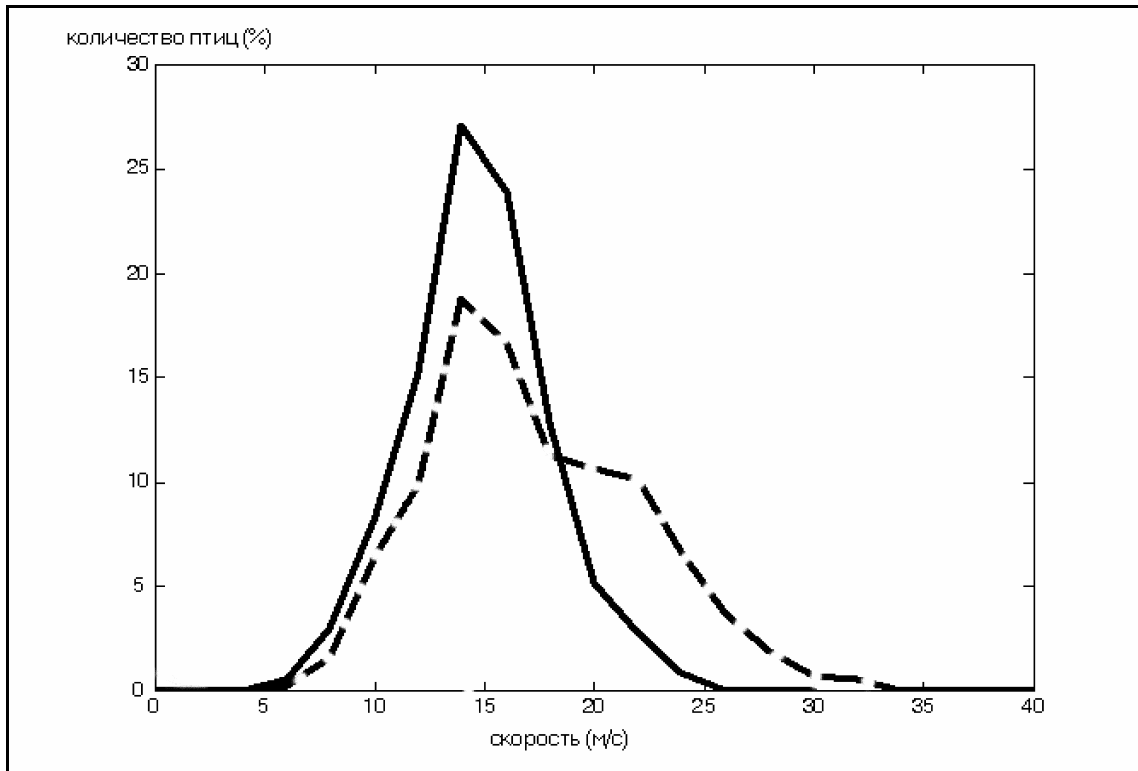


Рисунок 33. Распределение скорости полета певчих дроздов относительно земли и относительно воздуха (воздушной скорости) во время осенней ночной миграции (из Воротков, Синельщикова, 2014). Пунктирная линия – скорость полета относительно земли; сплошная линия – воздушная скорость.

8.2.2. Зависимость воздушной скорости от направления и скорости ветра

Генеральное направление ночного пролета дроздов на Куршской косе, полученное лунным методом при штиле, составило 218° , среднее направление – 222° (см. главу 7 «Направление ночной миграции»). Поэтому для дроздов, летящих осенью через юго-восточную Прибалтику, попутными являются северо-восточные ветра направлением $35\text{--}45^\circ$. Строго попутным ветром в период осенней миграции нами был принят ветер направлением 38° .

Данные, собранные с помощью ЭОС показали, что у певчего дрозда воздушная скорость может существенно меняться в зависимости от направления и скорости ветра. На рисунке 34 показана зависимость воздушной скорости от направления ветра. При попутных ветрах воздушная скорость минимальна, при встречных – максимальна.

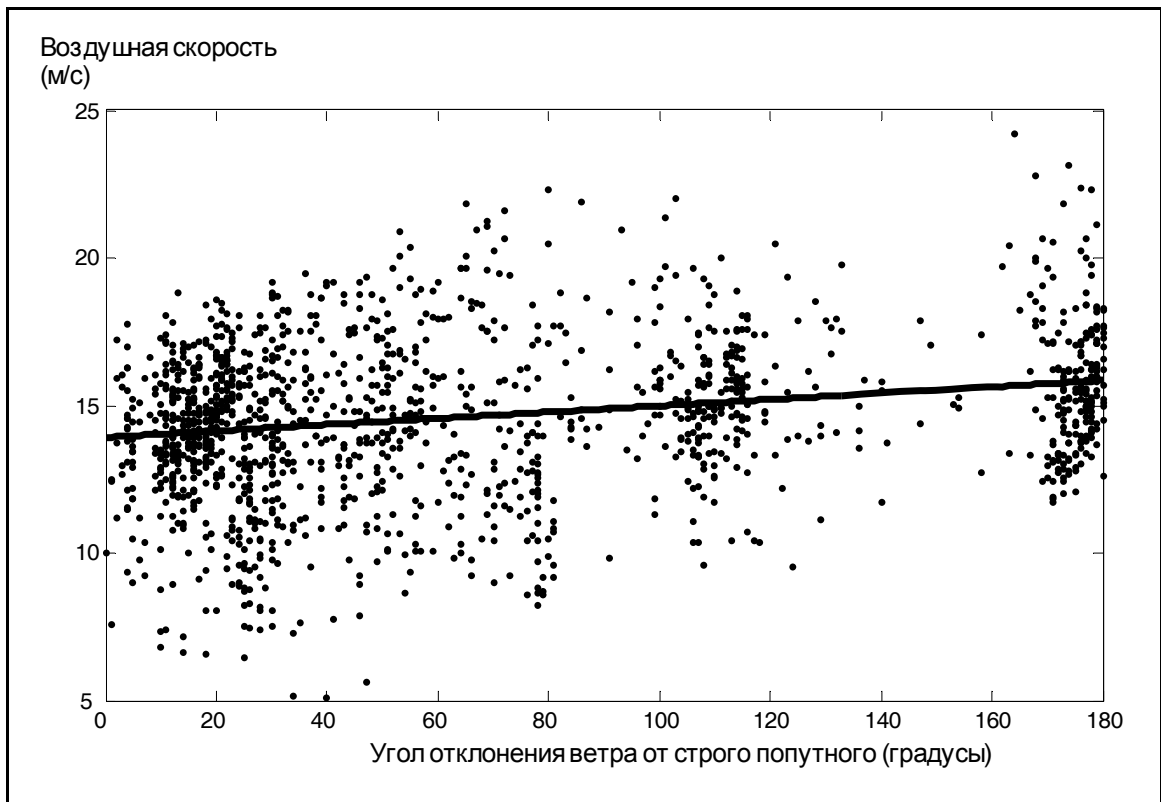


Рисунок 34. Зависимость воздушной скорости певчих дроздов от направления ветра. Результат регрессионного анализа: $R^2 = 0.19$, $F = 26.5$, $P < 0.0001$, $n = 963$.

Зависимость воздушной скорости полета дроздов от скорости ветра с учетом его направления, т.е. попутного компонента представлена на рисунке 35. Результаты регрессионного анализа помещены в поясняющих подписях к этому рисунку. Хотя около трети птиц пролетало при штиле и очень слабых ветрах (0–2 м/с), явно прослеживается закономерность: при увеличении скорости попутных ветров птицы замедляют свою воздушную скорость, а при увеличении скорости ветров со встречной компонентой, наоборот увеличивают воздушную скорость ($P = 0.0002$) (сплошная линия 1 на рис. 35). При этом функция обратной зависимости, по которой проводилась аппроксимация, имела вид: $y = 13.3 + 12.8/(x + 15)$, где коэффициент 13.3 – значение, к которому стремится воздушная скорость при увеличении попутного компонента, а 15 – максимальное значение попутного компонента при данных ветрах. Две трети птиц пролетали при ветрах с попутной компонентой (пунктирная линия 2 на рис. 35), показывая умеренный уровень значимости ($P = 0.0061$) зависимости воздушной скорости от ветра. При ветрах со встречной компонентой полет выражен не так интенсивно, но именно в этих условиях птицы заметно увеличивали свою воздушную скорость ($P < 0.0001$) (пунктирная линия 3 на рис. 35). Приращение воздушной скорости при увеличении встречного компонента ветра на 1 м/с в диапазоне от - 10 до 0 м/с составляет +0.17 м/с, а при увеличении попутного компонента на 1 м/с в диапазоне от 0 до 13 м/с - - 0.05 м/с.

При сильных встречных ветрах скоростью более 10 м/с, сопоставимых с воздушной скоростью птиц, пролет практически отсутствовал. На собранном материале мы не обнаружили увеличения воздушной скорости при увеличении значения бокового компонента.

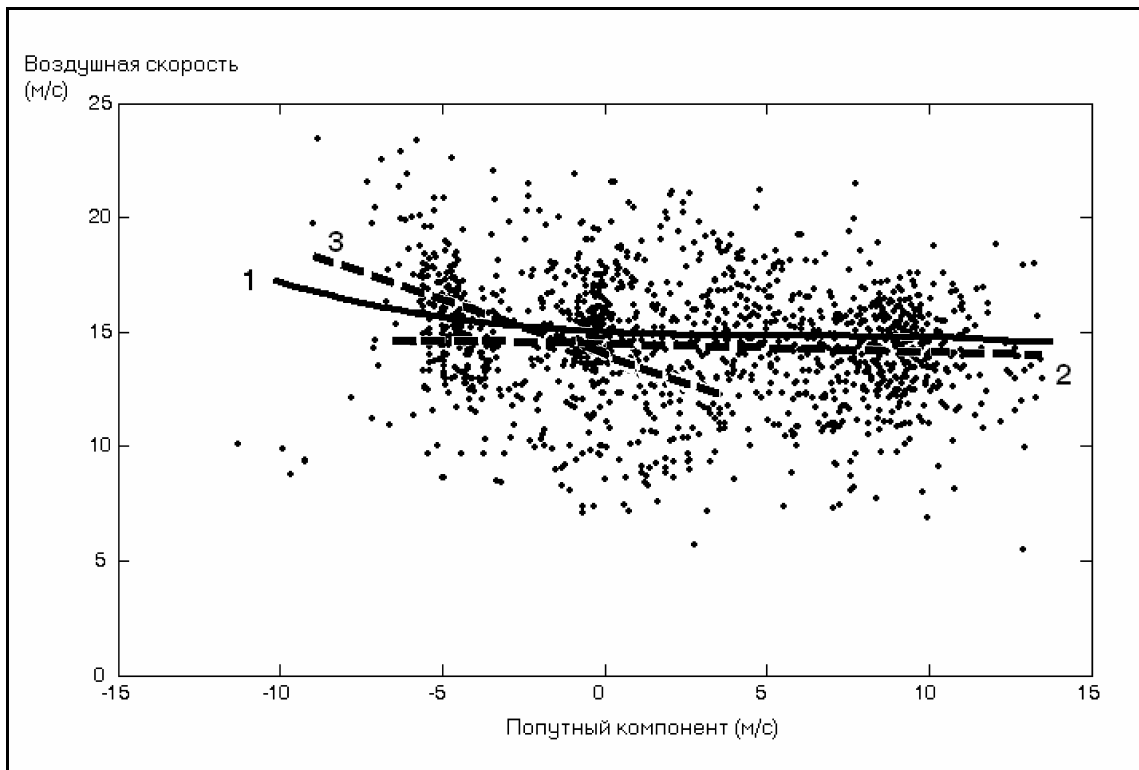


Рисунок 35. Зависимость воздушной скорости певчих дроздов от скорости ветра с учетом его направления (попутного компонента) (из Воротков и Синельщикова, 2014). Результаты регрессионного анализа: линия 1 – воздушная скорость во всем диапазоне значений попутного компонента: $R^2 = 0.21$, $F = 11.3$, $n = 963$, $P = 0.0002$; линия 2 – воздушная скорость при попутных ветрах: $R^2 = 0.12$, $F = 7.4$, $n = 667$, $P = 0.0061$; линия 3 – воздушная скорость при встречных ветрах: $R^2 = 0.08$, $F = 21.2$, $n = 296$, $P < 0.0001$.

По нашим данным, в период осенней ночной миграции певчие дрозды способны оценивать и регулировать скорость полета относительно земли в зависимости от направления и скорости ветра. При попутной компоненте ветра птицы замедляют свою воздушную скорость, при встречной – увеличивают. Однако, в среднем диапазон изменения воздушной скорости при известных скоростях ветра, когда наблюдался пролет дроздов, оказался невелик – от 14 до 15 м/с.

8.2.3. Зависимость скорости от высоты

Согласно нашим данным, полученным с помощью ЭОС, обнаруживается общая закономерность: с увеличением высоты увеличивается скорость полета дроздов относительно земли, а также их воздушная скорость (рис. 36).

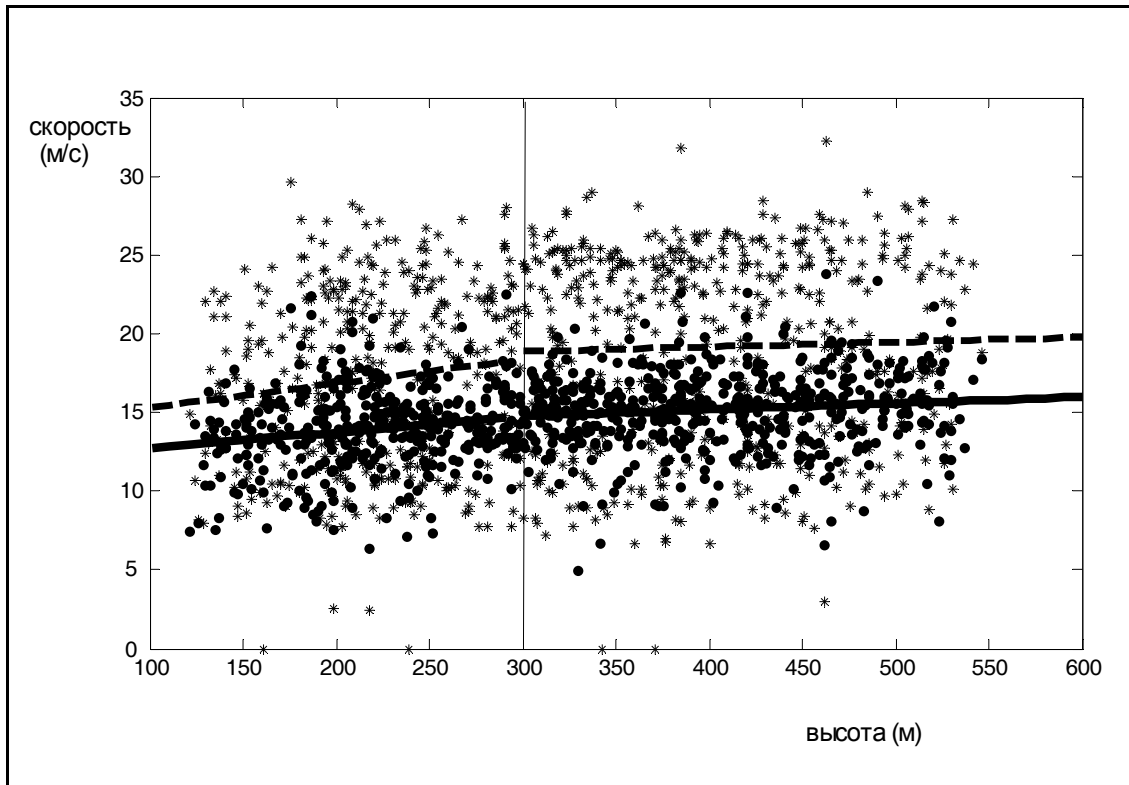


Рисунок 36. Зависимость скорости полета дроздов от высоты.

Вертикальная тонкая линия – высота 300м.

Звездочки – скорость полета относительно земли; две пунктирные линии – линии тренда в диапазоне высот от 100 до 300м и от 300 до 600м

Результат регрессионного анализа: высоты от 100 до 300м - $F=8.75$, $P=0.0012$, $R^2=0.03$, $n=302$, высоты от 300 до 600м - $F=3.21$, $P=0.0032$, $R^2=0.06$, $n=661$.

Точки – воздушная скорость; две сплошные жирные линии – линии тренда в диапазоне высот от 100 до 300м и от 300 до 600м

Результат регрессионного анализа: высоты от 100 до 300м - $F=5.37$, $P=0.0028$, $R^2=0.09$, $n=302$, высоты от 300 до 600м - $F=2.97$, $R^2=0.12$, $P=0.0036$, $n=661$.

Полученный результат вполне ожидаем. С увеличением высоты над уровнем моря скорость ветра увеличивается, а турбулентность уменьшается, и на высоте более 300-400 м формируется ламинарный ветровой поток. Это определяет достаточно быстрое увеличение скорости полета относительно земли на высотах до 300 м, особенно в условиях ветров попутных направлений, и более плавное на высотах более 300 м (Liechti, Bruderer, 1998, 2001; Videler, 2005). Кроме этого, на высотах до 200 м может происходить активный набор высоты. Мы не измеряли вертикальную составляющую скорости полета. Поэтому горизонтальная составляющая скорости (которую мы измеряли) на низких высотах может быть чуть меньше реального значения скорости полета относительно земли. По той же причине возможна недооценка воздушной скорости на низких высотах.

Известно, что воздушная скорость летящих птиц зависит от плотности воздуха (Pennycuik, 2008). С увеличением высоты плотность воздуха уменьшается. На высотах до 1-2 км изменение плотности практически линейно. При одинаковых энергетических затратах воздушная скорость

полета внизу будет меньше, чем на бóльших высотах. В нашем случае четкие изображения дроздов, имеющие длинные треки, были получены в небольшом диапазоне высот (примерно от 100 до 600 м). Согласно расчетам по программе Flight 1.24 (2008) на высоте 100м плотность воздуха 1.21 кг/м^3 , а скорости $V_{mp}= 9.8\text{м/с}$ и $V_{mr}=17.5 \text{ м/с}$. На высоте 600м плотность воздуха чуть меньше 1.16 кг/м^3 , $V_{mp}= 10.1\text{м/с}$ и $V_{mr}=17.9\text{м/с}$. Так, на каждые 100м высоты воздушная скорость теоретически должна увеличиваться не более, чем на 0.1 м/с за счет уменьшения плотности воздуха. Наши данные показали, что в отличие от модели (не учитывающей турбулентность на низких высотах), прирост воздушной скорости в реальных условиях значительно больше: на высотах до 300 м составляет 0.84 м/с на каждые 100 м высоты, а на высотах от 300 до 600 м уже 0.2м/с . Обе регрессионные модели (рис. 36) указывают на объективную тенденцию увеличения скорости полета с высотой. Тем не менее, ввиду большой дисперсии скоростей полета, которые существенно варьируют в зависимости от направления и скорости ветра, статистические модели линейной регрессии объясняют незначительную долю вариаций скоростей полета дроздов относительно земли и воздуха увеличением высоты полета.

8.3. Регуляция воздушной скорости

Обнаруженная зависимость воздушной скорости дроздов от скорости и направления ветра предполагает, что птицы способны изменять свою воздушную скорость за счет ряда кинематических параметров. Рисунок полета дроздов, как типичных воробьиных, как правило, представляет собой чередование циклов взмахов и пауз между ними. Теоретически птица может изменять скорость за счет частоты взмахов, амплитуды и интенсивности каждого взмаха, а также продолжительности пауз между сериями взмахов (Norberg, 1990; Videler, 2005; Cochran et al., 2008). Согласно теоретическим моделям (Pennycuick, 1996, 2008; Rayner, 1995) частота взмахов является производной массы тела, геометрии крыла и плотности воздуха, а вариации воздушной скорости могут осуществляться преимущественно за счет инерционной фазы полета, т.е. пауз между циклами взмахов (Rayner, 1985).

