



УДК 598.2/9 – 154.343

ДОЛГОВРЕМЕННЫЙ МОНИТОРИНГ ГНЕЗДОВЫХ И ПРОЛЕТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПТИЦ НА КУРШСКОЙ КОСЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Л.В. Соколов*, М.Ю. Марковец и А.П. Шаповал

Биологическая станция «Рыбачий» Зоологического института Российской академии наук, 238535 Рыбачий, Калининградская обл., Россия; e-mail: leonid-sokolov@mail.ru

РЕЗЮМЕ

На Куршской косе Балтийского моря сотрудниками биологической станции «Рыбачий» с 1957 г. ведется мониторинг сроков весенней и осенней миграции, времени гнездования и послегнездовой дисперсии, динамики численности гнездовых и транзитных популяций птиц с помощью больших ловушек «рыбачинского» типа. Данные мониторинга показывают, что существуют долговременные колебания сроков миграции и гнездования птиц, а также численности их гнездовых и пролетных популяций в Балтийском регионе. Эти колебания в первую очередь связаны с изменениями климата, которые происходят в настоящее время на нашей планете. Потепление климата в северном полушарии в зимний и весенний периоды ведет к более раннему прилету птиц в гнездовой район не только у видов, зимующих в Европе, но и в Африке. Похолодание, наоборот, задерживает прилет птиц на 15–30 дней. Изменение климата может приводить не только к флуктуациям сроков прилета птиц в гнездовой район, но и к срокам отлета их с зимовок (как европейских, так и африканских). Климат в меньшей степени влияет на сроки осенней миграции, они в первую очередь зависят от времени гнездования популяции. Ранний прилет, как правило, приводит к более раннему гнездованию птиц на Куршской косе, что, в свою очередь, способствует более успешному размножению и росту численности гнездовых и транзитных популяций за счет молодых особей. Благодаря долговременному мониторингу местных и пролетных популяций птиц с помощью больших ловушек удалось оценить не только состояние популяций у целого ряда видов в Балтийском регионе, но и выявить влияние современного изменения климата на годовой цикл и динамику численности птиц.

Ключевые слова: изменения климата, миграции, мониторинг, популяции, птицы, фенология, численность

LONG-TERM MONITORING OF BREEDING AND TRANSIENT BIRD POPULATIONS ON THE COURISH SPIT OF THE BALTIC SEA

L.V. Sokolov*, M.Yu. Markovets and A.P. Shapoval

Biological Station Rybachy of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 238535 Rybachy, Kaliningrad Province, Russia; e-mail: leonid-sokolov@mail.ru

ABSTRACT

Since 1957, Biological Station Rybachy performs long-term monitoring of timing of spring and autumn migrations, timing of breeding and postfledging movements, dynamics of numbers of breeding and transient bird populations by standardized trapping in Rybachy-type funnel traps on the Courish Spit on Baltic coast. The results of monitoring strongly suggest that take place the long-term fluctuations of the timing migrations and numbers of local and transient populations. Current climate warming leads to earlier spring arrival not only in species that spend their winter within Europe, but also in long-distance African migrants. Colder weather, conversely, delays spring passage

* Автор-корреспондент / Corresponding author

on 15–30 days. There are reasons to believe that climate change has influenced not only the timing of arrival to breeding grounds but also to the time of migratory departure from the winter quarters, both European and African ones. Climate change exerts a much smaller direct influence on the timing of autumn migration; the latter is more dependent on the timing of breeding. Earlier spring arrival usually leads to earlier breeding in the Baltic bird populations, which in its turn enhances breeding performance and leads to production of more young birds and thus to populations growth. Long-term monitoring of bird populations by Rybachy-type stationary traps is a powerful tool of studying the impact of climate on avian phenology and numbers.

Key words: climate change, migrations, monitoring, populations, birds, phenology, numbers

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время биота Земли испытывает колоссальное воздействие со стороны таких мощных факторов, как климат и антропогенные процессы. Каждый год на нашей планете навсегда исчезают десятки видов животных и растений, заметно сокращается биологическое разнообразие. Птицы являются прекрасными индикаторами внешних изменений и нередко более чувствительны к колебаниям климата и антропогенным воздействиям, чем иные представители животного мира. Длительный мониторинг биологических объектов позволяет получить чрезвычайно важную информацию о влиянии климата и человека на биосферу (Паевский [Payevsky] 2008; Соколов [Sokolov] 2010; Møller et al. 2010). Многолетние исследования сроков развития животных, динамики их численности, изменения образа жизни, расселения в новые районы сейчас стали наиболее приоритетными научными направлениями во всем мире.

В данной работе на нескольких модельных мигрирующих видах птиц, зимующих в Европе и Африке, мы проанализировали долговременные изменения: 1) сроков весенней миграции птиц в Балтийском регионе, 2) сроков гнездования локальных популяций Куршской косы, 3) сроков осенней миграции птиц, 4) численности локальных и транзитных популяций у исследованных видов. Также были изучены связи данных многолетнего мониторинга с изменениями климата в прошлом и нынешнем веке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали на Куршской косе Балтийского моря (55°05'N, 20°44'E) на территории полевого стационара «Фрингилла» биологической

станции «Рыбачий» в период с 1957 по 2015 гг. Анализировали данные отлова птиц большими ловушками «рыбачинского» типа, ежегодно функционирующими в период с конца марта по конец октября (Payevsky 2000). Эти огромные съемные ловушки из рыболовецкой дели, созданные под руководством первого директора биологической станции «Рыбачий» проф. Л.О. Белопольского, успешно функционируют уже на протяжении 60 лет. В результате в настоящее время в распоряжении биостанции имеется огромный по объему (около 3 млн окольцованных особей) банк данных кольцевания и прижизненной обработки птиц (Соколов и Шаповал [Sokolov and Shapoval] 2014).

В качестве модельных нами были выбраны наиболее распространенные в Балтийском регионе виды, относящиеся как к неворобьиным (ястреб-перепелятник *Accipiter nisus* – вид, зимующий преимущественно в Европе, и обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*, зимующая за экватором), так и воробьиным – большая синица *Parus major*, вид – дуплогнездник, и зяблик *Fringilla coelebs*, открыто гнездящийся вид, которые зимуют в Европе, и два дальних мигранта, зимующие в Африке южнее Сахары, – мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, вид – дуплогнездник, и пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus*, гнездящаяся на земле.

Время прилета птиц весной исследователи обычно определяют по первым визуальным встречам или отловам их в паутинные сети (Sparks et al. 2001). Ловушки же «рыбачинского» типа позволяют установить не только сроки появления птиц в исследуемом районе, но и определить медианную и среднюю даты весенней миграции транзитных популяций (Sokolov et al. 1998a). В данной работе сроки весеннего прилета для каждого вида оценивали по дате первой поимки птицы в ловушки

и медианной дате отлова всех птиц в период с 1 апреля по 15 мая (для ближних мигрантов) и по 15 июня (для дальних мигрантов).

Сроки начала осенней миграции визуально зафиксировать очень трудно, поэтому без стандартного отлова птиц стационарными ловушками или паутинными сетями не обойтись. С помощью отлова птиц большими ловушками можно достаточно объективно оценить медианную или среднюю дату осенней миграции транзитных популяций (Sokolov et al. 1998b). В данной работе использовалась медианная дата отлова молодых птиц в период с 21 августа по 31 октября, когда в ловушки попадают преимущественно транзитные птицы.

Сроки гнездования популяции, как правило, оценивают по датам откладки первого яйца или средней и медианной датам вылупления птенцов (Both et al. 2004), однако мониторинг этих показателей на протяжении нескольких десятилетий удается осуществить только на хорошо контролируемых видах – дуплогнездниках, таких как большая синица или мухоловка-пеструшка (Gosler 1993; Sokolov 2000; Both et al. 2004). С помощью отлова молодых птиц большими ловушками в послегнездовой период можно достаточно корректно оценить сроки гнездования локальной популяции у целого ряда видов (в том числе открыто гнездящихся) на протяжении нескольких десятилетий (Sokolov and Payevsky 1998). В данной работе сроки гнездования локальной популяции оценивали по дате первой поимки и медианной дате отлова молодых птиц в период с 1 июня по 20 августа, когда ловятся преимущественно птицы местного происхождения.

Численность локальных популяций обычно оценивается с помощью разного рода маршрутных учетов птиц или поиска и картирования гнезд на контролируемой территории (Bibby et al. 2000). Численность птиц на пролете исследователи пытаются оценить с помощью визуальных наблюдений в местах массовой миграции (Bildstein 1998; Verhelst et al. 2011). «Рыбачинские» ловушки дают возможность произвести более корректную оценку многолетней динамики численности не только локальных, но и транзитных популяций у целого ряда видов (Sokolov 1999; Sokolov et al. 2001). Условная численность местных популяций в данной работе оценивалась по количеству молодых особей, пойманных в две больших ловушки, ориентированных на северо-восток и юго-запад, в

период с 1 июня по 20 августа, а транзитных популяций – в одну ловушку, ориентированную восточном на северо-восток, с 21 августа по 31 октября.

