

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2011
XX**



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
703
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м Х Х

Экспресс-выпуск • Express-issue

2011 № 703

СОДЕРЖАНИЕ

- 2211-2230 Географическая изменчивость линек
белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*.
2. Предбрачная и послебрачная линьки.
В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ
- 2231-2233 Изменение кормовой базы рыбоядных птиц
в результате интродукции головешки-ротана
Percottus glenii в бассейн озера Байкал.
И. И. ТУПИЦЫН
- 2233-2235 К зимней орнитофауне поймы реки Чу
и южной части пустыни Бетпакдала.
А. В. ГРАЧЁВ, Е. С. ТАШИБАЕВ
- 2235 О раннем гнездовании обыкновенной
пустельги *Falco tinnunculus* в Заилийском
Алатау. А. Д. ДЖАНЫСПАЕВ
-

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

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XX
Express-issue

2011 № 703

CONTENTS

- 2211-2230 Latitudinal variation of moult in the white wagtail *Motacilla alba dukhunensis*.
2. Pre-breeding and post-breeding moults.
V. N. RYZHANIVSKY
- 2231-2233 Changing the food resources of fish-eating birds as a result of the introduction of the Amur sleeper *Percottus glenii* in basin of Lake Baikal.
I. I. TUPITZYN
- 2233-2235 By the winter avifauna of Chu river valley and the southern part of desert Betpak Dala.
A. V. GRACHYOV, E. S. TASHIBAEV
- 2235 On early breeding of the common kestrel *Falco tinnunculus* in Zailiyskiy Tau.
A. D. DZHANYSPAEV
-

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

Географическая изменчивость линек белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*.

2. Предбрачная и послебрачная линьки

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 28 октября 2011

В годовом цикле белой трясогузки *Motacilla alba* две линьки: постювенальная и предбрачная у первогодков, предбрачная и послебрачная у птиц старше года. При анализе изменчивости постювенальной линьки западносибирской белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis* Sykes 1832 на пространстве от Северного Ямала до Среднего Урала (Рыжановский 2011) были выявлены географические различия в особенностях контроля сроков линьки (эндогенный или фотопериодический), полноты (количества заменяемых перьев) при одинаковом фотопериодическом режиме и темпов линьки. На основании этих различий автор считает доказанным существование тундровой и бореальной популяций, граница между которыми проходит в районе широты Полярного Круга. Предполагается также, что на пространстве Западной Сибири, от Полярного круга до Среднего Урала (от 66°30' с.ш. до 57° с.ш.) обитает не одна бореальная популяция (широтная группировка), а не менее двух с разными фотопериодическими интервалами линьки, обеспечивающими её проведение с максимальной полнотой в оптимальные сроки как в южной, так и в средней и северной тайге. Цель второго сообщения – обсуждение особенностей предбрачной и послебрачной линек у птиц из Нижнего Приобья и Среднего Урала.

Взрослые белые трясогузки заменяют брачный наряд в районе гнездования. Как и у первогодков, этот процесс в случае нахождения во время линьки в гнездовом районе стимулируется сокращающимся днём (Wolfson 1965, 1970; Носков, Римкевич 1978). Поэтому процесс послебрачной линьки должен быть адаптирован к фотопериоду района, отражая не только географические, точнее, широтные, связанные с фенологией отличия в линьке, но и популяционные.

Предбрачная линька протекает на местах зимовки и контролируется, в отличие от постювенальной и послебрачной линек, увеличивающимся днём (Wolfson 1965, 1970; Носков, Римкевич 1988). Однако предбрачная линька белой трясогузки мало изучена. Поэтому представляют интерес все её особенности, от полноты и последовательности

смены оперения на разных птерилиях и их частях до сроков и фотопериодических условий, в которых она протекает. Сопоставление предбрачной линьки северных и среднеуральских птиц необходимо также для дополнительного подтверждения выводов первого сообщения о популяционной структуре подвида *Motacilla alba dukhunensis* (Рыжановский 2011).

Материал и методы

Послебрачную линьку северных белых трясогузок в природе изучали (см. рис. 1) в 1977-1989 годах в Ямало-Ненецком национальном округе, в Нижнем Приобье (точки 1-3); линьку среднеуральских трясогузок изучали в Кировградском районе Свердловской области (точка 4) в 2004-2009 годах. Птиц отлавливали большой ловушкой, паутинными сетями, лучками. В Нижнем Приобье трясогузок ловили в течение всего весенне-летне-осеннего сезона, на Среднем Урале – с середины июля до середины сентября. Описание состояния оперения и выделение стадий линьки проводили по известной методике (Носков, Рымкевич 1977). В Нижнем Приобье описано состояние оперения 46 птиц, на Среднем Урале – 38. Используются также данные о линьке взрослых трясогузок в вольерах, как передержанных в течение года и более, так и содержащихся в течение нескольких недель.

