

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2011
XX



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
700
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х

Экспресс-выпуск • Express-issue

2011 № 700

СОДЕРЖАНИЕ

- 2135-2155 Географическая изменчивость линек белой
трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*.
1. Постювенальная линька.
В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ
- 2156-2159 Влияние способа развески искусственных
гнездовых на некоторые популяционные
показатели у мухоловки-пеструшки
Ficedula hypoleuca. Б. Д. КУРАНОВ
-

Редактор и издатель А. В. Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Санкт-Петербург 199034 Россия

Р у с с к и й о р н и т о л о г и ч е с к и й ж у р н а л
T h e R u s s i a n J o u r n a l o f O r n i t h o l o g y
Published from 1992

V o l u m e X X
Express-issue

2011 № 700

CONTENTS

2135-2155 Latitudinal variation of moult in the white
wagtail *Motacilla alba dukhunensis*.

1. Post-juvenile moult.

V . N . R Y Z H A N I V S K Y

2156-2159 Influence of placement of nest boxes on some
population parameters in pied flycatcher
Ficedula hypoleuca. B . D . K U R A N O V

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
St. Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Географическая изменчивость линек белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*.

1. Постювенальная линька

В.Н.Рыжановский

Вячеслав Николаевич Рыжановский. Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 марта, д. 202, Екатеринбург, 620144, Россия. E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru

Поступила в редакцию 15 сентября 2011

Область гнездования белой трясогузки *Motacilla alba* включает всю Европу, практически всю Азию, значительную часть Африки и северо-западную часть Северной Америки. В пределах столь обширной территории выделяют до 14 подвигов (Гладков 1954). Западную Сибирь, Урал, Казахстан и Северный Кавказ населяет западносибирская белая трясогузка *Motacilla alba dukhunensis* Sykes 1832, Восточную и Западную Европу – номинальный подвид *Motacilla alba alba* Linnaeus 1758. Биология и экология номинального подвида изучена достаточно полно, включая линьку, которой посвящён ряд специальных публикаций (Sammalisto 1961; Кукиш 1974; Jukema, Ripma 1984; Яковлева и др. 1987, Афанасьева, Рымкевич 1990).

Изучением западносибирской трясогузки занимались преимущественно уральские орнитологи с публикацией материалов в повидовых очерках монографий (Данилов и др. 1984; Рябицев 2003; Коровин 2004). Линьку птиц этого подвида в природе и в экспериментальных условиях изучал автор настоящей статьи (Рыжановский 1997, 2006, 2007). Найдены отличия в процессе регенерации оперения белых трясогузок полуострова Ямал и Приобской лесотундры от птиц, гнездящихся в северной тайге, связанные с особенностями фотопериодической регуляции сроков начала и темпов линьки. Изучение белых трясогузок, гнездящихся на Среднем Урале, выявило отличия линьки этих птиц от северотаёжных и тундровых, т.е. существование географической изменчивости процесса смены оперения. Поскольку линька контролируется фотопериодом (соотношением длин светлой и тёмной фаз суток), который определяется широтой местности, а районы наших наблюдений, отлова птиц в природе и набора птиц для экспериментов находятся на одной долготе, и птицы принадлежат одному подвиду, то появилась возможность рассмотреть широтную изменчивость линного процесса в «чистом виде».

Это и сделано в настоящей работе, состоящей из двух сообщений. В первом рассматривается постювенальная линька, во втором – предбрачная и послебрачная линьки белой трясогузки подвида *М. а.*

dukhunensis. Эти статьи были переведены на английский язык и опубликованы в журнале «Avian ecology and behaviour» (2010, 2011).

Материал и методы

Линьку северных белых трясогузок в природе изучали (рис. 1, точки 1-8) в 1977-1989 годах в Ямало-Ненецком национальном округе: в окрестностях города Лабытнанги (5), на Полярном Урале в долине реки Собь (6), на Южном Ямале в среднем течение реки Хадытаяха (4); линьку среднеуральских белых трясогузок изучали в Свердловской области (8) в 2004-2009 годах. В первом районе птиц отлавливали паутинными сетями и большой ловушкой, в других – сетями и лучками. Описание состояния оперения и выделение стадий линьки проводили по известной методике (Носков, Рымкевич 1977). В Ямало-Ненецком округе описана постювенальная линька 114 трясогузок, в Свердловской области – 65. Среднесезонные даты начала, окончания, длительности линьки в природе определяли по уравнениям регрессии (Pimm 1976), используя программу Microsoft® Excel 2002.

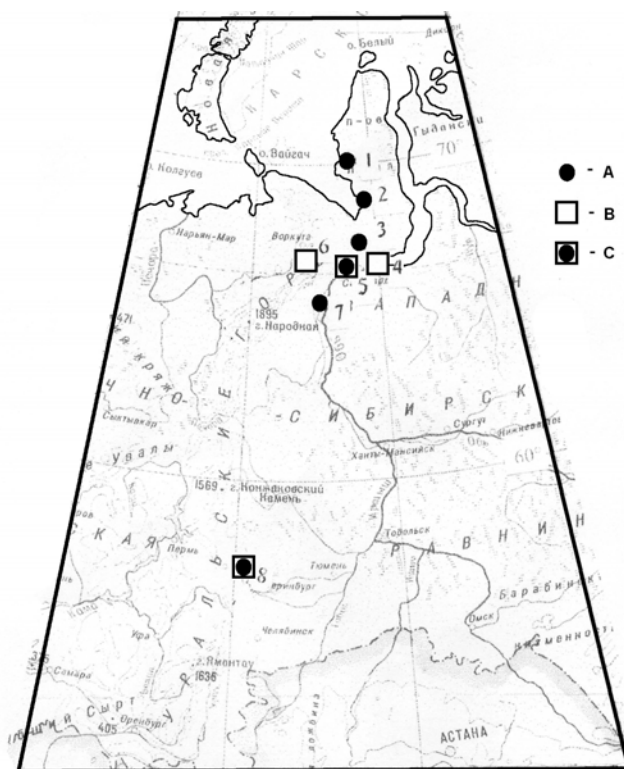


Рис. 1. Районы набора птенцов белых трясогузок для экспериментальных исследований (А), районы отлова птиц сетями и ловушкой (В), районы отлова и набора птенцов (С).

Координаты: 1 – 70°30' с.ш., 68°40' в.д.; 2 – 68°20' с.ш., 68°30' в.д.; 3 – 67° с.ш., 66°30' в.д.; 4 – 67° с.ш., 67°30' в.д.; 5 – 66°40' с.ш., 66°40' в.д.; 6 – 66°50' с.ш., 66°30' в.д.; 7 – 65°40' с.ш., 65°30' в.д.; 8 – 57°20' с.ш., 60°10' в.д.

В эксперименте изучали линьку белых трясогузок, выкормленных искусственно с 8-12-дневного возраста в разных фотопериодических условиях. В первые дни рацион птенцов включал свежие муравьиные коконы и личинки мучного хруща, позднее в него добавляли куриные яйца, тёртую морковь, творог, витамины и минеральные добавки. Период искусственного выкармливания продолжался 1-2 недели; некоторые слётки начинали самостоятельно кормиться в возрасте 15-16 дней, большинство – в возрасте 18-20 дней.

Птенцов белой трясогузки набирали на Среднем (Рис. 1, 1) и Южном (2) Ямале, в долине реки Лонготъеган (3), в Нижнем Приобье: в окрестностях Лабытнанги (5) и посёлка Войкар (7), а также в Свердловской области (8). Расстояние между южной и северной точками взятия птиц достигает 1500 км при незначительном отклонении от средней по меридиану. В общей сложности до окончания постювенальной линьки, в течение 1.5-2.5 месяцев передержано свыше 130 птиц, взятых из гнёзд в возрасте 8-12 дней. Фотопериодические режимы, при которых содержали трясогузок летом, зависели от района, где набирали птиц. Трясогузок со Среднего Ямала выкармливали и содержали до конца августа при 24С:0Т. Это естественный фотопериод арктических тундр Северного Ямала. Затем птицы переводились на фотопериод широты Полярного круга, где находилась экспериментальная база (стационар Октябрьский, окрестности Лабытнанги). Птиц с Южного Ямала (1999 и 2000 годы) также содержали при круглосуточном освещении и при фотопериоде 12С:12Т (короткий день), а птиц из долины Лонготъегана (1999 год) – только при 24С:0Т. Трясогузок из гнёзд, найденных в окрестностях Лабытнанги, выкармливали при короткодневном фотопериоде 14С:10Т; при круглосуточном освещении 24С:0Т до конца августа (в 1986 году) или до окончания линьки (в 2000-2006 годах) и при естественном фотопериоде района (круглосуточный день до второй декады июля с последующим сокращением светлой фазы на 5-7 мин в 1 сут). Птиц из окрестностей посёлка Войкар выкармливали и содержали до окончания линьки только при круглосуточном дне.

