Труды Зоологического института РАН
Том 327, № 4, 2023, с. 623–642
10.31610/trudyzin/2023.327.4.623

УДК 591.525.43

Использование данных кольцевания для подготовки атласа миграций европейских видов гусеобразных птиц

С.П. Харитонов*, К.Е. Литвин и И.А. Харитонова

Научно-информационный центр кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский проспект, 119071 Москва, Россия; e-mail: serpkh@gmail.com

Представлена 1 марта 2023; после доработки 8 апреля 2023; принята 25 мая 2023.

РЕЗЮМЕ

Атлас составлен на основе сведений о возвратах колец из базы данных Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН (Центр кольцевания птиц России). Мы предполагаем опубликовать расширенный вариант атласа, в котором на основании возвратов колец, помимо путей миграции птиц, будет приведен ряд популяционных параметров рассматриваемых видов, особенности распределения возвратов птиц по территории и возможное практическое применение полученных значений ряда популяционных параметров. В ходе обработки материала использованы данные по более чем 42 000 возвратам колец по 36 видам гусеобразных птиц, которые встречаются в Европе. Кроме стандартного описания путей миграции, помесячного распределения возвратов, карт прямых и непрямых возвратов, и проч., атлас содержит и ряд дополнительных сведений. В частности, это – популяционная структура рассматриваемых видов. Выявлены географические популяции, которые, как известно, послужили основой для концепции миграционных территорий или миграционных ареалов (flyways). На основании новой математической модели удалось вычислить среднегодовую смертность для ряда видов, каждого десятилетнего периода внутри видов, самцов и самок и проч. Данные кольцевания по многим видам показывают особенность влияния глобального потепления на водоплавающих птиц. Места зимовок чаще постоянны, однако места гнездования смещаются все севернее, поэтому средняя дистанция между местом зимовки и местом гнездования на протяжении XX века и далее у большинства видов прогрессивно увеличивается. Кроме того, описано распределение возвратов на местности по отношению друг к другу: 1) для самых массовых видов вычислены степени агрегированности возвратов («агрегированность»), а именно – среднее расстояние от каждого возврата до его ближайшего соседа (среднее минимальное расстояние между возвратами); 2) степень концентрированности возвратов («концентрированность»), а именно – среднее число возвратов в группах (кластерах), построенных на основе изначально заданного расстояния между возвратами, расстояние между точками возвратов внутри групп меньше, чем между группами. Впервые рассмотрели распределение возвратов колец в зависимости от экологических особенностей местности: сравнивали распределения возвратов по их близости к водоемам разного типа: небольшим и большим рекам, озерам, а также – к морскому побережью. Мы провели также предварительный анализ раздельной и совместной динамики численности двух близких видов водоплавающих птиц.

Ключевые слова: атлас, миграция птиц, пространственное распределение, смертность

* Автор-корреспондент / Corresponding author

Usage of ring-recovery data for the background for the Migration Atlas of the European Anseriform birds

S.P. Kharitonov*, K.E. Litvin and I.A. Kharitonova

Bird Ringing Centre of Russia, A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Leninskiy Prospect, 119071 Moscow, Russia; e-mail: serpkh@gmail.com

Submitted March 1, 2023; revised April 8, 2023; accepted May 25, 2023.

ABSTRACT

The atlas was prepared from the data on ring-recovery database of the Bird Ringing Centre of Russia (Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences). We plan to publish an extended version of the atlas on the base of bird ring-recovery data. The Atlas will consist not only description of the migratory routes but a consideration of several population parameters of the focal species, as well as, the spatial distribution characteristics of recoveries and even probable practical use of the obtained population parameters values. More than 42 000 ring recoveries of 36 European waterfowl species were used. Besides the standard description of the migratory routes, monthly distribution of recoveries, maps of direct and indirect recoveries, etc., the Atlas contains some additional information. In particular, the population structure of species: geographical populations were revealed. It is known that these populations served as a basement of the flyway conception. Then we elaborated math model allows calculating mean yearly mortality rate for each species, in different periods, males and females, etc. Ring-recovery data of a number of species shows the influence of the global warming on the waterfowl. Wintering sites usually are permanent; however breeding places shift more and more to the north. Therefore, mean distance between wintering and breeding places progressively increasing during 20th and the beginning of the 21th century. In addition, the distribution of recoveries in relation to each other along the area was described: 1) it was possible to calculate the degree of aggregation of recoveries (aggregation) for the species with the most numerous recoveries, specifically – to calculate the mean distance from each recovery to its nearest neighbour (mean minimal distance between recoveries); 2) degree of recovery concentration in groups (concentration) with different number of recoveries that located at not more than some distance (might be called as “key distance”) from each other. The distance between recoveries within such groups is less than the distance between groups (clusters). The distribution of recoveries in connection with ecological capacities of the area where these recoveries are located is described for the first time. The distribution of recoveries by their proximity to the different waterbodies is compared: to small and big rivers, lakes, and to the seashore. The exploratory analysis of the separate and mutual numbers dynamics in the two systematically close waterfowl species was performed.

Keywords: atlas, bird migration, spatial distribution, mortality

ВВЕДЕНИЕ

Коллектив авторов из Научно-информационного центра кольцевания птиц ИППЭ РАН готовит к изданию расширенный вариант атласа миграций европейских видов гусеобразных птиц, в котором на основании возвратов колец, помимо путей миграции птиц, будут приведены ряд популяционных параметров рассматриваемых видов, особенности распределения возвратов птиц по территории, а также возможное практическое применение полученных значений популяционных параметров. К настоящему моменту опубликовано уже несколько атласов миграций птиц. Большинство из них базируется на данных зарубежных центров кольцевания. В 1970-х – 1980-х годах в нашей стране была опубликована серия книг под общим названием «Миграции птиц восточной Европы и северной Азии», в том числе и водоплавающих (Ильичев [Ilyichev] 1979; 1989; 1997). Эти книги представляют собой результаты огромной работы,

* Corresponding author / Автор-корреспондент

выполненной многими орнитологами. Однако, поскольку они написаны без полноценной обработки на компьютере, степень обработки данных там не столь детальна, как это можно выполнить сейчас. Кроме того, современные геоинформационные системы позволяют изготовить удобные и информативные карты.

В атласе рассматриваются данные кольцевания европейских видов гусеобразных. Под европейскими видами понимаются те гусеобразные, которые в диком виде присутствуют в Европе. Прежде всего, это – виды, исторически гнездившиеся и зимующие в Европе. Кроме того, сюда мы отнесли виды, для Европы не характерные, которые сбежали из питомников и зоопарков и которые в том или ином виде на территории Европы в диком состоянии образовали самоподдерживающиеся популяции. Оказалось, что эти виды имеют свои, весьма интересные закономерности миграционного поведения.

Практически все современные зарубежные атласы дают стандартные картины миграции птиц, основанные на откладывании точек кольцевания и возвратов колец на карте и соединения этих точек линиями. Целый ряд возможностей, которые предоставляет метод кольцевания птиц, в европейских и азиатских странах часто не находят применения. Атласы не содержат сведения о популяционных параметрах (смертности), которые хорошо могут быть получены из данных кольцевания, не рассматриваются закономерности пространственного распределения возвратов колец и экология возвратов, а также вопросы управления популяциями.

Недавно был опубликован интерактивный атлас миграций (Spina et al. 2022), данные в котором представлены в стандартном виде. Этот атлас, однако, неполон, поскольку данные Центра кольцевания птиц России там не представлены.

На фоне появления новых методов изучения миграций птиц (спутниковые и GSM-передатчики, логгеры и др.) встает вопрос об особенностях и преимуществах метода кольцевания. Несмотря на то, что новые методы дают более точное представление о путях миграции и позволяют получить данные из районов, откуда возвратов колец в норме не бывает (например, водная поверхность нашей планеты), метод кольцевания позволяет получить такие сведения, каких невозможно добыть другими, даже самыми современными методами. Мечение птиц кольцами имеет три важные особенности: 1) кольца легкие и практически не мешают птицам; 2) они дешевые, поэтому метод можно применить массово; 3) кольца долговечны. Традиционное кольцевание может быть источником обширных данных, выходящих далеко за пределы «стандартных» атласов миграций.

Другие метки, особенно спутниковые и GSM-передатчики, как бы легки они ни были, все же составляют заметную долю от массы птиц, на которых эти передатчики помещают. Хотя большинство исследователей предпочитает игнорировать эту проблему, она потенциально весьма серьезна. Передатчики влияют (или, скажем осторожнее, могут влиять) на миграционное поведение помеченных ими птиц. Например, у шилохвостей (*Anas acuta*), помеченных на зимовке в Японии весьма небольшими спутниковыми передатчиками, в период весенней миграции на дистанции в 3500 км задержка птиц с передатчиками по сравнению с птицами, помеченными только кольцами, составляла до 27 дней. На осенней миграции такая задержка короче; тем не менее, она тоже заметна (Hupp et al. 2015). Свиязи (*Anas penelope*), помеченные на европейских зимовках GSM-передатчиками на дистанции 2000–3000 км весеннего перелета, показывают задержку с прибытием в конечные пункты миграции на 11–12 дней (van Toor et al. 2021).

Различия в миграционном поведении между птицами, помеченными кольцами и спутниковыми передатчиками, заключаются в следующем: 1) часть путей миграции отличается: со спутниковыми передатчиками птицы летят более короткими путями; 2) птицы с передатчиками летят с нарастающей задержкой по сравнению с птицами только с кольцами; 3) область гнездового ареала, куда прибывают птицы с передатчиками, заметно меньше, чем у птиц с только с кольцами (Харитонов и Хапп [Kharitonov and Hupp] 2014).