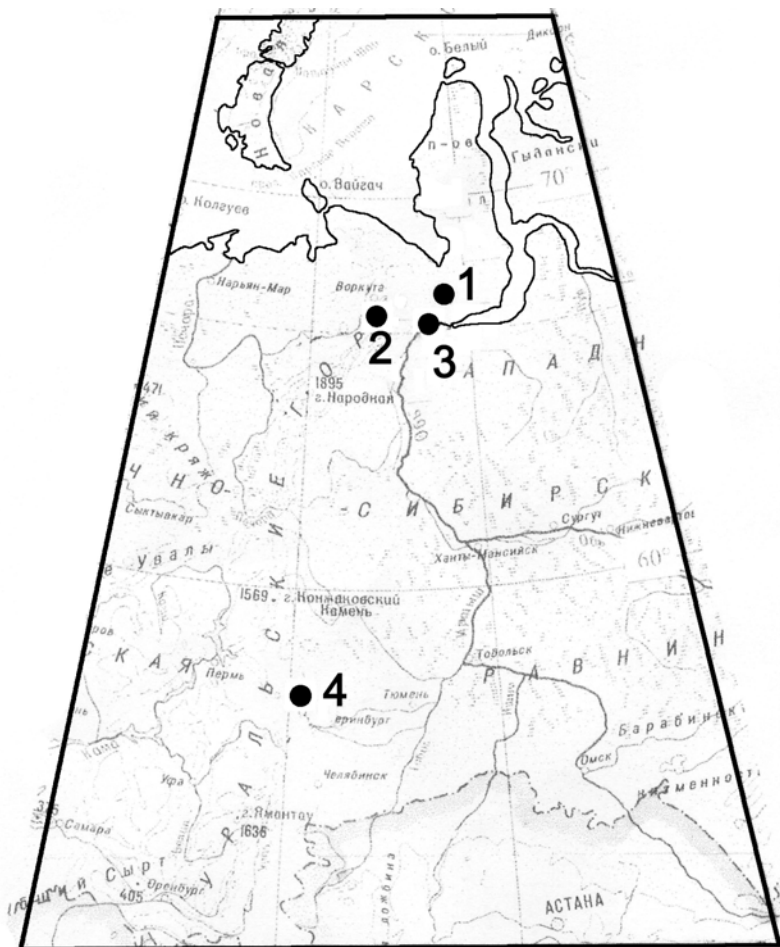


Рис. 1. Районы полевых работ в Нижнем Приобье (1, 2, 3) и на Среднем Урале (4).
 Координаты: 1 – 67° с.ш., 66°30' в.д.; 2 – 66°40' с.ш., 66°40' в.д.; 3 – 66°50' с.ш., 66°30' в.д.;
 4 – 57°20' с.ш., 60°10' в.д. Птенцов для экспериментов брали в точках 2 и 4.

Предбрачная линька изучалась в лаборатории у птиц, взятых птенцами из гнёзд, выкормленных и передержанных при разных фотопериодических условиях (Рыжановский 2011). На зиму мы оставляли трясогузок групп длиннодневных и естественных фотопериодов. Общая характеристика экспериментальных групп и фотопериодических условий содержания представлены в таблице 2.

Все северные трясогузки были взяты из гнёзд, найденных в окрестностях города Лабытнанги, где в разные годы доминировали или птицы бореальной популяции с фотопериодическим контролем сроков начала постювенальной линьки, или тундровой популяции с эндогенным контролем сроков постювенальной линьки (Рыжановский 2011). Северных птиц содержали при двух световых режимах. В 1986-1987 годах трясогузок ($n = 9$), принадлежащих к бореальной популяции, содержали в лаборатории Экологического стационара УрО РАН (Лабытнанги) начиная с октября при фотопериоде 9С:15Т. Увеличение светлой фазы сверх 9 ч началось в середине февраля за счёт лучей солнца, проникающих в окна лаборатории, и в дальнейшем шло параллельно росту дня в природе, закончившееся полярным днем (24С:0Т) в третьей декаде мая. Птицы были отпущены в начале июня. Оперение птиц осматривали ежедекадно вместе с определением массы тела и жирности. Жирность оценивали визуальными баллами «нет», «мало», «больше мало», «средне», «много», «очень много». За начало и конец ожирения принимались запасы жира, соответствующие оценке «больше мало». Часть птиц находилась в клетках с регистраторами суточной активности – импульсными счетчиками и актографами на базе метеоприборов.

В 2005-2006 годах на зиму оставили трясогузок ($n = 6$), привезённых в начале августа из лаборатории Экологического стационара на Средний Урал. Эти особи отнесены нами к тундровой популяции. В начале октября до февраля фотопериод содержания был 11С:13 Т с последующим увеличением светлой фазы с середины февраля параллельно увеличению длины дня за окнами помещения. Максимальная длина дня, при которой жили в начале лета трясогузки этой группы составила 17 ч 30 мин (без учёта рефракции). С учётом «гражданских сумерек» длина дня в период летнего солнцестояния на Среднем Урале приближается к 20 ч. Птиц стремились держать до начала послебрачной линьки. Различия фотопериодических режимов групп северных трясогузок заключались в продолжительности минимальной светлой фазы, но даты, от которых началось увеличение дня, были близки – вторая декада февраля.