При многообразии вариаций рисунка полета певчих дроздов, на достаточно длинных треках (более 20м) видно, что рисунок полета меняется в зависимости от направления и скорости ветра (рис. 37). Приведенные образцы треков показывают, что частота взмахов в незначительной степени может увеличиваться при встречной компоненте ветра, но паузы при этом существенно уменьшаться. Аналогичная картина наблюдалась у американских дроздов (*Catharus spp*), частоту взмахов которых регистрировали в течение нескольких часов во время ночного миграционного полета (Cochran, Wikelski, 2005; Cochran et al., 2008). У прослеженных птиц наблюдалась тенденция увеличивать частоту взмахов при встречных ветрах и замедлять частоту взмахов при попутных ветрах. Однако эта тенденция не была достоверной.

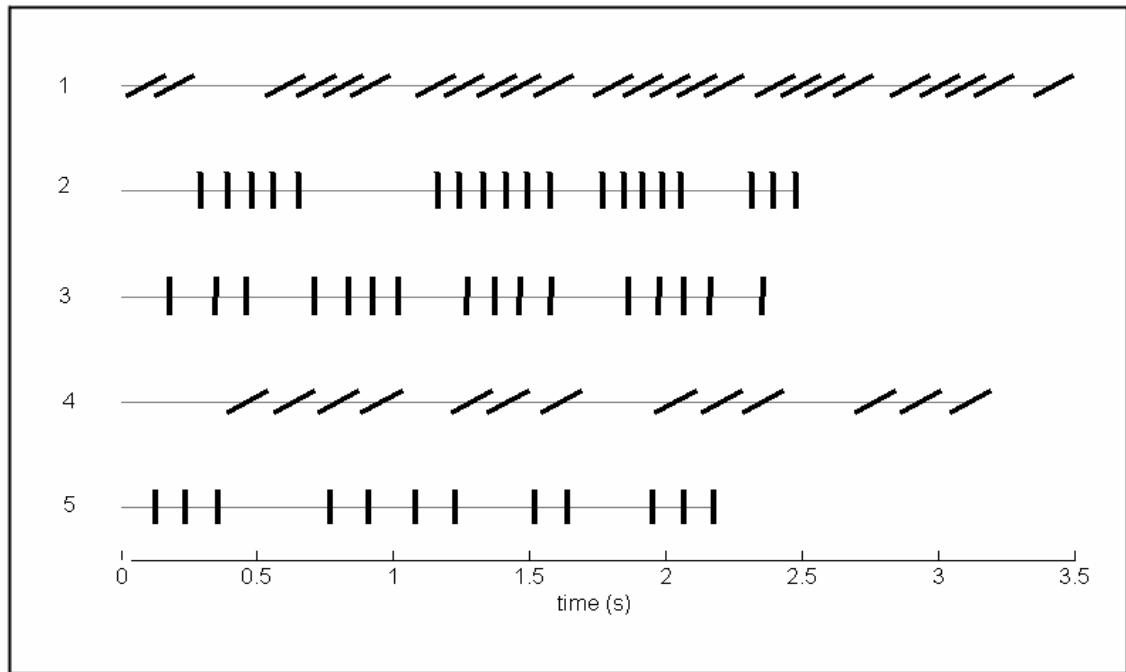


Рисунок 37. Образцы рисунков полета певчего дрозда при разных ветровых условиях (из Bolshakov et al. 2010). Черточки обозначают положение крыльев в момент взмаха. Наклон черточек соответствует ориентации крыльев в момент взмаха по отношению к направлению движения птицы.

1- сильный встречно-боковой ветер, 295° 10.7 м/с; V_g (скорость полета относительно земли) 10.2 м/с; V_a (воздушная скорость птицы) 15.6 м/с; $A(tr)$ (направление движения птицы (трек) 215° , $A(hd)$ (ориентация оси тела (хединг) 256°

2- слабый встречный ветер, 230° 4.3 м/с; V_g 12.3 м/с; V_a 15.7 м/с; $A(tr)$ 217° , $A(hd)$ 220°

3-штиль, ветер 305° 1.3 м/с; V_g 13.8 м/с; V_a 14.1 м/с; $A(tr)$ 222° , $A(hd)$ 225°

4-сильный попутно-боковой ветер, 332° 12.3 м/с; V_g 16.7 м/с; V_a 13.8 м/с; $A(tr)$ 210° , $A(hd)$ 255°

5- умеренный попутный ветер, 031° 9 м/с; V_g 19.7 м/с; V_a 10.2 м/с; $A(tr)$ 218° , $A(hd)$ 223° .

Амплитуду и интенсивность взмахов мы не измеряли и рассмотрели только зависимость воздушной скорости от физиологической и эффективной частоты взмахов и продолжительности пауз.

Частота взмахов крыльями отражает частоту сокращения грудной мускулатуры, которая в свою очередь, пропорциональна расходу энергии, затрачиваемой на полет. Наименьшая физиологическая частота взмахов наблюдается при средней крейсерской скорости полета (Norberg, 2004). Частота взмахов увеличивается как при увеличении, так и уменьшении воздушной скорости полета, и должна соответствовать теоретической U-образной кривой расхода энергии на полет (Pennycuik, 1968). Поэтому линейной зависимости воздушной скорости дроздов от физиологической частоты взмахов нет. Но на наших данных, полученных в условиях естественного полета, четкой U-образной зависимости скорости от физиологической частоты взмахов полиномиальный регрессионный анализ тоже не обнаружил. Графически эта зависимость выглядит в виде достаточно плотного облака точек. Среднее

значение физиологической частоты взмахов крыльями у певчего дрозда составило 10.2 Гц (взмахов в секунду) ($SD = 1.32$, $n = 963$). В 95% доверительном интервале частота взмахов изменяется в узком диапазоне от 7.5 до 12.7 Гц.

Физиологическая частота и продолжительность пауз не всегда являются взаимозависимыми величинами (Cochran et al., 2008), однако в нашем случае, регрессионный анализ показал достаточно сильную их взаимосвязь ($R^2 = 0.31$, $F = 337.6$, $n = 751$, $P < 0.001$): чем короче паузы, тем больше физиологическая частота. В отличие от физиологической частоты увеличение эффективной частоты взмахов вызывает увеличение воздушной скорости (рис. 38).

Продолжительность пауз между отдельными циклами взмахов у певчего дрозда показывает большую вариабильность. Среднее значение этого показателя 0.26 с ($SD = 0.11$, $n = 902$). Связь скорости полета и продолжительности паузы очевидна: чем длиннее паузы, тем меньше воздушная скорость птицы (рис. 39), однако небольшой процент вариаций скорости, объясняемый продолжительностью паузы, предполагает существование также других способов регуляции воздушной скорости.

Полученные результаты в целом подтверждают предположение, высказанное, в частности, Дж. Райнером (Rayner 1985, 1995) о том, что возможно у воробьиных птиц контроль скорости миграционного полета осуществляется не за счет вариации частоты взмахов, а преимущественно за счет изменения продолжительности инерционной фазы полета.

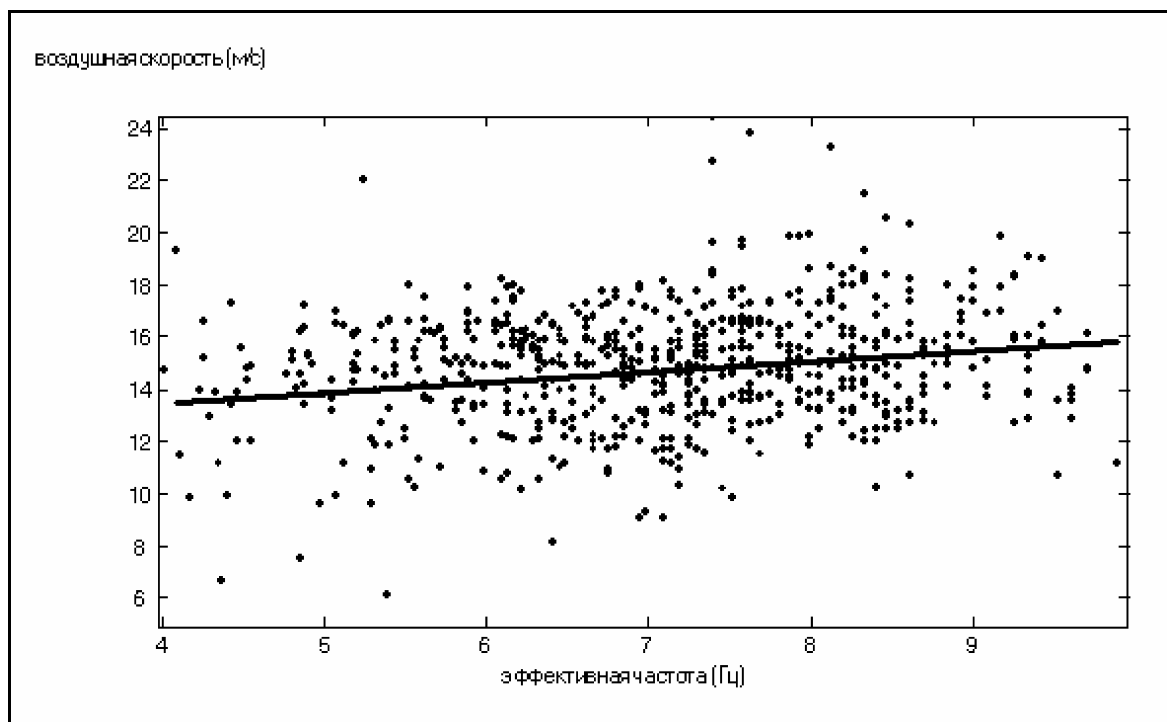


Рисунок 38. Зависимость воздушной скорости полета певчего дрозда от эффективной частоты взмахов. Результаты регрессионного анализа: $R^2 = 0.14$, $F = 8.58$, $n = 751$, $P = 0.0035$.

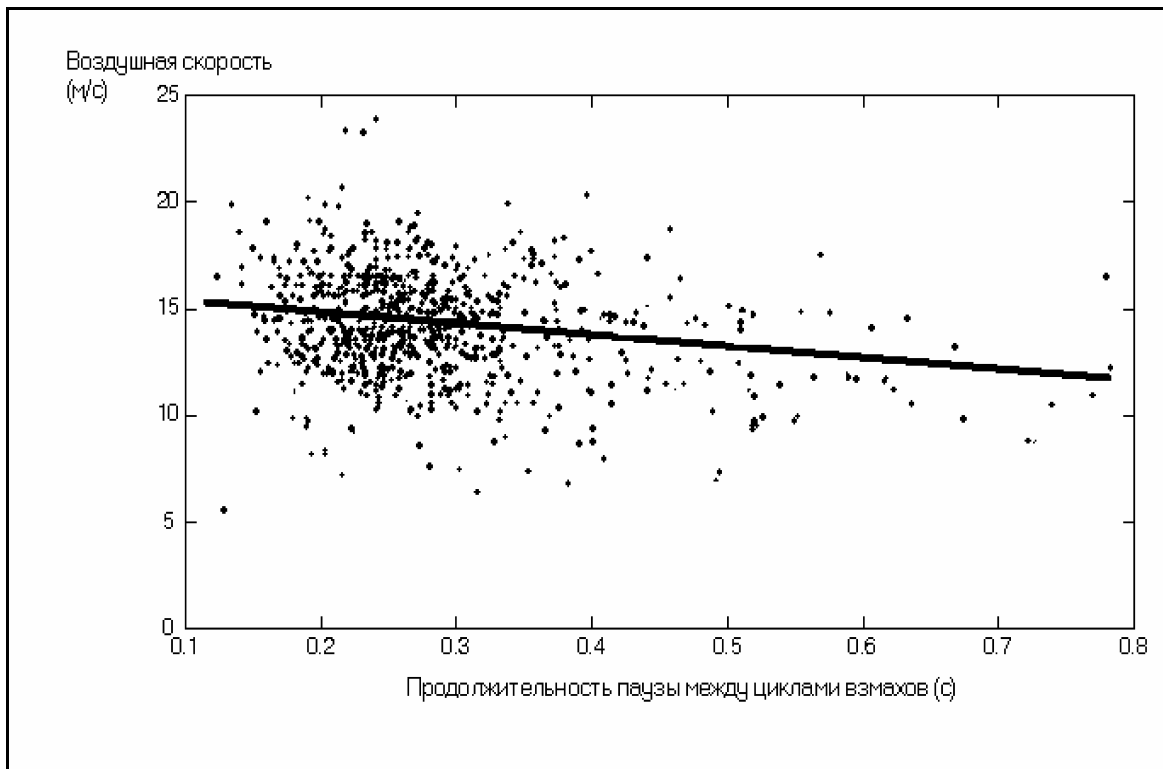


Рисунок 39. Зависимость воздушной скорости полета певчего дрозда от продолжительности паузы между циклами взмахов. Результаты регрессионного анализа: $R^2 = 0.08$, $F = 14.65$, $n = 902$, $P = 0.0013$.

8.4. Скорость, продолжительность и дальность ночного миграционного полета

Зная расстояние между областями размножения и зимовки певчих дроздов, скорость ночного миграционного полета и его продолжительность, мы можем оценить дальность миграционных бросков. На основании оценок энергетического состояния небольшой выборки птиц в момент начала ночного миграционного полета, по программе Flight 1.24 (Pennycuik, 2008) были рассчитаны потенциальная продолжительность полета дроздов и его дальность (без учета ветра).

Количество энергетических запасов, содержащееся в теле дроздов, было определено по методу Ellegren, Fransson (1992), как разница между массой птицы в момент старта и рассчитанной тощей массой при соответствующей длине крыла. Тощая масса певчих дроздов определялась по уравнению: $m_0 = 0.3847 w + 18.911$ ($n = 346$, $R_2 = 0.09$, $P < 0.01$), где m_0 - тощая масса, w - длина крыла. Уравнение зависимости тощей массы от длины крыла получено для молодых птиц с баллом жира 0, пойманных в стационарные паутинные сети в первые утренние обходы (сентябрь с первого обхода до 8:00, октябрь до 9:00). Цена полета певчего дрозда была принята как у североамериканских дроздов, (измерения проводились методом дважды тяжелой воды) 9.2 BMR (Wikelski et al., 2003). Нами использовано значение энергоёмкости запасённого топлива 21.6 кДж/г (Klaassen et al., 2000), поскольку не только жир, но и белок может

запасаться и выступать в роли источника энергии во время полета (Piersma, 1990; Lindstrom, Piersma, 1993; Jenni, Jenni-Eiermann, 1998). Это значение в 1.83 раза ниже энергетической цены чистого жира – 39.5 кДж/г (Дольник, 1995).

Осенью, начинающие полет певчие дрозды при средней массе тела 70.1г, SD=5.4 n=28 имели в среднем 5.7 г запасённого топлива (SD=2.4, n=28). У отдельных птиц его масса составляла до 23% массы тела. Средняя потенциальная продолжительность полета (до полного «сжигания топлива») составила 7.1 часа (SD=2.8, n=28). Средняя дальность возможного беспосадочного полета в стоячем воздухе, при воздушной скорости 14.2 м/с (51 км/ч) составила 362 км (SD=177, n=28). Распределение максимально возможной продолжительности и дальности полета без учета ветров стартовавших дроздов представлено на рисунке 40. Около 15% птиц могут пролететь всего несколько километров. Потенциальная продолжительность полета практически всех птиц (90%) не превышает 12 часов, т.е. одну полную ночь. Но при этом 35% птиц могли бы совершать достаточно длительные полеты в течение 8-12 часов, или менее продолжительные (4-6 часов) две ночи подряд. Менее 10% дроздов потенциально могут лететь 2 полные ночи подряд и продолжать полет на 3-ю ночь.

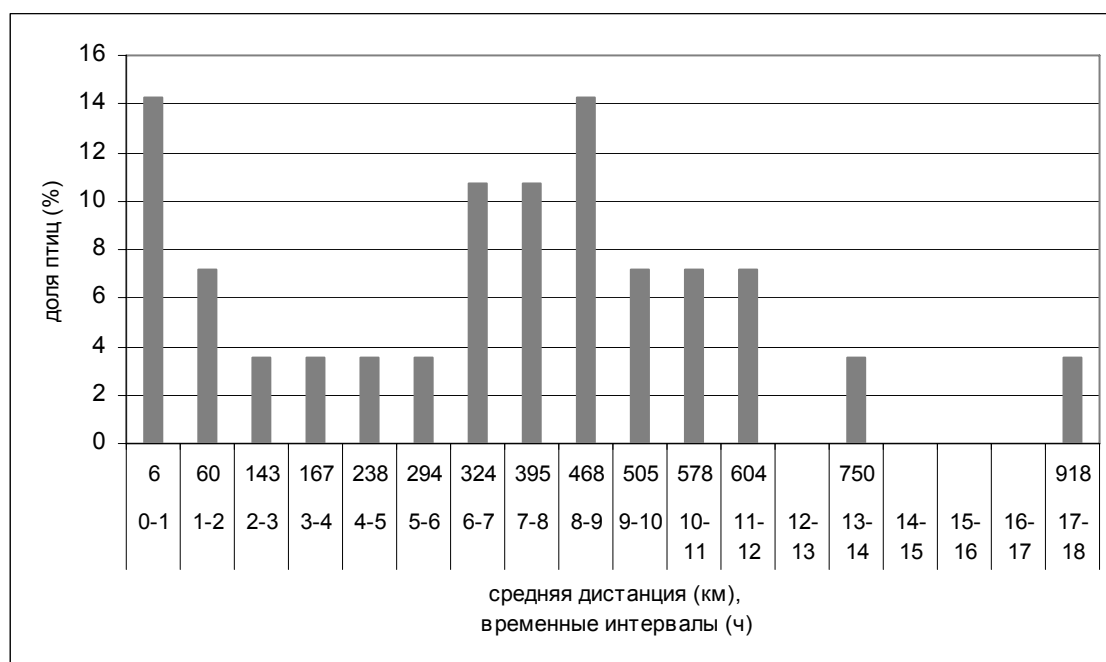


Рисунок 40. Распределение максимально возможной продолжительности ночного миграционного полета и средней дальности для выборки певчих дроздов, отловленных при старте полета.

Рассчитанный расход топлива (при его энергоёмкости 21.6 кДж/г) составил в среднем 0.80 г/час (SD=0.12) полета. При этом за час полета птица в среднем теряет 1.17 % своей массы (рассчитано при шестичасовом полете). Известно, что мелкие воробьиные птицы теряют около 0.9% своей массы за час полета (Hussel, Lambert, 1980), а, например, восточный соловей,

обученный летать в аэродинамической трубе, терял в среднем 1.15% своей массы за час полета (Klaassen et al., 2000).

Прекращающие полет птицы, при средней массе 66.7 г (SD=4.1, n=29), имели в среднем только 1.8 г энергетических запасов (SD=1.1, n=29). В одном случае их рассчитанное содержание достигало 14 г, или 22% от тощего веса. Из 29 птиц, пойманных при завершении полета, 5 не имели видимых жировых запасов.

Размер выборок «стартовавших» и «севших» дроздов, пойманных в высокие сети, не велик для точного определения расхода энергии за ночь. Возможно, было получить лишь общее представление о средней реалистичной продолжительности полета в течение ночи. По нашим оценкам, в среднем за ночной миграционный бросок певчие дрозды расходуют 3.9 г топлива (5.7г - стартовая масса энергетических резервов, 1.8г - масса при посадке). При скорости сжигания топлива у летящего дрозда 0.80 г/час, в реальных условиях средняя продолжительность одного ночного миграционного броска должна составлять 4.9 часа (250км без учета ветра). Если за ночь птица пролетает порядка 5 часов, то из стартовавших птиц около половины могут совершать полет и на следующую ночь (рис. 40).