Массовость в применении колец дает возможность на основе данных кольцевания вычислять важные популяционные параметры: смертность и выживаемость, пополнение популяции (recruitment), эмиграцию и иммиграцию.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Готовящийся атлас миграции водоплавающих птиц составлен на основе базы данных Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН, которая в настоящий момент содержит сведения о более чем 143000 возвратах колец по 479 видам птиц. Использованы данные по более чем 42000 возвратах по 36 видам гусеобразных птиц, которые встречаются

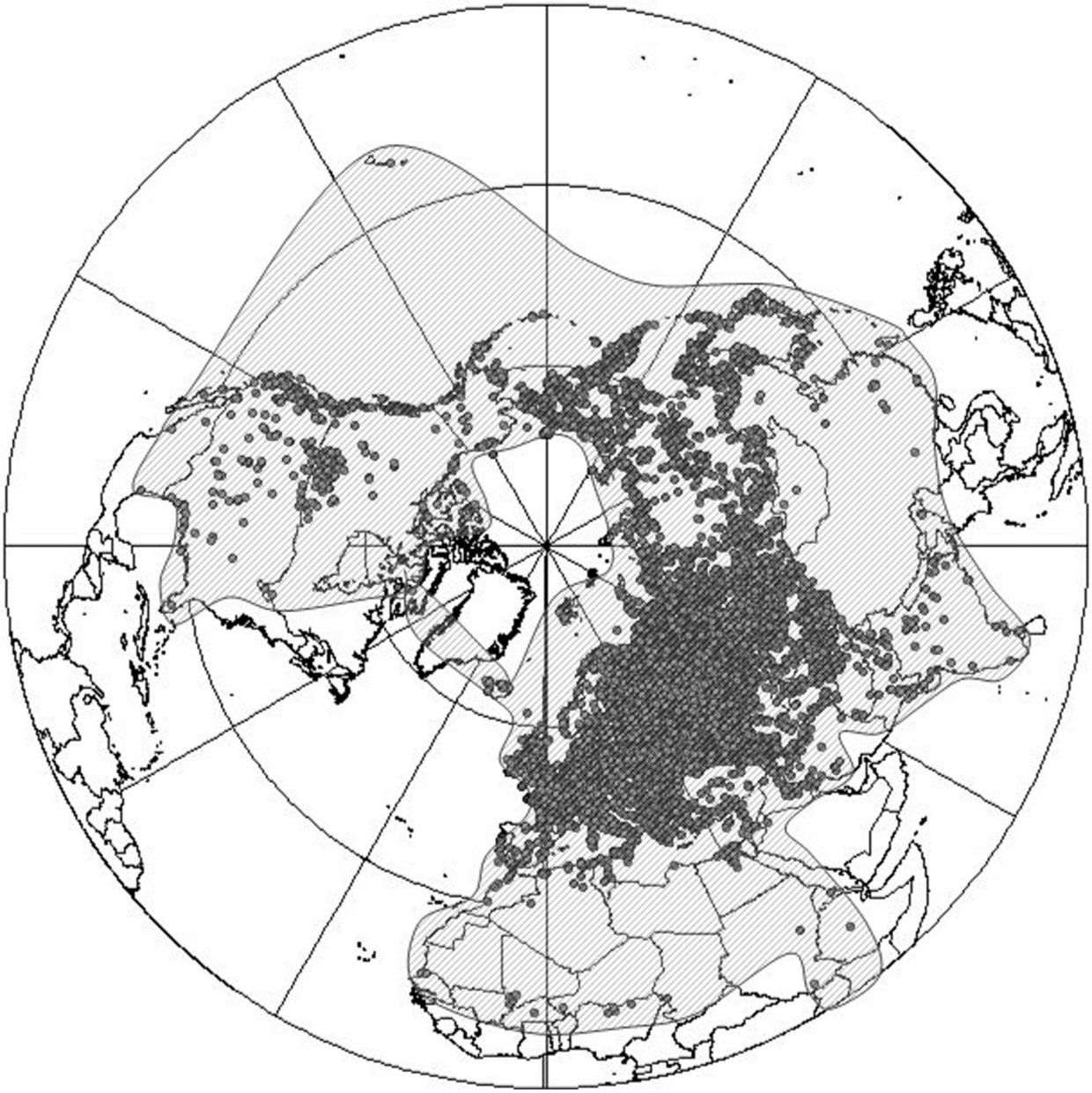

Рис. 1. Область земного шара, охваченная кольцеванием и возвратами колец водоплавающих птиц из базы данных Научно-информационного центра кольцевания птиц (заштрихованная область). Кружки – места кольцевания или возврата окольцованных водоплавающих птиц.

Fig. 1. The area of the Earth covered by ring-recovery data of waterfowl of the database of the Bird Ringing Centre of Russia (dashed area on the map). Dots are ringing or recovery places.

в Европе. Область, охваченная кольцеванием и возвратами колец водоплавающих птиц, которые содержит база данных Центра кольцевания птиц, занимает большую часть северного полушария и в значительное степени заходит и в южное (Рис. 1.)

Карты для атласа изготовляли преимущественно в программе MapInfo, версий от 6.5 до 12.5. Для статистической обработки использовали программу Statistica версий 8.0–12.0, Statsoft Inc. В дополнение к этому для сравнения средних вместо общепринятых критериев Стьюдента и Манна-Уитни мы использовали критерий Бейли (Плохинский [Plokhinskiy] 1978). Большое достоинство этого критерия в том, что он годится для любых типов распределений, а не только для нормального распределения, и обладает большей статистической мощностью, чем критерий Манна-Уитни, поскольку последний является непараметрическим (ранговым), а критерий Бейли – параметрический. Критерий Бейли обладает той же статистической мощностью, что и критерий Стьюдента, но не содержит требования обязательного нормального распределения данных. Применяемые методы Научно-информационный центр кольцевания птиц применяет уже много лет, и их дальнейшее использование необходимо еще и для обеспечения сравнимости данных.

Мы нередко работали по специально написанным компьютерным программам именно для обработки данных кольцевания. Для теста Мардиа (сравнение пространственного положения двух групп точек) использована программа, любезно предоставленная Bird Banding Laboratory, Patuxent, USA на языке FORTRAN, автор J.E. Hines и откорректированная одним из авторов С.П. Харитоновым (Харитонов [Kharitonov] 1997). Для вычисления количества птиц, которые разлетаются по разным направлениям от места кольцевания и рисования двойной лепестковой диаграммы на языке Visual Basic 3.0 была написана специальная программа «Роза разлетов» (Харитонов [Kharitonov] 1999). Для прояснения отдельных вопросов мы постоянно готовим новые программы-утилиты на языках dBase и Clipper, включая Clipper Tools 2.5, Basic 7.2 и Visual Basic 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Основные научные подходы при подготовке атласа

Для вычисления расстояний от мест кольцевания до мест возврата кольца, а также для вычисления азимутов от мест кольцевания до встречи мы опирались на формулы Л. Земитиса ([Zemitis] 1987):

$$D=6365.5612\bullet\arccos(\sin(B_1))\bullet\sin(B_2)+\cos(B_1)\bullet\cos(B_2)\bullet\cos(L_2-L_1);$$

$$\alpha=\frac{arctg(L_2-L_1)}{\ln tg(\frac{\pi}{4}+\frac{B_2}{2})-\ln tg(\frac{\pi}{4}+\frac{B_1}{2})};$$

$$A=\alpha \text{ if } B_1<B_2 \text{ and } L_1<L_2;$$

$$A=180-|\alpha| \text{ if } B_1>B_2 \text{ and } L_1<L_2;$$

$$A=180+\alpha \text{ if } B_1>B_2 \text{ and } L_1>L_2;$$

$$A=360-|\alpha| \text{ if } B_1<B_2 \text{ and } L_1>L_2,$$

где D – ортодромическое расстояние между двумя географическими точками, α – угол между направлением движения птицы и ближайшим меридианом, A – локсодромический азимут, B_1 – широта места кольцевания, L_1 – долгота места кольцевания, B_2 – широта места встречи, L_2 – долгота места встречи.

Эти формулы – одни из наиболее сложных среди используемых для вычисления расстояний и азимутов, потому что они содержат вложенные функции и большее число алгебраических членов, чем другие подобные формулы. Кроме того, их значительно труднее запрограммировать на компьютере. Тем не менее эта сложность оправдана, поскольку она дает не только высокоточные результаты, но и воспроизводит те же значения в случае, если поменять местами точки кольцевания и встречи. Большинство опубликованных формул таким свойством не обладают. Например, формулы, опубликованные В.А. Паевским ([Payevsky] 1985) хорошо работают на расстояниях до 3000 км. При больших расстояниях перемена точек кольцевания и встречи дает нарастающую ошибку, нередко превышающую 100 км.

Для многих анализов точки кольцевания и возвратов колец можно считать явлением

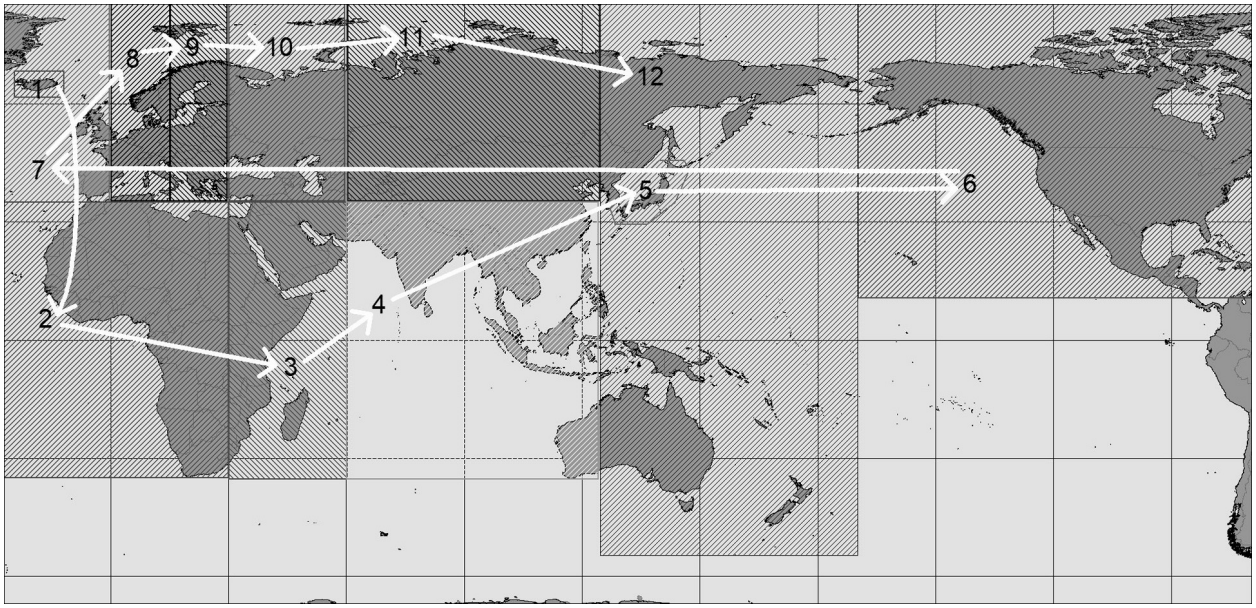

Рис. 2. Последовательность нанесения возвратов на карту для выделения географических популяций, указана заштрихованными областями, цифрами и стрелками.