Среднеуральских трясогузок ($n = 6$) содержали в условиях, идентичных второй северной группе, т.е. в зимнее время при фотопериоде 11С:13Т. В дополнение к этим птицам, в августе 2009 года на Среднем Урале были пойманы и содержались в тех же условиях, что и птицы предыдущей группы, 2 взрослые трясогузки и 3 первогодка. Птиц также стремились содержать до начала послебрачной линьки, но 3 особей содержали до её окончания. У всех птиц ежедекадно описывали состояние оперения и оценивали жировые резервы.

При обработке материалов применялись общепринятые методы статистики программы Statistica v. 6.0. Для определения статистической значимости различий сроков начала, окончания и длительности предбрачной линьки применяли критерий Манна-Уитни. Для сопоставления полноты предбрачной линьки (количества заменяемых перьев) при разных фотопериодических условиях и у птиц из разных районов использовали записи по крупным перьям крыловой и хвостовой птерилий. Каждому сменившемуся перу присваивали 1 балл. Также в 1 балл оценивали замену всех верхних и нижних кроющих кисти. Поскольку перья линяют симметрично на левой и правой стороне, суммировали баллы одной стороны:

например, замена верхних кроющих хвоста – 6 баллов, замена нижних кроющих хвоста – 6 баллов, замена центральных рулевых – 1 балл, всех рулевых – 6 баллов, всех больших верхних кроющих второстепенных маховых – 10 баллов. Баллы рассчитывались для каждой особи, затем оценивалась значимость различий групп птиц при помощи непараметрического аналога дисперсионного анализа – метода Краскела-Уоллиса. При необходимости сравнивали не только объединённые баллы полноты крыла и хвоста, но и птерилий по отдельности. Применяли также критерии Манна-Уитни и t -критерий Стьюдента. Различия считали значимыми при $P \leq 0.05$.

Даты начала и окончания послебрачной линьки в популяциях северных и среднеуральских трясогузок определяли, проецируя прямые, соединяющие выбранные наиболее ранние и наиболее поздние даты отлова на разных стадиях, на ось календарных дат, используя формат линейного тренда. Среднепопуляционные даты начала, окончания и среднепопуляционную длительность послебрачной линьки определяли по средним для каждой стадии линьки датам, также используя формат линейного тренда.

Результаты

Предбрачная линька

Протекает на местах зимовки. Для этой линьки у белой трясогузки характерно быстрое её распространение на все участвующие в ней птерилии, поэтому удаётся выделить лишь три разные по продолжительности стадии. Начинается линька (1-я стадия длительностью 5-10 дней) появлением растущих перьев в центре грудного отдела брюшной птерилии, дорсального отдела спинной, часто на плечевой птерилии, иногда на голове и внутренних рулевых (табл. 1). 2-я стадия длительностью 15-25 дней характеризуется ростом новых перьев на всех участвующих в ней птерилиях, в том числе ростом всех или части верхних кроющих второстепенных маховых и третьестепенных маховых перьев. 3-я стадия длительностью 5-10 дней отличается доминированием заканчивающих рост контурных перьев туловища. Последними из линьки выходят периферические ряды грудного отдела брюшной птерилии. Общая программа линьки западносибирского подвида одинакова как у первогодков и птиц старше года, так и у птиц Нижнего Приобья и Среднего Урала.

Полнота линьки. У взрослых *Motacilla alba alba* в процессе предбрачной линьки происходит замена мелкого оперения туловища, малых верхних кроющих второстепенных маховых, некоторой части больших и средних кроющих второстепенных маховых, нескольких внутренних маховых и средней пары рулевых. У первогодков сходная полнота, но иногда заменяются все рулевые перья хвоста, а число линяющих больших верхних кроющих маховых больше, чем у старых особей (Witherby 1938). А.И.Кукиш (1974), наблюдавший линьку первогодка *M. a. alba* из Ленинградской области в неволе, не обнаружил расхождения с данными Х.Уайзерби в топографии смены оперения.