Наши данные также указывают на то, что практически половина певчих дроздов может лететь более 8 ч и пересекать Балтийское море (до 400 км) в случае существенного дрейфа в открытом море боковыми ветрами (см. главу 7 «Направление ночной миграции»). Тем не менее, если экологические барьеры отсутствуют, над сушей дрозды всё-таки не летят до полного истощения, а продолжительность полета зависит в первую очередь от погодных условий. При благоприятных условиях полет составляет около 5-6 часов, и при слабых ветрах попутных или встречных направлений (3м/с) птицы пролетают от 200 до 350 км.

Средняя эффективность миграционной остановки певчих дроздов остановившихся на Росситенском мысу «Рыбачинской» биостанции осенью составляет 1.4 г (Chernetsov, 2002). Но при этом около половины птиц, остановившихся меньше, чем на 8 дней теряют вес. Только у птиц, остановившихся более, чем на 8 дней наблюдается устойчивая тенденция увеличения массы. Эту ситуацию нельзя считать исключительной. Напротив, у многих видов воробьиных птиц в Европе и Америке наблюдается аналогичная картина: в первые дни после прибытия в район остановки масса тела снижается (обзор Чернецов, 2010). Проанализировав методы отлова и особенности биологии отдельных видов, автор обзора приходит к выводу, что это не артефакт, вызванный стрессом или повреждением птиц в процессе отлова. Это - достаточно распространенное в природе и естественное явление, связанное с интеграцией птицы в условия новой миграционной остановки. По всей видимости, запас жира около 2 г позволяет певчим дроздам либо «закрепиться» в районе новой остановки либо быстро ее покинуть.

Вызывает спор правдоподобность одной феноменально быстрой находки птицы, окольцованной на Куршской косе и пролетевшей 1525 км за 2 суток (в базе данных кольцо F325968, даты первого и второго отловов 16 и 18.10.1958 г., информация о массе тела отсутствует, оценка жировых запасов не проводилась). Формально дата, номер кольца и координаты находки правильные, их подлинность специально проверялась И.Н. Пановым в архиве Центра кольцевания в Москве. Чтобы преодолеть такую дистанцию, при скорости полета 14.2 м/с (51 км/ч) без учета ветра потребуется 30 часов полета. По данным архива базы ветров Reanalysis 17-18 октября 1958 г. на большей части пути от Германии до Франции отмечены ветра от попутных СВ 4-5 м/с до боковых З скоростью 1-2 м/с (в среднем слабые попутно-боковые ветра). При таких ветрах певчий дрозд может пролететь 1525 км за 25-27 часов, на что требуется 20-22 г энергетических запасов. Таких жирных стартующих птиц в нашей небольшой выборке не было, но среди птиц, пойманных в стационарные паутинные сети в первый и последний обходы в октябре, 3 имели рассчитанную массу энергетических запасов от 20.0 до 23.6 г. Таким образом, теоретически преодоление такой дистанции за 2 суток возможно для исключительной птицы, на грани энергетических возможностей певчего дрозда.

8.5. Реальная воздушная скорость с позиции оптимизации времени и энергии

8.5.1. Теоретические основания

С помощью ЭОС мы получили средние значения реальной воздушной скорости певчего дрозда и ее вариации в зависимости от направления и скорости ветра. В чем заключается адаптивное значение ветровой зависимости воздушной скорости? Иными словами, почему птицы не летят с более ли менее постоянной крейсерской воздушной скоростью, а увеличивают ее при увеличении скорости ветров со встречной компонентой? Такая реакция вполне ожидаема согласно аэродинамической теории полета, в частности, применительно к машущему горизонтальному полету птиц (Pennycuik, 1968,1978; Tucker, Schmidt-Koenig, 1971; Tucker, 1973; Rayner, 1979, 1991). Базовая функция (и строящаяся по ней кривая) зависимости мощности полета птицы от ее воздушной скорости (Pennycuik 1968), в течение 40 лет корректировалась на основе эмпирических данных (Pennycuik 2008). Она задает две ключевые скоростные характеристики полета: V_{mp} (локальный минимум кривой - скорость при минимальной мощности полета, т.е. скорость наиболее экономичного полета с которой птица при данном запасе энергии летит наиболее длительное время) и V_{mr} (касательная к кривой, проведенная из точки начала координат - скорость полета на максимальную дистанцию при данном количестве топлива).

Теоретически реальная воздушная скорость мигрирующей птицы может варьироваться в диапазоне от V_{mp} до V_{max} (максимально возможной скорости для данной «модели

летательного аппарата») (Alerstam 2000). Однако, согласно теории оптимальной миграции (Alerstam, Lindström, 1990; Hedensröm, Alerstam, 1995; Alerstam, Hedensröm, 1998), мигрирующая птица может выбирать оптимальную скорость в соответствие с одной из двух основных стратегий: 1) минимизации общей энергетической стоимости полета или 2) минимизации общей продолжительности миграции.

Если основной миграционной стратегией является минимизация общей энергетической стоимости полета, то оптимальной будет V_{mr} , т.к. это скорость самого дешевого транспорта накопленных энергетических запасов (Hedensröm, Alerstam, 1995; Pennycuick, 2008). Типичный пример - осенняя миграция (Hedenström, Alerstam, 1996; Henningsson et al., 2009). Наблюдаемые реальные скорости полета разных видов птиц часто близки к V_{mr} (Alerstam 1981; Wege, Raveling, 1984; Rayner, 1985; Bruderer, Bold, 2001). Скорость V_{mp} не имеет существенного значения для мигрирующих птиц, летящих машущим полетом (Hedensröm, Alerstam, 1995). Она наблюдалась у жаворонков во время демонстрационных полетов (Hedensröm, Alerstam, 1996) или стрижей во время ночного отдыха в воздухе летом (Bruderer, Weitnauer, 1972; Henningsson et al., 2009).

Однако исходя из идеи, что выбор оптимальной воздушной скорости может основываться не только на минимизации энергетических затрат, но также на минимизации общей продолжительности миграции, шведские орнитологи предполагают существование еще одной ключевой величины - V_{mt} (скорости при которой время, затраченное на миграцию будет минимально) (Hedensröm, Alerstam, 1995; Alerstam, 2000; Henningsson et al., 2009). Непосредственно из кривой мощности V_{mt} не следует, а аналитически вычисляется с учетом скорости жиронакопления на миграционных остановках, их продолжительности и расстояния между остановками (Alerstam, Lindstrom, 1990; Hedensröm, Alerstam, 1995). Это делает V_{mt} достаточно сложно вычисляемой и неопределенной переменной величиной. Значения V_{mr} и V_{mt} могут быть очень близки, но в любом случае V_{mt} должна быть больше V_{mr} (Alerstam, 2000). Полет со скоростью выше V_{mr} (т.е. например, V_{mt}) не эффективен с точки зрения расхода запасенного жира. В этом случае расход «топлива» окажется больше, а пройденная дистанция даже меньше. Есть мнение, что при полете со скоростью более V_{mr} расходуется не только жир, но и белок мускулатуры (Pennycuick, 1989). Тем не менее, предполагается, что во время весенней миграции, если ранний прилет несет в себе определенные выгоды, V_{mt} может быть оптимальной. Например, прилетающие весной в более ранние сроки ближние мигранты занимают лучшие территории для гнездования (Berthold, 1993). Хотя разница между V_{mr} и V_{mt} может быть очень мала, некоторые воробьиные мигрируют со скоростью быстрее предсказанной V_{mr} (Hedenstrom, 1993).

Скорость V_{mp} постоянная величина, не зависящая от ветра. Ее значение в первую очередь определяется геометрией крыла, массой летательной мускулатуры, массой тела и энергетических запасов (Bruderer, Boldt, 2001; Norberg, 2004; Alerstam et al., 2007; Pennycuick, 2008). В отличие от V_{mp} , скорость V_{mg} является ветрозависимой величиной. При увеличении скорости встречных ветров V_{mg} увеличивается относительно своего значения при штиле, а при попутных ветрах уменьшается.

Подавляющее большинство работ по этой теме - теоретические (Hedenström, Alerstam, 1995; Alerstam, Hedenström, 1998; Alerstam, 2000; Liechti, 1995, 2006; Liechti et al., 1994; Liechti, Bruderer, 1998; Pennycuick, 1978, 1989, 2008; Rayner, 1979, 1985, 1990, 1991). Работ, подтверждающих верность теоретических моделей эмпирическими данными на примере отдельных видов, до сих пор очень мало. Рассматривались такие виды, как полевой жаворонок (Hedenström, Alerstam, 1996), стриж (Henningsson et al., 2009), деревенская и городская ласточки (Liechti, Bruderer, 2001), канадская казарка (Wege, Raveling, 1984.), полярная крачка (Gudmundsson et al., 1992), гагарка, северная олуша, буревестник (Mateos, Bruderer, 2012). Скоростные характеристики отдельных видов воробьиных ночных мигрантов практически не исследовались, за исключением прослеженных помеченных передатчиками американских дроздов р. *Catharus* и *Hylocichla* (Cochran, Kjos, 1985; Cochran, 1987; Cochran, Wikelski, 2005; Cochran et al., 2008) и небольших выборок птиц различных видов, предварительно отловленных, выпущенных и прослеженных с помощью радара (Griffiths, 1970; Bruderer, Boldt, 2001).

8.5.2. Модель воздушной скорости певчего дрозда при разных ветрах и эмпирические данные

Располагая достаточными эмпирическими данными, полученными с помощью ЭОС, можно оценить, какое место по отношению к основным скоростным характеристикам V_{mp} , V_{mg} и V_{mt} , занимают полученные нами воздушные скорости ночного миграционного полета певчего дрозда осенью. Сравнивая модельные расчеты с результатами наблюдений можно увидеть, каким образом птицы стремятся сделать полет наиболее экономически выгодным, как при попутных, так и при встречных ветрах.

Для расчета V_{mp} и V_{mg} по модели, предложенной Пенникуиком (2008), были использованы вводные параметры средней массы тела, и содержания «топлива» певчих дроздов полученные на Куршской косе в момент начала ночного миграционного полета. Модель построена для «среднестатистического» певчего дрозда, имеющего жировые запасы, массой тела 70.1 г и массой энергетических резервов 5.7 г, размахом крыльев 354 мм, летящего на высоте 390 м (медианное значение высоты пролета дроздов, полученное с помощью ЭОС). На

рисунке 41, построенном по модели Пенникуика Flight 1.24 (2008), кривая зависимости мощности полета от воздушной скорости (с отмеченными на ней значениями V_{mp} и V_{mr}) показана серой широкой дугообразной линией.

Если V_{mp} не зависит от скорости и направления ветра, то V_{mr} зависит очень существенно (Hedensröm et al., 2002). На рисунке 41, также представлено семейство кривых зависимости дальности полета от воздушной скорости при попутном компоненте ветра от -7 до 12 м/с. Положительные значения попутного компонента – это попутные ветра, отрицательные значения – встречный ветер. Максимумы построенных кривых, соединенные пунктирной линией, показывают соответствующие значения V_{mr} . При данных ветрах V_{mr} лежит в диапазоне от 14.1 до 19 м/с. При отсутствии ветра (либо отсутствии его встречной или попутной составляющей, т.е. при боковом ветре) значение V_{mr} составляет 17.6 м/с. Чем большее значение имеет попутный компонент ветра, тем меньшую V_{mr} требуется развивать птице для преодоления максимальной дистанции.

Минимум кривой зависимости мощности полета от воздушной скорости (рис. 41) соответствует V_{mp} 9.9м/с. Надо заметить, что в области своего минимума кривая настолько пологая, что при увеличении мощность полета всего на 5%, птица может лететь со скоростью уже 13.8м/с, что практически соответствует реально наблюдаемой средней скорости (рис. 41 и 42). Однако нам не известно, насколько для птицы чувствительно увеличение мощности полета даже на 5%.

Кривая реальной воздушной скорости дроздов (V_{air}), наблюдаемых с помощью ЭОС, построена на рисунке 41 по средним значениям для каждого уровня попутного компонента ветра с шагом 1 м/с (сплошная кривая жирная линия). Среднее значение реальной воздушной скорости ($V_{air-mean}$) составляет 14.2м/с. Модельные значения V_{mr} и V_{mp} и реально наблюдаемые значения V_{air} , построены для «разных» птиц. Тем не менее, мы считаем правомерным их сравнение, основываясь на допущении, что выборка летящих птиц, отмечаемых преимущественно в первой половине ночи, соответствует физиологическим параметрам «среднестатистического» певчего дрозда, начинающего миграционный полет (пойманного в момент старта в высокие сети). В наибольшей степени кривая зависимости мощности полета от скорости чувствительна к изменению геометрии крыла, а в наименьшей – к массе энергетических запасов.

Из рисунка 41 видно, что реальная V_{air} достигается увеличением мощности полета всего на 6-15% от своего минимального значения 4.4Вт (мощность полета при $V_{mp}=9.9$ м/с) до 5.1Вт ($V_{air}=15.8$ м/с). При любых ветрах, даже сильных попутных, когда V_{air} имеет наименьшее значение, она далека от теоретической минимальной V_{mp} . Средний диапазон отмеченных нами воздушных скоростей при ветрах от попутных (12м/с) до встречных (-7м/с) направлений

оказался невелик, от 13.9 до 15.8 м/с (рис. 41, 42). Такое увеличение воздушной скорости на 1.9 м/с требует от птиц увеличения мощности полета на 9% (от 4.7 (6% от V_{mp}) до 5.1 Вт (15%). Скорости V_{air} и V_{mr} увеличиваются при увеличении встречной компоненты ветра. Они различаются в 1.3 раза при умеренных встречных ветрах, но практически совпадают при сильных попутных ветрах. Наши данные показали, что при наблюдаемых воздушных скоростях осенью дрозды пролетают расстояние на 0.3 - 10% меньшее максимально возможного при теоретически рассчитанной скорости полета V_{mr} (рис. 42).

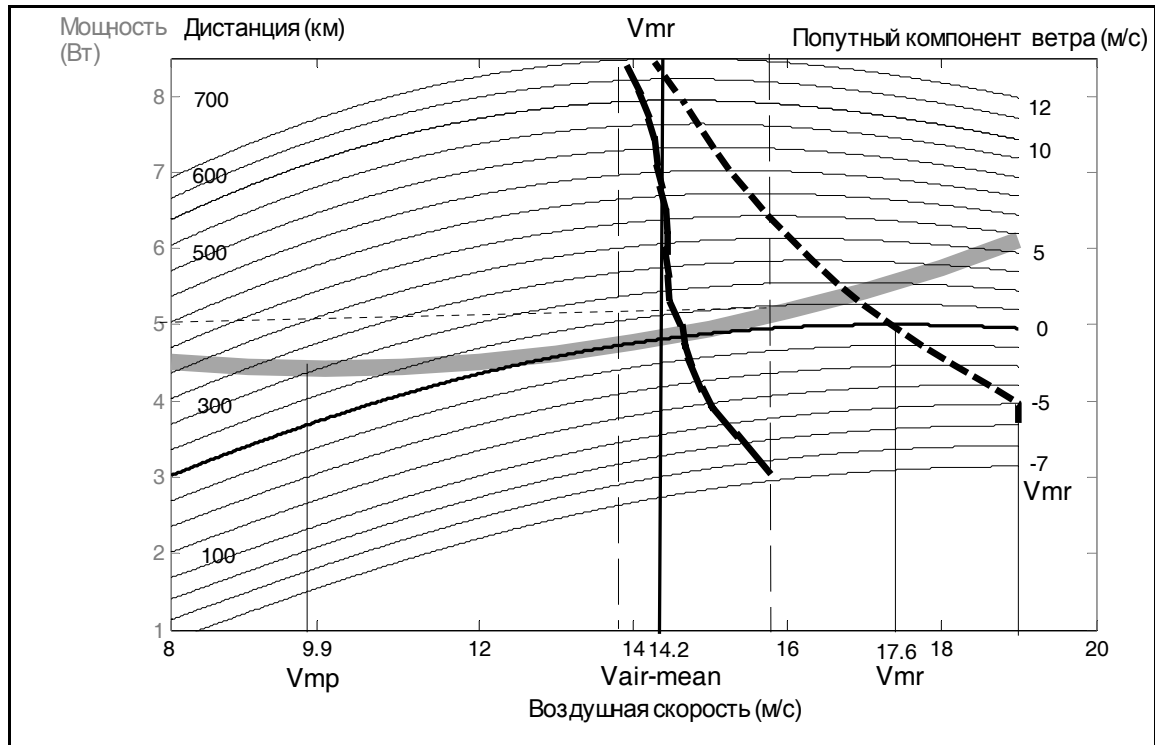


Рисунок 41. Зависимость мощности и дальности полета от воздушной скорости певчего дрозда при разных ветрах.

Пояснения: Семейство кривых, показывающих зависимость мощности полета (широкая дугообразная серая кривая) и дистанции полета от воздушной скорости дрозда при разных ветрах (тонкие черные дуги), построены согласно модели Пенникуика (2008). Значения попутного компонента ветра указаны цифрами в правой части рисунка в диапазоне от -7 м/с до 12 м/с. Жирная черная дугообразная пунктирная линия соединяет максимумы на каждой кривой зависимости дальности полета от воздушной скорости, которые соответствуют значениям V_{mr} при соответствующей скорости ветра с шагом 1 м/с. V_{mr} при штиле 17.6 м/с. $V_{mp} = 9.9$ м/с.

Поскольку реальные воздушные скорости оказались меньше значения V_{mr} , а по определению $V_{mt} > V_{mr}$, то скорость V_{mt} специально не рассчитывали. Кроме того, для расчет V_{mt} с требуемой точностью необходимо знать расстояние между миграционными остановками. Таких данных, полученных эмпирическим путем, нет.

Из рисунка 42 видно, что при полете с реальной воздушной скоростью (V_{air}) от 13.9 до 15.8 м/с, увеличение мощности полета возрастает на 7 - 13% от минимального значения, а потери в дистанции от максимально возможной при скорости полета V_{mr} составляют примерно от 0.3 до 10%. Для мигранта на ближние и средние дистанции, как певчий дрозд, при средней дальности передвижений 1800-2200 км (Паевский и др., 2004; Huttunen, 2004a), это расстояние составляет от 10 до 200 км.