В качестве показателей изменения климата в нашем районе исследования были использованы средние региональные температуры воздуха и глобальный индекс NAO (северо-атлантическое колебание). Погода и климат Европы в существенной степени определяются атмосферной циркуляцией воздушных масс над Северной Атлантикой, представленной двумя системами низкого (Исландская депрессия) и высокого (Азорский максимум) давления. Стандартизованная разность давления между этими двумя центрами действия атмосферы и характеризуется индексом NAO. Этот индекс отражает динамику интенсивности циркуляции атмосферы не только над Северной Атлантикой, но и над обширными областями Европы, Северной Америки и северными областями Азии и Северного Ледовитого океана (Hurrell 1995; Hurrell et al. 2001). Западный перенос воздушных масс с Атлантики, прежде всего в зимний период и в начале весны (в марте), во многом определяет температурный режим, уровень осадков в данных районах, ледовые и уровневые условия Балтийского и Баренцева морей. Положительные значения индекса NAO свидетельствуют о потеплении климата, отрицательные – о похолодании. Нами использовался объединенный зимне-весенний (январь-март) индекс NAO. Ежемесячные индексы NAO доступны на сайте Национального океанического и атмосферного климатического центра: <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/teleindcalc.shtml>. Региональная температура воздуха была взята с сайта: <http://www.tutiempo.net/en/>.

Для выявления достоверности долговременных трендов сроков миграции и гнездования птиц, а также численности популяций и связей их с метеорологическими параметрами использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена с помощью программы «Статистика 10».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение климата в Балтийском регионе. На протяжении последних 60 лет климат в Балтийском регионе заметно менялся, если судить по колебаниям глобального погодного индекса NAO и региональной температуры воздуха (Рис. 1).

Наиболее теплые весны наблюдались в последние два десятилетия XX и в начале нынешнего столетия. Наиболее низкая температура воздуха в апреле, когда идет массовая миграция птиц в исследуемом регионе, приходилась на 1970-е гг. (см. Рис. 1). В последние годы в Балтийском регионе вновь наметилась слабая тенденция к похолоданию в весенний период. Температура июня, когда происходит массовое гнездование птиц на Куршской косе, не имела какого-либо выраженного тренда на протяжении всего периода исследования (см. Рис. 1).

Долговременная динамика сроков весенней миграции птиц. Сроки весенней миграции птиц через Куршскую косу (как у ближних, так и дальних мигрантов) существенно менялись на протяжении периода исследования (Рис. 2). В 1960-е гг. большинство исследованных видов прилетало раньше, чем в 1970-е гг. Наиболее рано ближние и дальние мигранты стали появляться на Куршской косе в последние два десятилетия прошлого века и в начале нынешнего. С 2005 г. у ряда видов вновь наметилась тенденция к более позднему прилету птиц в наш регион. Значимые отрицательные тренды в сроках весенней миграции выявлены у всех исследованных видов, за исключением обыкновенной кукушки (Табл. 1).

Долговременная динамика сроков гнездования птиц. Сроки гнездования птиц на Куршской косе, если судить по первым датам поимки и медианной дате отлова молодых птиц в большие ловушки в послегнездовой период, тоже заметно менялись на протяжении периода исследования как у ближних, так и дальних мигрантов (Рис. 3). В 1960-е гг. у большинства исследованных видов отмечалось более раннее гнездование, нежели в 1970-е гг. Наиболее ранние сроки гнездования наблюдались в последние два десятилетия прошлого и начале нынешнего века, а у открыто гнездящихся видов – кукушки, зяблика и веснички, в отличие от дуплогнездников (большой синицы и мухоловки-пеструшки), еще и в последние пять лет. Значимые отрицательные тренды в сроках отлова молодых птиц в послегнездовой период выявлены у всех исследованных видов, кроме кукушки (Табл. 2).

Долговременная динамика сроков осенней миграции птиц. Сроки осеннего пролета через Куршскую косу у ближних и дальних мигрантов также менялись на протяжении всего периода ис-

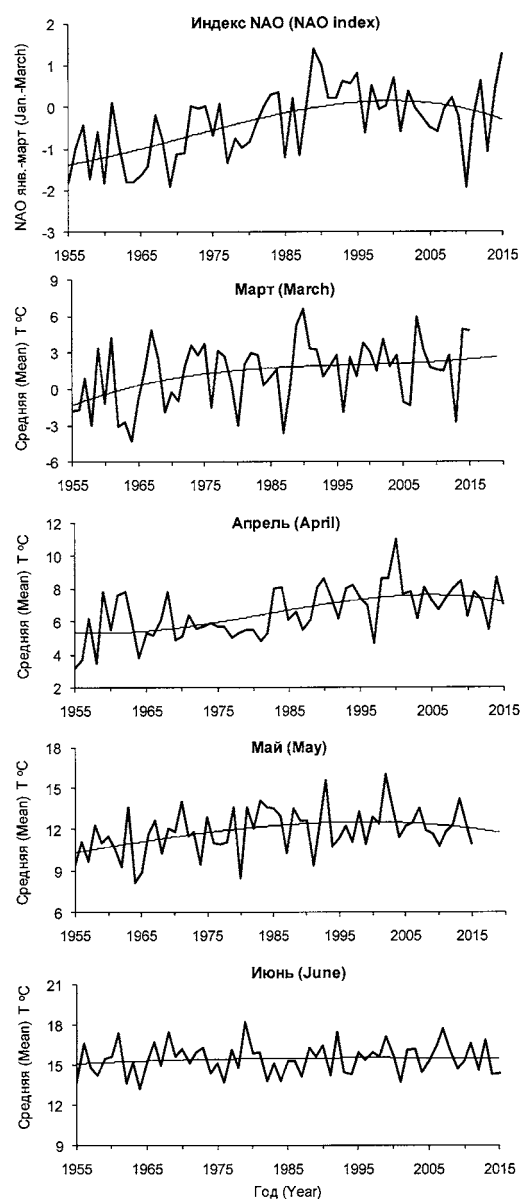


Рис. 1. Динамика и тренды погодно-климатического индекса NAO (северо-атлантического колебания) и температурного режима в Балтийском регионе. Тренд показан сглаженной линией (полином 3-ей степени).

Fig. 1. Long-term dynamics and trends of North Atlantic Oscillation index (NAOI) and monthly temperature in the Baltic Region. Trend are shown by the curved line (third degree polynomial).

следования (Рис. 4). Наиболее ранняя миграция у большинства исследованных видов наблюдалась в 1960-е и 1980-е гг., а у ряда видов (перепелятник и зяблик) – и в последние годы. У всех видов, за исключением мухоловки-пеструшки, не было

Таблица 1. Связь даты весенней миграции птиц с годом и температурным режимом в Балтийском регионе, 1959–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 1. Correlation between arrival date and year, temperature regime in the Baltic Region, 1959–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	F 5% Me	Год (Year)		Т °С март (T °C March)		Т °С апрель (T °C April)		Т °С май (T °C May)		NAO янв.–март (NAO Jan.–Mar.)	
		r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	F	-0.197	0.166	-0.022	0.880	-0.276	0.049	-0.154	0.279	-0.037	0.796
	50%	-0.317	0.016	-0.015	0.914	-0.210	0.117	-0.366	0.005	-0.190	0.157
<i>Cuculus canorus</i>	F	0.155	0.264	0.093	0.504	0.123	0.376	0.098	0.483	0.267	0.051
	50%	-0.147	0.288	-0.002	0.990	0.095	0.495	-0.377	0.005	-0.022	0.876
<i>Parus major</i>	5%	-0.254	0.064	-0.152	0.272	-0.345	0.011	-0.216	0.117	-0.270	0.050
	50%	-0.421	0.001	-0.021	0.874	-0.327	0.013	-0.260	0.050	-0.307	0.020
<i>Fringilla coelebs</i>	F	-0.368	0.006	-0.161	0.244	-0.384	0.004	-0.280	0.040	-0.350	0.010
	50%	-0.604	0.000	-0.062	0.649	-0.412	0.001	-0.274	0.039	-0.227	0.090
<i>Ficedula hypoleuca</i>	F	-0.556	0.000	-0.011	0.935	-0.489	0.000	-0.305	0.021	-0.228	0.088
	50%	-0.657	0.000	-0.157	0.242	-0.392	0.002	-0.478	0.000	-0.475	0.000
<i>Phylloscopus trochilus</i>	F	-0.610	0.000	-0.052	0.699	-0.544	0.000	-0.201	0.135	-0.260	0.050
	50%	-0.733	0.000	-0.280	0.035	-0.508	0.000	-0.394	0.002	-0.502	0.000

Примечание: F – дата поимки первой особи, 5% – дата поимки первых 5% особей, Me – медианная дата отлова птиц. Значимые коэффициенты Спирмена ($p < 0.05$) выделены жирным шрифтом.

Note: F – date of the catch first bird, 5% – date of the catch 5% first birds, Me – date of the catch 50% birds. Significant values of Spearman's rank correlation ($p < 0.05$) are shown bold.