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

Птерилии, участки птерилий	Стадии															
	Предбрачная линька				Послебрачная линька											
	1	2	3	П	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	П
Головная	–	■	–	X	–	–	□	□	□	■	■	■	■	■	□	X
Брюшная	■	■	■	X	–	□	■	■	■	■	■	■	■	■	□	X
Спинная	■	■	■	X	–	□	■	■	■	■	■	■	■	■	■	X
Плечевая	■	■	■	X	–	□	■	■	■	■	■	■	■	■	■	X
Бедренная	–	■	■	X	–	–	□	■	■	■	■	■	■	■	–	X
Голенная	–	■	■	X	–	–	□	■	■	■	■	■	■	■	–	X
Анальная	–	■	–	X	–	–	–	□	■	■	■	■	■	■	–	X
Рулевые	□	□	–	+	–	□	□	■	■	■	■	■	□	–	–	X
ВКХ.	–	□	–	X	–	–	□	■	■	■	■	■	■	–	–	X
НКХ	–	■	–	X	–	–	□	■	■	■	■	■	■	–	–	X
Первостепенные маховые	–	–	–	–	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	–	X
Второстепенные маховые	–	–	–	–	–	–	–	□	□	■	■	■	■	■	■	X
Третьестепенные маховые	–	□	□	+	–	□	□	■	■	■	■	□	–	–	–	X
БВКПМ	–	–	–	–	□	■	■	■	■	■	■	■	■	■	–	X
СВКПМ	–	–	–	–	–	–	–	□	□	■	■	■	■	■	–	X
БВКВМ	–	□	□	+	–	–	–	□	■	■	■	■	■	–	–	X
СВКВМ	–	■	–	X	–	–	–	□	■	■	■	■	■	–	–	X
МВКВМ	–	□	–	X	–	–	–	□	■	■	■	■	■	□	–	X
ВкПроп.	–	–	–	–	–	–	□	■	■	■	■	■	■	–	–	X
КК	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	–	–	–	–	–	X
МАл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	X
КАл	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	□	–	–	X
ВКК	–	□	–	+	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
НКК	–	□	–	+	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
БНКПМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
СНКПМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
БНКВМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
СНКВМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
НКТМ	–	–	–	–	–	–	–	–	–	□	■	■	■	□	–	X
Аптерии	–	□	–	+	–	–	–	–	–	□	■	■	■	■	–	X

Обозначения: ■ – линяет у всех, □ – линяет у части; П (полнота): 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.

Среди содержавшихся трясогузок *M. a. dukhunensis* можно найти все варианты полноты предбрачной линьки, принципиальных отличий в этом отношении от птиц *M. a. alba* не установлено. У первогодков при максимально возможном варианте полноты могут заменяться все кроющие головы и туловища, все рулевые, все третьестепенные (17-е, 18-е и 19-е) маховые, все малые, средние и большие верхние кроющие второстепенных маховых, верхние кроющие пропатагиальной складки, верхние и нижние кроющие кисти, средние нижние кроющие второстепенных маховых, нижние кроющие третьестепенных маховых, пуховидные перья на аптериях. Однако среди передержанных птиц не было особей со столь полной (46 баллов) линькой. Полнота её была всегда меньше максимальной и не превышала 42 баллов (1 особь). По окончании линьки в максимальном варианте её полноты у данной птицы от летнего наряда остались первостепенные и второстепенные маховые, периферические рулевые, карпальное кроющее, средние и большие верхние кроющие первостепенных маховых, все нижние кроющие крыла кроме кроющих кисти. При линьке минимальной полноты (20 баллов, 1 особь) не заменяются третьестепенные маховые, рулевые, верхние кроющие рулевых, свыше половины больших и все малые верхние кроющие второстепенных маховых, часть или все верхние кроющих пропатагиальной складки, верхние и нижние кроющие кисти, все нижние кроющие крыла. При среднем, наиболее распространённом варианте полноты предбрачной линьки (баллы 25-35; 17 птиц), заменяются кроющие головы и туловища, центральные (1-я и 2-я) пары рулевых, кроющие рулевых, 2 или 3 третьестепенных маховых перьев и большинство кроющих крыла.

Предбрачная линька одной находившейся под наблюдением особи старшей возрастной группы со Среднего Урала существенно не отличалась по полноте от линьки первогодков (балл 26): не заменились верхние и нижние кроющие хвоста, дистальные (11-14-е) большие верхние кроющие второстепенных маховых, все малые верхние кроющие второстепенных маховых, но заменились центральные (1-3-я) пары рулевых. У второй особи наблюдалась минимальная полнота линьки (балл 13): не заменились центральные рулевые, верхние и нижние кроющие хвоста, дистальные (11-17-е) большие верхние кроющие второстепенных маховых, верхние и нижние кроющие кисти. Малые верхние кроющие второстепенных маховых не линяли у обеих взрослых птиц. Полнота предбрачной линьки кроющих головы и туловища этих особей не отличалась от линьки первогодков.

У части птиц наблюдалась «дополнительная» линька (по терминологии: Кукиш, Носков 1975), предшествующая «основной» предбрачной линьке. Эта дополнительная линька имела незначительную полноту, включала замену перьев, сформировавшихся в послегнездовое время

(в период дорастания) по периферии брюшной, спинной, плечевой, бедренной птерилий, мозаично – на голове. Дополнительной линьки не было у северных белых трясогузок, содержащихся при фотопериоде 9С:15Т, но она была у 5 из 6 северных птиц фотопериода 11С:13Т и у 3 из 9 среднеуральских птиц.