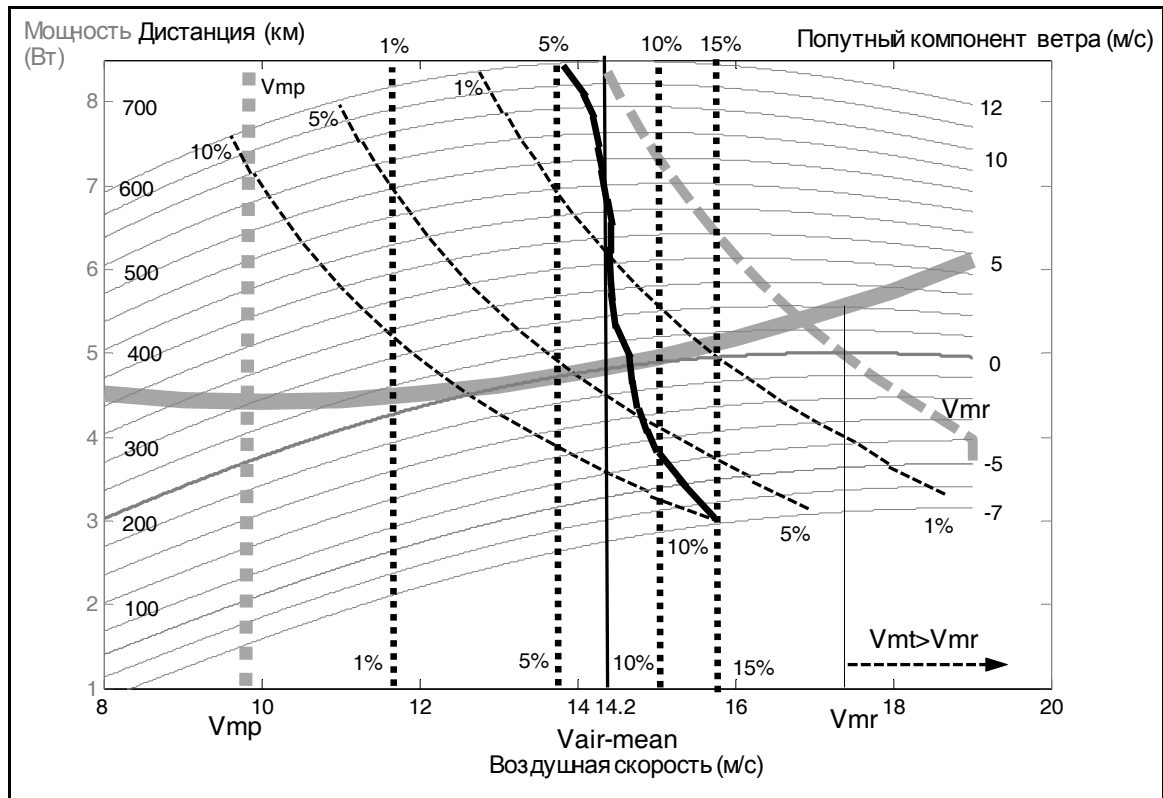


Рисунок 42. Соотношение скорости полета при минимальной мощности (V_{mp}), реальной воздушной скорости (V_{air}) и скорости при максимальной дальности полета (V_{mr}).

Пояснения: Основные обозначения как на рисунке 41.

Вертикальная широкая пунктирная серая прямая линия в левой части рисунка — значение V_{mp} (9.9 м/с). Вертикальные прямые тонкие точечные линии — обозначают значения воздушной скорости на оси абсцисс при увеличении мощности полета на 1%, 5%, 10% и 15%. Черная жирная сплошная кривая линия в центре рисунка — реальная V_{air} при разных ветрах. Дугообразная серая пунктирная линия в правой части рисунка показывает значения V_{mr} при соответствующих ветрах. Черные тонкие пунктирные дуги показывают значения воздушной скорости для каждого значения попутного компонента ветра при уменьшении максимальной дистанции полета на 1%, 5% и 10%.

8.6. Обсуждение результатов и сравнение с литературой

По данным, полученным с помощью ЭОС, во время осенней миграции певчие дрозды летят преимущественно при воздушных скоростях от 11 до 18 м/с при среднем значении 14.2 м/с.

Значения, которые были получены в Германии для 51 свободно летевшей птицы, идентифицированной как певчие дрозды по фенологическим данным и частоте взмахов, варьировали в диапазоне 12.8-16.7 м/с при среднем значении 14.6 м/с (Stark, 1996), что очень близко к нашим оценкам.

Наши данные показали, что мигрирующие ночью дрозды способны оценивать и регулировать скорость полета относительно земли в зависимости от направления и скорости ветра. Это происходит за счет изменения воздушной скорости птицы. При увеличении попутной компоненты ветра воздушная скорость птиц уменьшается, тогда как при встречных ветрах - увеличивается.

На высотах более 300м, где турбулентность воздуха не значительна, воздушная скорость певчих дроздов увеличивается примерно на 0.2м/с на каждые 100м набора высоты. По всей видимости, это в первую очередь обусловлено уменьшением плотности воздуха с высотой (Pennycuik, 2008).

Воздушная скорость полета певчих дроздов не зависит непосредственно от физиологической частоты взмахов. Среднее значение частоты взмахов певчего дрозда 10.2 Гц вполне соответствуют результатам, полученным на прослеженных с помощью радара выпущенных птицах 10.3-10.8 Гц (Bruderer et al., 2010). Контроль воздушной скорости миграционного полета осуществляется преимущественно за счет изменений эффективной частоты взмахов и, в первую очередь, за счет продолжительности инерционной фазы полета. Чем длиннее пауза между циклами взмахов крыльев, тем с меньшей воздушной скоростью летели птицы. Продолжительность паузы имела большие вариации при среднем значении этого показателя 0,26 с. В работах на выпущенных и прослеженных птицах были получены аналогичные результаты: от 0.2 до 0.9с (Bruderer et al., 2010) и 0.2 (Griffiths, 1970).

Оценка энергетического состояния певчих дроздов, отловленных в момент старта ночного миграционного полета высокими сетями, позволила получить представление о возможной продолжительности полета. Согласно модели, разработанной К. Пнникуиком (2008), средняя потенциальная продолжительность полета стартующих птиц, составила в среднем 7 часов. Средняя дальность возможного беспосадочного полета без учета ветра - 360 км. Однако, как показала оценка энергетического состояния закончивших ночной полет птиц, дрозды не летят до полного истощения жировых запасов. При уровне расхода «топлива» 0.80 г/час, средняя продолжительность одного ночного миграционного броска должна составлять около 5 часов (250 км). Очень близкие значения были получены для американских дроздов *Catharus spp.* Прослеженные весной с момента старта до посадки, эти птицы летели 4-7 часов, одна из них летела 8,5 часов. Среднее значение продолжительности полета составило 4.6 часа (± 2.6 часа SD) (Cochran et al., 1967; Cochran, Wikelski, 2005). Многие птицы продолжали полет на

следующую ночь. Реальная дистанция одного ночного броска, учитывая, что птицы преимущественно летели при слабых попутных ветрах, составляла от 200 до 700, в среднем 265 км (± 192 км SD) (Cochran, Kjos, 1985; Cochran, Wikelski, 2005).

«Быстрые находки» окольцованных на Куршской косе певчих дроздов, преодолевших, например, за 7 суток 1861 км или за 8 суток 2465 км, свидетельствуют о возможности перелета на несколько сотен километров за одну ночь (Паевский и др. 2004).

Реальная воздушная скорость мигрирующих осенью певчих дроздов близка, но несколько меньше теоретически рассчитанной скорости V_{mg} , при которой энергетические затраты на полет минимальны. Наиболее экономичная скорость полета V_{mg} является ветрозависимой величиной. Наблюдаемая реальная воздушная скорость так же, как и V_{mg} увеличивается при увеличении скорости встречных ветров относительно своего значения при штиле, а при попутных ветрах уменьшается. Таким образом, мигрирующие осенью дрозды стремятся поддерживать свою воздушную скорость в соответствии с наиболее экономичной скоростью при разных ветрах и минимизировать общую энергетическую стоимость полета вне зависимости от ветра.

Остается не вполне ясным вопрос, связанный с моделью зависимости мощности полета от воздушной скорости. Осенью воздушные скорости дроздов соответствуют V_{mg} лишь при сильных попутных ветрах, а при штиле и встречных ветрах их значения всё же меньше. Чтобы развить наблюдаемые нами скорости, птицы должны увеличивать мощность полета на 6-15% от своего минимального значения (т.е. V_{mp}), а чтобы полностью соответствовать модельной скорости V_{mg} , мощность должна быть увеличена на 7-30%. Вопрос в том, могут ли весной дрозды развивать еще большие воздушные скорости (учитывая, что $V_{mt} > V_{mg}$), например, при штиле более 17.6 м/с (V_{mg})? Либо, несмотря на постоянную коррекцию по эмпирическим данным, теоретические расчеты несколько завышены. Этот вопрос требует дополнительных исследований.

Заключение

В результате настоящего исследования удалось выявить ряд принципиальных особенностей, характеризующих ночную миграцию европейских дроздов рода *Turdus* в юго-восточной Прибалтике (на Куршской косе Балтийского моря). В заметном количестве здесь мигрируют пять видов дроздов: певчий дрозд (*Turdus philomelos*), дрозд белобровик (*T. iliacus*), черный дрозд (*T. merula*), дрозд рябинник (*T. pilaris*) и дрозд деряба (*T. viscivorus*). Немногочисленные данные возвратов кольцевания показывают, что регион их происхождения - Финляндия, северо-запад России, и страны восточной Прибалтики. Область зимовки всех видов дроздов расположена преимущественно в странах северо-западного Средиземноморья (Франции, Италии, Испании). Среди птиц, окольцованных на Куршской косе, наиболее дальние перемещения к местам зимовки совершают певчие дрозды, а ближе всех зимуют рябинники (Паевский и др., 2004). Однако различий в направлении миграционных перемещений в район зимовки у дроздов разных видов не обнаружено.

Наиболее многочисленный вид в ночном потоке и на дневных остановках - певчий дрозд. Осенью, в сентябре – первой декаде октября певчие дрозды доминируют в миграционном потоке, составляя 98-86% дроздов. Весной, в середине апреля, птицы этого вида составляют до 60% суммарного ночного потока дроздов. В общей сложности весной в районе исследования два вида, белобровик и певчий дрозд, по численности составляют около 93% всех мигрирующих видов дроздов.

Согласно наблюдению птиц, пролетающих на фоне лунного диска и данным ночного учета голосовых сигналов, весенняя миграция дроздов продолжается с середины марта до середины мая. Наиболее массовый пролет происходит во 2-ой декаде апреля, когда пролетает 55% всего миграционного потока дроздов. В это время интенсивность пролета составляет около 282 000 птиц через фронт в 1 километр в течение 10 ночей. Осенняя миграция происходит с конца августа до начала ноября и заканчивается, вероятно, позднее. В период наиболее массовой миграции (3 декада сентября - 1 декада октября) за 20 ночей пролетает 60% дроздов при интенсивности пролета порядка 115 000 птиц/км · 10 ночей.

По многолетним лунным наблюдениям с учетом поправки на низколетящих птиц на высоте до 100 м, отмеченных в луче сейлометра (Bulyuk, 2005), на Куршской косе за период весенней миграции пролетает порядка 535 000 дроздов через фронт в 1 километр за сезон, а осенью 510 000 птиц/сезон·км. Для сравнения, в северо-восточной Прибалтике, в районе Финского залива, находящегося на расстоянии около 800 км к северо-востоку, численность дроздов в ночном миграционном потоке весной в 3,9 раза меньше, чем на Куршской косе (Bolshakov et al., 2002d).

Проследить тенденции изменения сроков сезонных миграций дроздов в течение длительного периода (45 лет) удалось на большом массиве данных кольцевания биологической станция «Рыбачий». Как и у многих европейских видов птиц, сроки сезонных миграций певчего дрозда и белобровика в ЮВ Прибалтике за последние десятилетия изменились: весной – на более ранние календарные даты у обоих видов, осенью – на более поздние у белобровика. Причины таких изменений связывают с глобальными климатическими изменениями, которые четко прослеживаются, начиная с середины 20 века (Соколов, 2010; Marra et al., 2005; Møller et al., 2010). Нами установлено, что повторяемость попутных ЮЗ ветров в марте и апреле, заметно увеличившаяся за полвека в западной и центральной Европе, на протяжении всего участка миграционной трассы от ЮЗ Франции до восточной Прибалтики, объясняет порядка 60% вариации сроков весеннего пролета певчих дроздов в ЮВ Прибалтике. Изменение температурного режима в сторону потепления объясняет порядка 30% вариаций сроков весенней миграции. Мы предполагаем, что за счет использования птицами большего числа ночей с благоприятными для миграции попутными ветрами наблюдается увеличение темпа прохождения миграционной трассы. Более высокие весенние температуры воздуха позволяют птицам «закрепиться» на достигнутых территориях в более ранние календарные сроки. Высокая степень скоррелированности между собой сроков пролета у певчего дрозда и белобровика, вида, также зимующего в ЮЗ Европе, позволяет предполагать, что изменение сроков весеннего пролета у обоих видов определяется одними и теми же причинами. Сроки осенней миграции по нашим данным не претерпели существенного изменения у певчего дрозда. В то же время четкого понимания причин задержки сроков осенней миграции у некоторых видов птиц, таких как белобровик, пока нет. Существует мнение, что благодаря раннему прилету и гнездованию, продолжительность репродуктивного периода у полициклических видов, таких как дрозды (Хохлова, 2011), увеличивается за счет увеличения числа пар, успевающих вырастить вторые выводки (Jenni, Kéry, 2003), что задерживает птиц в районе гнездования.

Доминирование попутных ЮЗ ветров весной в Европе создаёт исключительно благоприятные условия для миграции воробьиных птиц. В период массовой миграции около 82% дроздов пролетает при ветрах с попутной компонентой. Максимальные плотности миграции (более 6000 птиц/км•час) весной имели место при отклонении ветра от строго попутного всего на 1-2 градуса. Осенью в условиях дефицита попутных ветров птицы не столь избирательно относятся к попутной составляющей ветра. Только 62% дроздов мигрируют при ветрах с попутной компонентой. Осенью не обнаружено существенного увеличения интенсивности пролета в ночи со строго попутными ветрами. В ночи наиболее массового

пролета (более 4000 птиц/км•час) угол между строго попутным ветром и наблюдаемым составлял от 40 до 85 градусов.

В оба сезона ночная миграция дроздов имеет волнообразный характер с регулярным чередованием периодов высокой и низкой численности летящих птиц. Ритмика миграционных волн практически накладывается на периодичность и продолжительность «волн» попутного ветра. Весной около 6 ночей длится период попутного ветра и 5 ночей наблюдается миграционная волна, 7 ночей дует встречный ветер и столько же ночей длится миграционная пауза. Обычно миграционные волны на одну ночь опережают наступление попутных ветров. Первое массовое вторжение дроздов в начале миграционной волны происходит при снижении скорости встречных ветров и повороте ветра на высотах полета птиц от встречно-бокового к попутно-боковому, а также уменьшении облачности. Паузы между волнами миграции дроздов весной связаны с ветрами встречных направлений в условиях антициклона, а также с прохождением холодных фронтов.

Осенью средняя продолжительность миграционных волн значительно короче, чем весной и составляет около 2 ночей, а период попутных ветров продолжается 2.5 ночи. Паузы между волнами составляют почти две ночи. Однако периоды неблагоприятных для миграции встречных ветров осенью исключительно велики и составляют до 12 ночей. Волны миграции осенью развиваются как при ветрах попутных направлений, так и, в отличие от весны, в условиях ветров встречных направлений при снижении их скорости.

Сезонные ветровые особенности региона во многом определяют стратегии полета дроздов во время весенней и осенней миграции. Весной полёт в условиях доминирующих попутных ветров позволяет птицам существенно увеличить скорость перемещения по трассе при минимальных энергетических затратах. Выбор дроздами преимущественно попутных ветров, практически совпадающих с генеральным курсом миграции, предполагает, что весной птицы стремятся не отклоняться от цели миграции. Осенью, небольшая повторяемость ветров с попутной компонентой не позволяет дроздам регулярно использовать их преимущество. Птицы периодически мигрируют при ветрах боковых и встречных направлений, используя для полета ночи с низкими скоростями ветра.

Поскольку миграция, особенно осенняя, происходит не только при попутных, но и при боковых и встречных ветрах, предполагается, что у птиц существуют определенные поведенческие и физиологические адаптации, которые позволяют оптимизировать временные и энергетические затраты во время миграции при разных ветровых условиях, в частности за счет вариации воздушной скорости (Hedenström, Ålerstam, 1995; Liechti, Bruderer, 1998). Наши данные, полученные с помощью Электронно-оптической системы, разработанной на биологической станции «Рыбачий» (Vorotkov et al., 2009; Bolshakov et al., 2010), показали, что

воздушная скорость мигрирующих осенью певчих дроздов в наибольшей степени соответствует теоретически рассчитанной скорости наиболее экономичного полета. Это скорость, при которой птица пролетает максимальную дистанцию при данном количестве энергетических запасов (Pennycuik, 2008). Скорости наиболее экономичного полета является ветрозависимой величиной: при увеличении скорости встречных ветров она увеличивается, а при попутных ветрах уменьшается. Аналогичным образом варьирует в зависимости от направления и скорости ветра наблюдаемая нами реальная воздушная скорость ночного миграционного полета дроздов относительно значения при штиле 14.2 м/с. При этом в условиях полета при разных ветрах птицы поддерживают оптимальную физиологическую частоту взмахов крыльями в узком диапазоне, а изменяют свою воздушную скорость преимущественно за счет длительности инерционной фазы полета, т.е. паузы между циклами взмахов.

Наши данные показали, что мигрирующие осенью дрозды стремятся максимально поддерживать свою воздушную скорость в соответствии с наиболее экономичной скоростью полета при любых ветрах. Таким образом, основной миграционной стратегией дроздов осенью является минимизация общей энергетической стоимости полета. Полученные нами эмпирические данные, в целом подтверждают положения теории оптимальной миграции (Alerstam, Lindström, 1990; Alerstam, Hedensröm, 1998) в отношении осенней миграции для мигрантов на близкие и средние дистанции.

Выводы

1. Определены сроки сезонных миграций дроздов в юго-восточной Прибалтике. Весенняя ночная миграция продолжается со 2-ой декады марта до 2-ой декады мая. Во 2-ой декаде апреля пролетает 55% дроздов при интенсивности пролета 282 000 птиц через фронт 1 км в течение 10 ночей. Осенняя миграция проходит со 2-ой декады августа до 1-ой декады ноября. В 3-ей декаде сентября и 1-ой декаде октября пролетает 60% дроздов при интенсивности пролета около 115 000 птиц/км •10 ночей. В оба сезона белобровик и певчий дрозд по численности составляют 90% всех мигрирующих ночью видов дроздов.

2. Выявлены долговременные изменения сроков весенней миграции на более ранние календарные даты у певчего дрозда и белобровика. Эти изменения обусловлены увеличением повторяемости попутных ЮЗ ветров в марте и апреле на всём протяжении миграционной трассы дроздов от Франции до Прибалтики, а также повышением температур воздуха в районе зимовки и на центрально-европейском участке трассы миграции.

3. Ритмика миграционных волн соответствует периодичности и продолжительности периодов попутного ветра. Весной 5.6 ночи длилась «волна» попутного ветра и 5.3 ночи – миграционная волна; 7 ночей дул встречный ветер, и 6.8 ночи длилась миграционная пауза. Миграционные волны весной развивались при повороте ветра от встречного к попутно-боковому и попутному. Осенью средняя продолжительность миграционных волн составляла 2.2 ночи, период попутных ветров – 2.5 ночи. Паузы между волнами составляли 1.8 ночи. Периоды встречных ветров осенью делятся до 12 ночей. Волны миграции осенью развивались как при ветрах попутных направлений, так и (в отличие от весны) при снижении скорости встречных ветров.

4. Весной 82% дроздов пролетали при ветрах с попутной компонентой. Максимальные плотности миграции (более 6000 птиц/км•ч) весной наблюдали при строго попутных ветрах относительно генерального направления миграции. Осенью только 62% дроздов мигрировали в условиях ветров попутных направлений. В ночи массового пролета (более 4000 птиц/км•ч) угол между строго попутным ветром и наблюдаемым составлял от 40° до 85°.

5. Весной и осенью период взлетной активности у разных видов дроздов растянут на 8–11 ч. Весной среднее время старта дроздов (*Turdus* spp.) составило 191 мин после захода солнца. Осенью белобровики и черные дрозды начинали ночной полет соответственно через 250 мин и 386 мин после захода солнца, а певчие дрозды, мигрирующие в условиях менее продолжительной ночи, через – 172 мин. Хотя дрозды прекращали полет в течение всей ночи, 58 % птиц весной и 60% осенью садятся в последние два часа ночи.