Среднеуральских трясогузок делили на группы длиннодневного, естественного и короткодневного фотопериодов. Трясогузок первой группы выкармливали и содержали до начала августа при 22С:2Т, затем лампы горели до полуночи. Длина дня сокращалась на 1 ч за месяц против 2 ч естественного фоторежима и, например, 30 августа тёмная фаза продолжалась свыше 6 ч при 10 ч в природе. Птенцы группы естественного дня выкармливались при длине дня, близкой к 18 ч (18С:6Т), линьку они начинали при длине дня, близкой к 17 ч (первая декада июля) и заканчивали при длине дня, близкой к 14 ч (конец августа). Птиц групп короткого дня выкармливали и содержали до конца линьки при 14С:10Т и 11С:13Т. Не всех птиц удалось передержать до окончания линьки, некоторые улетали из клеток или гибли, поэтому выборки сокращались. До начала линьки оперение молодых птиц осматривали и описывали через день, позднее – раз в 3-5 дней. Для лучшего отличения перьев новой генерации от старой птицы окрашивались спиртовым раствором родамина.

При обработке материалов применялись общепринятые методы статистики (Statistika 6.0). Для определения достоверности различий возраста начала линьки и темпов линьки применяли однофакторный дисперсионный анализ с последующим оцениванием попарных различий методом Шеффе. Дополнительно, при достаточном больших выборках, применяли *t*-критерий Стьюдента. Для сопоставления полноты постювенальной линьки (количества заменяемых перьев) при разных фотопериодических условиях и из разных районов использовали полуколичественные показатели: перья отдела линяют у всех, у большинства, у некоторых. Поскольку отличия в полноте наиболее выражены на крыловой птерилии, где регистрировали каждое сменившееся перо, проведено количественное сравнение полноты линьки этой птерилии. Каждому сменившемуся перу присваивали 1 балл. В отделах, содержащих мелкие перья (верхние кроющие пропатагиальной складки, верхние и нижние кроющие кисти), при полной смене кроющих присваивалось 10 баллов, при частичной – 5. Поскольку перья линяют симметрично на левой и правой стороне, суммировали баллы одной стороны. Максимальный зарегистрирован-

ный нами балл для крыла при замене всех третьестепенных маховых равен 76. Баллы рассчитывались для каждой особи, затем определялось среднее и оценивалась статистическая значимость отличий от других групп при помощи непараметрического аналога дисперсионного анализа – метода Краскела-Уоллиса. Различия считали значимыми при $P \leq 0.05$.

Результаты

Западносибирские белые трясогузки, как и трясогузки номинального подвида, в гнездовой части ареала в первый год жизни имеют постювенальную линьку, которую можно разделить на 6 этапов, или стадий примерно равной длительности со следующими признаками (табл. 1). Линька начинается (1-я стадия) одновременно на груди, спине и на крыле. Причём у большинства особей замена верхних кроющих пропатагиальной складки на крыле начинается несколько раньше (на 1-2 дня) замены кроющих брюшной и спинной птерилий. На 2-й стадии в линьку вступают кроющие плеча, бедра, может начаться линька кроющих лобно-затылочного отдела головной птерилии, верхних и нижних кроющих кисти. 3-я и 4-я стадии отличаются интенсивной линькой всех отделов головы и туловища и крыловой птерилии. На 5-й стадии растущие перья наблюдаются только на голове и туловище, на 6-й – продолжают расти и разворачиваться кроющие грудного отдела брюшной птерилии, заканчивается рост оперения других отделов туловища. При анализе широтной изменчивости линного процесса имеет смысл анализировать три параметра: полноту линьки, возраст начала линьки, длительность линьки

Полнота линьки. По окончанию постювенальной линьки птицы надевают смешанный первый зимний наряд, состоящий из юношеских маховых крыла (всех или почти всех), крылышка, рулевых (всех или почти всех) и сменившихся в результате линьки большинства кроющих крыла и туловища. На Ямале, в Нижнем Приобье и на Среднем Урале мы не ловили особей, заменяющих центральные рулевые. Однако среди птиц, выкормленных при естественной для района вылупления длине дня (24С:0Т) линька центральных рулевых найдена у 1 особи из 26 (3.8%) трясогузок со Среднего и Южного Ямала. Подобная полнота найдена у 6 из 51 (11.7%) птиц окрестностей Лабытнанги при 24С:0Т. У 8 птиц из окрестностей Войкара рулевые при 24С:0Т не линяли. Из 8 среднеуральских трясогузок, выкормленных и передержанных при 22С:2Т, центральные рулевые заменила 1 особь. У птиц Южного Ямала и окрестностей Лабытнанги при коротком дне (12С:12Т; 14С:10Т) наблюдали сокращение полноты линьки хвостовой птерилии за счёт полного или частичного сохранения юношеских верхних и нижних кроющих рулевых, но у среднеуральских птиц при 11С:13Т и 14С:10Т кроющие хвоста заменялись полностью. Линька

Таблица 1. Стадии, последовательность и полнота постовенальной линьки западносибирской белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*

Птерилии, участки птерилий	Стадии линьки						Полнота Линьки
	1	2	3	4	5	6	
Головная	—	□	■	■	■	□	X
Брюшная	□	■	■	■	■	■	+
Спинная	□	■	■	■	■	□	+
Плечевая	—	■	■	■	■	□	X
Бедренная	—	□	■	■	■	□	X
Голенная	—	—	■	■	■	—	X
Анальная	—	—	■	■	■	—	X
Рулевые	—	—	—	□	—	—	+
ВКХ	—	—	□	■	■	—	X
НКХ	—	—	■	■	■	—	X
Первостепенные маховые	—	—	—	—	—	—	-
Второстепенные маховые	—	—	—	—	—	—	-
Третьестепенные маховые	—	—	—	□	—	—	+
БВКПМ	—	—	—	—	—	—	-
СВКПМ	—	—	—	—	—	—	-
БВКВМ	—	—	□	□	—	—	+
СВКВМ	—	—	□	■	—	—	X
МВКВМ	—	□	□	■	—	—	X
ВКПроп	■	■	□	—	—	—	X
КК	—	—	—	—	—	—	-
МАл	—	—	—	—	—	—	-
КАл	—	□	■	□	—	—	X
ВКК	—	□	■	—	—	—	+
НКК	—	□	■	□	—	—	+
БНКПМ	—	—	—	—	—	—	-
СНКПМ	—	—	□	□	—	—	+
БНКВМ	—	—	—	□	—	—	+
СНКВМ	—	□	□	□	—	—	+
НКТМ	—	—	□	■	□	—	X
Аптерии	—	□	■	■	—	—	X

Обозначения: ■ — линяет у всех, □ — линяет у части; X — линяют все перья отдела, (+) — линяют часть перьев отдела, (-) — не линяют.

Полные названия птерилий: ВКХ — верхние кроющие хвоста, НКХ — нижние кроющие хвоста, БВКПМ — большие верхние кроющие первостепенных маховых, СВКПМ. — средние верхние кроющие первостепенных маховых, БВКВМ — большие верхние кроющие второстепенных маховых, СВКВМ — средние верхние кроющие второстепенных маховых, МВКВМ — малые верхние кроющие второстепенных маховых, ВКПроп — верхние кроющие пропатагиальной складки, КК — карпальное кроющее, МАл — маховые крылышка, КАл — кроющие крылышка, ВКК — верхние кроющие кисти, НКК — нижние кроющие кисти, БНКПМ — большие нижние кроющие первостепенных маховых, СНКПМ — средние нижние кроющие первостепенных маховых, БНКВМ — большие нижние кроющие второстепенных маховых, СНКВМ — средние нижние кроющие второстепенных маховых, НКТМ — нижние кроющие третьестепенных маховых.

18-го махового зарегистрирована у 2 из 5 птиц, взятых из гнезда на Среднем Ямале и содержащихся при 24-часовом дне, у 3 из 64 птицы окрестностей Лабытнанги при 24С:0Т заменилось 17-е маховое, а у 6 из 7 среднеуральских птиц при 22-часовом дне заменялись все третьестепенные маховые.

Широтные и фотопериодические различия в количестве заменяемых контурных перьев наблюдаются на большинстве птерилий, но в наибольшей мере они проявляются на крыле. На рисунке 2 представлены схемы полноты линьки крыла из разных районов и при разных световых режимах, в таблице 2 приводятся средние баллы полноты линьки. При круглосуточном дне, который является естественным для трясогузок Южного и Среднего Ямала, длиннодневным для птиц окрестностей Лабытнанги и Войкара, наблюдалась замена всех средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых, верхних кроющих пропатагиальной складки, кроющих крылышка, верхних и нижних кроющих кисти, средних нижних кроющих второстепенных маховых и нижних кроющих третьестепенных маховых. У части птиц Среднего Ямала и Лабытнанги, как показано выше, отмечена замена одного-двух третьестепенных маховых. Южоямальные птицы отличались от птиц Лабытнанги и Войкара меньшей полнотой линьки крыла статистически значимо (t -критерий), тогда как отличия южоямальных от среднеямальных трясогузок и птиц из долины реки Лонготъеган были незначимы. Также незначимы отличия в полноте линьки птиц Лабытнанги от птиц Войкара: у первых линька внутренних больших верхних кроющих регистрировалась у части передержанных птиц, у вторых – у всех птиц. Полнота линьки крыла у среднеуральских трясогузок при 22С:2Т значимо больше, чем у всех северных птиц при 24С:0Т. По критерию Краскелла-Уоллиса значимые различия выявлены при сравнении трёх длиннодневных объединённых групп трясогузок Южного и Среднего Ямала, Лабытнанги и Войкара и птиц Среднего Урала ($H = 27.343$, $P = 0.0172$).