Сопоставление полноты предбрачной линьки хвостовой и крыловой птерилий двух групп северных трясогузок и группы среднеуральских трясогузок выявило значимые отличия (критерий Краскела-Уоллиса: $H = 8.51$; $P = 0.0134$) северных птиц фотопериода 9С:15Т (средний балл 37.2 ± 1.0) от группы северных птиц фотопериода 11С:13Т (балл 32.2 ± 1.4) и группы среднеуральских птиц фотопериода 11С:13Т (балл 30.0 ± 2.1) при отсутствии значимых различий между двумя последними группами по объединённым баллам полноты линьки (крыло плюс хвост). Но среднеуральские птицы отличались от северных группы 11С:13Т более полной линькой рулевых (всех перьев у 4 из 8 первогодков; 1-х, 2-х и 3-х от центра у одной; 1-х и 2-х от центра – у трёх птиц), отсутствием линьки малых верхних кроющих второстепенных маховых у 7 первогодков, отсутствием линьки верхних кроющих хвоста у 2 птиц. Сопоставление полноты линьки отдельных групп перьев показал, что различия между северными и среднеуральскими трясогузками фотопериода 11С:13Т статистически значимы по оценкам состояния центральных рулевых ($H = 6.78$; $P = 0.0337$), периферических рулевых ($H = 9.09$; $P = 0.01$), малых верхних кроющих второстепенных маховых ($H = 16.64$; $P = 0.0002$). Таким образом, по полноте предбрачной линьки все три группы содержащихся птиц значимо различаются. Схемы полноты линьки данных групп представлены на рисунке 2. Различия между группами проступают достаточно отчётливо при всей видовой общности полноты предбрачной линьки.

Сроки и темпы предбрачной линьки. В опытах 1986-1987 годов северные белые трясогузки-первогодки бореальной популяции ($n = 9$) при фотопериоде 9С:15Т из осеннего миграционного состояния вышли в середине-конце декабря. Все они снизили активность и периодическое ночное беспокойство, 6 птиц полностью утратили жировые резервы в первой – начале второй декады декабря, одна птица – в конце ноября и две – в начале января (табл. 2). Линька у двух птиц началась во второй половине марта (20 и 25 марта), у остальных – в начале апреля (1-5 апреля), одновременно с началом увеличения длины светлой фазы от 9 ч (в ноябре – первой половине февраля) до 11-12 ч в середине марта – начале апреля за счёт лучей солнца, проникающих в окна лаборатории. Средняя дата начала линьки – 29 марта. Линька продолжалась до конца апреля – середины мая в течение 25-48, в среднем 37.0 ± 2.6 сут. Закончилась линька при фотопериоде: 18С:6Т в конце апреля – 22С:2Т в середине мая.

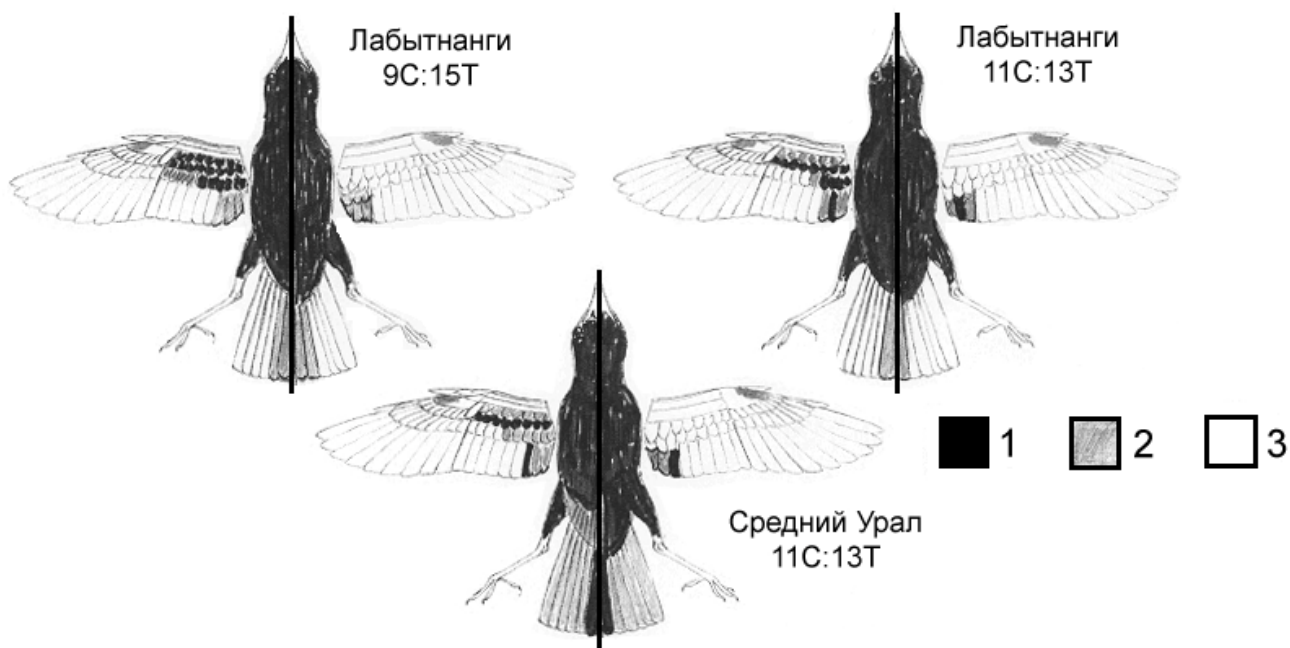


Рис. 2. Полнота предбрачной линьки первогодков белой трясогузки из Нижнего Приобья при фотопериодах 9С:15Т (1), 11С:13Т (2) и со Среднего Урала при 11С:13Т (3). Слева – верх крыла, справа – низ крыла. 1 – линяет у всех, 2 – линяет у части, 3 – не линяет.