Fig. 2. The sequence of plotting the recoveries on the map for identification of geographic populations, shown by dashed areas, digits and arrows.

одного порядка, как «встреча с птицей», обозначив их одним термином – контрольные точки. Этот подход становится все более распространенным среди европейских орнитологов, в частности новый код (версия 3) для EURING DATABANK основан на этом подходе (www.euring.org). Наложенные на карту контрольные точки дают возможность провести анализ пространственного распределения этих точек в зависимости от их положения относительно друг друга и от экологических особенностей местности, что и предполагаем осветить в подготовляемом атласе.

На картах возвраты часто изображаются в виде линий, соединяющие место кольцевания и место встречи. Для этой цели в программы MapInfo «вшивается» собственный модуль, написанный на языке MapBasic. Этот модуль по географическим координатам рисует на карте линии между точками кольцевания и точками возврата.

Для выделения географических популяций водоплавающих мы использовали наложение на карту линий возвратов последовательно с запада на восток, используя прямоугольные области. Поскольку при выделении популяций строгих критериев не выработано, здесь присутствует интуитивный, произвольный компонент действий, что отражается, в частности, при выборе размера этих прямоугольных областей на карте. Размеры этих областей обратно связаны с примерным количеством возвратов в этих областях: чем больше возвратов было в рассматриваемой географической области, тем меньше был наносимый на карту прямоугольник. Линии возвратов наносили на карту слоями по долготе для каждой области. Нанесение возвратов шаг за шагом в определенной последовательности, указанной стрелками на Рис. 2 позволяло точнее увидеть обособленность каждой популяции. На приведенной в качестве примера карте географических популяций шилохвости хорошо видно, что популяции водоплавающих в значительной степени изолированы друг от друга в районах зимовки и сильно перекрываются в районах гнездования (Рис. 3).

Среди популяционных параметров важнейшее значение имеет определение смертности за интересуемые периоды времени или альтернативного показателя – выживаемости. Поскольку при работе с большими массивами возвратов обычно неизвестно или очень трудно выяснить

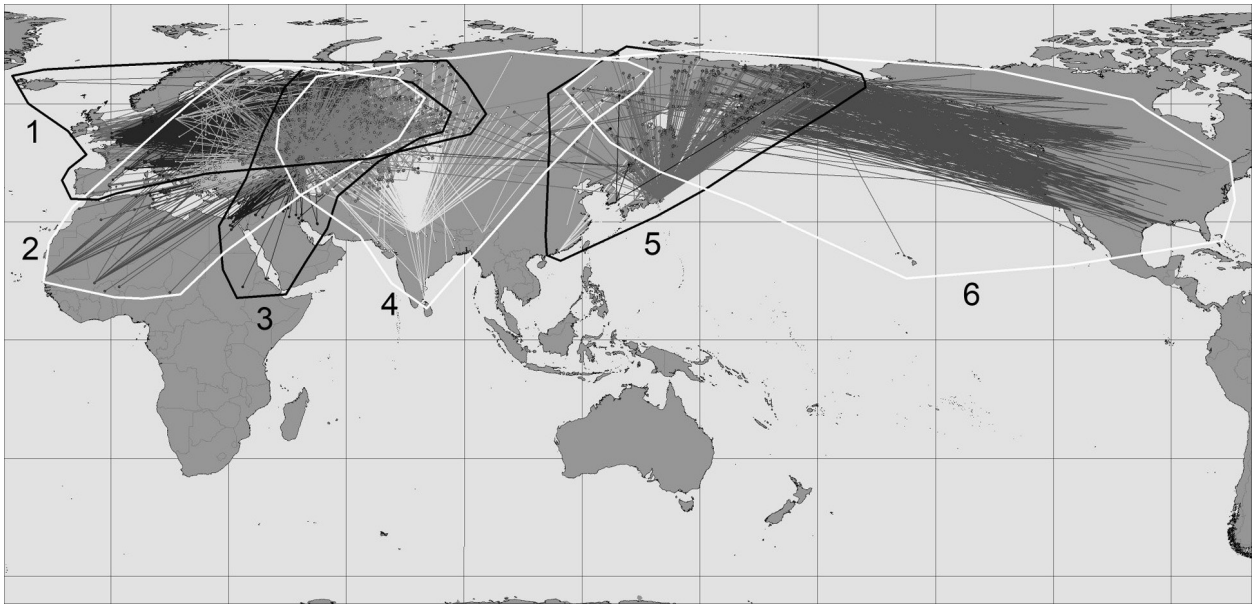

Рис. 3. Географические популяции шилохвостей (обведенные области).
Fig. 3. Geographical populations of pintails (outlined areas).

число окольцованных птиц, существует способ расчетов, основанный только на возвратах колец с условием, что рассматриваемые птицы на момент возврата кольца погибли. Соответствующая процедура, озаглавленная BTO ring recoveries, имеется в общедоступной программе MARK (White and Burnham 1999; www.cnr.colostate.edu/~gwhite/software.html). Однако процесс вычисления смертности только по возвратам колец в этой программе значительно переусложнен (доказательства этого приведены у Харитонова [Kharitonov] 2017). К этому можно добавить еще и компьютерные проблемы: разные версии программы MARK (выходящие один раз в несколько лет) для одного и того же набора данных и при применении одной и той же модели могут дать результаты, радикально отличающиеся друг от друга (Харитонов [Kharitonov] 2017).

В нашем подходе среднегодовая выживаемость вычисляется как знаменатель такой геометрической прогрессии:

$$S = \sqrt[n]{\frac{D - 0.001}{N}},$$

где S – средняя ежегодная выживаемость для группы (когорты) из N птиц в течение n лет, D – число птиц, оставшихся в живых в последний год получения возвратов. Смертность (M) вычисляется как M=1-S. Для определения стандартной ошибки смертности мы используем общепринятую статистическую формулу:

$$E_M = M \bullet \sqrt{\frac{1 - M}{N}},$$

(Haldane 1955; Паевский [Payevsky] 1985):, где E_M – стандартная ошибка смертности, M – средняя ежегодная смертность, N – общее количество птиц, от которых получены возвраты (Харитонов [Kharitonov] 2017).

Кривую теоретической смертности получаем из предложенного метода геометрической прогрессии, на основе средней ежегодной смертности, которую вычислили этим методом. Эта процедура позволяет узнать число птиц, которое теоретически должно оставаться в живых в каждый конкретный год после кольцевания:

$$Y = N \bullet S^{\chi},$$

где N – число птиц в рассматриваемой когорте, S – средняя ежегодная выживаемость, χ – число лет после кольцевания, Y – число птиц, которые живы в x-вый год после кольцевания. Реальное количество выживших птиц на каждый год исследования можно получить из той

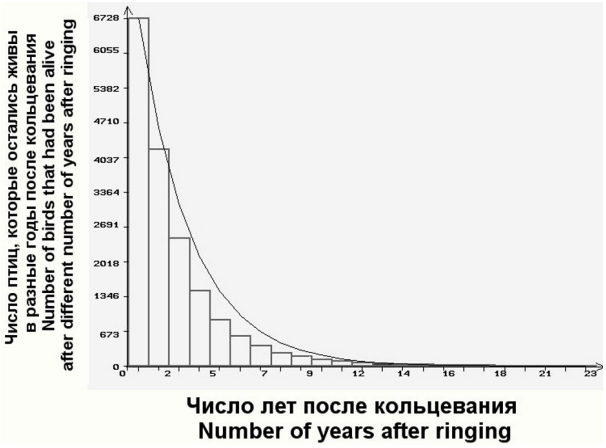

Рис. 4. Паттерн смертности шилохвости по данным кольцевания. Линия экспоненты – теоретическое число птиц, выживших в каждом году, вычисленное методом геометрической прогрессии. Гистограмма – реальное количество выживших птиц по годам (по Kharitonov 2017).

Fig. 4. Pintail mortality pattern derived from ring-recovery data. Exponent line is the theoretical number of surviving birds in each year derived from the geometrical progression method. The histogram represents the actual number of surviving birds (from Kharitonov 2017).

же базы данных по возвратам окольцованных птиц. Достоверность отличия между теоретическими и реальными значениями смертности по годам можно определить по критерию χ^2. Выведенное уравнение позволяет построить т.н. «паттерн смертности», т.е. графическое соотношение теоретической и реальной скоростей уменьшения числа птиц в рассматриваемой когорте (Рис. 4, термин «паттерн» введен в русский язык переводчиками книги Хайнда [Hinde] 1975 и с тех пор широко применяется не только в биологической литературе).

Принципиально новым в данном атласе является выявление особенностей видов, связанных с положением их возвратов на местности по отношению друг к другу. Первый из таких разделов описывает это распределение возвратов: 1) для самых массовых видов вычислили степени агрегированности контрольных точек («агрегированность»), а именно – среднее расстояние от каждого возврата до его ближайшего соседа (среднее минимальное расстояние) между контрольными точками разных птиц одного вида в данной местности; 2) степень концентрированности контрольных точек («концентрированность») есть среднее число возвратов в группах (кластерах), построенных на основе изначально заданного «ключевого» расстояния между возвратами. Другими словами, концентрированность – это число встреч, которые расположены друг от друга не более чем на этом заданном ключевом расстоянии. Расстояния между точками возвратов внутри групп меньше, чем между группами. По поводу агрегированности необходимо сделать одну ремарку. Поскольку основные возвраты гусеобразных поступают от охотников, может возникнуть мнение, что распределение возвратов прежде всего отражает распределение охотников, а не птиц. Однако при наложении на одни и те же районы карты возвратов разных видов они не сходятся, как следует ожидать, если дело было бы в концентрации охотников: там, где совсем нет возвратов одного охотничьего вида, могут обильно присутствовать возвраты другого (Dobrynina and Kharitonov 2006). Можно заметить, что подобное явление говорит о том, что в России посещаемость охотниками удаленных районов Сибири столь велика, что создает относительно равномерный «фон получения возвратов», однако это – тема отдельного исследования.