6. Во время весенней миграции дрозды из популяций, гнездящихся в Финляндии и на северо-западе России, избегают прямого массового пересечения Балтийского моря.

Придерживаясь восточного побережья Балтики, дрозды меняют генеральное направление пролета с СВ в юго-восточной Прибалтике (044°) на ССВ в районе Финского залива. Осенью дрозды из северной и северо-восточной Прибалтики могут мигрировать к местам зимовок в юго-западной Европе двумя путями: 1) через восточную Прибалтику (поддерживая направление 218°), 2) через Скандинавию, предварительно совершив летние перемещения в северо-западном направлении.

7. Во время осенней миграции певчие дрозды придерживаются стратегии минимизации общей энергетической стоимости полета и поддерживают наиболее экономичную воздушную скорость полета. Птицы варьируют значения воздушной скорости в зависимости от ветра. При увеличении скорости попутных ветров дрозды замедляли воздушную скорость относительно значения при штиле (14.2 м/с), а при увеличении скорости ветров со встречной компонентой увеличивали воздушную скорость.

8. Установлено, что регуляция воздушной скорости дроздов осуществляется за счет вариации эффективной частоты взмахов (рассчитанной с учетом циклов взмахов и пауз между ними) и, в первую очередь, за счет продолжительности инерционной фазы полета. Физиологическая частота взмахов (в пределах циклов непрерывных взмахов) – достаточно консервативная характеристика (среднее значение – 10.2 Гц) и фактором регуляции воздушной скорости не является.

Литература

1. Барина Г.М. Калининградская область. Климат. Калининград. ФГУИПП «Янтар. сказ» - 2002. 196 с.
2. Баушев А.Н., Синельщикова А.Ю. Об оценке интенсивности ночной миграции птиц на основе лунных наблюдений // Обозрение прикладной и промышленной математики - 2002. Т.9. Вып. 2. С. 331-332.
3. Баушев А.Н., Синельщикова А.Ю., Варченко К.В. О математической модели перемещения птиц во время сезонных миграций // 8-ой Всесоюзный симпозиум по промышленной и прикладной математике. Сочи-Адлер 29сент-7окт. - 2007. С. 139.
4. Бауманис Я.А., Большаков К.В., Резвый С.П., Лапшин Н.В., Сазонов С.В., Яковлев В. Ночная миграция птиц в 6 пунктах Беломоро-Балтийского пролётного пути в сентябре 1975 года // Динамика популяций позвоночных животных Латвийской ССР. Рига -1979. С. 50-79.
5. Белопольский Л.О. Характер осеннего пролета воробьиных птиц на Куршской косе по данным их отлова в 1957-1964 гг. // Труды Зоол. Ин-та АН СССР -1967. Т.40. С. 56-86.
6. Большаков К.В. К методике изучения ночной миграции птиц по результатам наблюдений в Ленинградской области // Материалы VII Прибалтийской орнитологической конференции. Рига - 1970. Книга 2. С. 62 - 65.
7. Большаков К. В. О звуковой сигнализации мигрирующих ночью птиц // Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин -1972. С. 20 - 22.
8. Большаков К.В. Социальное поведение птиц при ночной миграции // Материалы конференции по изучению миграции и охраны птиц Балтийского бассейна. Таллин - 1974. С. 8 - 10.
9. Большаков К.В. Некоторые особенности звуковой сигнализации мигрирующих ночью птиц (полевые наблюдения) // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. Тарту - 1975. Вып. 9. С. 137 -147.
10. Большаков К.В. Суточный ритм весенней миграции у черного дрозда (*Turdus merula* L.) в восточной части Финского залива // Материалы IX Прибалтийской орнитологической конференции. Вильнюс -. 1976 а. С. 30 - 34.
11. Большаков К.В. Изучение ночных миграций птиц (методический аспект) // Методы изучения миграций птиц. Москва - 1976 б. С. 76 -106.
12. Большаков К.В.. Исследование весенней ночной миграции птиц в восточной части Финского залива. Автореф. канд. диссертации. Ленинград - 1976 в. 22 с.
13. Большаков К.В. О комплексном изучении ночной миграции птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс - 1977 а. С. 56 - 69.

14. Большаков К.В. Изучение ночных миграций птиц (методический аспект) // Методы изучения миграций птиц. Материалы Всесоюзной школы - семинара, Москва - 1977 б. С. 77 - 96.
15. Большаков К.В. Реконструкция полной картины ночной миграции птиц и эффективность обнаружения её разными методами // Труды Зоологического Института АН СССР, Т. 104, Л. - 1981 а. С. 95-123.
16. Большаков К.В. Ночная миграция птиц на Куршской косе Балтийского моря в июне -июле // Тезисы докладов X Прибалтийской орнитологической конференции. Рига -1981 б. Т. 1 С. 93-96.
17. Большаков К.В. Лунный метод количественной оценки ночного пролета (сбор, обработка и анализ данных) // Весенний ночной пролет над аридными и горными пространствами Средней Азии и Казахстана. / Под ред. В.Р. Дольника. Л.: Наука - 1985. С. 14 - 36.
18. Большаков К.В. Вечерние перемещения и старт ночного миграционного полёта у дрозда - рябинника (*Turdus pilaris*): предварительные результаты // Вопросы экологии популяций птиц. Л.: Наука - 1992. С. 18-42.
19. Большаков К.В. Явление ночной миграции птиц (полевое исследование). Автореф. дис. на соискание учёной степени доктора биол. наук. СПб - 1997. 69 с.
20. Большаков К.В., Булюк В.Н. Метод освещенной площадки и его возможности для изучения ночной миграции птиц // Тезисы докладов II Всесоюзной орнитологической конференции по миграциям птиц. Алма -Ата - 1978. С. 177 - 179.
21. Большаков К.В., Булюк В.Н, Жалакявичюс М.М., Резвый С.П., Яковлев В.В. Сравнение результатов учета ночного пролета птиц осенью 1977 г. на Куршской косе семью методами наблюдений // Методы обнаружения и учета миграций птиц./ Труды Зоологического института. Т. 104. Л. - 1981. С. 79 – 95.
22. Большаков К.В., Резвый С.П. Влияние ветра и облачности на ночную миграцию птиц //Анализаторные системы и ориентационное поведение птиц. Москва - 1971. С. 59 - 60.
23. Большаков К.В., Резвый С.П. Предстартовое и стартовое поведение некоторых видов птиц с ночным ритмом миграционной активности // Тезисы докладов VIII Прибалтийской орнитологической конференции. Таллинн - 1972. С. 22 - 24.
24. Большаков К.В., Резвый С.П. Методы количественной оценки миграции // Материалы конференции по изучению миграции и охраны птиц Балтийского бассейна. Таллинн -1974. С. 23-31.
25. Большаков К.В., Резвый С.П. Об июльской ночной миграции дроздов на территории Ленинградской области по данным наблюдений на фоне диска луны // Материалы Всесоюзной конференции по миграциям птиц. Москва -1975а. Часть 2. С. 101 -104.
26. Большаков К.В., Резвый С.П. Наблюдения за поведением птиц в начальный период ночного миграционного полета // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц. Тарту - 1975б. Вып. 9. С. 123 -129.

27. Большаков К.В., Резвый С.П. Методы количественной оценки миграций птиц // Миграция птиц. Таллинн - 1976. С. 23-31.
28. Большаков К.В., Резвый С.П. Ночная миграция птиц в июле на территории Ленинградской области // Тезисы докладов X Прибалтийской орнитологической конференции. Рига - 1981. Т. 1. С. 97-100.
29. Большаков К.В., Фёдоров В.А. Орнитологические исследования и вопросы охраны птиц на Куршской косе (история, современное состояние, перспективы) // Проблемы изучения и охраны природы Куршской косы. Калининград - 1998. С. 100-109.
30. Большаков К.В., Храбрый В.М., Булюк В.Н., Мухин А.Л., Синельщикова А.Ю., Резвый С.П., Воротков М.В. «Проведение локального экологического мониторинга и разработка рекомендаций по минимизации воздействия на птиц объекта строительства». ОТЧЕТ по договору № 22/2011 от 20.05.2011 г. С. Петербург (1 этап - осень 2011 года) – 2011.
31. Большаков К.В., Храбрый В.М., Булюк В.Н., Мухин А.Л., Синельщикова А.Ю., Резвый С.П., Воротков М.В. «Проведение локального экологического мониторинга и разработка рекомендаций по минимизации воздействия на птиц объекта строительства». ОТЧЕТ по договору № 22/2011 от 20.05.2011 г. С. Петербург (2 этап - весна 2012 года) – 2012.
32. Большаков К.В., Синельщикова А.Ю., Воротков М.В., Булюк В.Н. Межвидовая и внутривидовая изменчивость скорости полета у мигрирующих ночью воробьиных птиц // Орнитология в Северной Евразии. Материалы XIII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. Оренбург, изд-во Оренбургского государственного педагогического университета - 2010. С. 66-67.
33. Большаков К.В., Булюк В.Н., Синельщикова А.Ю., Воротков М.В. Реакция мигрирующих ночью воробьиных на искусственный белый свет // Тезисы V Всероссийской конференции по поведению животных / Москва, 20-23 ноября 2012. М.: Товарищество научных изданий КМК - 2012. С. 18.
34. Борисенков Е.П. Колебания климата за последнее тысячелетие. Л.: Гидрометеиздат - 1988.
35. Бровкина Е.Т. Материалы по питанию и лесохозяйственному значению дроздов в Московской области // Труды III Прибалтийской орнитол. конф. Вильнюс - 1959. С. 31-40.
36. Булюк В.Н. Соотношение численности палеарктических птиц, возвращающихся с африканских и южно-азиатских зимовок весной через пустыню Каракумы. // Тезисы докл. VIII Всесоюзн. Зоогеографической конфер. М. - 1984. С. 283-284.
37. Вайткявичюс А.П., Скуодис В.К. Перелет птиц. (По данным кольцевания в Литве с 1929 г. по 1959г.). Вильнюс: «Минтис» - 1965. 194 с.
38. Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М.: Наука - 1976. 191 с.
39. Воротков М.В., Синельщикова А.Ю. Влияние фазы лунного цикла на интенсивность ночной миграции дроздов // Тезисы V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 20-23 ноября 2012 г.). Товарищество научных изданий КМК. Москва - 2012. с. 37.

40. Воротков М.В., Синельщикова А.Ю. Скорость полета певчего дрозда во время осенней ночной миграции // Труды Зоологического института РАН. Т. 318. №1 - 2014. С. 12-23.
41. Гришанов Г.В., Беляков В.В. Наземные позвоночные Калининградской области: Справочное пособие. Калинингр. ун-т. Калининград - 2000. 65 с.
42. Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука - 1975. 398 с.
43. Дольник В.Р. Ресурсы энергии и времени у птиц в природе. СПб.: Наука - 1995. 360 с.
44. Дольник В.Р., Паевский В.А., Добрынина И.Н. Биологическая станция Зоологического института АН СССР // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР / Под ред. В.Д.Ильичева. М.: Наука - 1976. С. 24-26.
45. Дольник В.Р., Паевский В.А. Рыбачинская ловушка // Кольцевание в изучении миграций птиц фауны СССР. / Под ред . В.Д Ильичева. М.: Наука - 1976. С.73-81.
46. Еськов К.Ю. История Земли и жизни на ней. М.: Изд-во НЦ ЭНАС - 2004.143 с.
47. Жалакявичюс М. Методы изучения миграций птиц // Изучение, моделирование и прогноз сезонных миграций птиц. Вильнюс - 1987а. С. 6-7.
48. Жалакявичюс М. Методика исследований // Изучение ночной осенней миграции птиц в электрическом свете теплиц. Вильнюс - 1987б. С. 6-9.
49. Жалакявичюс М., Крукаускас Р., Гражулявичюс Г., Шважас С. 1987. Зависимость интенсивности осенней миграции от погоды по данным радиолокационных и ночных визуальных исследований. // Изучение ночной осенней миграции птиц в электрическом свете теплиц / Под ред. М. Жалакявичюса. Вильнюс: Мокслас - 1987. С. 65-91.
50. Ёйги А.И. О зимовке черного дрозда и инвазии рябинника в Эстонии зимой 1964/1965 гг. // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц Таллинн – 1967а. № 4.. С. 128-134.
51. Ёйги А.И. О миграции эстонских дроздов по данным кольцевания // Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграции птиц Таллинн -1967б. № 4. С. 138-145.
52. Кумари Э.В. Зимовки птиц в Прибалтике // Сообщ. Прибалт. Комис. по изучению. Миграции птиц/ редкол.: Э. Кумари и др. АН ЭССР Таллинн - 1985. Т. 17: 3-13.
53. Леухин И., Роотсмяэ Л. Зимующие в Эстонии перелетные птицы // Сообщ. Прибалт. Комис. по изучению. Миграции птиц. Тарту – 1985. № 17. С. 99-109.
54. Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: ЛГУ - 1983. Т. 2. 480 с.
55. Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П Миграция птиц на Ладожском озере. // Сообщ. Прибалт. орнитол. комисс. по изучению миграции птиц. Тарту - 1975. №3. С. 3-51.
56. Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л. - 1981. С. 3-86.

57. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Формы миграционной активности в годовом цикле птиц // Орнитологические исследования в Приладожье / Под ред. Н.П. Иовченко. СПб: СПбГУ - 2005. С. 18-60.
58. Паевский В.А. Атлас миграций птиц по данным кольцевания на Куршской косе // Экологические и физиологические аспекты перелётов птиц. Л.: Наука - 1971. С. 3-110.
59. Паевский В.А. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц // "Исследования по биологии птиц" / Труды ЗИН АН СССР, т.55. Л.: Наука - 1974. С. 142-185.
60. Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука - 1985. 285 с.
61. Паевский В.А.. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК - 2008. 235 с.
62. Паевский В.А., Высоцкий В.Г., Шаповал А.П. Демографические параметры и размещение мигрирующих популяций дроздов, подверженных прессу охоты. // Зоологический журнал - 2004. Т 3. № 83. С. 342-354.
63. Прокопьева Л.В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea L.* в условиях подтаежных лесов Марийской низменности. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кбн. Нижний Новгород - 2006.
64. Промптов. А.Н. Сезонные миграции птиц. М.: Изд. Акад. наук СССР -1941. 142 с.
65. Раудоникис Л., Жалакявичюс М., Шважас С., Виткаускас В., Виткаускас Н., Гражулявичюс Г., Идзелис Р., Йонитис В., Мераускас П., Пятрайтис А., Станявичюс В. Ритмика ночного пролета // Изучение ночной осенней миграции птиц в электрическом свете теплиц / Под ред. В Жалакявичюса. Мокслас. Вильнюс - 1987. С. 41-52.
66. Резвый С.П., Большаков К. В. Летние миграции в годовом цикле дроздов (*Turdus spp.*) Ленинградской области // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики./ Под ред. Р.Л, Потапова. Труды Зоологического института. 1987. Т. 163. С. 87 – 94.
67. Резвый, С.П., Савинич И.Б., Носков Г.А., Гагинская А.Р., Ковалев В.А., Бузун В.А., Афанасьева Г.А., Рымкевич Т.А., Смирнов О.П., Смирнов Е.Н., Шутенко Е.В. Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей - 1995. Т 85. С. 1-232.
68. Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А., Афанасьева Г.А., Резвый С.П., Артемьев А.В., Гагинская А.Р., Головань В.И., Федоров В.А., Лапшин Н.В., Столбова Ф.С., Музаев В.М., Смирнов Е.Н., Иовченко Н.П., Смирнов О.П., Шутенко Е.В. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР / Под ред. Рымкевич Т.А. Л.: Изд-во ЛГУ – 1990. 302 с.
69. Синельщикова А.Ю. Компенсация ветрового дрейфа у дроздов во время ночного миграционного полета // Тезисы V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 20-23 ноября 2012 г.). М.: Товарищество научных изданий КМК - 2012. С. 169.
70. Синельщикова А.Ю., Воротков М.В. Использование ландшафтных структур для компенсации ветрового дрейфа у дроздов во время ночного миграционного полета // Тезисы научной конференции «Ориентация и навигация животных». Москва, 13-16 окт. - 2014. С. 53.

71. Соколов Л.В. Влияние глобального потепления климата на сроки миграции и гнездования воробьиных птиц в XX веке // Зоологический журнал - 2006. Т. 85. С. 317-341.
72. Соколов Л.В. Климат в жизни растений и животных. СПб.: «ТЕССА» - 2010. 344 с.
73. Соловьев А.Н., Шихова Т.Г., Бусыгин Е.И. Влияние погодно-климатических аномалий 2010 года на состояние растений средних широт востока Русской равнины // Вестник Удмурдского университета – 2011. Вып. 4 С. 8-20.
74. Станявичюс В., Шважас С., Гражулявичюс Г., Жалакявичюс М. Направленность миграции // Изучение ночной осенней миграции птиц в электрическом свете теплиц / Под ред. М. Жалакявичюса. Мокслас. Вильнюс -1987. С.52-58.
75. Тауриньш Э.Я. Результаты кольцевания дроздов (*Turdus sp.*) // Труды Бюро кольцевания - 1957. Вып. 9. С. 273-289.
76. Тауриньш Э.Я. Сезонное размещение и миграция дроздов по данным кольцевания в Латвийской ССР // Сообщения Прибалтийской. Комиссии по изучению миграций птиц - 1967. Вып. 4. С 146-150.
77. Уиппл Ф. Земля, Луна и планеты // Изд. 2-е, доп. Пер. с англ. И.С. Щербиной-Самойловой / Под ред. В.И. Мороза. М.: Наука, Гл. ред. физ.-мат. лит-ры - 1967. 252 с.
78. Хохлова Т.Ю. Популяционные адаптации к условиям севера таежной зоны близкородственных видов птиц с полициклическим размножением (на примере дроздов рода *Turdus*) / Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. СПб - 2011. 45 с.
79. Цвей А.Л. Стратегии миграции зарянки *Erithacus rubecula* в восточной Прибалтике / Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. СПб - 2008. 25 с.
80. Чернецов Н.С. Миграция воробьиных птиц: остановки и полет. М: Товарищество научных изданий КМК - 2010. 175 с.
81. Able K.P. Field studies of avian nocturnal migratory orientation. I. Interaction of sun, wind and stars as directional cues // *Animal Behaviour* - 1982. V. 30. P. 761-767.
82. Able K.P. Gauthreaux, S.A. Jr. Quantification of nocturnal passerine migration with a portable ceilometer // *Condor* - 1975. V. 77. P. 92-96.
83. Åkesson S. Coastal Migration and Wind Drift Compensation in Nocturnal Passerine Migrants // *Ornis Scandinavica* - 1993. V. 24. № 2. P. 87-94.
84. Åkesson S., Alerstam T, Hedenström A. Flight initiation of nocturnal passerine migrants in relation to celestial orientation conditions at twilight // *J. Avian Biol.* - 1996. V. 27. P. 95-102.
85. Åkesson S., Hedenström A. Wind selectivity of migratory flight departures in birds // *Behav. Ecol. Sociobiol.* - 2000. V. 47. P. 140-144.
86. Åkesson S., Walinder G., Karlsson L., Ehnбом S. Reed warbler orientation: initiation of nocturnal migratory flights in relation to visibility of celestial cues at dusk // *Animal Behavior* - 2001. V. 61. P. 181-189.