В 2005-2006 годах на Среднем Урале при фотопериоде 11С:13Т передержаны 6 первогодков из Лабытнанги, отнесённые к тундровой популяции. Увеличение светлой фазы суток сверх 11 ч за счёт естественной освещённости в помещении началось в середине февраля и закончилась при 17 ч 30 мин света и 6 ч 30 мин темноты в конце мая (без учёта рефракции). Из миграционного состояния 5 птиц вышли в конце ноября – первой половине декабря, 1 – в середине февраля. О этом свидетельствовали сокращение жировых резервов до балла «нет» и прекращение ночной активности (судя по визуальным наблюдениям). В первой-второй декаде января (при постоянном фотопериоде 11С:13Т) у 5 птиц началась т.н. дополнительная предбрачная линька. У 4 птиц она длилась 2-4 недели, у одной – 6 недель. Затем был перерыв до марта, и уже при растущем дне в период между 1 и 12 марта, в среднем 8 марта, у всех 5 особей началась замена перьев в обычной для основной предбрачной линьки полноте, продолжавшаяся 35-51, в среднем 37.8 ± 3.5 сут. В середине-конце апреля (при фотопериоде 14С:10Т – 15С:9Т) птицы были в новом перье. Линька 6-й особи началась 20 января и длилась до конца марта. По участию птерилий это была основная линька, но, возможно, и дополнительная и основная предбрачные линьки этой особи проходили без заметного перерыва, поэтому процесс не выглядел разделённым на две части. Эта особь линяла 70 сут, средняя длительность линьки всей группы 46.6 ± 5.6 сут.

Среднеуральские трясогузки в 2007-2008 годах ($n = 6$), содержащиеся в таких же фотопериодических условиях, что и предыдущая

Таблица 2. Сроки миграционного ожирения и предбрачной линьки белых трясогузок из разных мест рождения при разных фотопериодических условиях

Район, фотопериод	Месяц, декада																							
	XI			XII			I			II			III			IV			V					
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3			
Приобье 9С:15Т→ 24С:0Т	■	■	■	■												=	=	=	=	=		■		
	■	■	■	■																		■	■	
	■	■	■	■																			■	
	■	■	■	■	■																		■	
	■	■	■	■	■	■	■	■															■	
	■	■	■	■	■	■	■	■															■	
	■	■	■	■	■	■	■	■															■	
Приобье 11С:13Т→ 17С:7Т	■	■	■	■	■	■										=	=	=	=			■	■	
	■	■	■						□	□	□												■	■
	■	■	■	■	■				□	□	□	□											■	■
	■	■	■	■	■				□	□	□												■	■
	■	■	■	■					□	□	□	□											■	■
Средний Урал, 11С:13Т→ 17С:7Т	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
	■	■	■	■	■	■	■																■	■
	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■										■	■
	■	■	■	■	■	■	■																■	■
	■	■	■	■	■	■	■																■	■
	■	■	■			□	□																■	■
	■	■	■	■			□	□															■	■
■	■	■	■			□																■	■	

Обозначения: ■ – миграционное ожирение, □ – дополнительная предбрачная линька, = – основная предбрачная линька.

группа, показали определённый разброс данных (табл. 2). Одна особь сохранила жир до конца мая, затем начала послебрачную линьку. Вторая сохраняла жир до конца марта, затем после быстрой утраты жировых резервов провела интенсивную предбрачную линьку длительностью 24 дня. Остальные трясогузки утратили жировые запасы во второй половине декабря – начале января, линьку начали в третьей декаде января – первой декаде февраля (при постоянном дне) и закончили ее в середине-конце марта (в период весеннего равноденствия и при растущем, для клеточных птиц дне), через 30-46, в среднем 37.0 ± 4.0 сут. Дополнительной предбрачной линьки у этих птиц не было. В 2009-2010 годах в подобных условиях передержаны пойманные в начале августа на Среднем Урале 3 молодых трясогузки. Они вышли

из миграционного состояния в конце ноября – начале декабря, в середине декабря имели короткую дополнительную линьку минимальной полноты (заменялись отдельные перья брюшной, спинной, плечевой птерилий и перья уздечки); в середине-конце февраля начали предбрачную линьку максимальной полноты. Она длилась 35, 40 и 55 дней. Средняя дата начала предбрачной линьки всех среднеуральских белых трясогузок – 13 февраля.