Агрегированность – это фактически показатель, насколько близко друг к другу расположены контрольные точки или только места возврата колец. Концентрированность, или степень концентрированности, показывает, каков размер групп контрольных точек (возвратов) у разных видов на местности. Число возвратов у разных видов разное, поэтому при сравнении агрегированности необходимо исключить фактор размера выборки. Из этого следует необходимость сравнивать относительные расстояния между возвратами, выбрав при этом эталонные виды птиц. Для речных уток в качестве эталонного вида была выбрана утка с наибольшим числом возвратов – шилохвость. Среди нырковых уток наибольшим числом возвратов обладает хохлатая чернеть (*Aythya fuligula*). Полученное среднее расстояние до ближайшего соседа у какого-либо вида необходимо разделить на отношение числа возвратов эталонного и рассматриваемого видов. Таким образом, получается величина, которую можно назвать: «относительное среднее расстояние до ближайшего соседа». Этот параметр позволяет понять, у какого вида контрольные точки или только возвраты чаще попадают в те районы местности, где уже

есть другие возвраты того же вида, т.е. – понять степень агрегированности (агрегированность) одних видов по сравнению с другими.

Еще одно новое в атласе – рассмотрение распределения возвратов в зависимости от экологических особенностей местности: мы сравниваем распределения возвратов по их близости к водоемам разного типа. Здесь рассмотрены два экологических параметра: 1) среднее расстояние точек возвратов водоплавающих птиц от ближайшей реки или небольшого озера; 2) среднее расстояние точек возвратов от ближайшего берега моря или большого озера.

Основные положения и разделы атласа

Мы предполагаем, что атлас, кроме традиционных разделов «Введение» и «Материал и методика», будет содержать следующие основные разделы. Часть I – описание миграций и популяционных параметров отдельных видов гусеобразных. Этот раздел состоит из видовых очерков, которые написаны, но постоянно обновляются при поступлении новых массивов возвратов. Часть II – пространственное распределение возвратов по отношению друг к другу. Часть III – распределение возвратов в связи с экологическими особенностями территории. Часть IV – применение данных кольцевания для выработки практических подходов к управлению ресурсами гусеобразных птиц.

Все возвраты можно разделить на две категории: прямые и непрямые возвраты. Прямыми возвратами считаются возвраты, полученные в течение одного миграционного цикла, не позднее года после кольцевания. Это связано с тем, что год можно рассматривать как цикл перелетов сначала в одну сторону, потом обратно (хотя не обязательно по тому же самому пути). В течение года птица обычно не успевает поменять ни место гнездования, ни место зимовки. Этот подход предполагает, что прямые возвраты показывают реальный миграционный путь птицы между контрольными точками.

Возвраты, у которых число дней между датой кольцевания и датой возврата превышает 365, рассматриваются как непрямые. Возвраты этого типа обычно содержат несколько миграционных циклов, поэтому не показывают реальный миграционный путь между местом кольцевания и местом встречи. Они показывают, насколько далеко птицы могут «отойти» от места кольцевания, если миграционных циклов не один, а несколько. В этом плане полезно, и это мы планируем отразить в атласе: рассмотреть распределение контрольных точек по месяцам как от прямых, так и от непрямых возвратов. Такие карты очень хорошо указывают области, последовательно занимаемые птицами весной и оставляемые осенью.

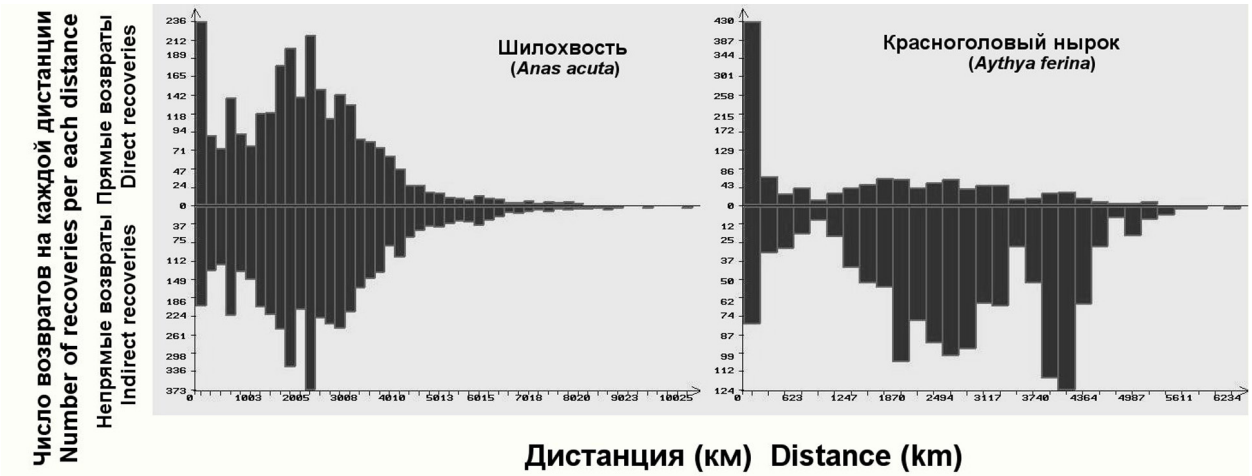

Рис. 5. Соотношение дистанций прямых и непрямых возвратов колец у шилохвости (левая гистограмма) и красноголового нырка (правая гистограмма).

Fig. 5. Relation between distances of direct and indirect recoveries in pintail and common pochard.

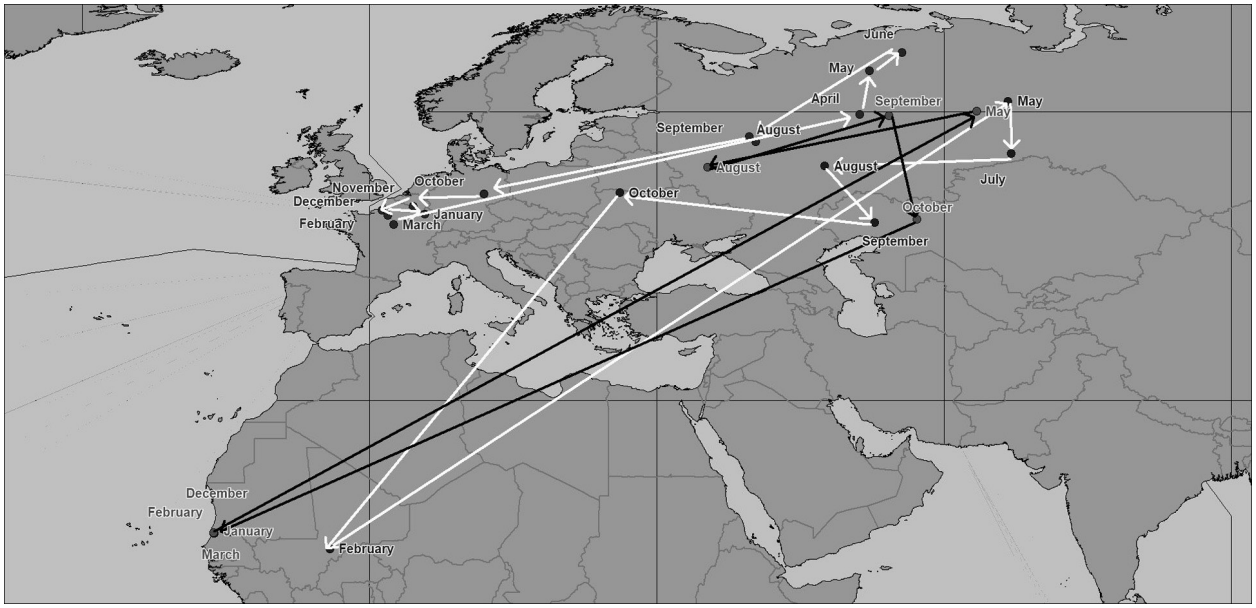

Рис. 6. Перемещения шилохвостей, окольцованных на зимовках во Франции, Сенегале и Мали. Кружки – среднемесячные положения контрольных точек, стрелками указано направление перемещений.

Fig. 6. Movements of pintails, ringed at the wintering grounds in France, Senegal and Mali. Circles reflect the average monthly position of the control points, arrows show directions of movements.

Для водоплавающих птиц, которые в большинстве своем являются охотничьими видами, сравнение дистанций прямых и непрямых возвратов можно использовать для разного рода анализов. Например, у шилохвостей распределение таких дистанций среди обеих категорий возвратов близко друг к другу, в то время как у красноголового нырка (*Aythya ferina*) преобладают прямые возвраты с малой дистанцией (Рис. 5). Большое количество прямых возвратов с малой дистанцией означает, что многих птиц отстреливают либо прямо на месте кольцевания или на небольшом расстоянии от него, что, несомненно, вызывает вопросы о состоянии популяции данного вида.

Среднемесячные локализации контрольных точек дают представление о круглогодичном пути групп (когорт) птиц, окольцованных в определенных интересующих нас районах. Например, шилохвости, помеченные во Франции на миграции, перемещаются в среднем севернее, чем шилохвости, окольцованные французскими кольцами в двух местах в Африке. А среди птиц, окольцованных на африканских зимовках, имеет место сильное перемешивание путей миграционных перемещений; при этом птицы, окольцованные восточнее, не обязательно летят тоже восточнее. В отдельные месяцы они могут оказаться значительно западнее окольцованных восточнее птиц (Рис. 6).