По реакции полноты на короткодневные режимы трясогузки Южного Ямала при 12С:12Т незначимо отличались от трясогузок из Лабытнанги (14С:10Т) при высокой значимости отличий в полноте линьки от соответствующих групп 24С:0Т. Среднеуральские птицы группы 14С:10Т заменили значимо больше кроющих крыла, чем трясогузки из Лабытнанги при таком же световом режиме; значимо больше, чем среднеуральские при 11С:13Т; значимо меньше, чем среднеуральские при 22С:2Т. Значимы отличия полноты между ямальскими (12С:12Т) и среднеуральскими (11С:13Т) птицами. В обеих группах заменялось небольшое число мелких перьев, но у среднеуральских трясогузок перелиняли только верхние кроющие пропатагиальной складки, а у ямальских – ещё и кроющие кисти.

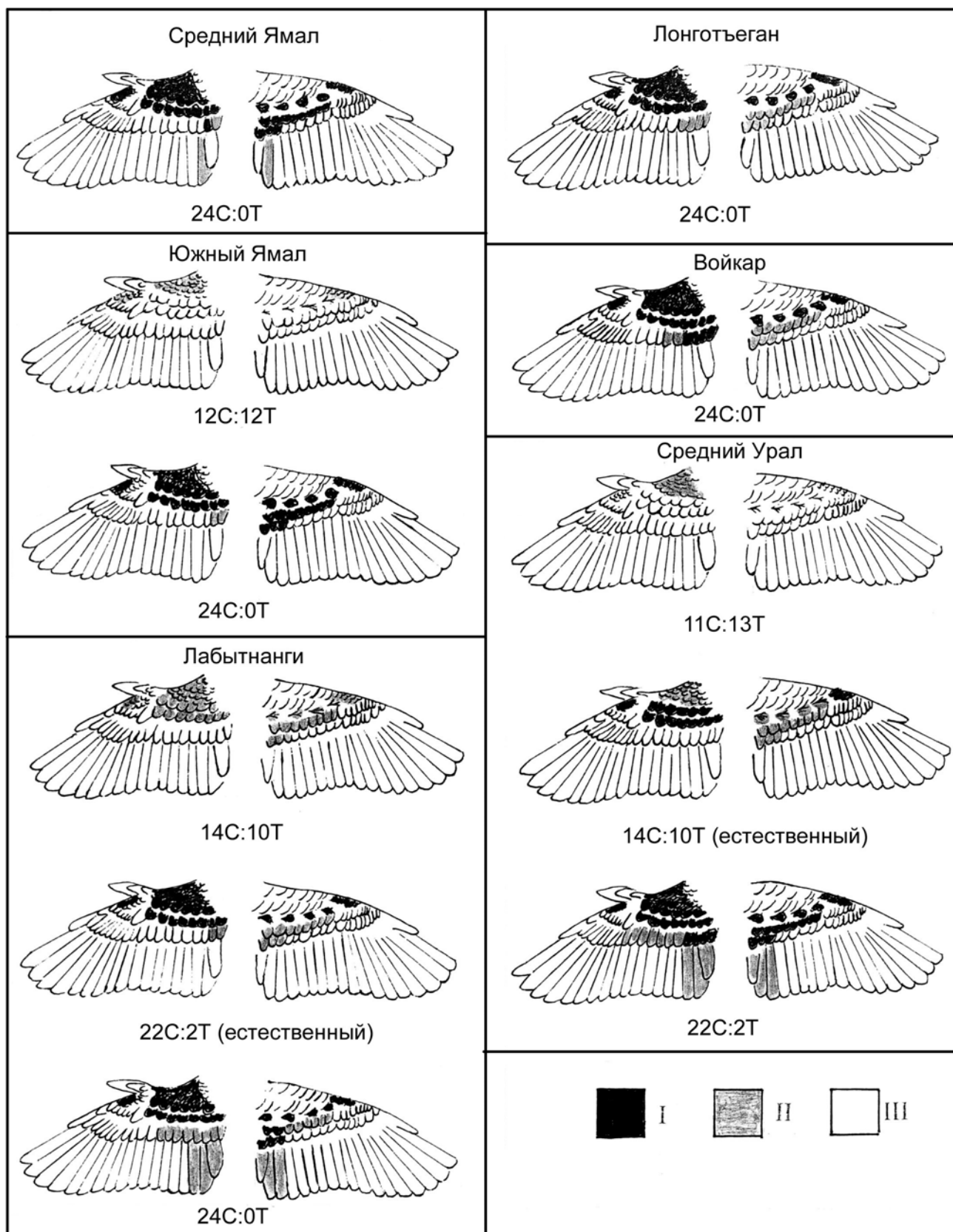


Рис. 2. Полнота поствовенальной линьки крыла трясогузок на Среднем Ямале при 24C:0T (1); на Южном Ямале при 12C:12T (2a) и 24C:0T (2b); в долине р. Лонготъеган при 24C:0T (3); в окрестностях Войкара при 24C:0T (4); в окрестностях Лабытнанги при 14C:10T (5a) и (5b); на Среднем Урале при 11C:13T (6a), 14C:10T (6b), 22C:0T (6c).

Слева – верх крыла, справа – низ крыла.

Обозначения: I – линияет у всех, II – линияет у части, III – не линияет

Таблица 2. Возраст (число дней от вылупления), длительность (число дней), полнота (баллы) постояннальной линьки белых трясогузок при разных фотопериодах у птиц разных районов

Район	Фотопериод	Возраст начала линьки		Длительность линьки		Полнота линьки	
		N	$\lim$ $M \pm m$	N	$\lim$ $M \pm m$	N	$\lim$ $M \pm m$
Средний Ямал 70°30' с.ш.	24C:0T	5	$30 - 32$ 30.9 ± 0.4	5	$44 - 47$ 45.2 ± 0.6	5	$62 - 67$ 64.6 ± 0.9
Южный Ямал 68°20' с.ш.	12C:12T	8	$25 - 28$ 26.8 ± 0.5	5	$25 - 31$ 28.1 ± 0.4	8	$20 - 30$ 25.0 ± 2.6
Южный Ямал 68°20' с.ш.	24C:0T	21	$26 - 34$ 29.1 ± 0.6	17	$38 - 70$ 50.1 ± 2.1	17	$60 - 65$ 63.0 ± 0.3
Лонготъеган 67° с.ш.	24C:0T	5	$33 - 41$ 37.4 ± 1.3	3	$38 - 47$ 43.3	5	$60 - 63$ 62.2 ± 0.8
Лабитнанги 66°40' с.ш.	14C:10T	13	$24 - 27$ 26.1 ± 0.5	8	$35 - 37$ 36.3 ± 0.8	6	$13 - 40$ 28.0 ± 2.1
Лабитнанги 66°40' с.ш.	24C:0T сокращающийся день	9	$28 - 32$ 30.2 ± 0.4	8	$47 - 56$ 51.2 ± 2.1	9	$62 - 64$ 63.0 ± 0.4
Лабитнанги 66°40' с.ш.		64	$26 - 43$ 30.5 ± 0.2	42	$40 - 80$ 57.7 ± 1.5	54	$60 - 70$ 64.9 ± 0.3
Войкар 65°40' с.ш.	24C:0T	8	$32 - 38$ 35.5 ± 0.8	8	$43 - 51$ 47.1 ± 1.0	8	$60 - 70$ 68.0 ± 1.0
Средний Урал 58° с.ш.	11C:13T	5	$26 - 28$ 27.0 ± 0.4	5	$27 - 33$ 29.3 ± 1.5	8	$10 - 15$ 12.3 ± 0.5
Средний Урал 58° с.ш.	14C:10T	5	$31 - 33$ 32.2 ± 0.2	3	$38 - 43$ 40.3	5	$44 - 64$ 55.4 ± 3.2
Средний Урал 58° с.ш.	17C:7T сокращающийся день	4	$34 - 38$ 35.7 ± 1.1	2	$43, 44$	4	$53 - 58$ 54.7 ± 1.3
Средний Урал 58° с.ш.		7	$35 - 54$ 41.5 ± 3.6	5	$36 - 46$ 42.2 ± 2.5	5	$70 - 76$ 73.6 ± 1.2

Следует также отметить, что полнота линьки трясогузок из окрестностей Лабытнанги, передержанных при естественном, сокращающемся от 24С:0Т фотопериоде, не отличается от полноты птиц Южного и Среднего Ямала при естественном (на этих широтах круглосуточном) дне, но достоверно выше полноты линьки птиц Среднего Урала при естественном дне. Выявлены также значимые по критерию Краскелла-Уоллиса различия в полноте линьки белых трясогузок при естественном дне групп Южного Ямала, Лабытнанги и Среднего Урала ($H = 8.424$, $P = 0.0148$).

Возраст начала линьки является важнейшей характеристикой линного процесса. У воробьиных умеренных широт замена оперения может начаться в возрасте от 16 до 70 дней (Рымкевич и др. 1990), в Субарктике – от 18 до 64 дней (Рыжановский 1997). Лимиты видоспецифичны и определяются типом контроля: фотопериодический или эндогенный.