87. Alerstam T. Redwing (*Turdus iliacus*) migration towards south-east over southern Sweden // Vogelwarte - 1975. V. 28. P. 2-17.
88. Alerstam T. Nocturnal migration of thrushes (*Turdus spp.*) in southern Sweden // Oikos - 1976. V. 27. P. 457-475.
89. Alerstam T. Optimal Use of Wind by Migrating Birds: Combined Drift and Overcompensation // Journal of Theoretical Biology - 1979. V. 79. P. 341-353.
90. Alerstam T. The course and timing of bird migration // Society for Experimental Biology seminar series / Ed. by. D. J. Aidley. Cambridge University Press - 1981. V 13. P. 9–54.
91. Alerstam T. Bird Migration. Cambridge University Press. Cambridge - 1990. 420 p.
92. Alerstam T. Bird migration performance on the basis of flight mechanics and trigonometry // Biomechanics in Animal Behaviour / Ed. by P. Domenici and R.W.Blake. BIOS Scientific Publishers Ltd, Oxford - 2000. P. 105-124.
93. Alerstam T., Gudmundsson G. A. Migration patterns of tundra birds: Tracking radar observations along the Northeast Passage // Arctic - 1999. V. 52. P. 346–371.
94. Alerstam T., Hedenström A. The development of bird migration theory // Journal of Avian Biology - 1998. V. 29. P. 343–369.
95. Alerstam T., Lindstrom A. Optimal bird migration: The relative importance of time, energy and safety // Bird Migration / Ed. By E. Gwinner E. Berlin: Springer - 1990. P. 331-351.
96. Alerstam T., Rosén M., Bäckman J., Ericson P. G. P., Hellgren O. Flight speeds among bird species: allometric and phylogenetic effects // PLoS Biology - 2007. V. 5. P. 656–1662.
97. Altwegg R., Broms K., Erni B., Barnard P., Midgley G.F., Underhill L.G. Novel methods reveal shifts in migration phenology of barn swallows in South Africa // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences - 2012. V. 279. P. 1485-1490.
98. Andreotti A., Bendini L., Piacentini D., Spina F. The role of Italy within the Song Thrush (*Turdus philomelos*) migratory system analysed on the basis of ringing-recovery data // Die Vogelwarte - 1999. V. 40. P. 28-51.
99. Andreotti A., Bendini L., Piacentini D., Spina F. Redwing *Turdus iliacus* migration in Italy: An analysis of ringing recoveries // Ringing & Migration - 2001. V. 20. P. 312-319.
100. Ashmole M.J. The migration of European thrushes: a comparative study based on ringing recoveries // Ibis - 1962. V. 104. P. 314-346, 522-559.
101. Bäckman J., Alerstam T.. Confronting the winds: orientation and flight behaviour of the roosting swift, *Apus apus* // Proceedings of the Royal Society B - 2001. V.268: P.1081–1087.
102. Bäckmann J, Alerstam T. Orientation scatter of free-flying nocturnal passerine migrants: components and causes // Animal Behaviour - 2003. V. 65. P. 987-996.

103. Bairlein F. Morphology-habitat relationships in migrating songbirds. // Ecology and conservation of Neotropical migrant landbirds. / Eds. by J.M. Hagan and D.W. Johnston. Washington, D.C. Smithsonian Institution Press - 1992. P. 356-369.
104. Bairlein F., Winkel W. Birds and climate change // Climate of the 21st century: changes and risk. Hamburg: Scientific Facts, GEO - 2001. P. 278-282.
105. Bairlein F., Jenni L., Kaiser A., Karlsson L., Noordwijk A., Peach W., Pilastro A., Spina F., Walinder G. European-African Songbird Migration Network: Manual of field methods // ESF, Wilhelmshaven - 1995.
106. Barrington R.M. The Migration of Birds. Edinburgh - 1898.
107. Barrington R.M. The migration of Birds as observed at Irish Lighthouses and Lightships. London and Dublin - 1900.
108. Batschelet E. Circular Statistics in Biology. London: Academic Press - 1981 372 p.
109. Baushev A.N., Sinelschikova A. On a probabilistic model for the numerical estimation of the nocturnal migration of birds // Mathematical Biosciences - 2007. V. 205. P. 44-58.
110. Berthold P. Migration: control and metabolic physiology // Avian Biology / Eds. by D.S. Farner and J.R. King. New York, London: Academic Press - 1975. P. 77-128.
111. Berthold P. Genetic of migration // Bird Migration / Ed. by E. Gwinner E. Berlin, Heidelberg: Springer – 1990. P. 269-280.
112. Berthold P. Spatiotemporal programmes and genetics of orientation // Orientation in Birds / Ed. by P. Berthold. Basel: Birkhäuser Verlag - 1991 P. 86-105.
113. Berthold P. Bird migration. A general survey. Oxford Univ. Press, Oxford - 1993.
114. Berthold P. Control of Bird Migration. London: Chapman, Hall - 1996.
115. Berthold P. Bird Migration. A General Survey. Oxford : Oxford Univ. Press - 2001.
116. Bingman V.P. Inland morning flight behavior of nocturnal passerine migrants in eastern New York // Auk - 1980. V. 97. P. 465-472.
117. Bloch R., Bruderer B. The air speed of migrating birds and its relationship to the wind. // Behavioral Ecology and Sociobiology - 1982. V. 11. P.19–24.
118. Bojarinova J. G., Rymkevich T.A., Smirnov O.P. 2002. Timing of autumn migration of early and late-hatched Great Tits *Parus major* in NW Russia // Ardea Special Issue - 2002 V. 90.№ 3. P. 401-409.
119. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N. Time of nocturnal flight initiation (take-off activity) in the European Robin *Erithacus rubecula* during spring migration: direct observations between sunset and sunrise // Avian Ecology and Behaviour - 1999. V. 2. P. 51-74.
120. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N.. New comprehensive systematic data concerning the time of nocturnal departure in some passerine migrants in autumn // Ring - 2001. V. 23. P.131-137.

121. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Sinelschikova A. Study of nocturnal departures in small passerine migrants: retrapping of ringed birds in high mist-nets // *Vogelwarte* - 2000a. V. 40. P. 250-257.
122. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Chernetsov N. Spring nocturnal migration of Reed Warblers *Acrocephalus scirpaceus*: departure, landing and body condition // *Ibis* - 2003a. V. 145. P. 106-112.
123. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Mukhin A., Chernetsov N. Body mass and fat reserves of Sedge Warblers during vernal nocturnal migration: departure versus arrival // *Journal of Field Ornithology* - 2003b. V. 74. P. 81-89.
124. Bolshakov C.V., Chernetsov N. Initiation of nocturnal flight in two species of long-distance migrants (*Ficedula hypoleuca* and *Acrocephalus schoenobaenus*) in spring: a telemetry study // *Avian Ecology and Behaviour* - 2004. V. 12. P. 37-44.
125. Bolshakov C.V., Dolnik V.R. A review of research at the Biological Station Rybachy in 1956-2000 // *Avian Ecology and Behaviour* - 2001. V. 6. P. 5-8.
126. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 1998 // *Avian Ecology and Behaviour* - 1999. V 2. P. 105-150.
127. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 1999 // *Avian Ecology and Behaviour* - 2000b. V. 4. P. 85-145.
128. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit: long-distance recoveries of birds ringed in 1956-1997. Part 1. Passerines (Alaudidae, Hirundinidae, Motacillidae, Bombicillidae, Troglotidae, Prunellidae, Turdidae, Sylviidae, Regulidae, Muscicapidae, Aegithalidae) // *Avian Ecology and Behaviour. Suppl.* - 2001. V. 1. P. 1-126.
129. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird ringing by the Biological Station "Rybachy": controls of birds ringed outside the Courish Spit in 1956-1997. Part 1. Non-passerines. Passerines (Alaudidae, Hirundinidae, Motacillidae, Troglodytidae, Prunellidae, Turdidae, Sylviidae, Regulidae, Muscicapidae, Paradoxornithidae, Certhidae, Remizidae, Lanidae, Corvidae, Sturnidae, Fringillidae, Emberizidae) // *Avian Ecology and Behaviour. Suppl.* - 2002.a. V. 5. P. 1-106.
130. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2000 // *Avian Ecology and Behaviour* - 2002.b. V. 8. P. 109-166.
131. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2001 // *Avian Ecology and Behaviour* - 2002.c. V. 9. P. 67-114.
132. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2002 // *Avian Ecology and Behaviour* - 2003c. V.10. P. 67-166.

133. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2003 // Avian Ecology and Behaviour - 2004. V. 12. P. 77.-132.
134. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2004 // Avian Ecology and Behaviour - 2005. V. 13. P. 47-95.
135. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2005 // Avian Ecology and Behaviour - 2008. V. 14. P. 49-100.
136. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2006 // Avian Ecology and Behaviour - 2009a. V.15. P. 49-85.
137. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2007 // Avian Ecology and Behaviour - 2009b. V. 16. P. 21-52.
138. Bolshakov C.V., Shapoval A.P., Zelenova N.P. Results of bird trapping and ringing by the Biological Station "Rybachy" on the Courish Spit in 2009 // Avian Ecology and Behaviour - 2010 a.. V. 17. P. 25-60.
139. Bolshakov C.V., Žalakevičius M., Švažas S. Nocturnal Migration of Thrushes in the Eastern Baltic Region. Vilnius: "OMPO Vilnius" and Lithuanian Institute of Ecology publishers - 2002d. 117 p.
140. Bolshakov C.V., Zehtindjiev P., Bulyuk V.N., Sinelschikova A. Flight directions and density of nocturnal passerine migration in the northern part of the Balkan Peninsula in autumn: preliminary results // Avian Ecology and Behaviour - 1998. V. 1. P. 50-67.
141. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Sinelschikova A.Y., Vorotkov M.V. Influence of the vertical light beam on numbers and flight trajectories of night-migrating songbirds // Avian Ecology and Behaviour - 2013. V. 24. P. 35–49.
142. Bolshakov C.V., Vorotkov M.V., Sinelschikova A., Bulyuk V.N., Griffiths M. Application of the Optical-Electronic Device for the study of specific aspects of nocturnal passerine migration. Avian Ecology and Behaviour - 2010 b. V. 18. P. 23–51.
143. Bolshakov C.V., Bulyuk V.N., Kosarev V., Ktitorov P., Leoke D., Mukhin A., Chernetsov N., Tsvey A. Time of nocturnal departures in European robins, *Erithacus rubecula*, in relation to celestial cues, season, stopover duration and fat stores // Animal Behavior – 2007. V. 74. P. 855-865.
144. Bonhote J.L. Bird migration at some of the Bahama lighthouses //Auk – 1903.V. 20. P.169 -79.
145. Both C., Visser M.E. Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird // Nature - 2001. V. 411. P. 296-298.

146. Brewster W. Bird Migration: Part 1. Observations of nocturnal bird flights at the lighthouse at Point Lepreaux, Bay of Fundy, New Brunswick // *Memoirs Nuttal. Ornithol. Club* - 1886. № 1. P. 1-22.
147. Browne P.W.P. Nocturnal migration of thrushes in Ireland // *British Birds* – 1953. V 46. P. 370-374.
148. Bruderer B. Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar // *Ornithol. Beobachter* - 1969. V. 66. P. 70-88.
149. Bruderer B. Three decades of tracking radar studies on bird migration in Europe and the Middle East // *Proceedings of the International Seminar on Birds and Flight Safety in Middle East* – 1999. Tel-Aviv, Israel.
150. Bruderer B. Recent studies modifying current views of nocturnal bird migration in the Mediterranean // *Avian Ecology and Behaviour* - 2001. V. 7. P. 11-25.
151. Bruderer B., Bold A. Flight characteristic of birds: I. radar measurements of speed // *Ibis* - 2001. V. 143. P. 178-204.
152. Bruderer B., Weitnauer E. Radarbeobachtungen über Zug und Nachtflüge des Mauerseglers (*Apus apus*) // *Rev. Suisse Zool.* - 1972. V. 79. P. 1190-1200.
153. Bruderer B., Liechti F., Bilo D. Flexibility in flight behaviour of Barn Swallow (*Hirundo rustica*) and House Martin (*Delichon urbica*) tested in a wind tunnel // *The Journal of Experimental Biology* - 2001. V. 204. P. 1473–1484.
154. Bruderer B., Peter D., Bold A., Liechti F. Wing-beat characteristics of birds recorded with tracking radar and cine camera // *Ibis* - 2010. V. 152. P. 272-291.
155. Bulyuk V. Relation between low-altitude nocturnal autumn migration of thrushes (*Turdus spp.*) and wind // *Abstracts of the Final Conference “Migration in the life-history of birds”* Wilhelmshaven, Germany – 2005. P. 33.
156. Bulyuk V.N., Tsvey A. Timing of nocturnal autumn migratory departures in juvenile European robins (*Erithacus rubecula*) and endogenous and external factors // *J Ornithol.* – 2006. V. 147. P. 298-309.
157. Busse P., Maksalon L. Migration pattern of european populations of Song Thrush (*Turdus philomelos*) // *Notatki Ornithol.* - 1986. V. 27. P. 3-30.
158. Chatterjee S, Hadi A.S. Influential Observations, High Leverage Points, and Others in Linear Regression // *Statistical Science* -1986. P. 379-416.
159. Chapman F.M. Observations of nocturnal migration of birds // *Auk* - 1888. V. 23. P. 210-217.
160. Chernetsov N. Efficiency of migratory stopovers of Song Thrushes *Turdus philomelos* and Redwings *T. iliacus* and their migration strategies in the Eastern Baltic// *Avian Ecology and Behaviour.* – 2002. V. 9. P. 15-22.
161. Claessens O. Effets des vagues de froid sur l’hivernage en France des Grives musiciennes (*Turdus philomelos*) étrangères // *Alauda* - 1988a. V. 56. P. 365-377.

162. Claessens O. Migrations et hivernage en France des Grives musiciennes (*Turdus philomelos*) d'origine étrangère // Gibier Faune Sauvage - 1988b. V. 5. P. 359-388.
163. Claessens O. Hivernage et migration des Grives mauvis (*Turdus iliacus*) en France, d'après les reprises d'oiseaux bagués // Gibier Faune Sauvage - 1990. V. 7. P. 1-20.
164. Claessens O. Influence des vagues de froid sur L'hivernage des Grives mauvis *Turdus iliacus* en France: Une analyse des reprises de bagues // Alauda - 1991. V. 59. P. 43-58.
165. Clark J, Soutullo A, Gill J, Robinson R, Reynolds J Climate change and shifts in winter distribution of European breeding birds // ESF Optimality in bird migration, final conference "Migration in the life-history of birds", 16-20 Feb. 2005. Wilhelmshaven, Germany, P. 10.
166. Cochran W.W., Montgomery G.G., Graber R.R. 1967. Migratory flights of *Hylocichla trushes* in spring : radiotelemetry study // Living Bird – 1967. V. 6. P. 213-225.
167. Cochran W.W., Kjos C.G. Wind drift and migration of thrushes: a telemetry study // Nat. Hist. Surv. Bull. – 1985. V. 33. P. 297-330.
168. Cochran W.W. Orientation and other migratory behaviours of a Swainson's thrush followed for 1500 km // Animal Behavior -1987. V.35. P. 927-929.
169. Cochran W.W., Wikelski M. Individual migratory tactics of new world *Catharus* Thrushes. Current knowledge and future tracking options from space // Birds of the Two Worlds / Eds. by R. Greenberg, P.P. Marra. Baltimore and London: The John Hopkins University Press – 2005. P. 274-289.
170. Cochran W.W., Bowlin M.S., Wikelski M. Wingbeat frequency and flap-pause ratio during natural migratory flight in thrushes // Integrative and Comparative Biology. - 2008. V. 48. № 1. P. 134-151.
171. Cramp S. The Complete Birds of the Western Palearctic on CD-ROM, Version 1.0 for PC, Software Optimedia: copyright Oxford University Press, Oxford -1998.
172. Curry-Lindahl K. Das große Buch vom Vogelzug. Parey, Berlin - 1982.
173. Darlington A. The nocturnal movements of Redwings // Journal Nat. History - 1951. V. 4. P. 11-13.
174. Dierschke V. Automatisch-akustische Erfassung des nächtlichen Vogelzuges bei Helgoland im Sommer 1987 // Die Vogelwarte - 1989. V. 35. P. 115-131.
175. Dolnik V.R. Bird migration across arid and mountainous regions of Middle Asia and Kasakhstan // Bird Migration / Ed. by E. Gwinner, Berlin. Heidelberg. New York - 1990. P. 368-386.
176. Drost R. Vom zug der Amsel (*T. merula*) // Vogelzug - 1930. V.1. P. 74-85.
177. Easterling D.R., Horton B., Jones P.D., Peterson T.C., Karl T.R., Parker D.E., Salinger N.J., Razuvayev V., Plummer N., Jamason P., Folland C.K. Maximum and minimum temperature trends for globe // Science - 1997. V. 277. P. 364-367.
178. Eastwood E. Radar ornithology. Methuen & Co., London. -1967.

179. Ellegren H. Speed of migration and migratory flight lengths of passerine birds ringed during autumn migration in Sweden // *Ornis Scandinavica* – 1993. V. 24. P. 220-228.
180. Ellegren H., Fransson T. Fat loads and estimated flight-ranges in four *Sylvia* species analyzed during autumn migration at Gotland, South-east Sweden // *Ring and Migration* - 1992. V.13. P.1-12.
181. Énard C. Sur la presence hivernale en France de Grives Litornes *Turdus pilaris* d'origine Siberienne. *Alauda* - 1967. V. 35. P. 20-26.
182. Eriksson K. Massenrückzug der Rotdrossel (*Turdus iliacus*) im April 1959 an der finnischen Südküste in Beziehung zur Wetterlage // *Die Vogelwarte*. - 1970. V.25. № 3. P. 193-203.
183. Erni B., Liechti F., Bruderer B. The role of wind in passerine autumn migration between Europe and Africa // *Behav. Ecol.* - 2005. V.16. P. 732-740.
184. Evans P.R. Migration and orientation of passerine night migrants in northeast England // *J. Zool.* - 1966. V. 150. P. 319-369.
185. Evans W. R. Two to four million birds a year: calculating avian mortality at communication towers // *Bird Calls, American Bird Conservancy*, - 1998. P. 1.
186. Fiedler W. Changes and stability in timing of autumn passage in 19 passerine species in a stopover site in Southwestern Germany // *Die Vogelwarte* - 2003. V. 42. P. 145-146.
187. Forchhammer M.C., Post E. & Stenseth N.C. North Atlantic Oscillation timing of long-and short-distance migration // *Journal of Animal Ecology* - 2002. V. 71. P. 1002-1014.
188. Forchhammer M.C., Post E., Stenseth, N.C. 2002. North Atlantic Oscillation timing of long-and short-distance migration // *Journal of Animal Ecology* – 2002. V. 71. P. 1002-1014.
189. Fransson T., Hall S. Karp K, Kroon C., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 1999. Stockholm – 2001. 149 p.
190. Fransson T., Hall S. Karp K, Kroon C., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 2000. Stockholm – 2002. 171p.
191. Fransson T., Hall S. Karp K, Kroon C., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 2001. Stockholm – 2003. 177p.
192. Fransson T., Hall S. Karp K, Kroon C., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 2002. Stockholm - 2004 187p.
193. Furrer R.K. Beringung, Zugverhalten und Mortalität schweizerischer Wacholderdrosseln *Turdus pilaris*: eine Ringfundanalyse // *Orn. Beobachter* - 1977. V.74. P. 37-53.
194. Gauthreaux S.A. A portable ceilometer technique for studying low-level nocturnal migration // *Bird-Banding*. - 1969. V. 40. P. 309-320.
195. Gauthreaux S.A. Importance of the daytime flights of nocturnal migrants: redetermined migration following displacement // *Animal Migration, Navigation and Homing* / Eds. by K. Schmidt-Koenig, W.T. Keeton. Springer, Berlin - 1978. P. 219-227.