Использование т.н. «роз разлетов» позволило уловить интересное явление в миграционных перемещениях птиц, которое можно назвать обратной миграцией, т.е. миграцией в несоответствующем сезону направлении. Это впервые было показано у серой утки (*Anas stepera*) (Kharitonov 2002). Если рассмотреть перемещения шилохвостей в течение, например, 60 дней после кольцевания на местах гнездования в Европейской России, то видно, что часть уток после гнездования продолжает двигаться на северо-восток, что является их весенним миграционным направлением (Рис. 7). Подобного рода закономерности отмечены не только у шилохвостей в Европейской России, но и у уток, которые зимуют в Японии. Именно эти шилохвости дают прекрасный пример подобного типа миграций. Среди 198 шилохвостей, помеченных спутниковыми передатчиками в Японии, оказались две утки, которые после сезона гнездования продолжили следование в весеннем направлении: одна – на север Чукотского

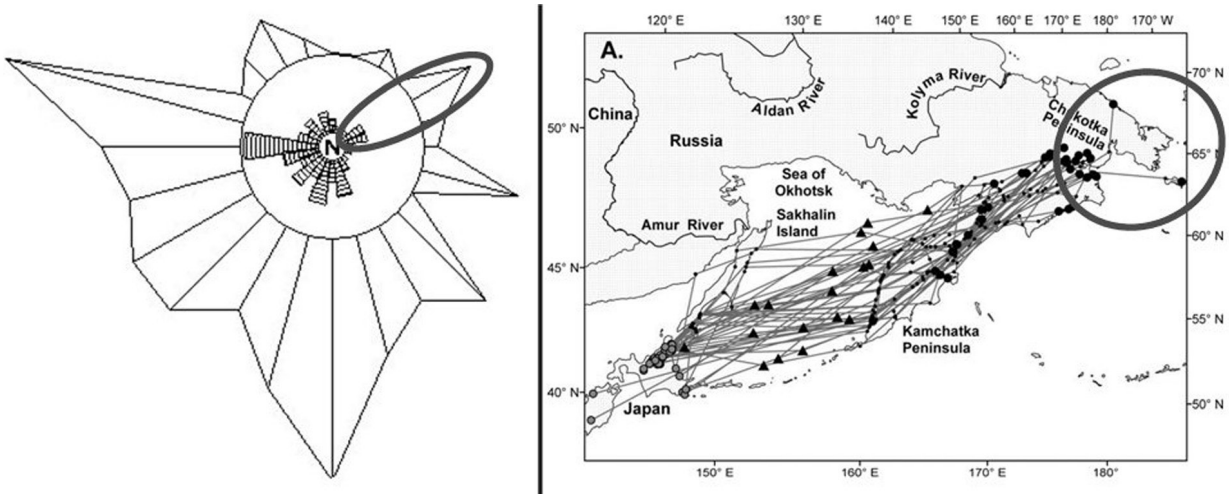

Рис. 7. Иллюстрация продолжения миграции в нестандартном направлении после гнездового сезона. Слева – роза разлетов шилохвостей от места кольцевания в случае возврата до 60 дней после кольцевания, внутренняя гистограмма отражает число птиц, вылетевших в разных направлениях, внешняя лепестковая диаграмма показывает среднее расстояние удаления от места кольцевания. Эллипсом обведено направление на северо-восток – направление весенней миграции шилохвостей. Справа – пути перелета шилохвостей, помеченных спутниковыми передатчиками в Японии (Hupp et al. 2011).

Fig. 7. Display of the migration along non-usual direction after breeding season. Left chart is the recovery rose of pintails from the ringing place during 60 days after ringing. Internal histogram reflects number of birds that flew in different directions, Spider graph shows mean distance from the ringing to recovery places. Ellipse outlines the northeast direction, which is the direction of the spring migration. Right map represents migratory routes of pintails marked by satellite transmitters in Japan (Hupp et al. 2011).

полуострова, другая – на Аляску (Hupp et al. 2011; Рис. 7). Насколько известно по данным спутникового прослеживания, такие птицы какое-то время летят в направлении, соответствующем направлению весенней миграции, пока не настанет период осенней миграции. Тогда они просто поворачивают обратно (Hupp et al. 2011).

Данные кольцевания вполне могут служить индикатором климатических изменений. У большинства видов водоплавающих с длинной историей кольцевания (база данных Научно-информационного центра кольцевания птиц содержит сведения по возвратам колец, начиная с 1925 г., есть также несколько разрозненных возвратов за 1909 г.) средняя дистанция между местом кольцевания и местом встречи прогрессивно увеличивается по десятилетиям (для примера, Табл. 1). Причину этого нетрудно понять: места зимовки водоплавающих – это водоемы в определенных экологических условиях, они имеют постоянное местоположение. Смена места зимовки на другие водоемы возможна, если есть куда перемещаться, однако в западной Европе смещение зимовок дальше на запад невозможно по географическим причинам. Что касается мест гнездования, тут по причине глобального потепления освобождаются новые территории севернее прежних мест гнездования. В этом случае вполне возможно освоение новых, более северных, территорий, благодаря чему удлиняются пути перелета. Данные в Табл. 1 требуют оговорки по красноголовому нырку: очень малая дистанция в 1931–1960 гг. обусловлена очень узкой областью кольцевания. Во всяком случае, начиная с 1960-х годов дистанцию перелета вполне уже можно принимать во внимание в сравнительном плане.

Данные по кольцеванию дают также возможность устанавливать продолжительность жизни разных видов птиц в природе. На сайте EURING (www.euring.org) приведена специальная таблица, где указана продолжительность жизни в месяцах от момента кольцевания до встречи. В атласе мы поступаем следующим образом: для указания продолжительности жизни мы приводим большее из двух значений – с сайта EURING или из нашей базы данных.

Для среднегодовой смертности вида в атласе приводится два значения: значение, полученное на основании выведенной нами формулы

Таблица 1. Средняя дистанция (км) от места кольцевания до места встречи по десятилетиям.
Table 1. Mean distance (km) from the ringing place to the recovery place in decades.

Вид Species	Годы Years	1921–1930	1931–1940	1941–1950	1951–1960	1961–1970	1971–1980	1981–1990	1991–2000	2001–2010	2011–2020
Anas platyrhynchos	Дистанция Distance	1087	939	1029	1082	1125	950	1206	1585	1235	1318
	Число возвратов Number of recoveries	21	898	178	1450	1739	1202	975	212	244	362
Anas acuta	Дистанция Distance	1637	1812	1447	1633	2437	2818	2868	2700	2460	2712
	Число возвратов Number of recoveries	19	203	704	1895	1095	1665	954	249	377	192
Aythia ferina	Дистанция Distance		1300	598	884	1117	1921	2466	3318	3449	3160
	Число возвратов Number of recoveries		62	12	176	685	556	410	335	255	91

геометрической прогрессии, и значение, полученное по самой приемлемой модели программы MARK, т. е. такой модели, для которой критерий Акайки (AIC) принимает наименьшее значение. Однако исполняем и ряд дополнительных требований к модели: необходимо, чтобы величина т.н. дельта Акайки (deltaAIC) в выбираемой модели была наименьшей среди наличных моделей. Желательно также выбрать модель с наименьшим числом параметров. Соблюдение всех этих требований будет означать, что данная модель в наилучшей степени соответствует оригинальным данным (Burnham and Anderson 1998).

Различия между значениями смертности, которые получены при нашем подходе (нашей модели) на основе геометрической прогрессии, и значениями, определенными на основе программы MARK, во всех случаях крайне незначительны. Для тех видов, где имеется достаточное количество данных, на основании той же геометрической прогрессии вычислены (с приведением графиков) значения смертности по десятилетиям, а также – общая смертность самцов и самок за весь период кольцевания рассматриваемых видов.

Среди речных уток серая утка демонстрирует наибольшую агрегированность: возвраты этого вида располагаются на относительно меньшем расстоянии друг от друга, чем у других видов (Табл. 2). Из этой таблицы может создаться впечатление, что относительное среднее расстояние до ближайшего возврата зависит от числа имеющихся возвратов, однако это не так: более плотные агрегации серой утки хорошо видны на карте распределения контрольных точек серой утки и шилохвости (Рис. 8), при этом на карте расстояния между точками не относительные, а реальные. Невооруженным глазом видно, что контрольные точки серых уток располагаются на местности более агрегировано, причем явно выборка тут ни при чем – агрегации возвратов хорошо заметны. Еще раз подчеркнем: это – карта с исходными данными, расстояния между точками здесь реальные. Так в чем может быть причина агрегированности? Вполне возможно, что особи менее многочисленного вида имеют более сильное социальное притяжение друг к другу, а потому и агрегированность их сильнее. А поскольку вид малочисленнее, то и возвратов от него меньше, значит – и выборка меньше. Корреляция с размером выборки может означать, что рассматриваемый параметр (здесь – степень агрегированности) может всего лишь совпадать с размером выборки, однако в самом деле иметь другую причину.

Таблица 2. Степень агрегированности речных уток по сравнению с шилохвостью.
Table 2. Degree of recovery aggregation in dabbling ducks in comparison to Pintail.

Вид Species	Отношение числа возвратов шилохвости к числу возвратов вида Proportion of the pintail number of recoveries to the number of recoveries of the species	Среднее расстояние до ближайшего возврата (км) Mean distance to the nearest neighboring recovery (km)	Относительное среднее расстояние до ближайшего возврата Proportional mean distance to the nearest neighbor recovery	Число использованных возвратов Number of recoveries
Anas acuta	1	14.6	14.6	7106
Anas clypeata	5.325	49.98	8.82	1335
Anas crecca	1.384	17.54	12.68	5138
Anas penelope	2.881	23.37	8.11	3107
Anas platyrhynchos	1.027	14.10	13.723	6919
Anas querquedula	4.986	38.76	7.774	1513
A. strepera	10.739	52.91	**4.927**	662

Примечание. Крупным жирным шрифтом выделено значение, указывающее на наибольшую агрегированность.
Note. The greatest degree of aggregation is highlighted with bold font.