Западносибирские белые трясогузки экспериментальных групп в зависимости от фотопериодических условий и района рождения начинали линьку через 25-54 дня после вылупления. Выявлены отличия между птицами из разных районов как в возрасте начала линьки, так и в типе контроля. Для среднеуральских трясогузок установлен фотопериодический контроль сроков начала линьки: чем короче световой день, тем раньше она начинается: при 11С:13Т в возрасте 27.0 ± 0.4 сут, а при 22С:2Т – 41.5 ± 3.6 сут (табл. 2). Различия в возрасте начала линьки статистически значимы даже при сопоставлении фоторежимов 11С:13Т и 14С:10Т. Но южоямальские трясогузки при 12С:12Т и при 24С:0Т начинали линьку практически в одном и том же возрасте (различия между группами не значимы). Не значимы различия между группами 24С:0Т Южного и Среднего Ямала, но птицы из долины Лонготъегана при фотопериоде 24С:0Т начали линьку значимо позднее, чем ямальские птицы при полярном дне. Таким образом, сроки начала линьки наиболее северных (ямальских) трясогузок контролировались эндогенно, а у трясогузок Лонготъегана, видимо, фотопериодом. Проведенный post-hoc анализ методом Шеффе показал, что выборка трясогузок со Среднего Урала значимо ($F = 12.563$, $P = 0.000061$) отличается от ямальских и приобских трясогузок по времени начала линьки при длиннодневном фотопериоде, при статистической незначимости различий между последними.

При анализе линьки птиц, родившихся в окрестностях Лабытнанги (табл. 2) также напрашивается вывод о фотопериодическом контроле её сроков (линька начиналась в возрасте 24-43 дней), что не совсем правильно. В 1986 и 2000-2005 годах из района Лабытнанги при 24С:0Т были выкормлены 64 слётка из 20 выводков. Выводки разделились на две группы (табл. 3): начинающие линьку в возрасте старше

32 дней (5 выводков, средний возраст начала линьки 36.5 ± 0.7 сут), как птицы Войкара и Среднего Урала, и птиц, начинающих линьку как ямальские трясогузки, в возрасте моложе 32 дней (15 выводков, средний возраст начала линьки 28.6 ± 0.3 сут). К первой группе относится также выводок из долины Лонготъегана. Таким образом на широте Полярного круга происходит не просто переход от эндогенного контроля к фотопериодическому, но совместное обитание здесь групп белых трясогузок с разным типом контроля линьки.

Таблица 3. Возраст (число дней от вылупления) начала постювенальной линьки у белых трясогузок из окрестностей Лабытнанги в пределах отдельных выводков при фотопериоде 24С:0Т

Год	Возраст, сут																			М
	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	
1986									1	1		1								34.3
1986									1				2	1					1	38.0
2000			2	2																28.0
2000						2	1	3	1											31.4
2001			2		1	1														28.5
2001							2													31
2001				2	1	1														28.7
2002												2								36
2002										1										35
2002				1		1														29
2002							1	2												31.7
2002						3		1												30.5
2003		2																		26
2003				3		1		1												29.2
2003		2																		26
2003		1	2				1													27.7
2004									2					1		2				36.8
2005		2																		26
2005		1						1												26

Примечание: Каждая строка – отдельный выводок, включавший от 2 до 7 слётков; М – средний возраст начала линьки для одного выводка; курсивом выделены выводки бореальной популяции; (Из: Рыжановский 2008).

Темпы линьки. При фотопериоде 12С:12Т трясогузки Южного Ямала (табл. 2) заменяли оперение за 28.1 ± 0.4 сут; при фотопериоде 14С:10Т линька трясогузок из окрестностей Лабытнанги продолжалась 36.3 ± 0.8 сут. При сокращающемся естественном дне широты Полярного круга линька продолжалась 51.2 ± 2.1 сут. При круглосуточном освещении линька ямальских и нижеобских птиц продолжалась 38-80 сут, т.к. условия содержания птиц при фотопериоде 24С:0Т на завершающих этапах линьки отличались в разные годы. В опытах 1986, 1990 и

1999 годов птиц групп 24С:0Т с конца августа переводили на быстро сокращающийся (10 мин/сут) фотопериод, имитируя световой режим арктических островов. Линька трясогузок со Среднего и Южного Ямала (тундровая популяция) в таких условиях продолжалась, в среднем, одинаковое время – 45.2 ± 0.6 и 47.5 ± 4.6 сут. Столько же (38-47, в среднем 43.3 сут) линяли белые трясогузки из долины реки Лонготъеган, отнесенные по возрасту начала линьки к бореальной популяции. Трясогузки из Лабытнанги, отнесенные по возрасту начала линьки к бореальной популяции, при естественном сокращающемся дне линяли незначимо дольше, чем ямальские птицы.

Начиная с 2000 года птиц содержали при фотопериоде 24С:0Т до окончания линьки. В 2000 году содержание 5 птиц с Южного Ямала выявило значительный разброс данных: три трясогузки линяли не дольше, чем в предыдущем году: 50, 53, 57 сут, но линька двух птиц растянулась на 68 и 70 сут. Особенностью линьки последних птиц была её двухэтапность. Через 35-40 дней после начала линьки состояние оперения свидетельствовало о скором завершении процесса, как и у других птиц этого выводка. Но вместо этого по периферии брюшной и спинной птерилий начинала рост новая порция перьев, вследствие чего окончание линьки затянулось. (В природе периферические ряды, выросшие в период дорастания, сменяются в ходе предбрачной линьки). Трясогузки из Лабытнанги в 2000 году линяли 49-80 сут. Двухэтапности не отмечено, но вторая половина линного процесса у одного выводка была затянута – птицы линяли 65-80, в среднем 72 сут, у второго выводка продолжительность линьки была обычной (50 и 52 сут). В 2001 году при фотопериоде 24С:0Т трясогузки из Лабытнанги ($n = 10$) заменяли оперение за 40-47 сут, т.е. не дольше, чем птицы со Среднего и Южного Ямала. В 2003 году при круглосуточном освещении до конца линьки передержано 12 трясогузок. Продолжительность линьки у этих птиц существенно различалась. Три особи заменили оперение за 50-53 сут; одна – за 80 при линьке в два этапа. Остальные линяли от 58 до 70 сут. В пределах выводка различия в длительности достигали 15-20 дней. В 2004 году птицы из Лабытнанги закончили смену оперения через 52-65 сут после начала линьки, а в 2005 году – через 34-49 сут. Белые трясогузки из окрестностей посёлка Войкар линяли 45-50 сут (табл. 2).

Среднеуральские трясогузки при 11-часовом дне линяли 27-33, в среднем 29.3 сут; при длине дня более 14 ч (14С:10Т, 17С:7Т, 22С:2Т) заменяли оперение за 38-46 сут. Небольшие выборки не позволяют оценить статистическую значимость, но краткость линьки птиц первой группы, с учётом минимальной полноты, несомненно, подтвердится при увеличении числа экспериментальных птиц. Отличия в продолжительности линьки уральских птиц группы 14С:10Т (постоянный фо-

топериод) от 22С:2Т минимальны, при значимых различиях в возрасте начала линьки и её полноте. Анализ продолжительности линьки при длиннодневном фотопериоде ямальных, приобских и среднеуральских трясогузок по методу Шеффе также не выявил значимых различий между группами (P от 0.439 до 0.091).

Особенности линьки в природе. Среднеуральские белые трясогузки на начальных этапах линного процесса (1-я стадия) отлавливались в период с 6 июля по 12 августа (рис. 3). Трясогузки, начавшие линьку в августе, несомненно, относятся ко вторым выводкам. Не начавших линьку птиц ($n = 5$) отлавливали в период с 7 июля по 3 августа, большинство из них, судя по оперению (Рыжановский 2008), были в возрасте старше 25-30 дней. Заканчивающие линьку трясогузки, т.е. на 6-й стадии, попадали в сети с 10 августа, полностью закончившие линьку птицы – с 17 августа. Большинство пойманных в третьей декаде августа трясогузок заканчивали линьку или были в новом пере.

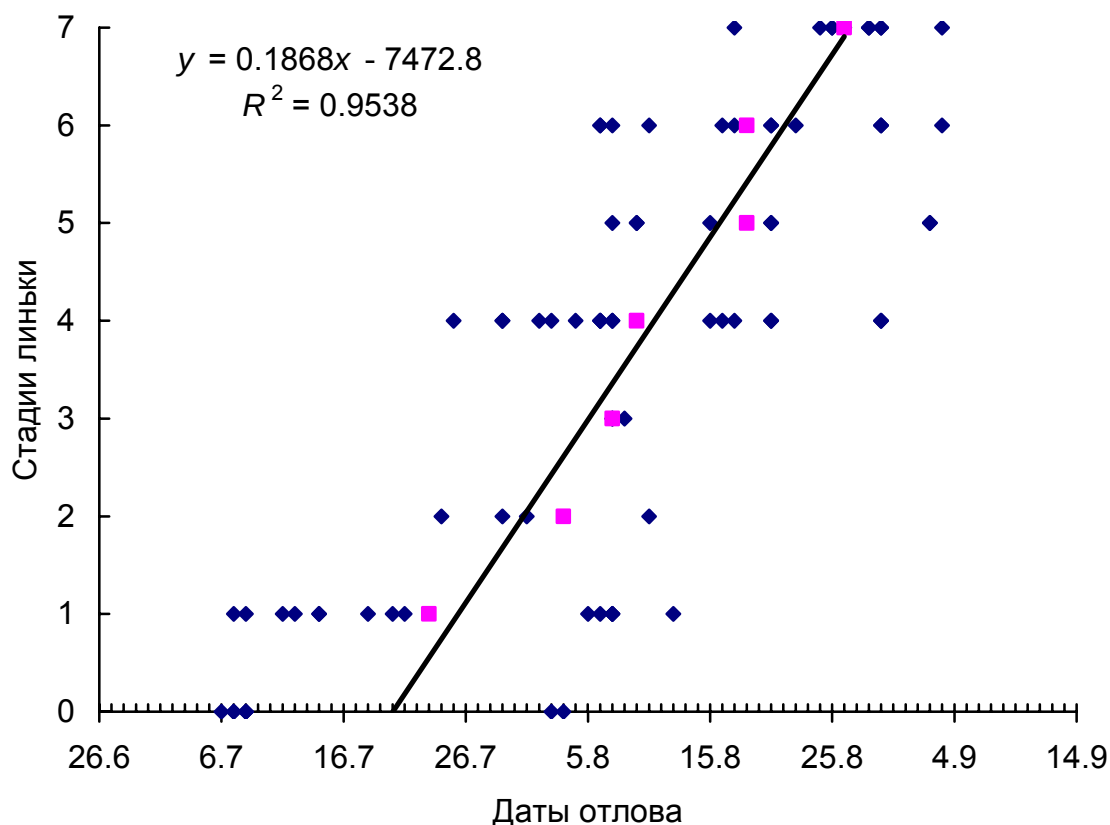


Рис. 3. Ход постовенальной линьки белых трясогузок в природе на Среднем Урале.