196. Gauthreaux S. A. Jr., Able K.P. Wind and the direction of nocturnal songbird migration // Nature - 1970. V. 228. P. 476-477.
197. Gauthreaux S.A. Jr., Belser C.G. Effects of artificial night lighting on migrating birds // Ecological consequences of artificial night lighting / Eds. C. Rich., T. Longcore. Island Press, Washington, Covelo, London - 2006. P. 67–93.
198. Gehring J, Kerlinger P., Manville II, A.M. Communication towers, lights, and birds: successful methods of reducing the frequency of avian collisions // Ecological Applications - 2009. V. 19. No. 2. P. 505–514.
199. Glaubrecht M., Vögel im Klimastress // Bild Wiss. - 1993. V. 11. P. 114-115.
200. Glutz von Blotzheim U.N., Bauer K.M. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Band 11/2. Aula-Verlag. Wiesbaden - 1988.
201. Graber R.R., Cochran W.W. An audio technique for the study of nocturnal migration of birds // Wilson Bull. - 1959. V. 71. P. 220-236.
202. Graber R.R., Cochran W.W. Evaluation of aural record of nocturnal migration // Wilson Bull. - 1960. V. 72. P. 252-273.
203. Griffiths M.E. Wingbeat frequencies and flight patterns of the more common migrant birds of the British Isles and Europe. Report No. 9 for the Ministry of Technology. London. - 1970.
204. Gromadzki M. Bird ringing results in Poland. Family *Turdidae* // Acta Orn. - 1964. V. 8. P. 97-123.
205. Gschweng M, Kalko E. K. V., Querner U., Fiedler W., Berthold P. All across Africa: highly individual migration routes of Eleonora's falcon // Proc. R. Soc. B. - 2008. doi:10.1098/rspb.2008.0575 Published online.
206. Gudmundsson G.A., Alerstam T., Larsson B. Radar observations of northbound migration of the Arctic Tern, *Sterna paradisaea*, at the Antarctic Peninsula // Antarct. Sci. - 1992. V. 4. P. 163–170.
207. Gwinner E. Circannual rhythms in the control of avian migration // Adv. Stud. Behav. – 1986. V. 16. P. 191-228.
208. Gwinner E. Circadian and circannual programmes in avian migration // J. Exp. Biol. – 1996. V. 199. P. 39-48.
209. Gwinner E., Schwabl H., Schwabl-Benzinger I. The migratory time program of the Garden Warbler: is there compensation for interruptions? // Ornis Scandinavica – 1992. V. 23. P. 264-270.
210. Gwinner E., Wiltschko W. Endogenously controlled changes in migratory direction of the garden warbler, *Sylvia borin* // J. Comp. Physiol. – 1978. V. 125. P. 267-273.
211. Hagemeijer W., Blair M. The EBCC atlas of European breeding birds. Calton: T&AD Poyser - 1997.

212. Hansen L. Birds killed at lights in Denmark 1886-1939 // Vid. Medd. Dansk Naturhist. Foren. - 1954. №116. P. 269-368.
213. Heath M., Borggreve C., Peet N., Hagemeyer W. European bird populations: estimates and trends. Bird Life Conservation Series No.10. Cambridge - 2000.
214. Hebrard J.J. The nightly initiation of passerine migration in spring: a direct visual study // Ibis - 1971. V.113. P. 8-18.
215. Hedenström A. Migration by soaring or flapping flight in birds: the relative importance of energy cost and speed // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences.- 1993. V. 342. P. 353-361.
216. Hedenström A., Alerstam T. Optimal flight speed of birds // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. Biological Sciences. - 1995. V. 348. P. 471–487.
217. Hedenström A., Alerstam T. Skylark optimal flight speeds for flying nowhere and somewhere // Behav. Ecology - 1996. V. 7. P. 121-126.
218. Hedenström A., Alerstam T., Green M. and Gudmundsson G. A. Adaptive variation of airspeed in relation to wind, altitude and climb rate by migrating birds in the Arctic // Behavioral Ecology and Sociobiology - 2002. V. 52. P. 308–317.
219. Hedenström A, Rosén M., Spedding G. R. Vortex wakes generated by robins *Erithacus rubecula* during free flight in a wind tunnel // Journal of Royal Society, Interface. - 2006. V. 3. P. 263–276.
220. Henningsson P., Karlsson H., Bäckman J., Alerstam T., Hedenström A. Flight speeds of swifts (*Apus apus*): seasonal differences smaller than expected // Proceedings of the Royal Society B. – 2009. V. .276. P. 2395–2401.
221. Houston A.I. Models of optimal avian migration: state, time and predation // J. Avian Biology - 1998. V. 29. P. 395-404.
222. Hubálek Z Spring migration of birds in relation to North Atlantic Oscillation // Folia Zool. - 2003. V. 52. P. 287–298.
223. Hubálek Z, Čapek Migration distance and the effect of North Atlantic Oscillation on the spring arrival of birds in Central Europe // Folia Zool. – 2008. V. 57. № 3. P. 212–220.
224. Hüppop O., Hüppop K., North Atlantic Oscillation and timing of spring migration in birds // Proceedings of the Royal Society B. – 2003. V. 270. P. 233-240.
225. Hüppop O., Hilgerloh G. Flight call rates of migrating thrushes: effects of wind conditions, humidity and time of day at an illuminated offshore platform // Journal of Avian Biology – 2012. V.43. P. 85–90.
226. Hüppop O., Hill D.G. R. Bird migration over the North Sea // 2nd Scientific Conference on the Use of Offshore Wind Energy by the Federal Ministry for the Environment 20. and 21. February 2007 in Berlin Conference Proceedings - 2007. P. 35-40.
227. Hurlbert A.H., Liang Z. Spatiotemporal variation in avian migration phenology: citizen science reveals effects of climate change // PLoS One. - 2012. № 7.

228. Hurrell J.W., Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation // *Science*. - 1995. V. 269. P. 676-679.
229. Hurrell J.W., Kushnir Y., Visbeck M. The North Atlantic Oscillation // *Science* - 2001. V. 291. P. 603-605.
230. Hessel D.J.T., Lambert A.B. New estimates of weight loss in birds during nocturnal migration // *Auk* – 1980. V. 97. P. 547-558.
231. Huttunen M. J. Autumn migration of thrushes over eastern Finland: a comparison of visible migration and ringing recovery patterns // *Ringing and Migration* – 2004 a. V. 22. P. 13-23.
232. Huttunen M. J. Orientation and migratory activity of song thrushes (*Turdus philomelos*) in northern Italy: cage and release experiments under overcast conditions // *Ring* - 2004 b. V. 26. № 1. P. 23–39.
233. Huttunen M. J.. Migratory orientation and homing behaviour in thrushes (*Turdus spp.*). University of Joensuu, PhD Dissertations in Biology, Joensuu. - 2007. 31 p.
234. Jenni L., Jenni-Eiermann S. Fuel supply and metabolic constraints in migrating birds // *Journal of Avian Biology*. – 1998. V. 29. P. 521-528.
235. Jenni L., Kéry M. Timing of autumn bird migration under climate change: advances in long-distance migrants, delays in short-distance migrants // *Proceedings of the Royal Society Lond. B*. – 2003. V. 270. P. 1467-1471.
236. Johansson J., Jonzén N. Effects of territory competition and climate change on timing of arrival to breeding grounds: a game-theory approach // *Am. Nat.* – 2012. V. 179. P. 463-74.
237. Kaatz M Der Zug des Weißstorchs *Ciconia ciconia* auf der europäischen Ostroute über den Nahen Osten nach Afrika. Dissertation (Dr.agr.) // Mit prinzenbüchen unterwegs. Abenteuer, Wissenschaft und Storchensommer. Halle/Saale – 2004.
238. Karlsson H., Henningsson P., Bäckman J., Hedenström A., Alerstam T. Compensation for wind drift by migrating swifts // *Animal Behaviour* – 2010. V. 80. P. 399-404.
239. Karlsson, H., Nilsson, C., Backman, J. Alerstam, T. Nocturnal passerine migration without tailwind assistance // *Ibis* – 2011. V.153. P. 485-493.
240. Kastepõld T. Loodusvaatlusi 1972 2 vihik, Tallinn -1973. 67 p.
241. Kastepõld T. Loodusvaatlusi 1973 2 vihik, Tallinn -1974. 94 p.
242. Kastepõld T. Loodusvaatlusi 1974 2 vihik, Tallinn -1975. 153 p.
243. Kastepõld T., Kabal R. Loodusvaatlusi 1976 2 vihik, “Valgus” Tallinn -1977. 135 p.
244. Kastepõld T., Kabal R. Loodusvaatlusi 1977 2 vihik, “Valgus” Tallinn – 1978. 184 p.
245. Kastepõld T., Kastepõld E. Loodusvaatlusi 1988 2 vihik, “Valgus” Tallinn -1990. 166 p.
246. Kastepõld T., Kastepõld E. Loodusvaatlusi 1989 2 vihik, Tallinn – 1991. 151 p.

247. Kendeigh S.C., West C.C., Cox G.W., Annual stimulus for spring migration in birds // *Animal Behaviour* - 1960. V. 8. P. 180-185.
248. Kerlinger P., Moore F.R. Atmospheric structure and avian migration // *Current Ornithology*, 6 / Ed. by D.M. Power. Plenum Press, New York - 1989. P. 109-142.
249. Klaassen M., Kvist A., Lindstrom A. Flight cost and fuel composition of a bird migrating in a wind tunnel // *Condor* – 2000. V. 102. P. 444-451.
250. Klaassen R. H. G., Alerstam T., Carlsson P., Fox J.F. Lindström A. Great flights by great snipes: long and fast non-stop migration over benign habitats // *Biology Letters of the Royal Society* - 2011. Published online doi:10.1098/rsbl.2011.0343.
251. Kosarev V., Sokolov L. Weather influences the beginning of spring migration of White storks (*Ciconia ciconia*) in Africa: several years of satellite telemetry // *Bird Migration and Global Change Conference*. Algeciras. Spain. Fundacion Migres – 2007. P. 23.
252. Kroodsma D.E., Miller E.H., Ouellet H. Acoustic communication in birds. Academic Press, London - 1982.
253. Kumari A., Jõgi A. Lindude Rõngastamine Eesti NSV-s Aastail 1956-1967. Tartu - 1974. 239 p.
254. Lack D. The problem of partial migration // *Brit. Birds* - 1944. V. 37. P. 122-130, 143-150.
255. Lack D. Migration across the North Sea studied by radar. Part 1. Survey through the year // *Ibis* – 1959. V. 101. P. 209-234.
256. Lack D. Migration across the North Sea studied by radar. Part 2. The spring departure 1956-59 // *Ibis* – 1960. V. 102. P. 26-57.
257. Lack D. Migration across the North Sea studied by radar. Part 3. Movements in June and July // *Ibis* - 1962. V 104. P. 74-85.
258. Lack D. Migration across the southern North Sea studied by radar. Part 4. Autumn // *Ibis* - 1963a. V. 105. P. 1-54.
259. Lack D. Migration across the southern North Sea studied by radar. Part 5. Movements in August, winter and spring, and conclusion // *Ibis* - 1963b. V. 105. P. 461-492.
260. Lee S.L.B. Migration in the Outer Hebrides studied by radar // *Ibis* - 1963. V. 105. P. 493-515.
261. Lehikoinen E., Sparks T.H., Žalakevičius M. Arrival and departure dates // *Adv. Ecol. Res.* - 2004. V. 35. P. 1-31.
262. Lensink R. Migration of Blackbird (*Turdus merula*), Song Thrush (*T. philomelos*), and Redwing (*T. iliacus*) during day and night. // *Limosa* – 1986. V. 59. P. 40 - 42.
263. Lid G. Noen fuglers adferd under snøvær og hoglbyger // *Fauna* - 1977. V. 30. P. 240.
264. Liechti F. Modeling optimal heading and airspeed of migrating birds in relation to energy expenditure and wind influence // *Journal of Avian Biology* – 1995. V. 26. P. 310-316.

265. Liechti F. Calibration of moon-watching method – chances and limits // *Avian Ecology and Behaviour* - 2001. V. 7. P. 27-40.
266. Liechti F. Birds: blowin' by the wind? // *Journal of Ornithology* - 2006. V. 147. P 202 – 211.
267. Liechti F., Bruderer B. The relevance of wind for optimal migration theory // *Journal of Avian Biology* -- 1998. 29: 561-568.
268. Liechti F., Bruderer B. Flexibility in flight behaviour of Barn Swallow (*Hirundo rustica*) and House Martin (*Delichon urbica*) tested in a wind tunnel // *The Journal of Experimental Biology* - 2001. V. 204. P. 1473-1484.
269. Liechti F., Desholm M. Radar ornithology - past experiences and future challenges // *Proceedings of the 6th Conference of the European Ornithologists' Union, Vienna* - 2007. P. 44-46.
270. Liechti F., Bruderer B., Paproth H. Quantification of nocturnal bird migration by moon-watching: comparison with radar and infrared observations // *Journal of Field Ornithology* - 1995. V. 66. P. 457-468.
271. Liechti F., Hedenstrom A., Alerstam T. Effects of sidewinds on optimal flight speed of birds // *Journal of Theoretical Biology* - 1994. V. 170. P. 219–225.
272. Liechti F., Peter D., Lardelli R., Bruderer B. Herbstlicher Vogelzug im Alpenraum nach Mondbeobachtungen – Topographie und Wind beeinflussen den Zugverlauf // *Ornit. Beobachter* - 1996. V. 93. P. 131-152.
273. Lindstrom A. Maximum fat deposition rates in migrating birds // *Ornis Scandinavica* – 1991. V. 22. P. 12-19.
274. Lindstrom A., Alerstam T. Optimal fat loads in migrating birds: a test of the time-minimization hypothesis // *Am. Nat.* – 1992. V. 140. P. 477-491.
275. Lindstrom A., Piersma T. Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined // *Ibis* – 1993. V. 135. P. 70-78.
276. Lowery G.H. A quantitative study of the nocturnal migration of birds // *Univ. of Kansas Publ.* - 1951. V. 3. P. 361-472.
277. Lowery G.H., Newman R.J. Direct studies of nocturnal bird migration // *Recent Studies in Avian Biology* / Ed. by A Wolfson. Univ. Illinois Press, Urbana - 1955. V. 238-263.
278. Lowery G.H., Newman R.J. A continent-wide view of bird migration on four nights in October // *Auk* - 1966. V. 83. P. 547-586.
279. Marchant J. Global warming and autumn migration – the observatory connection // *BTO News* - 2002. V. 238. P. 14-15.
280. Mardia K. M. *Statistics of Directional Data*. Academic Press, New York – 1972. 357p.
281. Marra P.P., Francis C.M., Mulvihill R.S., Moore, F.R. The influence of climate on the timing and rate of spring bird migration // *Oecologia* - 2005. V. 142. P. 307-315.

282. Martin G R. *Birds by night*. London. A&C Black – 1990. 227 p.
283. Martin G R 2011 Understanding bird collisions with man-made objects: a sensory ecology approach // *Ibis* – 2011. V. 153. P. 239–254.
284. Mason C.F. Long-term trends in the arrival dates of spring migrants // *Bird Study* - 1995. V. 42. P. 182-189.
285. Mateos M., Bruderer B. Flight speeds of migrating seabirds in the Strait of Gibraltar and their relation to wind // *J. Ornithol.* - 2012. V.153. P. 881-889.
286. Mehlum F. Innsamling av fyrfalne trekkfugler fra Færder fyr og noen betraktninger om årsakene til fuglekollisjoner mot lysende installasjoner. *Fauna* - 1977. V. 30. P. 191-194.
287. Milwright R.D.P. Fieldfare *Turdus pilaris* ringing recoveries during autumn, winter and spring, analysed in relation to river basins and watersheds in Europe and the Near East // *Ringling & Migration* - 1994. V. 15. P. 129-189.
288. Milwright R.D.P. Migration routes, breeding areas and between winter recurrence of nominate Redwings *Turdus iliacus* revealed by recoveries of winter ringed birds // *Ringling & Migration* - 2003. V. 21. P. 183-192.
289. Milwright R.D.P. Post-breeding dispersal, breeding site fidelity and migration/wintering areas of migratory populations of Song Thrush *Turdus philomelos* in the Western Palearctic // *Ringling & Migration* - 2006. V. 23. P. 21-32
290. Møller A.P., Fiedler W., Berthold P. (Eds). *Effects of climate change on birds*. Oxford Univ. Press, Oxford - 2010.
291. Moore F.R. Sunset and the orientation behavior of migratory birds // *Biol. Rev.*- 1987. V.62. P. 65-86.
292. Moore F.R. Evidence for Redetermination of Migratory Direction Following Wind Displacement // *Auk* – 1990. V. 107. P. 425-428.
293. Moore F.R., Aborn D.A. Time of departure by Summer Tanagers (*Piranga rubra*) from a stopover site following spring trans-gulf migration // *Auk* – 1996. V. 113. P. 949-952.
294. Moreua R.E. *The Palaeartic-African bird migration systems*. Academic Press, London - 1972.
295. Moritz D. Long-term monitoring of Palaeartic-African migrants at Helgoland (German Bight, North Sea) // *Ann. Sci. Zool.* - 1993. V. 268. P. 579-586.
296. Mork R.K. Recoveries of Redwings ringed in Norway // *Sterna* - 1974. V. 13. P. 77-107.
297. Myres M.T. Dawn ascent and re-orientation of Scandinavian thrushes (*Turdus spp.*) migrating at night over the northeastern Atlantic Ocean in autumn // *Ibis* - 1964. V. 106. P. 7-51.
298. Newman R.J., Lowery G.H. Selected quantitative data on night migration in autumn // *Special Publ. Mus. Zool. Louisiana State Univ.* - 1964. V. 3. P. 1-39.
299. Newton I. *The migration ecology of birds*. Academic Press, London – 2008.

300. Nisbet I.C.T. Calculation of flight directions of birds observed crossing the face of the moon // Wilson Bull. - 1959. V. 71. P. 237-243.
301. Nisbet I.C.T. Quantitative study of migration with 23-centimeter radar // Ibis - 1963. V. 105. P. 435-460.
302. Nisbet I.C.T., Drury, W. H., Jr. A migration wave observed by moon-watching and at banding stations // Bird Banding - 1969 V. 40. P. 243-254.
303. Norberg U.M.L. Vertebrate Flight: mechanics, physiology, morphology, ecology and evolution // Zoophysiology Series V. 27. Springer-Verlag, Berlin - 1990. 298 p.
304. Norberg U.M.L. Bird flight // Acta Zoologica Sinica - 2004.V. 50. № 6. P. 921-935.
305. Nordström G. Einige Ergebnisse der Vogelberingung in Finnland in der Jahren 1913-1962 // Ornis fennica -1963. V. 40. P. 82-123.
306. Nott M.P., Desante D.F., Siegel R.B., Pyle P. Influences of the El Niño/Southern Oscillation and the North Atlantic Oscillation on avian productivity in forests of the Pacific Northwest of North America // Glob. Ecol. Biogeogr – 2002. V. 11. P. 333–342.
307. Oliosio G. Migration et hivernage de la grive musicienne *Turdus philomelos* Brehm dans le midi Mediterranen Francais. Analyse des reprises de bagues // Faune de Provence (C.E.E.P.) - 1989. V. 10. P. 63-68.
308. Oliosio G. La migration prenuptiale des genre *Turdus* en provence. Analyse des reprises de bagues // Faune de Provence (C.E.E.P.) - 1995. V. 16. P. 73-85.
309. Palmgren P. On the diurnal rhythm of activity and rest in birds // Ibis – 1949. V. 91. P. 561-576.
310. Partecke J., Gwinner E. Differences in migratory disposition of urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*) // Die Vogelwarte, 4th Conf. EOU - 2003. P.10.
311. Patapavičius R. Paukščių žiedavimas Lietuvoje 1981m. Lietuvos tsr Mokslų Akademijos zoologuos ir parazitologuos institutes. Kaunas -1982.
312. Patapavičius R. Paukščių žiedavimas Lietuvoje 1985m. Lietuvos tsr Mokslų Akademijos zoologuos ir parazitologuos institutes. Vilnius -1986.
313. Patapavičius R. Paukščių žiedavimas Lietuvoje 1986m. Lietuvos tsr Mokslų Akademijos zoologuos ir parazitologuos institutes. Vilnius -1987.
314. Patapavičius R. Some results of ringing of thrushes in Lithuania // OMPO Newsletter -1998. V. 18. P. 21-27.
315. Patapavičius R. General overview of ringing of thrushes in Lithuania // Development of the Ornithological Station “Ventes Ragas” and improvement of bird ringing activities. Report / Eds. by Švažas S., Jusys V., Griginis R., Patapavicius R., Jezerskas L. Vilnius - 2000. P. 9-18.