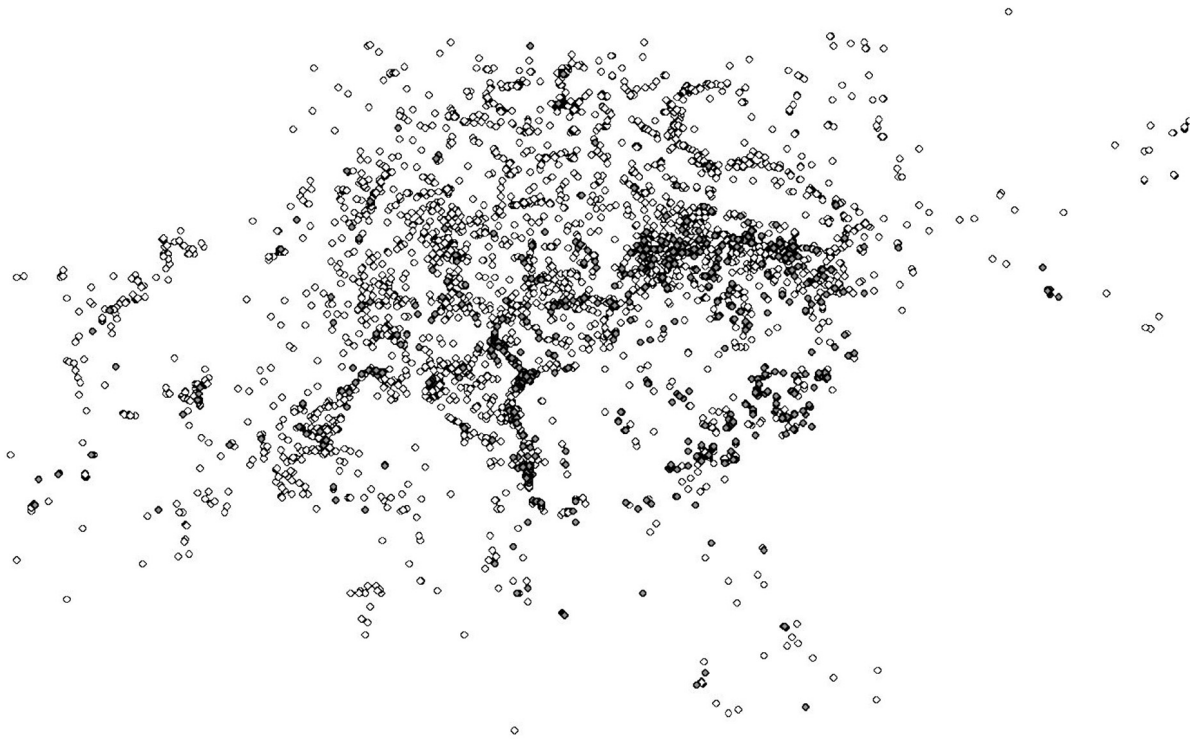

Рис. 8. Иллюстрация агрегированности контрольных точек серой утки (темные кружки) и шилохвостей (серые кружки).
Fig. 8. Display of the control point aggregation in the gadwall (dark circles) with pintails (light circles).

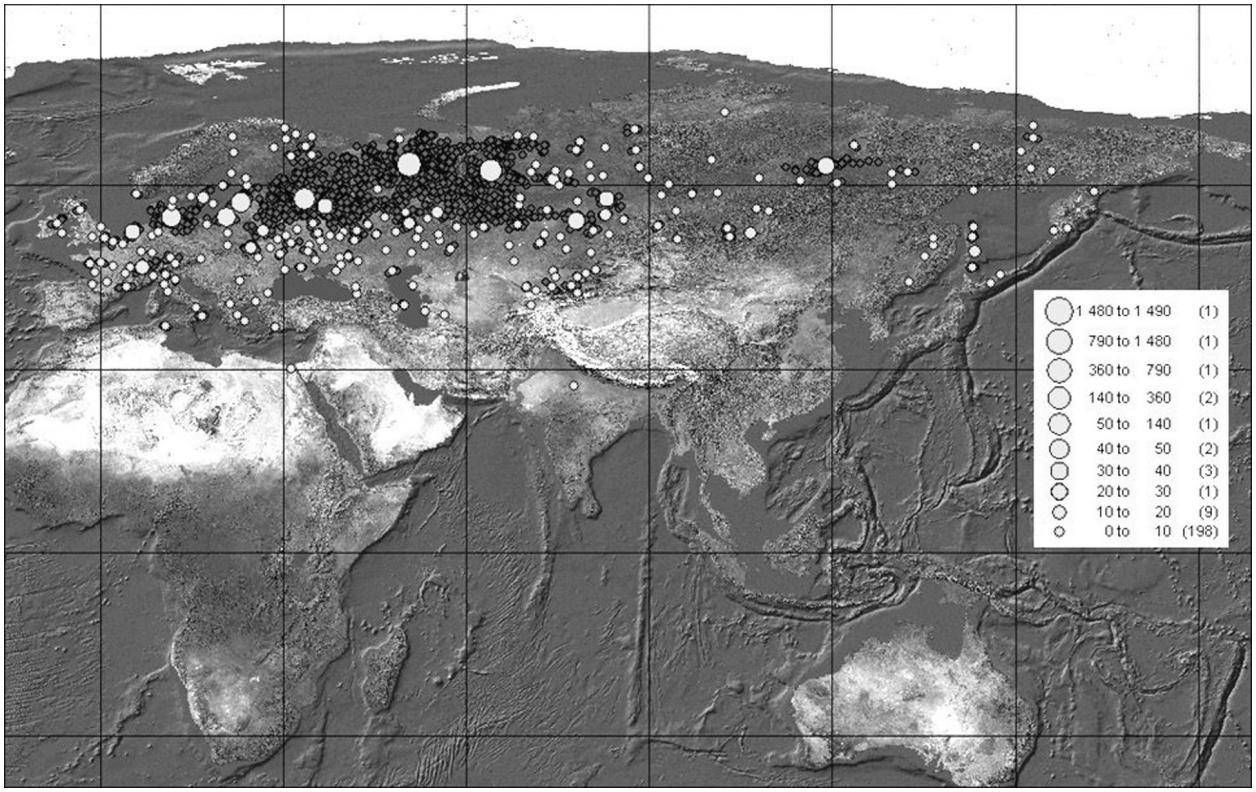

Рис. 9. Центры групп контрольных точек хохлатой чернети, построенных на основе ключевого расстояния в 100 км (указано светлыми кружками). Мелкие темные кружки – контрольные точки хохлатых чернетей. В легенде на рисунке показано, что размер светлых кружков отражает величину групп контрольных точек в агрегациях. Интервал цифр справа от кружков говорит об интервале размеров групп, которые обозначаются кружком данного размера. Числа в скобках – количество групп с указанным слева интервалом численности.

Fig. 9. Centres of groups (clusters) of tufted duck control points that were derived from the base of key distance of 100 km (open circles). Small dark dots represent control points of tufted ducks. Size of the open circles posed in the legend reflect number of control points in the aggregations. Interval of numbers to the right of open circles indicate on the group size span that are denoted with the circle of such size. Digits in parenthesis note the number of groups with the number span that pointed to the left of these digits.

Положение групп (кластеров) возвратов колец показывает, что среди речных уток наибольшую концентрированность возвратов демонстрируют кряква (*Anas platyrhynchos*) и чирок-свистунок (*Anas crecca*). Среди нырковых уток наиболее плотные агрегации возвратов образует белоглазый нырок (*Aythya nyroca*), что, видимо, связано с все большей фрагментацией ареала этого вида. Наибольшие концентрации возвратов среди нырковых образует хохлатая чернеть (Рис. 9).

Что касается экологии мест, где расположены контрольные точки, то кряквы в западной и центральной Европе оказались сильнее приурочены к глубоководным водоёмам, чем в восточной Европе. В северной части Западной Сибири кряквы также имеют более сильную тенденцию концентрироваться около глубоких вод, чем в восточной Европе. Подобные картины экологической приуроченности были составлены для ряда видов речных и нырковых уток. Оказалось, что резко снижающий численность в Европе красноголовый нырок (*Aythya ferina*) (Мищенко и Суханова [Mischenko and Sukhanova] 2020; Mischenko et al. 2020) именно в Европе на зимовках оказался наиболее «сухопутным» среди других нырковых уток примерно в той же степени, как речные утки – шилохвость и чирок-свистунок (Рис. 10).

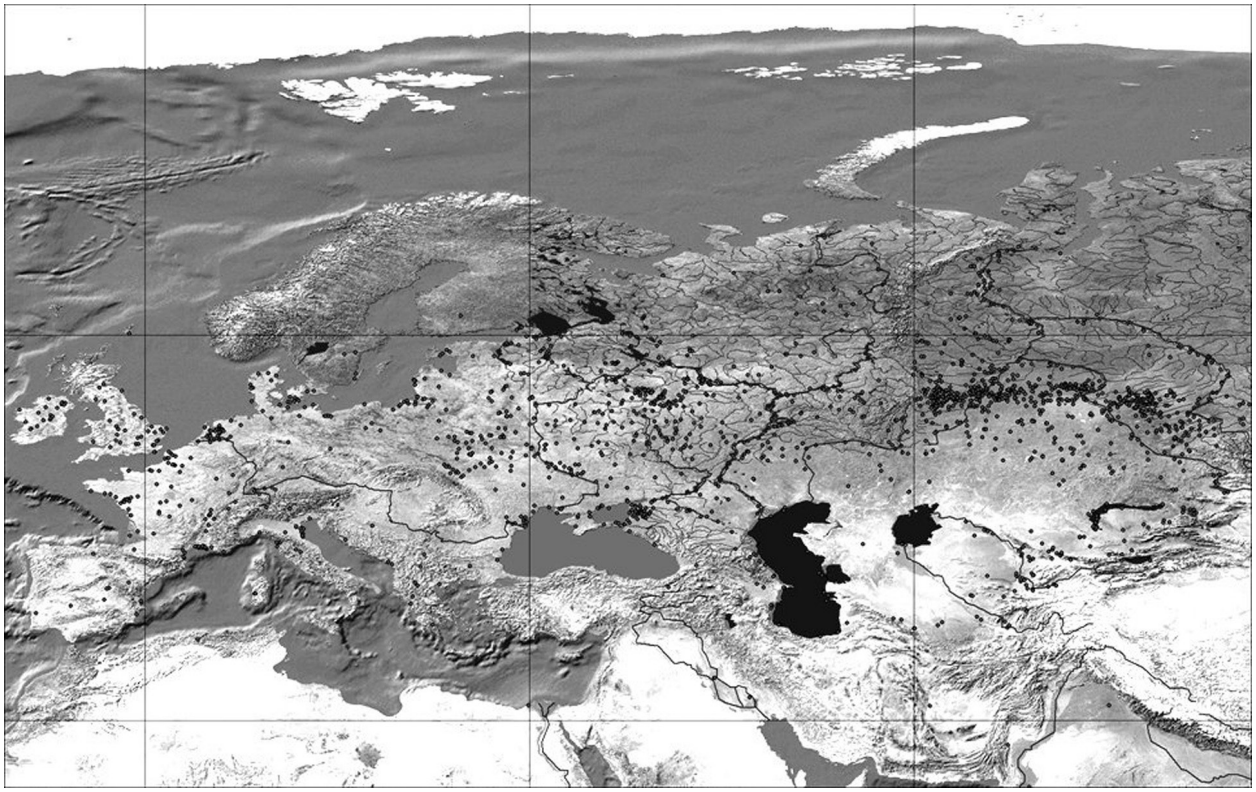

Рис. 10. Расположение контрольных точек (мелкие темные кружки) красноголовых нырков по отношению к рекам и берегам моря.