0 – линька не началась, 7 – линька закончилась.

Линия тренда проведена по средним отлова птиц на стадиях линьки.

Каждая точка означает стадию линьки одной или более птиц.

От начала вылупления в наиболее раннем контрольном гнезде до отлова первой линяющей птицы прошло 46 дней, от вылупления последнего контрольного птенца до отлова последней начинающей линять птицы прошло 36 дней, средние даты начала вылупления и

линьки разделяют 50 дней. Эти отрезки времени соответствуют возрасту начала линьки у волерных птиц при естественном и длинном днях. Растяннутость периодов вступления в линьку (1-я стадия) и завершения линьки (6-я стадия) превышает месяц. Первая трясогузка в новом оперении поймана 17 августа, через 42 дня после отлова первой начавшей линьку птицы (7 июля). По регрессии средняя дата начала линьки – 25 июля, окончания – 26 августа, средняя длительность линьки – 33 дня. Трясогузки из вторых выводков сместили среднюю дату начала линьки на конец июля, соответственно сократив её длительность. В природе молодые птицы этого района из первых выводков, несомненно, линяют 35-45 дней, как и в волере при естественном световом дне; птицы из вторых выводков – 30-40 дней.

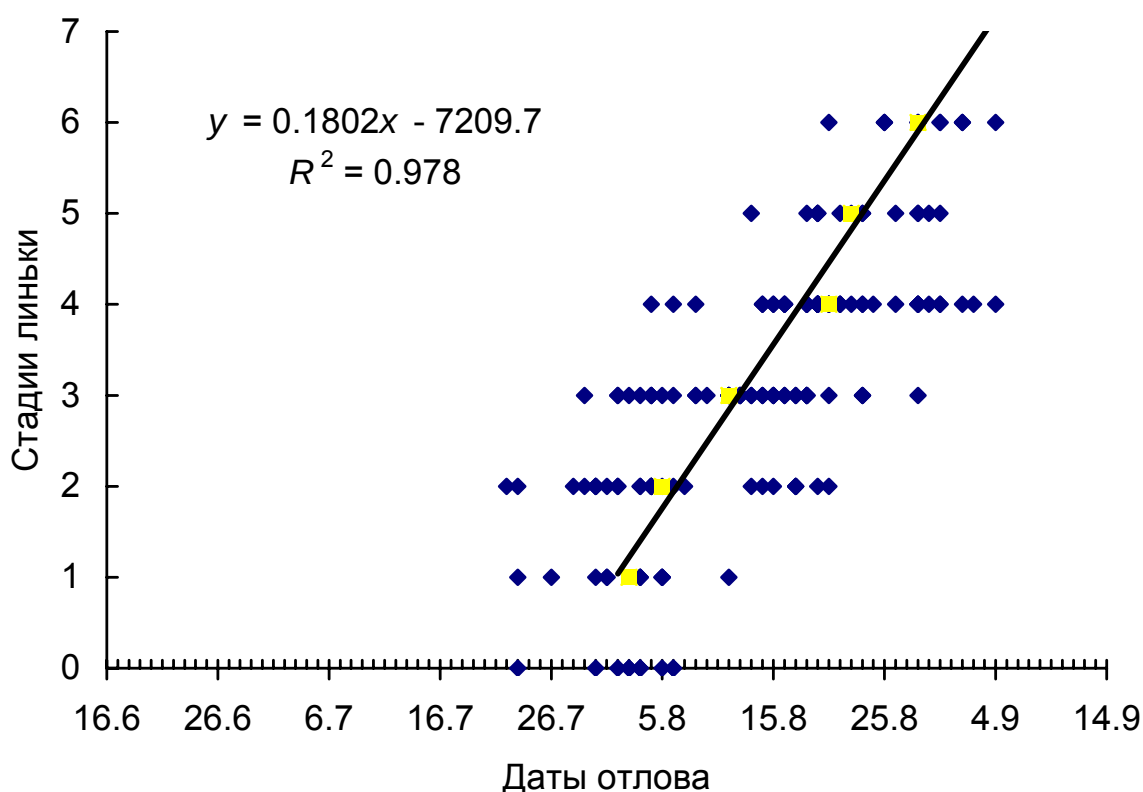


Рис. 4. Ход постовенальной линьки белых трясогузок в природе в Нижнем Приобье. Обозначения как на рисунке 3.

Из среднеуральских посёлков и с берегов рек молодые белые трясогузки исчезали преимущественно в третьей пятидневке августа, находясь на 4-6-й стадиях линьки, возможно меняли местообитания. В конце августа численность первогодков возрастала за счёт птиц, закончивших линьку и начинающих миграцию. Последние этапы линьки и первые дни послелиночного периода не совмещаются с миграционным ожирением – птиц с запасами жира, оцениваемыми как «средне» или «много» на Среднем Урале мы не отлавливали. В клетках

ожирение начиналось через 7-10 дней после окончания линьки, у птиц групп естественного и длинного дня в возрасте 80-95, в среднем 87 ± 2.4 сут ($n = 6$).

В Нижнем Приобье не начавшие линьку белые трясогузки отлавливались в период с 23 июля по 6 августа, на 1-й стадии – с 22 июля по 11 августа (рис. 4). От начала вылупления в наиболее раннем гнезде до отлова первой линяющей птицы прошло 37 дней, от вылупления последнего контрольного птенца до отлова последней начинающей линьку птицы – 26 дней, средние даты начала вылупления и линьки разделяют 30 дней. Эти отрезки времени вполне соответствуют более раннему возрасту начала линьки при полярном дне у птиц тундровой популяции. Десятидневное смещение начала линьки на более ранние даты (т.е. на более ранний возраст) у северных птиц, по сравнению с птицами Среднего Урала, подтверждает эндогенный контроль сроков начала линьки у первых и фотопериодический контроль у вторых.

Растянутасть периодов вступления в линьку (1-я стадия) и завершения линьки (6-я стадия) меньше 2 недель. Исходя из уравнения регрессии, средняя многолетняя дата начала линьки – 30 июля, окончания – 3 сентября, средняя длительность – 35 дней. В вольерах, как показано выше, северные трясогузки при естественном фотопериоде меньше 38 дней не линяли. При более длинном, чем на Среднем Урале, световом дне темпы замены оперения были примерно равными. В миграцию птицы включались на 5-6-й стадиях линьки. В новом пере белых трясогузок не отлавливали, что связано преимущественно с отлётом из района, а также с перемещением птиц на береговые отмели, где наши методы отлова были неэффективны. Все 69 птиц, пойманные в конце июля – первой половине августа, были тощими и маложирными; среди 104 молодых белых трясогузок, пойманных в конце августа – начале сентября, было 8 заканчивающих линьку (6-я стадия) с запасами жира, оцениваемыми как «средние». У клеточных птиц ожирение начиналось через 3-12, в среднем через 8 дней после завершения линьки, в середине сентября, в возрасте 80-92, в среднем 85 ± 1.1 сут ($n = 9$). При сравнении клеточных птиц отличий среднеуральских от северных в данном случае нет, но в природе, как видим, различия существуют. Северные белые трясогузки совмещают окончание линьки с началом миграции и депонированием жира. У среднеуральских же птиц эти явления разделены, особенно линька и накопление жировых резервов.

Обсуждение результатов

Линька занимает важное место в годовом цикле птиц. Перо непрерывно обнашивается, площадь опахала уменьшается, лётные и теплоизоляционные качества со временем снижаются и вновь восстанавли-

ваются после линьки. Конкретные сроки и количество линек в годовом цикле зависят от происхождения вида, его экологии, удалённости и расположения мест зимовки, фотопериодических условий в линный период (Ларионов 1945; Stresemann, Stresemann 1966; Носков, Рымкевич 1978; Носков 1989). Трясогузки подвида *M. a. dukhunensis* обитают на огромной территории, где существование более мелких пространственных группировок (популяций) не вызывает сомнений даже просто по причине невозможности панмиксии как фактора поддержания генетической однородности подвида, поэтому следовало ожидать проявления пространственных различий линного процесса, что выявлено для постювенальной линьки.