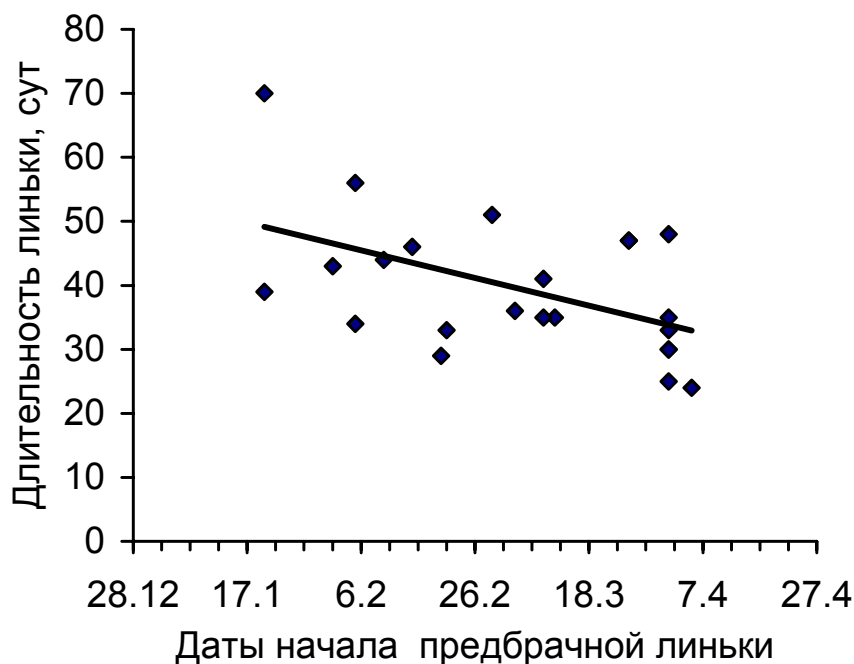


Рис. 3. Зависимость длительности предбрачной линьки белых трясогузок от сроков её начала в экспериментальных условиях.

Средняя продолжительность предбрачной линьки между экспериментальными группами трясогузок значимо не различалась, при двукратном размахе различий продолжительности линьки особей внутри групп. Сроки начала и окончания линьки северных птиц фотопериода 9С:15Т значимо отличались от северных трясогузок фотопериода 11С:13Т (критерий Манна-Уитни: $Z = 3.35$ $P = 0.0008$; $Z = 3.25$ $P = 0.0018$) и среднеуральских птиц ($Z = 2.59$ $P = 0.0095$; $Z = 3.27$ $P = 0.0011$). Различия в сроках линьки между среднеуральскими и северными птицами фотопериода 11С:13Т есть: 6 из 8 среднеуральских начали линьку в конце января – первой декаде февраля, 5 из 6 северных – начале марта, т.е. на месяц позднее, но при сопоставлении экспериментальных групп в полном составе различия оказались незначимыми.

Между датами начала линьки и длительностью предбрачной линьки всех опытных птиц выявлена достаточно чёткая связь: чем позднее начиналась линька, тем выше были её темпы ($r = -0.5057$, рис. 3). Фактически эта корреляция объясняется зависимостью длительности линьки от долготы дня, т.е. реакцией на растущий день, что

для этого периода года адаптивно, как и реакция на сокращающийся день для постювенальной и послебрачной линек.

Две взрослые среднеуральские трясогузки, передержанные в условиях неволи в 2009-2010 годах, утратили жир в третьей декаде января. Линять одна особь начала в третьей пятидневке февраля, вторая – в начале марта. Закончили линьку обе птицы одновременно в последних числах марта, через 52 и 30 дней после её начала.

Послебрачная линька

Протекает в гнездовой части ареала и, за очень редким исключением, является полной. Начинается она с выпадения 10-го махового (1-я стадия), рулевые начинают линять на 2-3-й стадии; второстепенные маховые – на 4-6-й, третьестепенные маховые – на 3-4-й стадии (табл. 1). Весьма рано, на 2-3-й стадиях, начинается линька контурного оперения появлением растущих перьев на крыле (верхние кроющие пропатагиальной складки), в центре грудного отдела брюшной птерилии, дорсального отдела спинной птерилии, на плече, бедре, верхних и нижних кроющих хвоста. На 3-4-й стадии начинают линять перья головной птерилии. На 4-6-й стадиях линька распространяется на все остальные отделы, кроме крылышка, карпального кроющего и аптерий, которые вступают в линьку на 7-9-й стадиях. Рост контурных перьев головы и туловища в основном заканчивается на 10-й стадии; на 11-й из линьки выходят все остальные участки оперения, включая второстепенные маховые, заканчивающие её последними. Различий между нижеобскими и среднеуральскими белыми трясогузками в последовательности вступления птерилий в линьку не выявлено. Трясогузки, линяющие в Нижнем Приобье и на Южном Ямале, в отличие, например, от краснозобых коньков *Anthus cervinus* и подорожников *Calcarius lapponicus* (Рыжановский, 1987), способность к полёту не утрачивают на любой стадии линьки т.к. одновременного выпадения и роста значительного числа маховых вершины крыла не происходит. Среднеуральские птицы тем более не теряют способность к полёту.

На Среднем Урале начало послебрачной линьки белых трясогузок приходится на первую половину июля (рис. 4). Дату вылупления птенцов в наиболее раннем гнезде (28 мая) и дату отлова первых линяющих птиц (9 июля) разделяют 42 дня. При этом следует учитывать, что в первой половине июля пойманы всего 2 трясогузки, из которых одна была на 4-й стадии линьки. Исходя из средней длительности стадий, эта особь начала линьку 8-10 дней назад, т.е. в последних числах июня, через месяц после начала вылупления в гнёздах местных птиц. Среднюю дату начала вылупления птенцов (9 июня) от среднепопуляционной (расчётной) даты начала послебрачной линьки взрослых (8 июля) разделяют 29 дней.