Fig. 10. Common pochard control point (small dark circles) position in connection to rivers and seashores.

ОБСУЖДЕНИЕ

Давно известно, что у утиных ареал обитания (области гнездования и зимовки) может быть разделен на серию географических популяций (Isakov 1967). Концепция географических популяций стала быстро развиваться и послужила основой современной концепции миграционных ареалов, по-английски “flyways” (Boere and Stroud 2006). Ввиду наличия разных переводов этого слова на русский язык необходимо детальнее определить это понятие. Прямой перевод этого слова звучал бы как «пролетный путь», однако для понятия данного термина это неверно, поскольку пролетные пути – лишь одна из трех составных частей flyway. Flyway включает в себя гнездовой ареал некоего оговоренного набора видов птиц или географической популяции одного вида птиц, зимовочный ареал и совокупность пролетных путей между ними, поэтому flyway – это не только пролетный путь, но и весь ареал, в пределах которого некая совокупность птиц гнездится, мигрирует и зимует. Верный перевод этого слова будет «миграционный ареал». Для обозначения пролетного пути как одиночной птицы, так и группы птиц есть другой термин: «migratory route».

В данном атласе мы используем тот же подход, т.е. на основе имеющихся данных по возвратам колец стараемся разделить популяции между собой. С точки зрения кольцевания птиц как отдельную популяцию мы рассматриваем область с контрольными точками более-менее пространственно обособленную от соседних подобных областей со своими контрольными точками. Точной процедуры для выделения популяций не разработано (точной процедуры, возможно, и не может быть), поэтому процесс выделения популяций в некоторой степени интуитивен и произволен. В данном атласе мы могли выделить только такие популяции, которые можно было вывести из имеющихся

данных по миграциям. Если каким-то образом получено больше данных, то это позволило бы не только точнее очертить границы популяций, но и обнаружить популяции, которые не видны при меньшем количестве данных. Это напрямую касается популяций на территории Европы, где много возвратов европейских центров кольцевания, и таким образом там удается выделить не видимые нам популяции. Если же данных совсем мало, как например, по северной обыкновенной гаге (*Somateria mollisima borealis*), то мы не можем отделить популяцию этого подвида от остальной части вида.

В некоторых европейских публикациях по популяциям утиных, например, Скотта и Роуза (Scott and Rose 1996), тот факт, что часть популяций нескольких видов уток, гнездящихся в западной Сибири и зимующих в западной Европе, огибает Уральские горы с юга во время как весенней, так и осенней миграции, не был принят во внимание вовсе. Это привело к опубликованию неверного деления данных видов на популяции (Scott and Rose 1996). Хорошо известно, что на весенней миграции из западной Европы утки летят практически прямо на восток до Урала, затем огибают эти горы (хотя они и не очень высокие), а затем уже в западной Сибири летят прямо на север. Осенью миграция проходит в обратном порядке (Кривенко [Krivenko] 1991). В нашем атласе при выделении географических популяций мы учитываем эту особенность миграции уток вместе с другими особенностями пространственного расположения контрольных точек разных видов.

Метод вычисления смертности, который мы применяем, в полном его виде (формулы вместе с графиками) оказался весьма перспективным, поскольку пригоден и для оценки степени благополучия популяции. Дело в том, что соотношение теоретической и реальной смертностей по годам позволяет дать заключение о состоянии популяции за период кольцевания и получения возвратов колец: уменьшается, стабильна или увеличивается численность рассматриваемой популяции. Если в течение периода, когда производилось кольцевание и получение возвратов колец от некоего вида (популяции), численность популяции была стабильна, то кривая теоретической смертности будет проходить близко по вершинам столбиков гистограммы реальной смертности (пример графика теоретической смертности и гистограммы реальной смертности приведен на Рис. 4). При этом различием между реальным и теоретическим числом выживших птиц по критерию χ^2 будет незначимым. Если хотя бы часть столбиков гистограммы на графике располагается выше теоретической кривой, это означает, что вид или популяция находится в хорошем состоянии, и численность ее растет. Если вершины столбиков реального количества выживших птиц в целой серии лет после кольцевания расположены значительно ниже теоретической кривой, это сигнализирует о том, что вид или рассматриваемая популяция находится в плохом состоянии, его численность снижается (подробнее см. у Харитонова [Kharitonov] 2017).

Опираясь на вышеописанные закономерности, можно сделать следующий шаг для оценки благополучия популяции: ввести (подобрать) численный критерий благополучия. Этот критерий, может быть еще не совсем точный, был выработан (Kharitonov 2020). Данный критерий даже позволяет сделать вывод об использовании рассматриваемой популяции водоплавающих по системе: 1) численность стабильна, изменение мер не требуется; 2) численность пошла вверх, можно открыть охоту или немного увеличить изъятие; 3) численность заметно растет, можно интенсифицировать охоту; 4) численность пошла вниз, охоту на этот вид (популяцию) необходимо закрыть; 5) численность резко падает, кроме закрытия охоты, требуются специальные меры вплоть до включения в Красную книгу (Kharitonov 2020).

После заключения о благополучии популяции применяемый нами подход позволяет сделать и еще один шаг: для случая, если популяцию можно эксплуатировать, удалось вывести уравнения, на основе которых возможно осуществить рациональное использование популяции. В зависимости от доли молодых птиц в осеннем учете на ключевых выборочных местах можно рассчитать долю птиц, которых можно отстрелять в рассматриваемом году. Уравнение выглядит так: HARVEST=(MYOUNG•JUV•0.33•(MYOUNG/MALL)+AD•MALL•0.33)•100%, где HARVEST – доля в процентах, которых можно

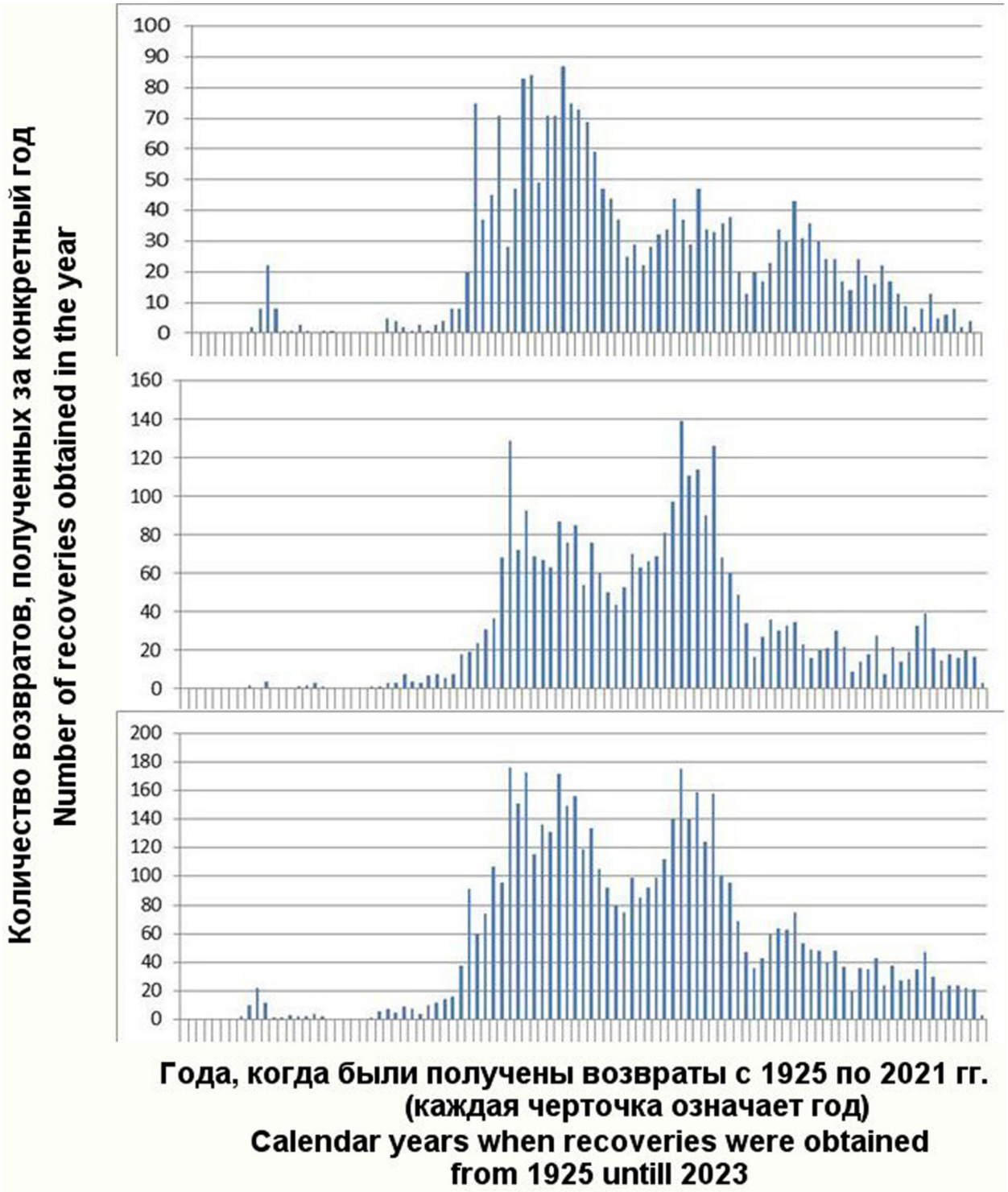

Рис. 11. Число возвратов по годам у хохлатой чернети (верхний график), красноголового нырка (средний график) и совместно у этих двух видов (нижний график).

Fig. 11. Number of recoveries along years in tufted duck (the upper chart), common pochard (the middle chart), and in the two species jointly (the lower chart).