Таблица 2. Связь даты поимки молодых особей в послегнездовой период с годом и температурным режимом в Балтийском регионе, 1959–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 2. Correlation between catch date of the young birds in postbreeding period and year, temperature regime in the Baltic Region, 1959–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	F Me	Год (Year)		Т °С апрель (T °C April)		Т °С май (T °C May)		Т °С июнь (T °C June)		NAO янв.–март (NAO Jan.–Mar.)	
		r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	F	-0.444	0.001	-0.470	0.000	-0.194	0.149	0.097	0.472	-0.492	0.000
	Me	-0.358	0.006	-0.306	0.021	-0.275	0.038	0.023	0.866	-0.389	0.003
<i>Cuculus canorus</i>	F	0.131	0.329	-0.043	0.751	0.069	0.609	0.032	0.812	0.019	0.889
	Me	0.079	0.561	0.048	0.724	0.105	0.436	-0.033	0.809	0.180	0.179
<i>Parus major</i>	F	-0.291	0.028	-0.632	0.000	-0.171	0.205	-0.050	0.714	-0.546	0.000
	Me	0.080	0.556	-0.306	0.022	-0.143	0.292	-0.004	0.974	-0.243	0.070
<i>Fringilla coelebs</i>	F	-0.460	0.000	-0.633	0.000	-0.134	0.320	-0.046	0.734	-0.234	0.080
	Me	-0.407	0.001	-0.460	0.000	-0.216	0.107	0.088	0.515	-0.208	0.120
<i>Ficedula hypoleuca</i>	F	-0.342	0.009	-0.416	0.001	-0.354	0.007	0.130	0.334	-0.489	0.000
	Me	-0.132	0.328	-0.175	0.192	-0.342	0.009	0.118	0.383	-0.237	0.076
<i>Phylloscopus trochilus</i>	F	-0.487	0.000	-0.496	0.000	0.091	0.502	0.169	0.207	-0.288	0.030
	Me	-0.015	0.913	-0.198	0.140	-0.319	0.015	0.071	0.598	-0.371	0.004

Примечание: F, Me – см. обозначения в Табл. 1.

Note: F, Me – as in Table 1.

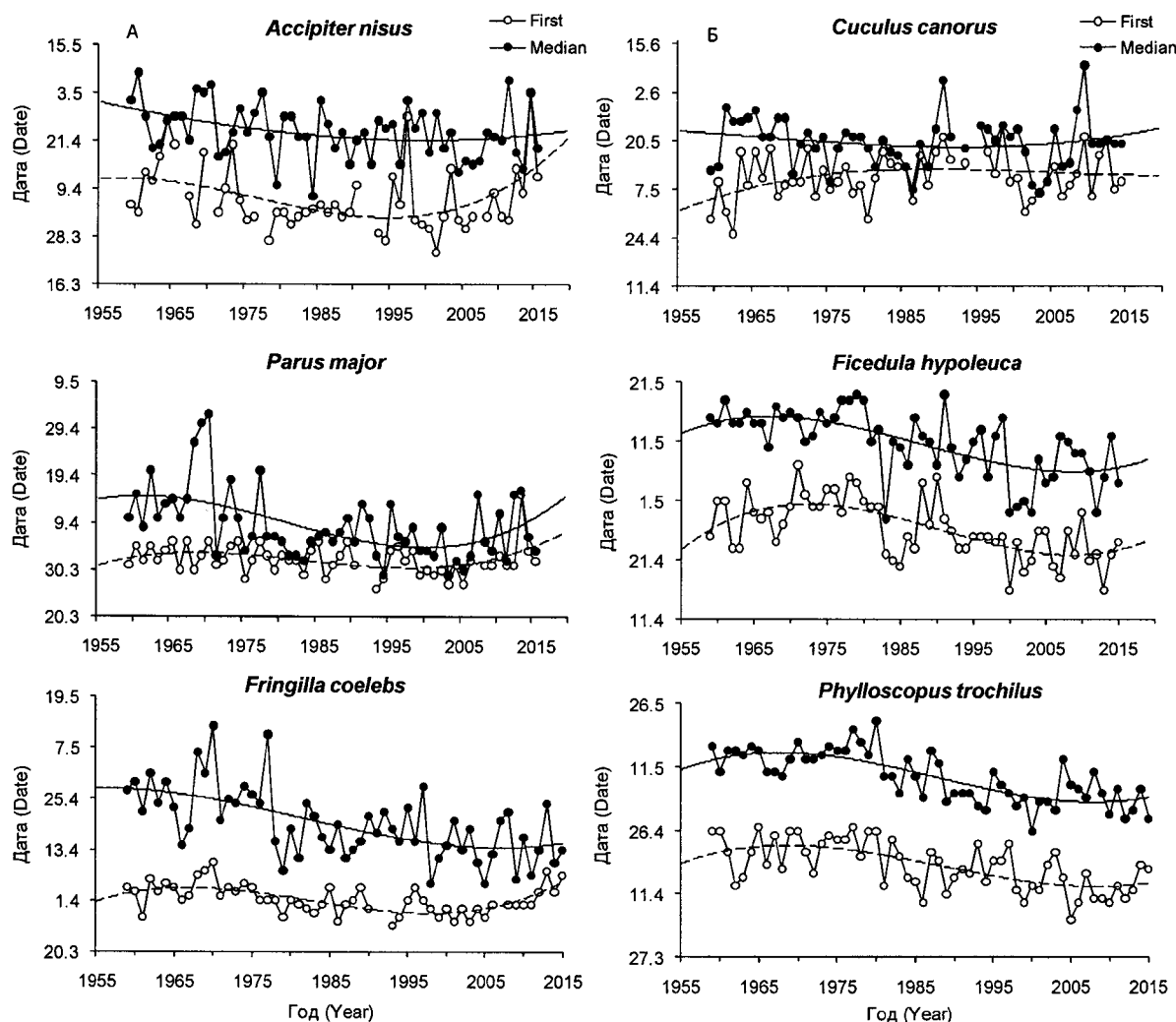


Рис. 2. Динамика и тренды сроков весеннего пролета у ближних (А) и дальних (Б) мигрантов на Куршской косе. First – дата первой поимки птицы, Median – дата поимки 50% птиц. Тренд показан сглаженной линией (полином 3-ей степени).

Fig. 2. Long-term dynamics and trends of arrival date in short-distance (A) and long-distance (B) migrants on the Courish Spit. First – date of the catch first bird, Median – date of the catch 50% birds. Trend are shown by the curved line (third degree polynomial).

выявлено какого-либо значимого тренда в сроках осенней миграции, в отличие от весенней (Табл. 3).

Связь сроков миграции и гнездования птиц с температурным режимом. Сроки прилета у всех исследованных видов (как ближних, так и дальних мигрантов) в Балтийский регион были значимо связаны с региональной весенней температурой воздуха, а у четырех видов – с глобальным индексом NAO (Табл. 1). Таким образом, в теплые и, как правило, ранние весны птицы прилетали в район исследования в среднем на 2–4 недели раньше, нежели в годы с холодной и поздней весной.

Сроки гнездования у всех исследованных видов, за исключением кукушки, также оказались значимо связанными с температурным режимом весны: в годы с теплой весной птицы гнездились в более ранние календарные сроки, чем в годы с холодной весной (Табл. 2). Для четырех видов выявлена достоверная положительная связь между сроками весенней миграции птиц и их гнездованием: чем раньше прилетали птицы, тем раньше они приступали к гнездованию (Табл. 4).

Сроки осенней миграции были значимо связаны с температурным режимом весны только у