Белые трясогузки из Европы (номинальный подвид) заменяют всё сформировавшееся в гнездовое время контурное оперение тела и часть перьев крыла, где всегда линяют верхние и нижние кроющие кисти, кроющие крылышка, средние и малые верхние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие второстепенных и третьестепенных маховых. У большинства особей *M. a. alba* заменяются часть больших верхних кроющих второстепенных маховых, а у трети птиц – все эти перья. Могут заменяться также часть рулевых (обычно центральные) и третьестепенные маховые перья (Sammalisto 1961; Кукиш 1974; Jukema, Ripma 1984; Афанасьева, Рымкевич 1990).

Трясогузки западносибирского подвида по полноте линьки незначительно отличаются от птиц умеренных широт европейской части России и Западной Европы. В природе у пойманных птиц не зарегистрирована линька рулевых и третьестепенных маховых, но у небольшой части экспериментальных птиц она имела место, причём преимущественно при более длинном, чем в районе вылупления, дне. Несомненно, в программу линьки подвида замена этих перьев включена, но реализуется она реже, чем у европейских птиц. Линька всех (11-20-го) больших верхних кроющих второстепенных маховых у наших птиц в природе и в неволе при естественной длине дня также не зарегистрирована, но при длинном дне (22С:2Т) все перья отдела заменяли часть экспериментальных среднеуральских птиц, т.е. более полная, чем в природе, линька отдела возможна, но на Среднем Урале нет фотопериодических условий для неё. В Субарктике фотопериодические условия (24С:0Т) для максимальной полноты есть, но в программу этой линьки (в популяционный лимит полноты) включена замена только проксимальных (19-го или 19- и 20-го) больших верхних кроющих и одного третьестепенного махового, т.е. по этому признаку северные трясогузки отличаются от среднеуральских на качественном, вероятно, генетически закреплённом уровне.

Более дробные широтные отличия найдены при сопоставлении баллов полноты линьки всех отделов крыловой птерилии при разных

фотопериодических режимах: по реакции полноты на длиннодневные фотопериоды можно выделить три группировки трясогузок – ямальных тундровых, нижнеобских бореальных и среднеуральских; по реакции на короткодневные фотопериоды можно выделить две группировки – среднеуральских и северных. Здесь следует отметить значимо разную реакцию среднеуральских и нижнеобских птиц на 14-часовой день. Для первых – это почти естественный фотопериод (в группе птиц естественного дня заменялись дополнительно 1-2 внутренних больших верхних кроющих), для вторых – это короткодневный режим, требующий резкого сокращения полноты, что и наблюдается.

Фотопериод 22С:2Т (сокращающийся) наблюдается в конце июня на 63-64-й параллели (Приполярный Урал), где птицы должны иметь линьку максимальной полноты при условии гнездования там белых трясогузок, принадлежащих среднеуральской популяции.

Возраст начала линьки является важнейшей характеристикой линного процесса. Возрастные лимиты, в пределах которого начинается регенерация оперения, не только видоспецифичны, но определяются типом контроля: фотопериодическим или эндогенным. Под контролем фотопериодической реакции укорочение длины дня во второй половине лета (или содержание птиц в неволе при короткодневном режиме) ускоряет начало линьки и увеличивает её темпы; при эндогенном контроле линька начинается в определённом и весьма раннем возрасте; на первых её этапах замена оперения идёт высокими, независимыми от фотопериодических условий темпами, как продолжение роста-развития (Носков, Рымкевич 1978). *M. a. alba* из Приладожья со сроками рождения в мае – начале июня начинали линьку в возрасте 35-40 сут; у вылупившихся в конце июня – июле линька начиналась в возрасте 41-47 сут (Яковлева и др. 1987). Авторы обращали внимание на обратную зависимость сроков начала линьки от длины светлой фазы суток: при сокращающемся дне второй половины лета линька начиналась позднее, чем у ранних выводков. Западносибирские трясогузки в зависимости от района гнездования имели или фотопериодический (среднеуральские и северотаёжные птицы) или эндогенный (ямальские и часть нижнеобских птиц) контроль сроков линьки. Среднеуральских птиц поздних сроков вылупления мы не передерживали, поэтому не имеем возможности сопоставить особенности их фотопериодического контроля с ладожскими трясогузками.

На основании отличий в особенностях контроля сроков линьки был сделан вывод о существовании в пределах ареала западносибирского подвида *M. a. dukhunensis* по меньшей мере двух популяций: тундровой и бореальной (Рыжановский 2006). Граница между популяциями проходит близ широты Полярного круга. Оба выводка, взятые в окрестностях Войкара (65° с.ш.), относятся к бореальной популяции, 25%

выводков из Лабытнанги (66.5° с.ш.) также относится к бореальным, но все пять выводков с Южного Ямала (68° с.ш.) относятся к тундровой популяции. Единственный выводок, взятый в 60 км севернее Лабытнанги (река Лонготъеган), следует отнести к бореальной популяции. Поскольку репродуктивной изоляции между популяциями не может быть, потомство части пар в Нижнем Приобье должно быть гибридным, что не проявилось в возрасте начала линьки. На широте Полярного круга варьирование возраста начала линьки у птиц с эндогенным контролем (тундровых) было не выше ($Cv = 6.2\%$), чем у ямальных ($Cv = 7.2\%$), среди которых гибридов, несомненно, нет; но незначимо ниже, чем у нижеобских бореальных ($Cv = 8.1\%$) и среднеуральских ($Cv = 16.3\%$) с фотопериодическим контролем. Все особи из выводков, взятых в зоне возможной гибридизации, имели или эндогенный или фотопериодический контроль без переходного варианта. Следует отметить, что белая трясогузка – не единственный вид с фотопериодическим контролем сроков линьки в южных частях ареала и эндогенным в северных. К таким птицам относятся также жёлтая трясогузка *Motacilla flava*, дрозд-рябинник *Turdus pilaris*, пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita*, тростниковая овсянка *Emberiza schoeniclus* (Рыжановский 2007).

Продолжительность замены оперения у белой трясогузки, как и у других воробьиных (Рымкевич 1976; Носков, Рымкевич 1978; Рыжановский 1997) зависит от фотопериодических условий. Сведения о продолжительности линьки европейских белых трясогузок противоречивы. В среднем 51 день длилась постювенальная линька в Южной Англии (Baggot 1970). А.Н.Кукиш (1974) для *M. a. alba* Ленинградской области указывал продолжительность линьки в 40-45 дней. Однако Г.А.Яковлева для этого же района (Яковлева и др. 1987) сообщала, что птицы из ранних выводков, начав линьку на 35-40-й день после вылупления, заканчивали её в возрасте 125-135 сут, а птицы из поздних выводков, начав линять в возрасте 41-47 сут, заканчивали линьку в возрасте 110-115 сут (через 2-2.5 месяца). При более коротком дне второй половины лета темпы роста новых перьев были выше, т.е. имеет место фотопериодическая реакция, но линька, продолжающаяся 3-3.5 месяца у ранних птиц (вылупившихся до 22 июня) с окончанием линьки в середине-конце сентября, чрезмерно затянута. В Субарктике столько же длится линька (при близкой полноте), например, у значительно более крупной серой вороны *Corvus cornix*. Низкие темпы регенерации оперения и обратная зависимость возраста начала линьки от длины дня могут быть свойством ладожской популяции белой трясогузки в условиях длинной осени. Для Западной Сибири подобная затянутасть линьки в природе губительна, поскольку зима может начаться раньше, особенно в Заполярье.

Поскольку фотопериодические условия на последних этапах линьки были разными, нет смысла сравнивать все имеющиеся данные по длительности. При световом режиме арктических островов (24С:0Т до конца августа) отличия в продолжительности замены оперения птиц Среднего (1990 год) и Южного Ямала (1999, 2000 годы) и Нижнего Приобья (1986 год) недостоверны. При фотопериоде 24С:0Т до начала октября (до конца линьки у затянувших её птиц) трясогузки из Лабытнанги разделились на две группы: средняя продолжительность процесса в 2000, 2003 и 2004 годах была значимо больше, чем в 2001 и 2005 годах, а также больше, чем у трясогузок Лонготъегана и Войкара. Возможно, у части птиц из Лабытнанги произошел «сбой» в механизме регуляции темпов из-за несовпадения экспериментального фотопериода с ожидаемым (соответствующим широте), на который настроены внутренние часы особи. Но поскольку район, где наблюдается значительная изменчивость темпов линьки (Нижнее Приобье), является районом совместного обитания бореальных и тундровых птиц, нельзя исключить, что «сбой» – это следствие принадлежности родителей к разным популяциям, тем более что трясогузки из окрестностей Войкара (предположительно, «чистая» бореальная популяция) при 24С:0Т до конца линьки заменили оперение такими же (достаточно высокими) темпами, как «чистая» тундровая популяция белых трясогузок Среднего Ямала.

Весьма интересно отсутствие статистически значимых широтных различий в индивидуальной длительности линьки птиц групп 22С:2Т Среднего Урала, 24С:0Т Войкара, Нижнего Приобья (1986 год), Южного и Среднего Ямала. Если исключить зону гибридизации, на всех широтах нашего региона смену оперения несложно ускорить сокращением светлой фазы суток, но невозможно её растянуть увеличением этой фазы. При длине дня, превышающей естественный для региона, заменяется максимальное, генетически закрепленное на популяционном уровне число перьев, скорость роста которых, видимо, постоянна. Затянутая линька части птиц из окрестностей Лабытнанги связана, как уже говорилось, с увеличением полноты линьки на грудной и спинной птерилиях за счёт перьев, в норме линяющих зимой, но не со снижением темпов роста перьев.