316. Payevsky V.A.. Atlas of bird migration according to banding data at the Courish Spit. // Bird migration - ecological and physiological factors / Ed. by B.E. Bykhovsky Halstead Press, New York - 1973. P. 1-124.
317. Payevsky V. Age structure of passerine migrants at the eastern Baltic coast: the analysis of the "coastal effect" // *Ornis Svecica* – 1998. V.8. P.171 -178.
318. Payevsky V.A. Rybatchy-type trap // Bird station manual. Gdansk – 2000. P. 20-24.
319. Payevsky V.A., Vysotsky V.G. Annual survival of migratory thrushes (*Turdidae*, *Passeriformes*) hunted in Europe // *Proc. Zool. Inst. Acad. Sci.* - 2002. V. 296. P. 95-102.
320. Payevsky V.A., Vysotsky V.G. Migratory song thrushes *Turdus philomelos* hunted in Europe: survival rates and other demographic parameters.// *Avian Science* - 2003. V.3. № 1. P. 13-20.
321. Payevsky V.A., Shapoval A., Vysotsky V.G. Spatial distribution of thrushes migrating through the Eastern Baltic area as shown by ring recoveries // *OMPO Newsletters* - 2005. V. 25. P. 5–12.
322. Pennycuik C.J. Power requirements for horizontal flight in the pigeon (*Columba livia*) // *The Journal of Experimental Biology* - 1968. V. 49. P. 527–555.
323. Pennycuik C. J. Fifteen testable predictions about bird flight // *Oikos* - 1978. V. 30. P. 165-176.
324. Pennycuik C. J. *Bird Flight Performance: A Practical Calculation Manual*. Oxford Univ. Press, Oxford - 1989.
325. Pennycuik C.J. Wingbeat frequency of birds in steady cruising flight: new data and improved predictions // *The Journal of Experimental Biology* - 1996.V. 199. P. 1613–1618.
326. Pennycuik C.J. *Modelling the Flying Bird*. Academic Press, London - 2008. 480 p.
327. Penuelas J., Filella I., Comas P. Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region // *Global Change Biology* – 2002. V.8. P. 531-544.
328. Piersma T. Pre-migratory "fattening" usually involves more than the deposition of fat alone // *Ring. and Migr.* – 1990. V. 11. P. 113-115.
329. Post E., Forchhammer M.C., Stenseth N.C., Callaghan T.V. The timing of life-history events in a changing climate // *Proceedings of the Royal Society London B* - 2001. V. 268. P. 15-23.
330. Rabøl J. One-direction orientation versus goal area navigation in migratory birds // *Oikos* – 1978. V.30. P. 216 - 223.
331. Raiss R. Zur Nahrungsökologie der Singdrossel (*Turdus ph. philomelos* C.L. Brehm) auf dem Frühjahrszug in Helgoland // *Zool Anz., Jena* - 1976. V. 196. P. 201-211.
332. Rappe A. Notes sur le passage nocturne des grives en Belgique // *Gerfaut* -1964. V. 54. P. 338-361.
333. Raudonikis L. Species composition changes and their reasons in the terrestrial birds wintering in Lithuania // *Acta Zool. Lituanica* - 2001. V.11. P. 309-318.

334. Rayner J. M. V. A new approach to animal flight mechanics // J. Exp. Biol. - 1979. V.80. P. 17-54.
335. Rayner J.M.V. Flight, speeds of // A dictionary of birds / Eds. by B. Campbell and E. Lack. Poyser, Staffordshire, England - 1985. P. 224–226.
336. Rayner J. M. V. The mechanics of flight and bird migration performance // Bird migration / Ed. by E. Gwinner. Springer-Verlag, Berlin - 1990. P. 283–299.
337. Rayner J. M. V. On the aerodynamics of animal flight in ground effect // Phil. Trans. R. Soc. B - 1991. V. 334. P.119-128.
338. Rayner J.M.V. Flight mechanics and constraints on flight performance // Israel Journal of Zoology - 1995. V. 41. P. 321–342.
339. Redfern C.P.F., Slough A.E.J., Dean B., Brice J.L., Hope Jones P. Fat and body condition in migrating Redwings *Turdus iliacus* // J. Avian Biol. - 2000. V.31. P. 197-205.
340. Rendahl V.H. Die Zugverhältnisse schwedischer Drosseln. Mit Berücksichtigung der Ergebnisse von den finnischen und norwegischen Beringungen // Arkiv Zool. - 1960. V.12. P. 303-312.
341. Rense W.A. Astronomy and Ornithology // Pop. Astronomy - 1946. V.54. P.55-73.
342. Report of Swedish Bird-ringing for 1972. Ringmärkningscentralen. Bird-ringing Centre Swedish Museum of Natural History. Naturhistoriska Riksmuseet – 1972.
343. Report of Swedish Bird-ringing for 1974. Ringmärkningscentralen. Bird-ringing Centre Swedish Museum of Natural History. Naturhistoriska Riksmuseet – 1974.
344. Report of Swedish Bird-ringing for 1976. Ringmärkningscentralen. Bird-ringing Centre Swedish Museum of Natural History. Naturhistoriska Riksmuseet -1976
345. Report of Swedish Bird-ringing for 1982. Ringmärkningscentralen. Bird-ringing Centre Swedish Museum of Natural History. Naturhistoriska Riksmuseet -1982.
346. Report of Swedish Bird-ringing for 1983. Ringmärkningscentralen. Bird-ringing Centre Swedish Museum of Natural History. Naturhistoriska Riksmuseet – 1983.
347. Ricci J.-C. The thrushes hunted in Europe: conservation status and number estimated // OMPO Newsletter - 2001. V. 23. P. 63-64.
348. Richardson W.J. Timing and amount of bird migration in relation to weather: a review // Oikos - 1978. V.30. № 2. P. 224-272.
349. Richardson W.J. Timing of bird migration in relation to weather: updated review // Bird migration/Physiology and ecophysiology / Ed. by E. Gwinner. Springer-Verlag, Berlin - 1990. P. 78-101.
350. Rozhok A. Orientation and Navigation in Vertebrates. Springer-Verlag Berlin Heidelberg- 2008. 165p.

351. Santos Martínez T. Migración e invernada de zorzales y mirlos (genere *Turdus*) en la península ibérica. Departamento de Zoología y Fisiología Animal, Facultad de Ciencias Biológicas Universidad Complutense de Madrid. Madrid - 1982.
352. Sæther B.E. Trekket hos den norske populasjon av Gratrost, *Turdus pilaris* basert på ringmerking // Fauna Norv. Ser. C. Cinclus - 1978. V. 2. P. 7-14.
353. Scebba S. I tordi in Italia. Migrazione e svernamento in Italia di alcune specie appartenenti al genere *Turdus*: sintesi ed analisi delle riprese. Editoriale Olimpia, Firenze - 1987.
354. Scebba S. Migration et hivernage du Merle noir (*Turdus merula*), de la Grive musicienne (*Turdus philomelos*), de la Grive mauves (*Turdus iliacus*) et de la Grive litorne (*Turdus pilaris*) en Italie et en Corse: synthèse et analyse des reprises // Bull. Mens. O.N.C. - 1988. V.137. P. 5-12.
355. Scebba S. La migrazione della Cesena. Firenze, Editoriale Olimpia -1989.
356. Schaefer G. W. Bird recognition by radar: A study in quantitative radar ornithology //The Problems of Birds as Pests / Eds. by R. K. Murton and E. N. Wright. Academic Press, London – 1968. P 53–86.
357. Schmaljohann H., Liechti F., Bächler E., Steuri T., Bruderer B. Quantification of bird migration by radar – a detection probability problem // Ibis - 2008. V.150. P. 342-355.
358. Schüz E., Weigold H. Atlas des Vogelzugs nach den Beringungsergebnissen bei paläarktischen Vögeln. Berlin: Friedländer - 1931.
359. Schüz E., Berthold P., Gwinner E., Oelke H. Grundriß der Vogelzugkunde. Parey, Berlin – 1971.
360. Shamoun-Baranes J, E. van Loon, F. Liechti, W. Bouten1 Analyzing the effect of wind on flight: pitfalls and solutions // The Journal of Experimental Biology – 2007. V. 210. P. 82-90.
361. Siivonen L. Die Stärkevariation des nächtlichenZuges bei *Turdus ph. philomelos* und *T. musicus*, auf Grund der Zuglaute geschätzt und mit der Zugunruhe einer gekäftigten Singdrossel verglichen // Ornis Fennica - 1936. V. 13. P. 59-63.
362. Simms E. British thrushes. London - 1978.
363. Sinelschikova A., Bolshakov C. V., Bulyuk V. Nocturnal migration of thrushes (*Turdus spp.*): numbers aloft and wind // Die Vogelwarte. Half 1-2. 4th Conference of the EOU - 2003. P. 100.
364. Sinelschikova A., Sokolov L.V. Long-term monitoring of the timing of migration on thrushes (*Turdus philomelos*, *T. iliacus*) in the Eastern Baltic // Avian Ecology and Behaviour - 2004. 12. P.11–30.
365. Sinelschikova A., Kosarev V., Panov I., Baushev A.N. The influence of wind conditions on Europe on the advance in timing of spring migration of the Song Thrush (*Turdus philomelos*) in the south-east Baltic region // Int. Journal of Biometeorology - 2007.V. 51 № 5. P. 431-440.
366. Sinelschikova A., Vorotkov M., Bulyuk V., Bolshakov C.V., Griffiths M. E. Electronic-optical system and its application for the study of nocturnal migration of birds.//Abstracts of the 7th Conference of the European Ornithologists' Union 21–26 August 2009, University of Zurich, Switzerland - 2009. P. 78.

367. Sinelschikova A., Vorotkov M. Compensation for wind drift by thrushes during autumn nocturnal migratory flight // EOU-2013UK Programme & Abstracts. Norwich 27—31 August 2013 University of East Anglia, 9th Conference of the European Ornithologists' Union. RSPB Norwich, UK - 2013. P. 212.
368. Slot B.O., Ekström L., Fransson T., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 1993. Stockholm – 1995. P.147.
369. Slot B.O., Ekström L., Fransson T., Kroon C., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 1994. Stockholm - 1996 P. 147.
370. Slot B.O., Ekström L., Fransson T., Kroon C., Staav R., Sällström B., Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 1997. Stockholm – 1999. P. 10-13.
371. Slot B.O., Ekström L., Fransson T., Kroon C., Staav R., Sällström B. & Sällström U. Report on Swedish Bird-ringing for 2000. Stockholm – 2002. P.171.
372. Snow D.W. The migration and dispersal of British Blackbirds // Bird Study - 1966. V.13. P. 237-255.
373. Sokolov L.V. Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* // Avian Ecol. Behav.- 2000. V. 5. P. 79-104.
374. Sokolov L.V., Markovets M.Yu., Morozov Yu.G. Long-term dynamics of the mean date of autumn migration in passerines on the Courish spit of the Baltic Sea // Avian Ecol. Behav. -1999. V. 2. P. 1-18.
375. Sokolov L.V., Baumanis J., Leivits A., Poluda A.M., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Shapoval A.P. Comparative analysis of long-term monitoring data on numbers of passerines in nine European countries in the second half of the 20th century // Avian Ecol. Behav. - 2001. V.7. P. 41-74.
376. Sparks T.H., Carey P.D. The responses of species to climate over two centuries: An analysis of the Marsham phenological record, 1736-1947// Journal of Ecology - 1995. V. 83. P. 321-329.
377. Sparks T.H., Mason C.F. Dates of arrivals and departures of spring migrants taken from Essex Bird Reports 1950-1998 // Essex Bird Report - 2001. P. 154-164.
378. Sparks T.H., Crick H.Q.P., Dunn P., Sokolov L.V., Phenology of selected lifeforms: birds // Phenology: An integrative Environmental Science. Netherlands: Kluwer Acad. Publishers - 2003. P. 421-436.
379. Spencer K.G. Nocturnal movements of Redwings // British Birds - 1952. V. 45. P. 367-368.
380. Stark H. Flugmechanik Nachts Ziehender Kleinvögel. PhD Thesis, Universität Basel - 1996. 395 p.
381. Stenseth N.Ch., Mysterud A. Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match-mismatch to the environment // Proc. Nat. Acad. Sci. - 2003. V.99. № 21. P. 13379-13381.

382. Studds C.E., Marra P.P. Rainfall-induced changes in food availability modify the spring departure programme of a migratory bird // Proc. Roy. Soc. B - 2011. V.278. P. 3437-3443.
383. Svärdsön G. The “invasion” type of bird migration // Brit. Birds - 1957. V.50. P. 314-343.
384. Švažas S. Flocking behaviour of nocturnal migrants // Acta Omithol. Lithuanica -1990. V.2. P. 36-57.
385. Švažas S. Species composition and abundance of nocturnal autumnal bird migrants in the continental part of Lithuania // Acta Omithol. Lithuanica - 1991. V.4. P. 52-63.
386. Švažas S. Weather factors affecting migratory take-off of nocturnal migrants in autumn // Acta Omithol. Lithuanica - 1993 a. V.7-8. P. 27-35.
387. Švažas S. Distribution of migrating birds in the air space at night // Proc. Baltic Birds-6 Confer., Pruchten. - 1993 b. P. 81-87.
388. Švažas S. Weather factors affecting migratory activity of low-flying nocturnal migrants in autumn // Acta Omithol. Lithuanica - 1994. V.9-10. P. 30-37.
389. Švažas S., Jusys V., Griginis R., Patapavicius R., Jezerskas L. Development of the Ornithological Station “Ventes Ragas” and improvement of bird ringing activities. Report, Vilnius - 2000.
390. Taylor W.K. Analysis of Ovenbirds killed in central Florida // Bird-Banding - 1972. V. 43. P. 15-19.
391. Thorup K., Rabøl J. The orientation system and migration pattern of long-distance migrants: conflict between model predictions and observed patterns // J. Avian Biol. – 2001. V. 32. P. 111-119.
392. Tøttrup A.P., Rainio K., Coppack T., Lehikoinen E., Rahbek C., Thorup K. Local temperature fine-tunes the timing of spring migration in birds // Integr. Comp. Biol. - 2010. V.50. P. 293-304.
393. Tucker V. A. Bird metabolism during flight: evaluation of a theory // J. Exp Biol. - 1973. V. 58. P.689-709.
394. Tucker V. A. Schmidt-Koenig K. Flight speeds of birds in relation to energetics and wind direction // Auk - 1971. V.88. P. 97–107.
395. Tyrväinen H. The mass occurrence of the Fieldfare (*Turdus pilaris* L.) in the winter of 1964/65 in Finland // Ann. Zool. Fennici - 1970. V.7. P. 349 - 357.
396. Tyrväinen H. The winter irruption of the Fieldfare *Turdus pilaris* and the supply of rowan-berries // Ornis Fennica -1975. V. 52. P. 23-31.
397. Verheyen R, le Grelle G. Interprétation des résultats de baguage au nid de nos Grives (*Turdus*) indigènes // Gerfaut - 1951. V.41. P. 271-280.
398. Verheyen R. Over de gemiddelde ouderdom van Merle // Gerfaut -1958. V.48. V. 5-14.
399. Viksne J (ed) Latvian breeding birds atlas. Riga: Zinatne - 1989.

400. Videler J. Avian Flight. Oxford University Press, Oxford - 2005. 258 p.
401. Vleugel D.A. Waarnemingen over de nachttrek van lijsters (*Turdus*) en hun waarschijnlijke oriëntering // *Limosa* -1954. V.27. P.1-19.
402. Vleugel D.A. On the temporal pattern of nocturnal migration in thrushes // *Auk* - 1960. V.77. P.10-18.
403. Vleugel D.A. Über nächtlichen Zug Drosseln und ihre Orientierung // *Vogelwarte* - 1962. V.21. P.307-313.
404. Vogel D., Moritz D. Langjährige Änderungen von Zugzeiten auf Helgoland // *Jb. Inst. Vogelforschung* - 1995. V. 2. P. 8-9.
405. Vorotkov M., Sinelschikova A., Griffiths M. Optical Matrix Device: Technical aspects of a new tool for the detection and recording of small nocturnal aerial targets // *The Journal of Navigation* - 2009.V. 62. P. 1-9.
406. Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., et al. Ecological responses to recent climate change // *Nature* - 2002. V. 416. P. 389-395.
407. Weber T.P., Houston A.I. Flight costs, flight range and the stopover ecology of migrating birds // *J. Anim. Ecol.* – 1997. V.66. № 3. P. 297-306.
408. Wege L.M., Raveling D.G. Flight speed and directional responses to wind by migrating Canada geese // *Auk* - 1984. V. 101. P.:342–348.
409. Weisberg J.S. Meteorology. The Earth and its Weather. Houghton Mifflin Company - 1976.
410. Wikelski M., Tarlow E.M., Raim A., Diehl R.H., Larkin R.P., Visser G.H. Cost of migration in free-flying songbirds // *Nature* - 2003, V. 423. P.704.
411. Winkenwerder H.A. The Migration of Birds with Special References to Nocturnal Flight // *Bull. of Wisconsin Natural History Society* – 1902..V. 2, №. 4. P. 117-203.
412. Wolf H. Vogelzugbeobachtungen von der Mondscheibe Herbst 1966 // *Nachrichtenbl. Verein Sternfreunder* - 1967. V.16. P. 4-6.
413. Woźniak M. Population number dynamics of some *Turdidae* species, caught in autumn migration period 1961-1996 at different Northern and Central European ornithological stations // *The Ring* - 1997. V.19. P. 105-126.
414. Žalakevičius M. Bird migration. Vilnius. Mokslas – 1986. 134 p.
415. Žalakevičius M., Švažas S., Stanevičius V., Vaitkus G. Bird Migration and wintering in Lithuania // *Acta Zool. Lithuanica. Ornithologia 2: A monograph* - 1995. 252 p.
416. Žalakevičius M., Bartkevičiene G., Raudonikis L., Janulaitis J. Spring arrival response to climate change in birds: a case study from eastern Europe. // *Journal of Ornithology* - 2006. V. 147. P. 326-343.

417. Zar J. H. Biostatistical Analysis, Fifth Edition – 2009.
418. Zehnder S., Karlsson L. Do ringing numbers reflect true migratory activity of nocturnal migrants?
// Journal of Ornithology - 2001. V. 142. P. 173-183.
419. Zehnder S., Åkesson S., Liechti F., Bruderer B.. Nocturnal autumn bird migration at Falsterbo, South Sweden // Journal of Avian Biology – 2001. V. 32. P.239- 248.
420. Zink G. Der Zug Europaischer Singvogel. Bd 3. Vogelzug-Verlag, Moggingen – 1981.