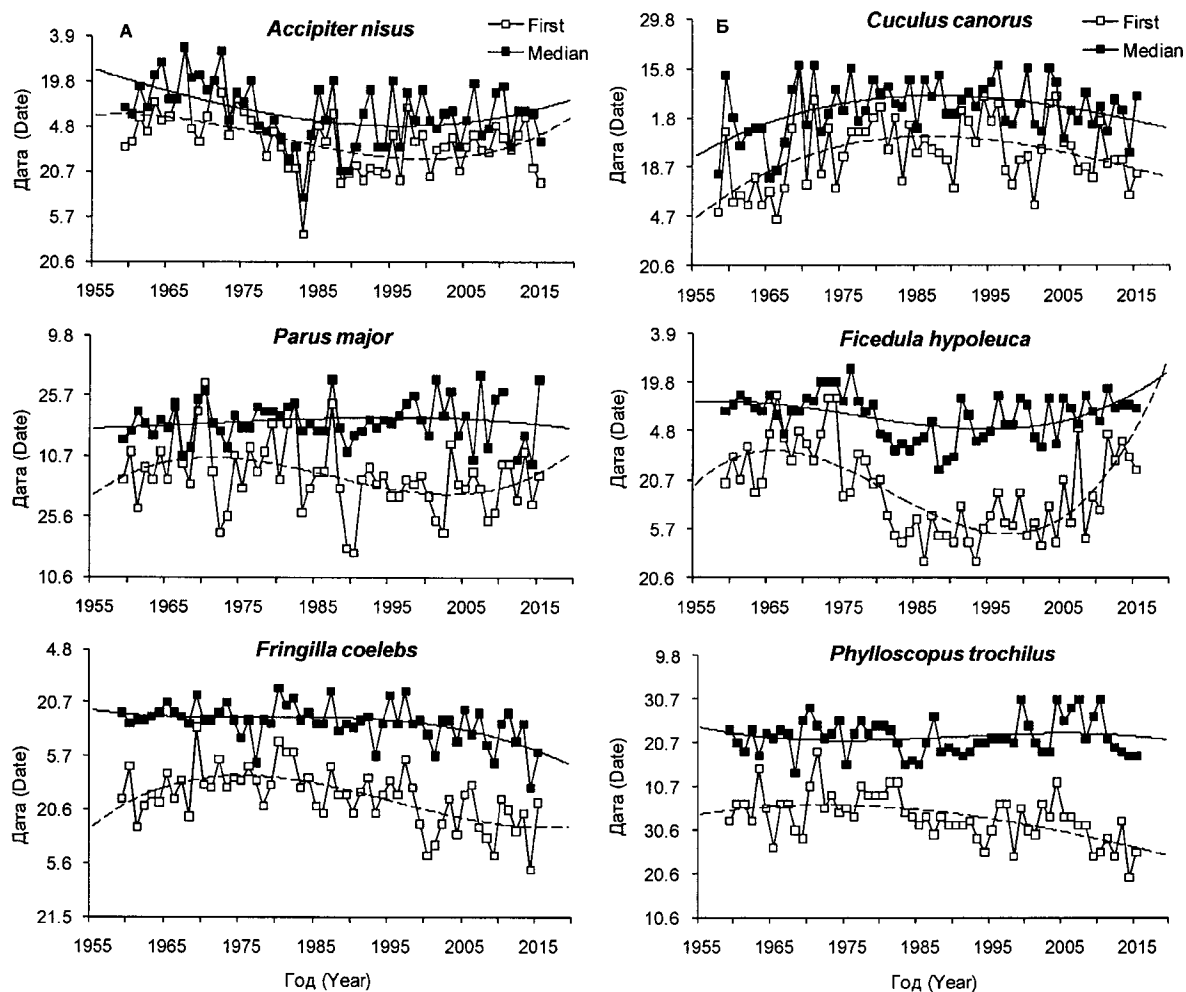


Рис. 3. Динамика и тренды сроков отлова молодых птиц в послегнездовой период у ближних (А) и дальних (Б) мигрантов на Куршской косе. Обозначения см. Рис. 2.

Fig. 3. Long-term dynamics and trends of breeding timing in short-distance (A) and long-distance (B) migrants on the Courish Spit. Abbreviations as in Fig. 2.

Таблица 3. Связь медианной даты поимок молодых особей в осенний период с годом и температурным режимом в Балтийском регионе, 1957–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 3. Correlation between catch date of the young birds in autumn and year, temperature regime in the Baltic Region, 1957–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	Год (Year)		T °C апрель (T °C April)		T °C май (T °C (May))		T °C июнь (T °C (June))		NAO янв.–март (NAO jan.–march)	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	-0.202	0.125	-0.226	0.086	-0.129	0.328	0.077	0.563	-0.333	0.009
<i>Cuculus canorus</i>	-0.209	0.118	-0.105	0.438	0.251	0.060	-0.208	0.121	-0.185	0.169
<i>Parus major</i>	-0.092	0.505	-0.288	0.050	-0.163	0.273	-0.290	0.048	-0.073	0.626
<i>Fringilla coelebs</i>	-0.147	0.288	-0.169	0.226	-0.273	0.045	-0.250	0.068	-0.081	0.561
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-0.340	0.010	-0.388	0.007	-0.137	0.359	-0.183	0.218	-0.450	0.001
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0.230	0.091	-0.078	0.601	0.106	0.478	0.009	0.951	-0.084	0.574

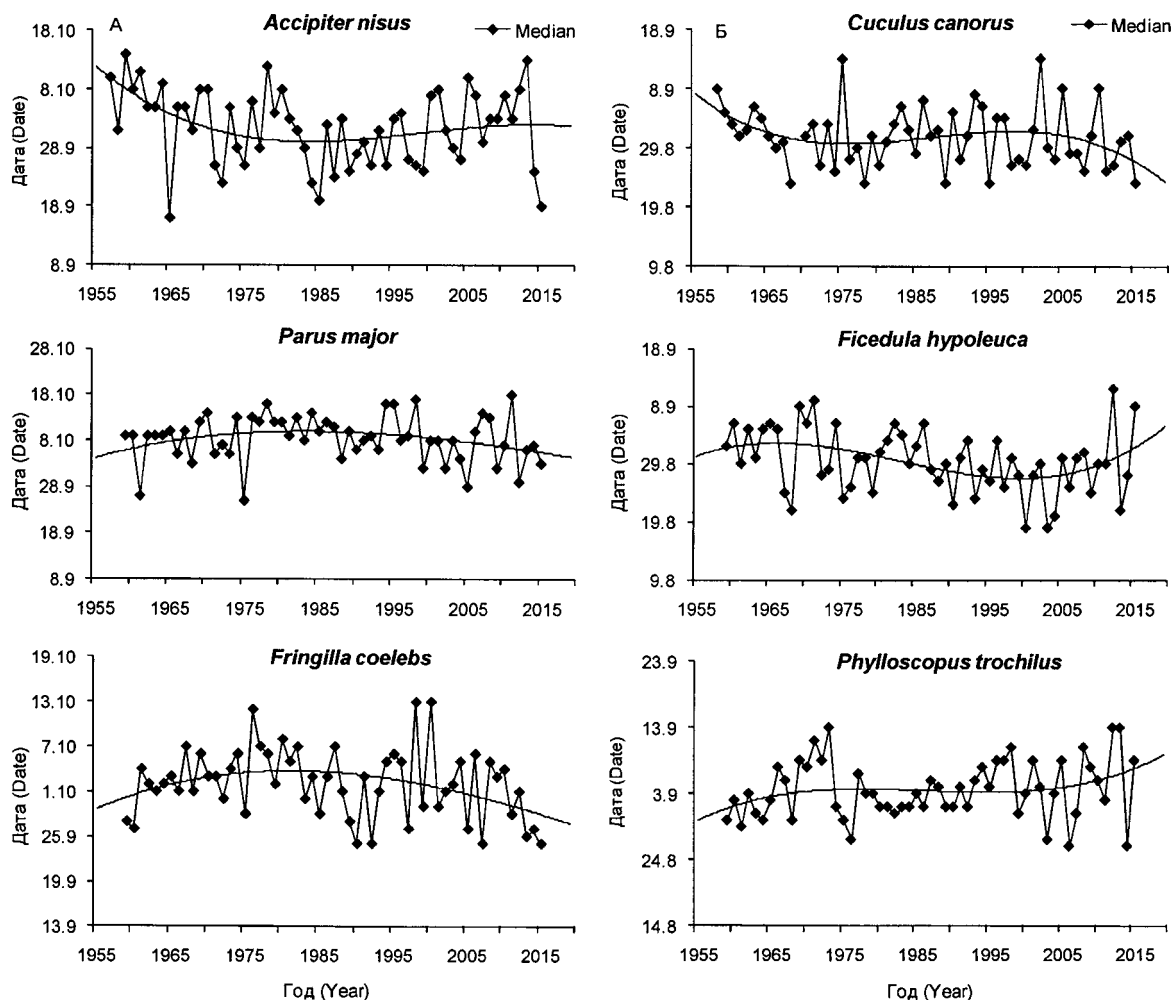


Рис. 4. Динамика и тренды сроков осеннего пролета у ближних (А) и дальних (Б) мигрантов на Куршской косе. Обозначения см. Рис. 2.

Fig. 4. Long-term dynamics and trends of autumn migration timing in short-distance (A) and long-distance (B) migrants on the Courish Spit. Abbreviations as in Fig. 2.

перепелятника и видов-дуплогнездников (большой синицы и мухоловки-пеструшки): чем выше была температура воздуха весной, тем раньше наблюдался осенний пролет этих видов в нашем районе исследования (Табл. 3). С осенним температурным режимом значимая связь была обнаружена только у перепелятника: медианная дата поимок молодых ястребов осенью достоверно связана со средней температурой сентября ($r_s = -0.262, p = 0.045$). У трех видов (большой синицы, мухоловки-пеструшки и зяблика) выявлена значимая положительная связь сроков гнездования и осенней миграции (Табл. 4).

Долговременная динамика численности локальных и транзитных популяций. Численность популяций птиц, гнездящихся на Куршской косе, сильно колебалась за время исследования (Рис. 5): в одни периоды она существенно возрастала, в другие – заметно падала. У ближних мигрантов наибольшая численность популяций имела место в 60-е и 80-е гг. прошлого века, а также в первое десятилетие нынешнего столетия (Рис. 5). У дальних мигрантов высокая численность популяций наблюдалась в те же периоды, что и у ближних. Связь численности гнездовых популяций у ближних и дальних мигрантов была значимой как у

Таблица 4. Связь даты поимки молодых особей в послегнездовой период со сроками весенней и осенней миграции и численностью местных и пролетных птиц осенью, 1959–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 4. Correlation between catch date of the young birds in postbreeding period and timing of spring and autumn migration and numbers of local and transient birds in autumn, 1959–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	Медианная дата миграции (Median date of migration)				Число птиц (Number of birds)			
	весна (spring)		осень (autumn)		местные (local)		транзитные (transient)	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	0.408	0.003	0.093	0.492	-0.508	0.000	-0.499	0.000
<i>Cuculus canorus</i>	-0.251	0.067	0.018	0.896	-0.491	0.000	0.035	0.797
<i>Parus major</i>	0.106	0.434	0.320	0.017	-0.677	0.000	-0.270	0.067
<i>Fringilla coelebs</i>	0.323	0.014	0.332	0.013	-0.471	0.001	-0.010	0.948
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0.442	0.000	0.303	0.022	-0.664	0.000	-0.510	0.000
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0.270	0.042	0.161	0.240	-0.264	0.050	-0.352	0.007

Таблица 5. Связь количества молодых особей, пойманных в послегнездовой период, с годом и температурным режимом в Балтийском регионе, 1959–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 5. Correlation between numbers of the young birds in postbreeding period and year, temperature regime in the Baltic Region, 1959–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	Год (Year)		Т °С апрель (T °C April)		Т °С май (T °C May)		Т °С июнь (T °C June)		NAO янв.–март (NAO jan.–march)	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
	<i>Accipiter nisus</i>	0.107	0.427	0.291	0.047	0.109	0.468	-0.097	0.514	0.348
<i>Cuculus canorus</i>	-0.141	0.294	0.011	0.940	0.058	0.699	-0.093	0.533	0.057	0.704
<i>Parus major</i>	-0.087	0.518	0.614	0.000	0.170	0.253	0.040	0.792	0.519	0.000
<i>Fringilla coelebs</i>	-0.290	0.028	0.324	0.026	0.213	0.150	0.011	0.939	0.148	0.320
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0.347	0.008	0.514	0.000	0.297	0.042	0.135	0.367	0.633	0.000
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0.115	0.395	0.218	0.141	0.326	0.025	0.005	0.973	0.387	0.007

дуплогнездников – большой синицы и мухоловки-пеструшки ($r_s = 0.362$, $p = 0.012$), так и открыто гнездящихся видов – зяблика и веснички ($r_s = 0.449$, $p = 0.002$).