В соответствии с «биоклиматическим законом» (Hopkins 1938), с продвижением к северу от субтропиков сроки сезонных явлений смещаются на более поздние даты в первой половине года и на более ранние даты во второй половине года. На Средний Урал первые трясогузки прилетают, в зависимости от погоды, в первой-второй декаде апреля, в Нижнее Приобье – в первой-второй декаде мая, на Средний и Северный Ямал – в конце мая – начале июня. На Среднем Урале сезон откладки яиц в 2006-2010 годах начинался во второй декаде мая (в зави-

симости от весны – в начале или конце этой декады); в Нижнем Приобье в 1999-2004 годах сезон откладки яиц начинался между 30 мая (2004) и 15 июня (1999); на Южном Ямале в 1990 году кладка началась 9 июня, на Среднем Ямале в 1990 году – 12 июня. (Во всех точках под наблюдением было 3-7 гнёзд в сезон). В арктических тундрах Северного Ямала, по отрывочным наблюдениям 1974-1976 годов (Данилов и др. 1984), раньше второй половины июня белые трясогузки к откладке яиц не приступали. На 13° географической широты между Средним Уралом (57° с.ш.) и Средним Ямалом (71° с.ш.) смещение дат следующее: разница в начале прилёта достигает 1.5 месяцев, начале кладки и вылупления первых птенцов – 1 месяц. Однако смещение дат начала постювенальной линьки от Среднего Урала к Нижнему Приобью и Южному Ямалу (10° по широте) не превышает 10 дней за счёт более раннего, контролируемого эндогенно возраста начала линьки в Субарктике. Поскольку северные трясогузки линяют не быстрее среднеуральских хотя бы потому, что в тундровой зоне день сокращается медленнее, линька большинства из них должна заканчиваться в сентябре. И если в лесотундре это поздняя осень, то в арктических тундрах Ямала в середине сентября может уже начаться зима. Среднеуральские птицы, как свидетельствуют отловы, не начинают миграцию до окончания линьки, трясогузки Нижнего Приобья начинают миграцию на 5-6-й стадиях линьки, трясогузки Северного Ямала, вероятно, на 4-5-й стадиях. В результате сроки начала осенней миграции на пространстве от Среднего Ямала (возможно и Северного) до Среднего Урала практически одинаковые.

С.В.Шутов (личное сообщение) на Среднем Ямале (рис. 1, точка 1) в 1989 году пролёт стаяк белых трясогузок наблюдал с 26 августа по 4 сентября, последняя птица встречена 13 сентября. Последняя встреча трясогузок в устье Ензоряхи (Южный Ямал, точка 2 на рис. 1) – 2 сентября 2004. В лесотундре (на плакоре) в окрестностях Лабытнанги (точка 5) пролётные стайки начали встречаться в 20-х числах августа, максимальное число летящих трясогузок в 1973 году отмечено 25 августа, в 1975 – 27-29 августа. В первых числах сентября массовый пролёт заканчивался. В пойме Нижней Оби (точка 5) отлёт местных и пролёт более северных птиц растянут почти на месяц, от третьей декады августа до третьей декады сентября, но основная масса трясогузок уходит до начала сентября. На Среднем Урале (точка 8) стайки явно мигрирующих белых трясогузок в новом оперении наблюдаются и отлавливаются также в третьей декаде августа. Тёплого времени здесь достаточно, поэтому возраст начала линьки контролируется фотопериодом, часть пар выкармливает два выводка за сезон, миграционное состояние птиц формируется по окончании линьки.

При освоении высоких широт видами птиц, не связанными проис-

хождением с Субарктикой (в число которых входит белая трясогузка), система фотопериодического контроля входит в противоречие с условиями Заполярья. Краткость сезона положительных температур требует раннего отлёта птиц и предшествующего отлёту скорейшего окончания линьки, но круглосуточный полярный день не способствует увеличению её темпов и ускорению отлёта. Для преодоления противоречия белые трясогузки на северном пределе ареала заменили фотопериодический контроль сроков начала линьки на эндогенный: смена оперения начинается в определённом, как правило весьма раннем возрасте, и на первых её этапах линька идёт высокими, независимыми от фотопериодических условий темпами как продолжение роста-развития, что существенно ускоряет время её окончания. На сокращение длины дня северные птицы, как и птицы умеренных широт, отвечают сокращением полноты и длительности линьки, что адаптивно. Однако продолжительность светлой фазы суток северные птицы воспринимают иначе, чем среднеуральские: для первых фотопериод 14С:10Т короткодневный, для вторых – естественный. Возможно, на пространстве Западной Сибири к югу от Полярного круга обитает несколько широтных группировок белых трясогузок с разными требованиями к фотопериодическому интервалу, обеспечивающему осуществление линьки при максимальной полноте в оптимальные сроки, так как на всех широтах отлёт начинается практически одновременно, в середине второй – начале третьей декады августа.

Литература

- Афанасьева Г.А., Рымкевич Т.А. 1990. Белая трясогузка – *Motacilla alba* (L.) // *Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 28-33.
- Гладков Н.А. 1954. Трясогузковые Motacillidae // *Птицы Советского Союза*. М., 5: 594-690.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. *Птицы Ямала*. М.: 1-332.
- Коровин В.А. 2004. *Птицы в агроландшафтах Урала*. Екатеринбург: 1-504.
- Кукиш А.И. 1974. Линька белой (*Motacilla alba*) и жёлтой (*M. flava*) трясогузок в Приладожье // *Вестн. Ленингр. ун-та* 15: 20-25.
- Ларионов В.Ф. 1945. Смена покровов и её связь с размножением у птиц // *Учён. зап. Моск. ун-та* 88: 1-95.
- Носков Г.А. 1989. *Закономерности адаптивных преобразований годового цикла у птиц*. Автореф. дис. ... док. биол. наук. Л: 1-37.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости у птиц // *Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов*. Вильнюс, 1: 37-48.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 1978. Механизмы фотопериодического контроля линьки у птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* 9: 12-22.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 1988. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // *Докл. АН СССР* 301, 2: 505-508.

- Рыжановский В.Н. 1997. *Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики*. Екатеринбург: 1-288.
- Рыжановский В.Н. 2006. Доказательства существования и границы распространения на п-ве Ямал высокоширотной популяции белой трясогузки (*Motacilla alba*) // *Экология* 2: 134-139.
- Рыжановский В.Н. 2007. Роль фотопериодических условий высоких широт в дифференциации популяций воробьиных птиц // *Рус. орнитол. журн.* **16** (380): 1307-1314.
- Рыжановский В.Н. 2008. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // *Зоол. журн.* **87**, 6: 732-747.
- Рыжановский В.Н. 2008. Определение возраста молодых воробьиных птиц в послегнездовой период по состоянию оперения (на примере птиц Нижнего Приобья и полуострова Ямал) // *Рус. орнитол. журн.* **17** (446): 1559-1568.
- (Рыжановский В.Н. 2010) Ryzhanovsky V.N. 2010. Latitudinal variation of moult annual cycle in West Siberian Wagtails *Motacilla alba dukhunensis* Sykes. 1. Post-juvenile moult // *Avian Ecology and Behaviour* **18**: 3-22.
- Рымкевич Т.А. 1976. Фотопериодическая регуляция линьки садовой овсянки (*Emberiza hortulana*) из Ленинградской области // *Вестн. Ленингр. ун-та* 15: 19-25.
- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А. и др. 1990. *Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР*. Л.: 1-304.
- Рябицев В.К. 2001. *Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири: Справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-608.
- Яковлева Г.А., Рымкевич Т.А., Носков Г.А. 1987. Сравнительная характеристика постэмбрионального развития и постювенальной линьки белых трясогузок (*Motacilla alba* L.) из ранних и поздних выводков // *Вестн. Ленингр. ун-та* 2: 12-20.
- Baggot G.K. 1970. The timing of the moults of the Pied Wagtail // *Bird Study* **17**, 1: 45-46.
- Hopkins A.D. 1938. Bioclimatics // *U.S. Dep. Agr.* **280**.
- Pimm S.L. 1976. Estimation of the duration of bird moult // *Condor* **78**, 4: 550.
- Sammalisto L. 1961. An interpretation of variation in the dark-headed forms of the Yellow Wagtail // *Brit. Birds* **54**, 2: 71-75.
- Stresemann E., Stresemann V. 1966. Die Mauser der Vögel // *J. Ornithol. Sonderheft*: 1-107.
- Jukema J., Riypma U. 1984. Leeftigdis samenstelling en rui van in kasse overnachtende Witte Kwikstraerten *Motacilla alba* // *Limosa* **57**, 3: 91-96.