отстрелять из данной популяции, MYOUNG – смертность молодых в первый год жизни, JUV – средняя доля молодых в осеннем учете, AD – средняя доля взрослых в осеннем учете, MALL – средняя смертность в популяции (Kharitonov 2020). Дальнейшая разработка метода показала, что вычислить норму отстрела можно и опираясь на данные ежегодных зимних учетов водоплавающих, которые проводятся в Европе: для этого надо знать численность рассматриваемого вида в текущую зиму и в прошлую. Затем по норме отстрела получаем число птиц, которых можно отстрелять в этом году. Это количество можно распределить по субъектам Российской Федерации, где проводится охота. Конечно, можно распределить и волюнтаристски, но если использовать научную основу, то на основе доли возвратов колец в каждой области мы вычисляем, какая часть из планируемого охотничьего отстрела может быть добыта в каждом регионе.

Наконец, на основе данных кольцевания обнаружено явление, которое еще предстоит изучить. Речь идет о межвидовой замещающей численности. Известно, что количество отстреливаемых птиц зависит от общей осенней численности вида и приплода в данном году, при этом работают популяционные механизмы саморегуляции численности (Михельсон и др. [Mihelsons et al.] 1977). Распределение возвратов колец среди близких видов показывает, что если, например, в какой-то год падает число отстрелянных красноголовых нырков, то в этот год возрастает число отстрелянных хохлатых чернетей. Полной компенсации не наступает, но происходит сглаживание колебаний численности (Рис. 11). Это также отражается на уменьшении коэффициента вариации числа возвратов колец: для красноголового нырка отдельно коэффициент вариации составляет 102.56, для хохлатой чернети – 107.69, для общей совокупности возвратов этих двух видов – 98.58.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на появление новых методов изучения миграций птиц, кольцевание птиц остается актуальным. Данные по кольцеванию и возвратам колец являются весьма ценным материалом, на основе которого можно изучать не только миграции, но и многие другие биологические особенности птиц. Подготавливаемый атлас имеет ряд стандартных разделов: карты миграционных перемещений птиц как в виде линий, соединяющих места кольцевания с местами встречи, так и в виде совокупности контрольных точек – мест «встречи» с птицами. Кроме стандартных сведений, которые обычно приводит любой атлас миграций, данный атлас приводит результаты ряда новых разработок и подходов. Предложен довольно простой способ выделения географических популяций водоплавающих, которые послужили основой для концепции миграционных территорий (flyways). Предлагаемый нами метод оценки смертности особей в популяциях и видах оказался проще метода, широко применяемого в программе MARK, при этом не менее точным. Этот метод начали применять даже в США (Varriano et al. 2020) – стране, в которой была изначально разработана упомянутая программа MARK. Оказалось, что наш метод вычисления смертности позволяет также на основе данных кольцевания оценить благополучие популяции и имеет практическое применение: он позволяет определить будущий характер управления конкретными популяциями и вычислить нормы отстрела охотничьих видов водоплавающих. В атласе обоснованы и приведены результаты двух новых подходов к изучению миграции: 1) обработка расположения контрольных точек на местности методами пространственной статистики; 2) рассмотрение экологических особенностей местности, где оказываются птицы на пути миграции. Данные кольцевания перспективны и с точки зрения проведения анализа, в частности анализа межвидовой динамики численности близких видов охотничьих водоплавающих птиц.

БЛАГОДАРНОСТИ

Использована база данных Научно-информационного центра кольцевания птиц ИПЭЭ РАН. Всемерную и неоценимую поддержку работе с атласом оказала французская ассоциация «Мигрирующие птицы западной Палеарктики (OMPO)» и ее исполнительный директор Александр Чайковский.

ЛИТЕРАТУРА

Boere G.C. and Stroud D.A. 2006. The Flyway concept: what it is and what it isn't. In: G.C. Boere, C.A. Galbraith and D.A. Stroud (Eds). Waterbirds around the world. A global overview of the conservation, management and research of the world's waterbird flyways. Edinburgh, UK: The Stationery Office: 40–47.

Burnham K.P. and Anderson D.R. 1998. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, 354 p.

Dobrynina I.N. and Kharitonov S.P. 2006. The Russian waterbird migration atlas: temporal variation in migration routes. In: G.C. Boere, C.A. Galbraith and D.A. Stroud (Eds). Waterbirds around the world. A global overview of the conservation, management and research of the world's waterbird flyways. Edinburgh, UK: The Stationery Office, 582–589.

Haldane J.B.S. 1955. The calculation of mortality rates from ringing data. Acta XI Congress International Ornithological. Basel: Stuttgard: 454–458.

Hinde R.A. 1975. Animal Behavior: A Synthesis of Ethology and Comparative Psychology. Mir, Moscow, 856 p. [In Russian].

Hupp J.W., Yamaguchi N., Flint P.L., Pearce J.M., Tokita K., Shimada T., Ramey A.M., Kharitonov S. and Higuchi H. 2011. Variation in spring migration routes and breeding distribution of Northern pintails *Anas acuta* that winter in Japan. *Journal of Avian Biology,* **42**(4): 289–300. https://doi.org/10.1111/j.1600-048x.2011.05320.x

Hupp J.W., Kharitonov S., Yamaguchi N.M., Ozaki K., Flint P.L., Pearce J.M., Tokita K., Shimada T. and Higuchi H. 2015. Evidence that dorsally mounted satellite transmitters affect migration chronology of northern pintails. *Journal of Ornithology,* **156**(4): 977–989. https://doi.org/10.1007/s10336-015-1218-1

Ilyichev V.D. (Ed.). 1979. Migration of birds of eastern Europe and northern Asia. Ciconiiformes – Anseriformes. Nauka, Moscow, 249 p. [In Russian].

Ilyichev V.D. (Ed.). 1989. Migration of birds of eastern Europe and northern Asia. Anseriformes. Nauka, Moscow, 260 p. [In Russian].

Ilyichev V.D. (Ed.). 1997. Migration of birds of eastern Europe and northern Asia. Anseriformes – dabbling ducks. Nauka, Moscow, 321 p. [In Russian].

Isakov Yu.A. 1967. MAR Project and Conservation of Waterfowl breeding in the USSR. In: Z. Zalverda (Ed.). Proceedings of the Second European Meeting on Wildfowl Conservation. Noordwijkaan Zee. The Netherlands. Ministry of Cultural Affairs. Recreation and Social Welfare. The Netherlands: 125–138.

Kharitonov S.P. 1997. Some methods of analysis of recoveries of ringed birds. In: C.D. Zykov (Ed.). Materials of the First Symposium on the Programme "Study of migratory bird populations and their trends in Russia" (St. Petersburg, 25–29.01.1997). Military Technical Publishing House, Moscow: 90–93. [In Russian].

Kharitonov S.P. 1999. "Recoveries rose" software. Bird Ringing Centre of Russia, Moscow.

Kharitonov S.P. 2002. Migration and some population parameters of the Gadwall *Anas strepera* in Europe and North Asia. Proceedings of the Programme: "Study of the Status and Trends of Migratory Bird Populations in Russia", Forth Issue, "World & Family" publishing house, Sankt-Petersburg: 123–142.

Kharitonov S.P. 2017. An assessment of the annual mortality rate and population demographics status in birds based on ring-recovery data. *Biology Bulletin,* **44**(9): 998–1006. https://doi.org/10.1134/s106235901708009x

Kharitonov S.P. 2020. Rational (sustainable) use of waterfowl resources: demographic status of the population and harvest rates. *Biology Bulletin,* **47**(7): 771–781. https://doi.org/10.1134/s1062359020070067

Kharitonov S.P. and Hupp J.W. 2014. Bird ringing and satellite tags: benefits and drawbacks of different methods of studying migration. In: Animal orientation and navigation. KMK Scientific Press Ltd, Moscow: 55. [In Russian].

Krivenko V.G. 1991. Waterfowl and their conservation. Agropromizdat, Moscow, 271 p. [In Russian].

Mihelsons H.A., Mednis A.A. and Blums P.N. 1977. Studying demography of breeding populations by ringing. In: V.D. Ilyichev (Ed.). Methods of studying bird migration. Nauka, Moscow: 46–61 [In Russian].

Mischenko A., Fox A.D., Švažas S., Sukhanova O., Czajkowski A., Kharitonov S., Lokhman Yu., Ostrovsky O. and Vaitkuvienė D. 2020. Recent changes in breeding abundance and distribution of the Common Pochard (*Aythya ferina*) in its eastern range. *Avian Research,* **11**(23): 2–14. https://doi.org/10.1186/s40657-020-00209-6

Mischenko A.L. and Sukhanova O.V. 2020. A review of the current condition of the Common Pochard populations in Russia and an analysis of the main negative factors. *Casarca*, **22**: 75–197. [In Russian].

Payevsky V.A. 1985. Demography of birds. Nauka, Leningrad, 288 p. [In Russian].

Plokhinsky N.A. 1978. Mathematical methods in biology. Moscow State Univ. Press, Moscow, 265 p. [In Russian].

Scott D.A. and Rose P.M. 1996. Atlas of Anatidae populations in Africa and Western Eurasia. Wetlands International Publication 41. Wetlands International, Wageningen, The Netherlands, 336 p.

Spina F., Baillie S.R., Bairlein F., Fiedler W. and Thorup K. (Eds). 2022. The Eurasian African Bird Migration Atlas. https://migrationatlas.org. EURING/CMS.

Van Toor M.L., Kharitonov S., Svazas S., Dagys M., Kleyheed E., Muskens G., Ottoson U., Zydelis R.

and Waldenstrom J. 2021. Migration distance affects how closely Eurasion wigeons follows spring phenology during migration. *Movement Ecology*, **9**, 61. https://doi.org/10.1186/s40462-021-00296-0

Varriano S., Mallon J.M., Folta C., Coulibaly H., Krajcir K.J., McClung M.R., Fagan W.F. and Moran M.D. 2020. Transfer of nitrogen by migratory birds in the African-Western Eurasian Flyways. *Animal Migration*, **7**(1): 52–57. https://doi.org/10.1515/ami-2020-0101

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

Zemitis L.A. 1987. Using microcalculator "Elektronika BZ-34" for analysis of ornithological data. In: V.E. Sokolov and I.N. Dobrynina (Eds). Ringing and marking of animals. 1983-1984. Nauka, Moscow: 69–80 [In Russian].