Наиболее сильные межгодовые флуктуации численности гнездовой популяции отмечены у зяблика (стандартное отклонение составило 193) и веснички (181). У дуплогнездников – большой синицы (36) и мухоловки-пеструшки (39) – они были менее выражены. Еще меньшие колебания численности наблюдались у ястреба-перепелятника (14) и обыкновенной кукушки (5). Значимые тренды динамики численности гнездовых популяций выявлены только у зяблика (отрицательный) и мухоловки-пеструшки (положительный) (Табл. 5).

Численность пролетных популяций осенью в целом имела сходную динамику с локальными популяциями Куршской косы (Рис. 5). У всех исследованных видов выявлена значимая связь между численностью гнездовых и пролетных популяций (Табл. 6). У ближних и дальних мигрантов динамика численности пролетных популяций была в целом сходной. Связь численности популяций была значимой как у дуплогнездников – большой синицы и мухоловки-пеструшки ($r_s = 0.510$, $p = 0.000$), так и открытогнездящихся видов – зяблика и веснички ($r_s = 0.379$, $p = 0.007$). Наиболее сильные межгодовые флуктуации численности пролетной популяции отмечены у большой синицы ($SD = 2383$), зяблика (2172) и веснички (1598). У перепелятника (52), мухоловки-пеструшки (32)

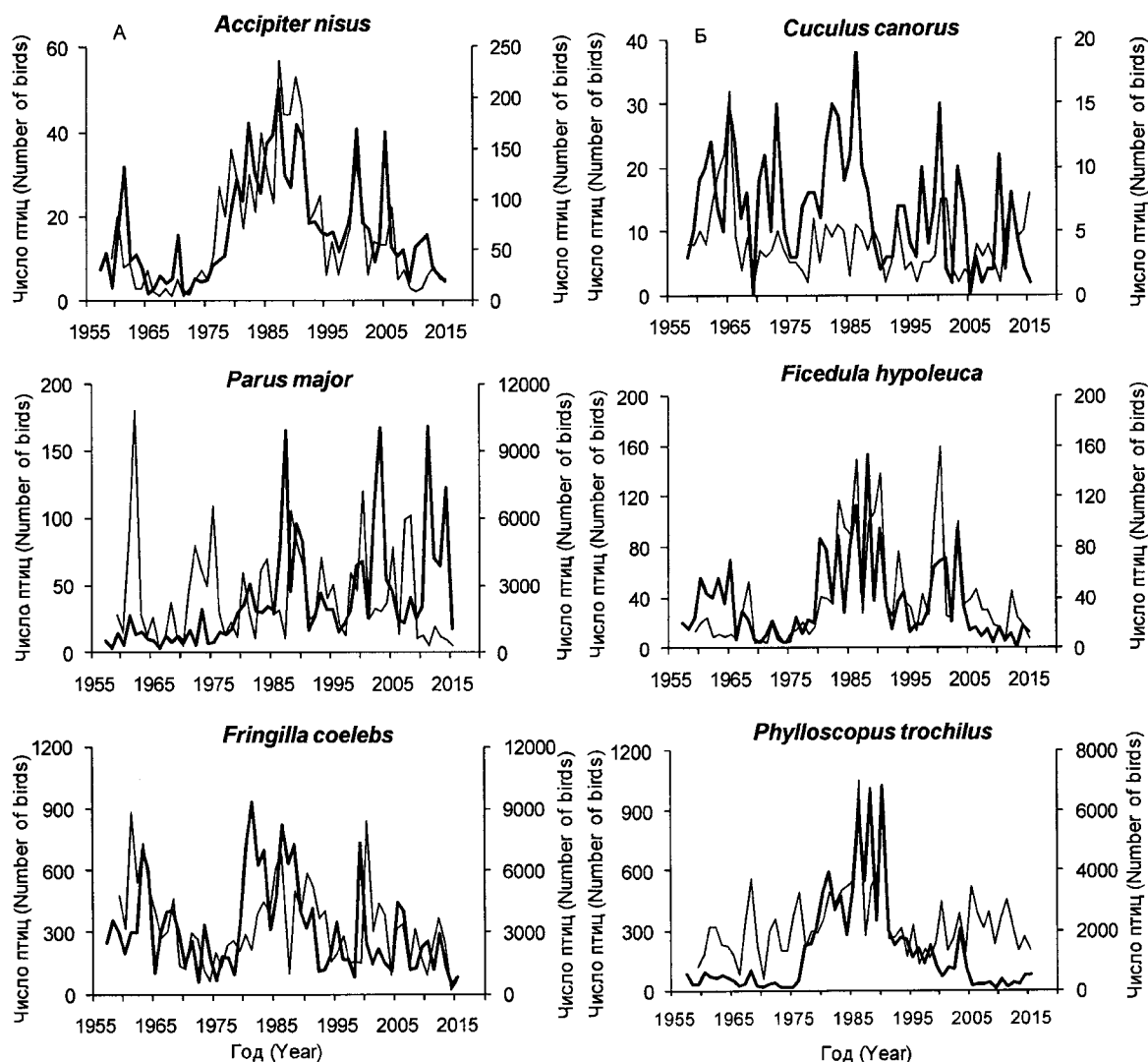


Рис. 5. Динамика численности молодых птиц в послегнездовой и осенний периоды у ближних (А) и дальних (Б) мигрантов на Куршской косе. Тонкая линия – численность птиц в послегнездовой период (левая ордината), толстая линия – численность птиц в осенний период (правая ордината).

Fig. 5. Long-term dynamics of the young birds numbers in postbreeding and autumn periods in short-distance (A) and long-distance (B) migrants on the Courish Spit. Thin line – number of birds in postbreeding period (left ordinate), thick line – number of birds in autumn period (right ordinate).

и кукушки (5) они были намного менее выраженными. У зяблика и кукушки выявлен значимый отрицательный тренд осенней численности, у большой синицы – положительный (Табл. 7).

Динамика численности птиц на весеннем пролете отличалась от таковой во время осенней миграции (Рис. 6). Из всех исследованных видов весенняя динамика численности значимо коррелировала с осенней динамикой прошлого

года только у перепелятника ($r_s = 0.626, p=0.000$). Численность птиц на весеннем пролете имела менее сильные межгодовые колебания, чем осенью, у большой синицы ($SD = 311$), веснички (171) и перепелятника (19). У других видов – зяблика (2151), мухоловки-пеструшки (38) и кукушки (7) – величина колебаний численности птиц на пролете весной и осенью была сходной. Из ближних мигрантов значимый отрицательный тренд