Влияние способа развески искусственных гнездовий на некоторые популяционные показатели мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca*

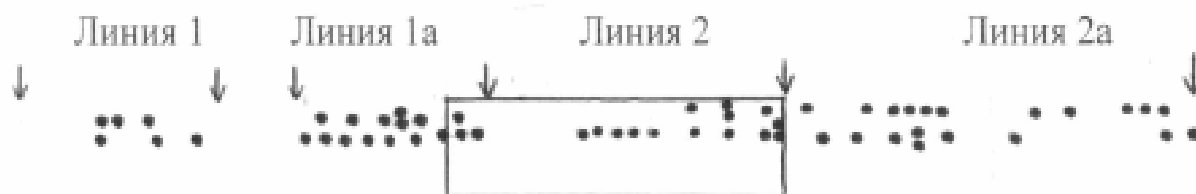
Б.Д.Куранов

Борис Дмитриевич Куранов. Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск 634050, Россия. E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Поступила в редакцию 23 октября 2011

Исследования проведены в 1999-2009 годах в северных окрестностях Томска (56°28' с.ш., 84°54' в.д.). В районе наблюдений доминируют вторичные осиново-берёзовые леса с участием хвойных пород. Для привлечения мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* использовали дощатые искусственные гнездовья (ИГ) с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см². В 1999 году было вывешено 25 ИГ (линия 1), в 2000 – 25 (линия 2), в 2003 – 25 (линия 1а), в 2004 – 50 (линия 2а). Гнездовья располагались с интервалом около 30 м в две параллельные линии. Нарращивание линий проводили в северо-восточном направлении, что было связано с необходимостью изучения гнездовой биологии мухоловки-пеструшки в градиенте радиоактивного загрязнения среды, обусловленного деятельностью Сибирского химического комбината. Общее количество ИГ в 2004 году стабилизировалось и составило 125 штук, развешанных на отрезке длиной 2050 м. Осенью 2007 года проведена перекомпоновка линий. Все ИГ расположили в 6 параллельных линий. Интервалы между линиями и ИГ составили 30 м. В итоге образовалась площадка длиной 600 м и шириной 150 м, в которой центры её первой линии и старой линии совпадали. Правый и левый края старой линии находились на равном удалении (750 м) от границ новой площадки (см. рисунок). При этом все ИГ линии 2 и 5 ИГ линии 1а (20%) остались в пределах новой площадки.

Взрослых пеструшек отлавливали на гнёздах: самок в основном на кладках, а самцов исключительно в период выкармливания птенцов. Средний уровень заселённости мухоловкой-пеструшкой гнездовий за весь период наблюдений составил 91%. Всего прослежена судьба 950 гнёзд, самцов отловили в 721, самок – в 881 гнезде. Соответственно, полнота контроля гнездового населения составила 76% у самцов и 93% у самок. Общее число окольцованных птенцов в 1999-2008 годах составило 4187 особей, из них 86 птиц (2.05%) впоследствии встречено на гнездовании в пределах контролируемой территории.



Гнездовая дисперсия мухоловок-пеструшек *Ficedula hypoleuca* после перекомпоновки линий искусственных гнездовий. Прямоугольник – новая площадка 600×150 м; стрелками обозначены границы старых линий; точками обозначены синичники, из которых прибыли птицы на новую площадку после перекомпоновки старых линий общей длиной 2050 м.

Средняя заселённость гнездовий мухоловкой-пеструшкой в 1999-2007 годах составила 95%. Средняя дальность гнездовой дисперсии у самцов за указанный период составила 106 ± 12 м (lim 0-1105 м; $n = 151$), у самок – 160 ± 14 м (lim 0–1440 м, $n = 196$). Наблюдаемые различия значимы при $P < 0.01$. Наши материалы подтверждают имеющиеся в литературе данные, что в европейских популяциях мухоловки-пеструшки самки при смене мест гнездования перемещаются на более значительные расстояния по сравнению с самцами (см. обзор: Артемьев 2008). Показатель гнездовой дисперсии в томской популяции пеструшки уступает таковому у карельской популяции этого вида (Артемьев 2008) примерно в 4 раза у самцов и в 5 раз у самок. Если в Приладожье около 90% вернувшихся самцов обнаружено в пределах 1.0 км и примерно столько же самок – в пределах 2.5 км от места прошлогоднего гнезда, то в окрестностях Томска около 90% самцов отловлено в пределах 200 м, а 90% самок – в пределах 400 м от мест гнездования в предыдущем году (см. таблицу). Аналогичные показатели у пеструшки на Куршской косе ещё больше, чем в Приладожье, и составили для самцов 1.5 км, а для самок – 7.5 км (Соколов 1991).

Относительно невысокий уровень гнездовой дисперсии в томской популяции мухоловки-пеструшки подтверждается также результатами изучения перемещения птиц при добавлении новых линий ИГ.

Как упоминалось выше, в 2000 году в дополнение к имеющейся линии 1 была вывешена линия 2. Расстояние между ближайшими точками указанных линий составило 575 м. Среди гнездовых птиц на линии 2 в 2000 году не отловлено ни одной особи, помеченной взрослой ранее на линии 1, а в последующих 2001-2002 годах не зафиксировано ни одного случая обмена взрослыми особями между данными участками. В 2003 году между линиями 1 и 2 установлена линия 1а, где при 96% заселённости ИГ отловлено только 3 особи, гнездившихся в предыдущем году в ИГ линий 1 и 2, что составило 6.5% от общего числа взрослых птиц, пойманных на гнёздах в ИГ линии 1а. В 2004 году в продолжение линии 2 установили линию 2а (50 ИГ), в которой при 98% заселённости ИГ отловлено всего 3 ранее меченые взрослые птицы. Причём все они переселились из ИГ соседней линии, а на их

долю пришлось 3.6% от общего числа взрослых птиц, пойманных на гнёздах в ИГ новой линии.

Дальность гнездовой дисперсии у мухоловки-пеструшки
Ficedula hypoleuca в окрестностях Томска

Дистанция, м	Отловлено самцов	Кумулятивное число самцов		Отловлено самок	Кумулятивное число самок	
		Абс.	%		Абс.	%
0	21	21	13.9	18	18	9.2
10–100	82	103	68.2	88	106	54.1
110–200	32	135	89.4	44	150	76.5
210–300	8	143	94.7	21	171	87.2
310–400	1	144	95.4	7	178	90.8
410–500	3	147	97.3	5	183	93.4
510–600	1	148	98.0	6	189	96.4
610–700	1	149	98.7	1	190	96.9
710–800	0	149	98.7	2	192	97.9
810–900	1	150	99.3	2	194	99.0
910–1000	0	150	99.3	1	195	99.5
1010–1100	1	151	100.0	0	195	99.5
1110–1200	0	151	100.0	0	195	99.5
1210–1300	0	151	100.0	0	195	99.5
1310–1400	0	151	100.0	0	195	99.5
1410–1500	0	151	100.0	1	196	100.0
Всего	151	–	–	196	–	–

После замены линейного способа развески ИГ на площадной на следующий год было отловлено 55 взрослых птиц с известным местом размножения в предыдущем году. Бóльшая часть этих птиц (76%) в 2007 году гнездилась в ИГ линии 2, оказавшихся полностью в пределах новой площадки, а также линии 1а и первой половины линии 2а, непосредственно примыкающих к новой площадке. Средняя дальность гнездовой дисперсии после перекомпоновки линий возросла у самцов почти в 3 раза (293 ± 62 м, $\max = 1255$ м, $n = 23$), а у самок – в 2.4 раза (383 ± 59 м, $\max = 1210$ м, $n = 32$). Данное обстоятельство свидетельствует о том, что после потери привычных мест гнездования часть птиц предприняла активные поиски гнездовых, перемещаясь на более значительные расстояния по сравнению с предыдущими годами. На рисунке точками показаны ИГ, из которых птицы, гнездившиеся в 2007 году на старых линиях, прибыли на новую площадку. Сдвоенные точки обозначают, что из данного ИГ на новую площадку переместились оба члена пары.

Дальнейшие наблюдения за перемещениями взрослых мухоловок-пеструшек в пределах новой площадки показали, что по сравнению со

старыми линиями, показатель гнездовой дисперсии у самцов статистически значимо сократился (65 ± 9 м, $\max = 150$ м, $n = 27$), тогда как у самок существенно не изменился (150 ± 20 м, $\max = 455$ м, $n = 35$).

Заселённость гнездовий мухоловкой-пеструшкой на новой площадке сократилась на 16% по сравнению с аналогичным показателем на старых линиях и составила 79%. Однако снижение заселённости ИГ мухоловкой-пеструшкой не явилось следствием конкуренции с другими дуплогнездниками, поскольку все незаселенные этим видом ИГ остались пустыми. Следует также отметить более чем двукратное увеличение на новой площадке доли одиночных самок. Если при старом способе развески их доля составила 3.4%, то при площадном – 7.3%. Другой особенностью структуры гнездового населения пеструшки на новой площадке является увеличение доли т.н. «рекрутов», то есть птенцов, родившихся на контролируемой территории (включая старую линию), которые позднее вошли в состав гнездового населения новой площадки. При линейном способе развески ИГ доля рекрутов составила 4.6%, при площадном – увеличилась в 1.7 раза, достигнув 7.8% ($P < 0.05$). Возможно, это связано с ослаблением конкуренции за ИГ после перекomпоновки линий, что позволило популяционному резерву или его части вступить в размножение.

Таким образом, замена линейного способа развески искусственных гнездовий на площадной при сохранении их общего количества сопровождалась следующими изменениями в изученной группировке мухоловки-пеструшки: 1) снизилась заселенность гнездовий; 2) значительно возросла гнездовая дисперсия в первый год существования новой площадки; 3) увеличилась доля одиночных самок и рекрутов.

Литература

- Артемьев А.В. 2008. *Популяционная экология мухоловки-пеструшки в северной зоне ареала*. М.: 1-267.
- Соколов Л.В. 1991. *Филопатрия и дисперсия птиц*. Л.: 1-233.