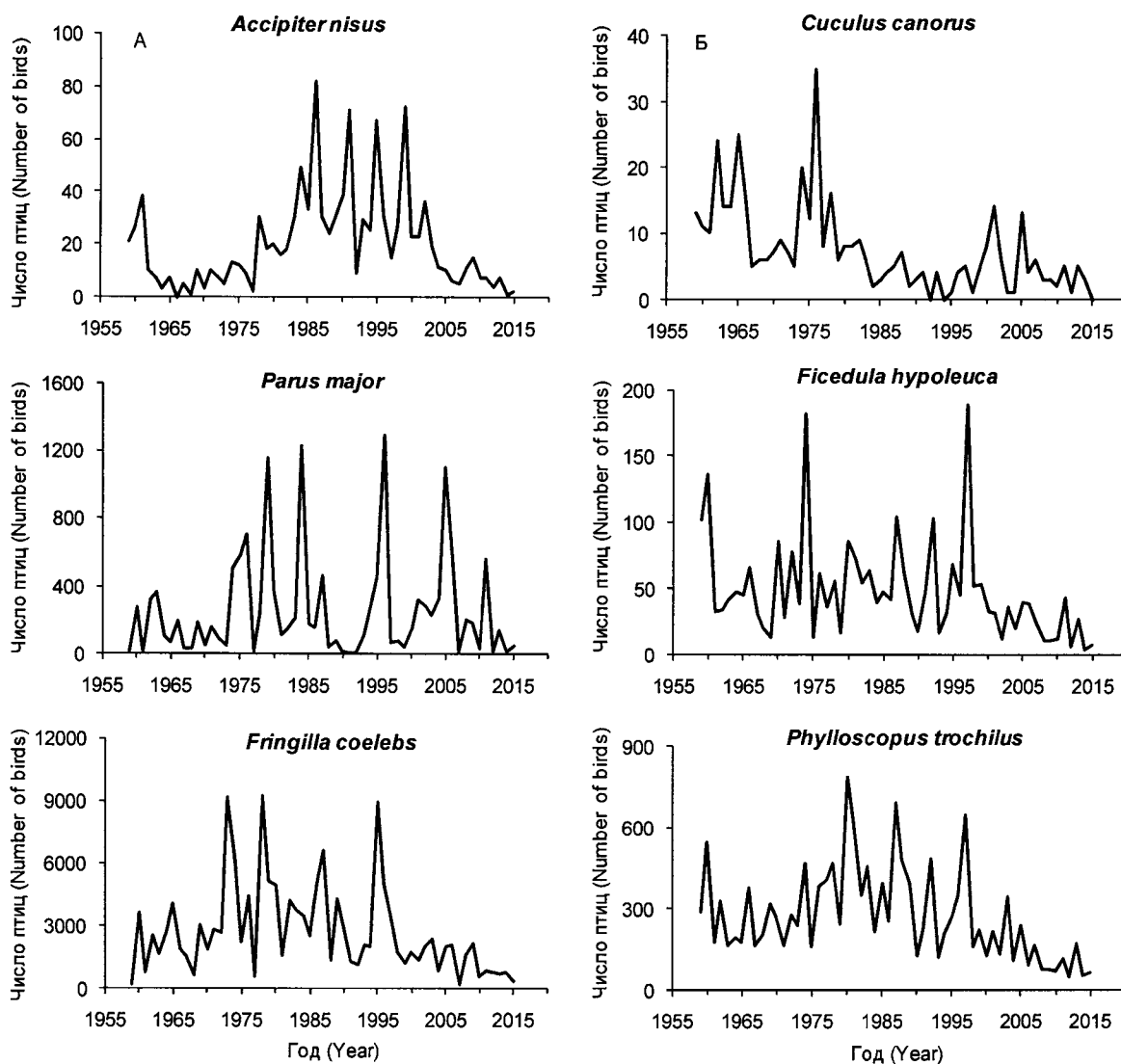


Рис. 6. Динамика численности пролетных птиц весной у ближних (А) и дальних (Б) мигрантов на Куршской косе.

Fig. 6. Long-term dynamics of the transient birds numbers in spring in short-distance (A) and long-distance (B) migrants on the Courish Spit.

весенней численности выявлен только у зяблика, тогда как у дальних мигрантов он наблюдался у всех исследованных видов (Табл. 8).

Связь численности популяций с температурным режимом. Численность местных популяций у всех исследованных видов, за исключением кукушки, была значимо связана либо с зимне-весенним индексом NAO, либо с весенней локальной температурой воздуха (Табл. 5). В годы с теплой и, как правило, ранней весной численность местных

популяций существенно увеличивалась за счет появления большого количества молодых особей после успешного размножения. Интересно, что температурный режим в июне, когда происходит массовое вылупление птенцов, не оказывал заметного влияния на численность молодых птиц в послегнездовой период.

Численность транзитных популяций осенью у четырех видов также была значимо позитивно связана с индексом NAO и весенним температур-

Таблица 6. Связь количества молодых особей, пойманных в послегнездовой и осенний периоды, 1959–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 6. Correlation between numbers of the young birds in post-breeding and autumn periods, 1959–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Виды (Species)	Год (Year)	
	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	0.796	0.000
<i>Cuculus canorus</i>	0.439	0.002
<i>Parus major</i>	0.334	0.022
<i>Fringilla coelebs</i>	0.337	0.020
<i>Ficedula hypoleuca</i>	0.640	0.000
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0.454	0.001

ным режимом в Балтийском регионе (Табл. 7). С июньской температурой такой связи обнаружено не было. С осенними температурами воздуха также не было выявлено какой-либо значимой связи.

Численность транзитных популяций весной у большинства исследованных видов была значимо связана с весенним температурным режимом: чем теплее наблюдалась погода в районе исследования в этот период, тем меньше попадалось птиц в ловушки (Табл. 8). Только у перепелятника эта связь была положительной, как во время осенней миграции.

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты долговременного мониторинга гнездящихся и пролетных популяций птиц, проводимого с помощью больших ловушек на Куршской косе Балтийского моря, убедительно показывают, что на протяжении последних 60 лет происходили существенные изменения как в фенологических явлениях (сроках миграции и гнездования), так и в численности популяций (гнездовых и пролетных) у всех исследованных видов. Эти виды ведут разный образ жизни (дуплогнезники и открыто гнездящиеся птицы, насекомоядные и зерноядные), зимуют на разных континентах (в Европе и Африке), имеют разные стратегии миграции (дневные и ночные мигранты). Большинство исследованных видов стали прилетать в Балтийский регион существенно раньше, начиная с 80-х годов прошлого века (Рис. 2, Табл. 1). Сроки гнездования у них сдвинулись на более ранние

календарные даты (Рис. 3, Табл. 2). Только у одного из исследованных нами видов (обыкновенной кукушки) не было выявлено значимого тренда в сроках прилета и гнездования. Возможно, это связано с тем, что это – наиболее поздно прилетающий вид (в мае), когда межгодовые колебания температуры воздуха в районе исследования уже не так велики, как в начале весны, и температурный тренд менее выражен (Рис. 1). Кроме того, сроки весенней миграции у кукушки, возможно, находятся под более строгим эндогенным контролем, нежели у других дальних мигрантов (Saino et al. 2009, 2011). Ранее мы выдвинули гипотезу, что в последние десятилетия птицы не только раньше достигают своих мест гнездования, но и начинают весеннюю миграцию с мест зимовки (как в Европе, так и в Африке) в более ранние календарные даты (Sokolov and Kosarev 2003). К сходному выводу независимо от нас пришел и английский исследователь Коттон (Cotton 2003). В настоящее время появляется все больше прямых доказательств, что, действительно, сроки отлета ближних и дальних мигрантов с зимовок могут существенно изменяться под воздействием внешних факторов среды (Sokolov 2006; Kosarev and Sokolov 2007; Fouquet et al. 2009; Tottrup et al. 2012; Kristensen et al. 2013; Bussi re et al. 2015; Соколов и Цвей [Sokolov and Tsvey] 2016).

Возникает закономерный вопрос, с чем связаны столь существенные изменения сроков прилета и гнездования у большинства исследованных видов птиц? Сравнительный анализ данных мониторинга и основных метеорологических показателей позволил выявить достоверные связи между сроками прилета и гнездования птиц с региональной среднемесячной температурой воздуха в апреле и мае и глобальным зимне-весенним индексом NAO (Табл. 1, 2). Если в Балтийском регионе и, соответственно, в Европе наблюдается теплая и, как правило, ранняя весна, то большинство как ближних, так и дальних мигрантов прилетают в район своего гнездования на 15–30 дней раньше, нежели в годы с холодной весной (Sokolov 2006). В такие годы многие из них приступают к размножению заметно раньше (Табл. 4). Эти выводы подтверждают и данные, полученные нами ранее на других видах птиц (Sokolov and Payevsky 1998; Sokolov et al. 1998b). На сроки осенней миграции изменение температурного режима не оказывает столь существенного влияния, как на

Таблица 7. Связь количества молодых особей, пойманных в осенний период, с годом и температурным режимом в Балтийском регионе, 1957–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).

Table 7. Correlation between numbers of the young birds in autumn and year, temperature regime in the Baltic Region, 1957–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	Год (Year)		Т °С апрель (T °C April)		Т °С май (T °C (May))		Т °С июнь (T °C (June))		NAO янв.–март (NAO jan.–march)	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	0.246	0.060	0.309	0.034	0.236	0.110	-0.022	0.882	0.400	0.005
<i>Cuculus canorus</i>	-0.381	0.003	-0.180	0.226	0.051	0.734	0.052	0.728	-0.121	0.419
<i>Parus major</i>	0.683	0.000	0.462	0.001	0.371	0.010	0.094	0.528	0.550	0.000
<i>Fringilla coelebs</i>	-0.270	0.039	-0.004	0.980	0.041	0.783	0.043	0.773	0.012	0.935
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-0.140	0.288	0.295	0.044	0.114	0.445	-0.109	0.467	0.179	0.228
<i>Phylloscopus trochilus</i>	0.081	0.540	0.179	0.228	0.280	0.050	0.049	0.744	0.333	0.022

сроки прилета птиц (Табл. 1, 3). Сроки осенней миграции в большей степени связаны со сроками гнездования популяции (Табл. 4). Интересно, что сроки гнездования у всех исследованных видов не были значимо связаны с температурой июня, когда происходит основной период вылупления птенцов у большинства птиц. Это, скорее всего, объясняется тем, что в этот месяц в нашем регионе редко наблюдается сильное понижение дневных и ночных температур воздуха, которое могло бы задерживать начало вылупления. В более северных регионах связь сроков гнездования популяции с июньской температурой воздуха вполне возможна (Артемьев [Artemyev] 2008a, b; Thingstad et al. 2015).

Численность популяций, гнездящихся на Куршской косе, была сильно подвержена колебаниям на протяжении всего периода исследования. В одни периоды, относительно продолжительные, она была высокой, в другие – низкой (Рис. 5). Мы попытались ответить на вопрос – с чем это связано? В процессе анализа мы обнаружили, что численность молодых птиц, отлавливаемых большими ловушками в послегнездовой период, в первую очередь зависит от весенних, а не летних температур воздуха в районе исследования (Табл. 5), в то время как в более северных популяциях численность гнездовых популяций птиц в значительной степени определяется температурой июня (Thingstad et al. 2015). У всех видов, за исключением обыкновенной кукушки, в годы с теплой весной наблюдалась высокая численность молодых птиц в послегнездовой период. Почему у кукушки отсутствует такая связь, трудно сказать:

может это объясняется тем, что сроки прилета и гнездования у этого вида не имели какой-либо выраженной тенденции к изменению на протяжении всего периода исследования (Табл. 1, 2). В других европейских популяциях также не наблюдается существенных изменений в сроках прилета и гнездования кукушек, что может приводить к так называемому явлению асинхронности времени откладки яиц у видов – хозяев и вида – паразита, что отрицательно влияет на успешность размножения кукушек и, соответственно, численность молодых особей в популяции (Saino et al. 2009). Из всех исследованных нами видов значимо снизилась численность гнездовой популяции только у зяблика (Табл. 5), однако мы полагаем, что это связано не с общим снижением численности этого наиболее распространенного вида на Куршской косе, а с локальным его перераспределением. В последние три десятилетия биотоп в районе расположения больших ловушек в результате роста сосновых посадок заметно изменился, и количество гнездящихся в них зябликов существенно снизилось, что, естественно, отразилось на численности молодых птиц в послегнездовой период в этом локальном районе. Численность гнездящихся мухоловок-пеструшек в районе нашего исследования, наоборот, показывает значимый положительный тренд (Табл. 5). Это, вероятнее всего, связано с тем, что в 80-е гг. прошлого столетия мы существенно увеличили число искусственных гнездовых (дуплянок) на 12-и километровой участке косы, расположенном в районе больших ловушек, что привлекло значительное число новых птиц.

Таблица 8. Связь количества особей, пойманных в весенний период, с годом и температурным режимом в Балтийском регионе, 1959–2005 гг. (r_s – коэффициент ранговой корреляции Спирмена, p – уровень достоверности).**Table 8.** Correlation between numbers of the birds in spring and year, temperature regime in the Baltic Region, 1959–2005 (r_s – Spearman's rank correlation coefficient, p – significance level).

Вид (Species)	Год (Year)		Т °С март (T °C March)		Т °С апрель (T °C April)		Т °С май (T °C May)		NAO янв.–март (NAO jan.–march)	
	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p	r_s	p
<i>Accipiter nisus</i>	0.039	0.772	0.073	0.590	0.334	0.011	0.157	0.244	0.345	0.008
<i>Cuculus canorus</i>	-0.631	0.000	-0.294	0.026	-0.463	0.000	-0.216	0.106	-0.490	0.000
<i>Parus major</i>	0.006	0.965	-0.523	0.000	-0.060	0.657	0.104	0.441	-0.193	0.151
<i>Fringilla coelebs</i>	-0.330	0.012	-0.331	0.012	-0.302	0.022	-0.031	0.817	-0.027	0.256
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-0.421	0.001	-0.273	0.040	-0.427	0.001	-0.269	0.043	-0.149	0.269
<i>Phylloscopus trochilus</i>	-0.460	0.000	-0.245	0.066	-0.528	0.000	-0.164	0.224	-0.189	0.159

Численность пролетающих через Куршскую косу птиц осенью в сильной степени была подвержена колебаниям на протяжении всего периода исследования (Рис. 5). Важно отметить, что периоды высокой и низкой численности у пролетных и гнездовых популяций часто совпадали (Табл. 6). Это говорит о том, что многолетняя динамика численности у исследованных видов была в целом сходной во всем Балтийском регионе (Sokolov et al. 2001). Анализ показал, что наиболее выраженные межгодовые флуктуации осенней численности наблюдаются у большой синицы, зяблика и веснички, т.е. у совершенно разных видов, относящихся к частичным, близким и дальним мигрантам. Если у большой синицы в благоприятные годы может быть по два, а то и три выводка за сезон, в результате на свет одна пара может произвести до 25 потомков, то зяблик и весничка имеют один выводок с 5 и 7 птенцами на пару. В связи с этим наибольшие межгодовые колебания численности на осеннем пролете должны иметь место у большой синицы, а не у зяблика, тем не менее они сходны у этих видов. Чем это можно объяснить? Возможно, это связано с тем, что у большой синицы значительная часть особей остается зимовать в районе гнездования, в то время как у зяблика подавляющее большинство особей мигрирует в Западную Европу, в результате чего численность на осеннем пролете этих двух видов становится более сопоставимой. Кроме того, следует учитывать, что общая численность зябликов, гнездящихся в Балтийском регионе, значительно выше численности вида – дуплогнездника – большой синицы, что тоже может выравнять

численность этих видов к началу осенней миграции. Например, величина колебаний численности местных молодых зябликов и весничек в 5 раз выше, чем у дуплогнездников – большой синицы и мухоловки-пеструшки, численность которых в районе нашего исследования значительно ниже. Из всех исследованных видов только у зяблика и кукушки выявлены значимые отрицательные тренды осенней численности, у большой синицы наблюдается выраженный положительный тренд (Табл. 7). Снижение числа отлавливаемых ловушками зябликов в последнее десятилетие, скорее, связано с биотопическими изменениями (ростом сосновых посадок, зарастанием кустами ивы песчаных дюн), которые произошли в районе отлова, нежели с общей тенденцией сокращения численности балтийских популяций у этого процветающего вида. Что же касается снижения численности у дальних мигрантов – обыкновенной кукушки и веснички, то здесь нельзя исключать реального сокращения численности популяций у этих видов. На сокращение численности дальних мигрантов указывают многие европейские исследователи, связывая это с ухудшением условий их обитания в районах зимовки и миграции на африканском континенте (Peach et al. 1995; Balmer et al. 2001; Sanderson et al. 2006; Heldbjerg et al. 2008; Ockendon et al. 2012; Morrison et al. 2013; Thingstad et al. 2015; Hewson et al. 2016). Заметное же увеличение количества больших синиц, отлавливаемых на осеннем пролете, по всей видимости, связано с реальным ростом численности популяций этого вида в Балтийском регионе в настоящее время.

Мы обнаружили четкую положительную связь численности как гнездовых, так и пролетных популяций с весенней температурой воздуха в нашем регионе и глобальным индексом NAO у большинства исследованных видов (Табл. 5, 7). С летней температурой воздуха такой связи не наблюдалось. Это свидетельствует о том, что теплая весна способствует не только более раннему прилету и гнездованию птиц, но и более успешному их гнездованию в исследуемом регионе. В результате в годы с такой весной у птиц на свет появляется больше потомков, которые существенно увеличивают численность как гнездовой, так и пролетной популяций. Это касается, в первую очередь, балтийских и более северных популяций, которые не сталкиваются с дефицитом пищи в период выкармливания птенцов из-за явления асинхронности сроков массового появления на свет насекомых и птенцов, описанного для большой синицы голландскими исследователями (Both and Visser 2001). В нашем регионе, в отличие от более южных, высокие температуры воздуха весной и в начале лета благоприятствуют обилию разного рода насекомых и других беспозвоночных как раз в период выкармливания птенцов, что способствует успешности гнездования птиц и росту численности популяций как у ближних, так и дальних мигрантов.

Численность птиц на весеннем пролете у большинства исследованных видов имела менее выраженные межгодовые колебания, чем осенью (Рис. 6). Это в первую очередь связано с тем, что весной через Куршскую косу летит значительно меньше птиц, поскольку за зимний период погибает много первогодков (Паевский [Payevsky] 2008). У всех дальних мигрантов выявлен значимый отрицательный тренд весенней численности, из ближних мигрантов он имеет место только у зяблика (Табл. 8). Более того, у всех видов, за исключением перепелятника, наблюдалась отрицательная связь численности птиц с температурным режимом весны: чем выше была температура воздуха во время миграции, тем меньше птиц попадалось в ловушки: картина – обратная осенней. Чем это можно объяснить? Это, скорее всего, связано с тем, что в годы с ранней и теплой весной во время весеннего пролета наблюдается, как правило, благоприятная погода, которая способствует массовой миграции птиц на больших высотах, в результате чего существенно снижается отлов их

ловушками. И, наоборот, в условиях холодной весны дневные мигранты летят ниже, а дальние ночные мигранты чаще оседают утром в районе отлова и в большем количестве попадают в ловушки, так что по весенним отловам судить о реальной динамике численности популяций как у ближних, так и дальних мигрантов не корректно.

Итак, данные мониторинга, проводимого сотрудниками биологической станции ЗИН РАН на Куршской косе на протяжении 60 лет, свидетельствуют о том, что существуют выраженные долговременные колебания в сроках миграции и гнездования птиц, а также численности их гнездовых и пролетных популяций в Балтийском регионе. Эти колебания, в первую очередь, связаны с изменениями климата, которые происходят в настоящее время. Если в дальнейшем продолжится потепление климата в Балтийском регионе, то сроки весенней миграции и гнездования у большинства видов птиц будут смещаться на все более ранние календарные даты, а численность их популяций – расти. Если же потепление климата сменится его похолоданием, то прилет и гнездование птиц в нашем регионе станут более поздними, что приведет к снижению успешности размножения у большинства видов и заметному сокращению численности их популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны всем сотрудникам биологической станции «Рыбачий» и волонтерам, которые принимали участие в отлове и кольцевании птиц в разные периоды времени. Мы глубоко признательны С.П. Харитонову и Ю.Г. Бояриновой, которые рецензировали нашу статью и сделали целый ряд ценных замечаний и пожеланий. Работа частично поддержана грантами РФФИ (№№ 16-04-00761, 16-04-01773) и выполнена при участии Зоологического института РАН (гостема, регистрационный номер АААА-А16-116123010004-1).

ЛИТЕРАТУРА

- Artemyev A.V. 2008a. Factors responsible for long-term population dynamics of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in taiga forests (Karelia, Russia). *Acta Ornithologica*, 43(1): 10–16.
- Artemyev A.V. 2008b. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast. *Avian Ecology and Behaviour*, 14: 1–33.

- Balmer D., Freeman S. and Wernham Ch. 2001.** Willow Warblers in long-term decline. *Bird Populations*, **6**: 117–121.
- Bibby C.J., Burgess N.D., Hill D.A. and Mustoe S. 2000.** Bird Census Techniques. 2nd edition. The Academic Press, London et al., 302 p.
- Bildstein K.L. 1998.** Long-term counts of migrating raptors: a role for volunteers in wildlife research. *Journal of Wildlife Management*, **62**: 435–445.
- Both C. and Visser M.E. 2001.** Adjustment to climate change is constrained by arrival date in a long-distance migrant bird. *Nature*, **411**: 296–298.
- Both Ch., Artemyev A.V., Blaauw B., Cowie R.J., Dekhuijzen A.J., Eeva T., Enemar A., Gustafsson L., Ivankina E.V., Järvinen A., Metcalfe N.B., Nyholm N.E.I., Potti J., Ravussin P.-A., Sanz J.J., Silverin B., Slater F.M., Sokolov L.V., Török J., Winkel W., Wright J., Zang H. and Visser M.E. 2004.** Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, **271**: 1657–1662.
- Bussière E.M., Underhill L.G. and Altwegg R. 2015.** Pattern of bird migration phenology in South Africa suggest northern hemisphere climate as the most consistent driver of change. *Global Change Biology*, **21**(6): 2179–2190.
- Cotton P.A. 2003.** Avian migration phenology and global climate change. *Proceedings Nat. Academy Science*, **100**(21): 12219–12222.
- Fouquet M., Schricke V. and Fouque C. 2009.** Greylag Geese *Anser anser* depart earlier in spring: an analysis of goose migration from western France over the years 1980–2005. *Journal of Wildfowl*, **59**: 143–151.
- Gosler A.G. 1993.** Hamlyn Species Guides: The Great Tit. Paul Hamlyn Ltd., London. 155 p.
- Heldbjerg H. and Fox A.D. 2008.** Long-term population declines in Danish trans-Saharan migrant birds. *Bird Study*, **55**: 267–279.
- Hewson Ch.M., Thorup K., Pearce-Higgins J.W. and Atkinson Ph. W. 2016.** Population decline is linked to migration route in the Common Cuckoo. *Nature Communications*, DOI: 10.1038/ncomms 12296.
- Hurrell J.W. 1995.** Decadal trends in the North Atlantic Oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science*, **269**: 676–679.
- Hurrell J.W., Kushnir Y. and Visbeck M. 2001.** The North Atlantic Oscillation. *Science*, **291**: 603–605.
- Kosarev V. and Sokolov L.V. 2007.** Weather influences the beginning of spring migration of White storks (*Ciconia ciconia*) in Africa: several years of satellite telemetry. Abstract of the Bird Migration and Global Change Conference. Algeciras, Spain, 2007. *Fundacion Migres*: 23.
- Kristensen M.W., Tøttrup A.P. and Thorup K. 2013.** Migration of the Common Redstart (*Phoenicurus phoenicurus*): a Eurasian songbird wintering in highly seasonal conditions in the west African Sahel. *The Auk*, **130**: 258–264.
- Morrison C.A., Robinson R.A., Clark J.A., Risely K. and Gill J.A. 2013.** Recent population declines in AfroPalaeartic migratory birds: the influence of breeding and non-breeding seasons. *Diversity & Distributions*, **19**: 1051–1058.
- Møller A.P., Fiedler W. and Berthold P. 2010.** Effects of Climate Change on Birds. University Press, Oxford, 318 p.
- Ockendon N., Hewson Ch. M., Johnston A. and Atkinson Ph. W. 2012.** Declines in British-breeding populations of AfroPalaeartic migrant birds are linked to bioclimatic wintering zone in Africa, possibly via constraints on arrival time advancement. *Bird Study*, **59**: 111–125.
- Payevsky V.A. 2000.** Rybachy-type trap. In: P. Busse (Ed.) Bird Station Manual. Gdańsk University, Gdańsk: 20–24.
- Payevsky V.A. 2008.** Demographic structure and population dynamics of songbirds. KMK Scientific Press Ltd., St. Petersburg – Moscow, 235 p. [In Russian].
- Peach W.J., Crick H.Q.P. and Marchant, J.H. 1995.** The demography of the decline of the British willow warbler population. *Journal of Applied Statistics*, **22**: 905–922.
- Saino N., Rubolini D., Lehikoinen E., Sokolov L.V., Bonisoli-Alquati A., Ambrosini R., Boncoraglio G. and Møller A.P. 2009.** Climate change effects on migration phenology may mismatch brood parasitic cuckoos and their hosts. *Biology Letters*, **5**(4): 539–541.
- Saino N., Ambrosini R., Rubolini D., Hardenberg J., Provenzale A., Hüppop K., Hüppop O., Lehikoinen A., Lehikoinen E., Rainio K., Romano M. and Sokolov L. 2011.** Climate warming, ecological mismatch at arrival and population declines in migratory birds. *Proceedings of the Royal Society, London, B*, **278**: 835–842.
- Sanderson F.J., Donald P.F., Pain D.J., Burfield I.J. and van Bommel F.P.J. 2006.** Long-term population declines in AfroPalaeartic migrant birds. *Biological Conservation*, **131**: 93–105.
- Sparks T.H., Roberts D.R. and Crick H.Q.P. 2001.** What is the value of first arrival dates of spring migrants in phenology? *Avian Ecology and Behaviour*, **7**: 75–85.
- Sokolov L.V. 1999.** Population dynamics in 20 sedentary and migratory passerine species of the Courish Spit on the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour*, **3**: 1–28.
- Sokolov L.V. 2000.** Spring ambient temperature as an important factor controlling timing of arrival, breeding, post-fledging dispersal and breeding success of Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Eastern Baltic. *Avian Ecology and Behaviour*, **5**: 79–104.
- Sokolov L.V. 2006.** Effect of Global Warming on the Timing of Migration and Breeding of Passerine Birds in

- the 20th Century. *Entomological Review*, **86**(Suppl. 1): 59–81.
- Sokolov L.V. 2010.** Climate in the Life of Plants and Animals. Tessa, Saint Petersburg, 343 p. [In Russian].
- Sokolov L.V. and Kosarev V.V. 2003.** Relationship between timing of arrival of passerines to the Courish Spit and North Atlantic Oscillation index (NAOI) and precipitation in Africa. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **299**: 141–154.
- Sokolov L.V. and Payevsky V.A. 1998.** Spring temperatures influence year-to-year variations in the breeding phenology of Passerines on the Courish spit. *Avian Ecology and Behaviour*, **1**: 22–36.
- Sokolov L.V. and Shapoval A.P. 2014.** Ornithological researches on the Courish Spit. In: Nature of Kaliningrad Region. Kaliningrad, Istok: 110–125. [In Russian].
- Sokolov L.V. and Tsvey A.L. 2016.** Control mechanisms of the timing of spring migration in birds. *Zoologicheskii Zhurnal*, **95**(11): 1362–1376. [In Russian].
- Sokolov L.V., Markovets M.Yu., Shapoval A.P. and Morozov Yu.G. 1998a.** Long-term trends in the timing of spring migration of passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour*, **1**: 1–21.
- Sokolov L.V., Markovets M.Yu. and Morozov Yu.G. 1998b.** Long-term dynamics of the mean date of autumn migration in passerines on the Courish Spit of the Baltic Sea. *Avian Ecology and Behaviour*, **2**: 1–18.
- Sokolov L.V., Baumanis J., Leivits A., Poluda A.M., Yefremov V.D., Markovets M.Yu. and Shapoval A.P. 2001.** Changes in numbers of passerines in Europe in the second half of 20th century. *Avian Ecology and Behaviour*, **6**: 44–45.
- Thingstad P.G., Hogstad O. and Speed J.D.M. 2015.** The influence of climatic conditions in breeding grounds and migratory flyways on a subalpine Norwegian Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) population. *Ornis Fennica*, **92**: 23–33.
- Tøttrup A.P., Klaassen R.H.G., Kristensen M.W., Strandberg R., Vardanis Y., Lindström Å., Rahbek C., Alerstam T. and Thorup K. 2012.** Drought in Africa caused delayed arrival of European songbirds. *Science*, **338**: 1307.
- Verhelst B., Jansen J. and Vansteelant W. 2011.** South West Georgia: an important bottleneck for raptor migration during autumn. *Ardea*, **99**: 137–146.

Представлена 20 сентября 2016; принята 8 февраля 2017.