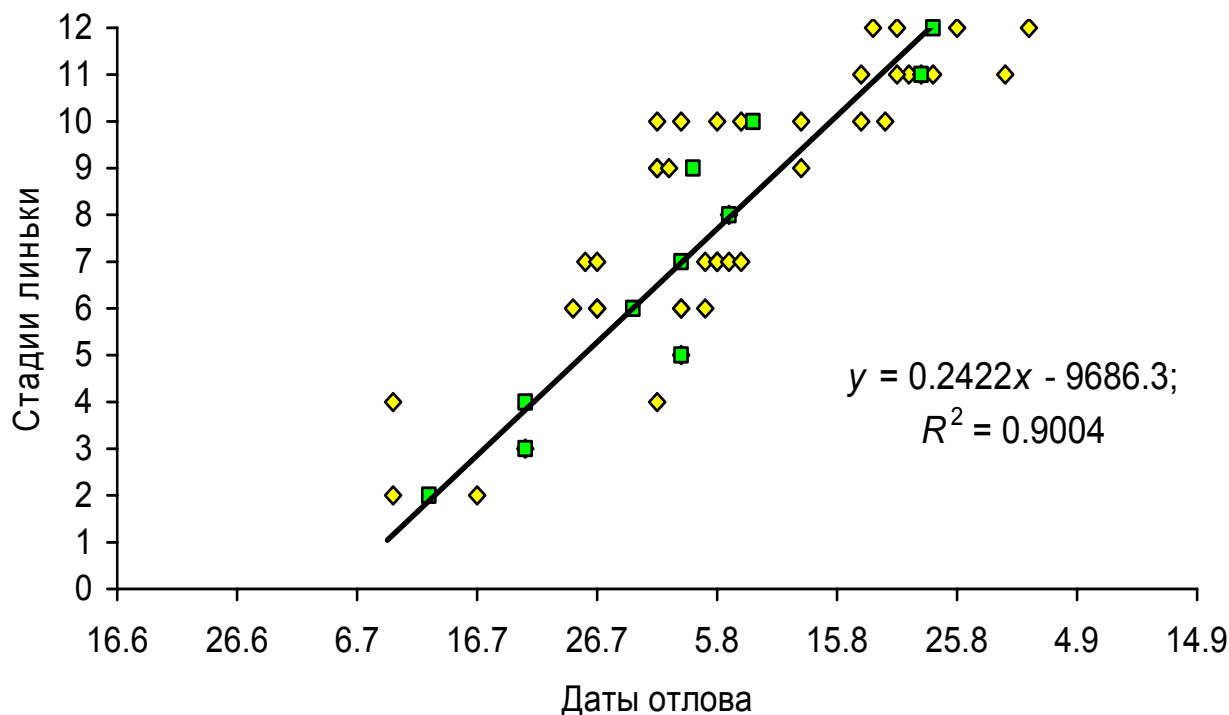


Рис. 4. Ход послебрачной линьки белых трясогузок в природе на Среднем Урале: 0 – линька не началась, 12 – линька закончилась. Жёлтые ромбы – даты отлова одной или нескольких птиц на стадии линьки. Линия тренда проведена по средним датам (зелёные квадраты) отлова птиц на стадии линьки. Приводятся уравнения линии тренда и коэффициент аппроксимации.

Полностью закончившие послебрачную линьку белые трясогузки начали отлавливаться с 17 августа, среднепопуляционная дата окончания линьки – 23 августа, средняя длительность линьки – 47 дней. Рассчитанная дата начала линьки у рано линяющих птиц – 28 июня, окончания – 14 августа, длительность – 48 дней; сроки линьки у поздно линяющих – начало 17 июля, конец 3 сентября, длительность 48 дней (рис. 5). Вероятно, у птиц, выкормивших два выводка, линька может начаться и позднее, но все осмотренные птицы, включая кормивших явно второй выводок, линяли в общие сроки.

Послебрачная линька взрослых может начаться до распадаения выводка: 9 июля от выводка слётков 15-17-сут возраста поймана самка на 2-й стадии линьки, а 31 июля от выводка слётков не старше 17-20 дней поймана самка с очень интенсивной линькой, совмещающая 2-ю, 3-ю и 4-ю стадии линьки. Замену оперения обе птицы начали 3-6 дней до отлова, т.е. сразу после ухода птенцов из гнёзд. Поскольку на Среднем Урале небольшая часть пар белых трясогузок выкармливают два выводка, совмещение линьки с выкармливанием птенцов второго выводка должно быть весьма обычным явлением.

В экспериментальных условиях у белых трясогузок со Среднего Урала, содержавшихся вольере в течение года, 1-я стадия послебрачной линьки зарегистрирована между 19 мая и 21 июня, в среднем 4

июля ($n = 8$). Линьке предшествовало весеннее миграционное ожирение и миграционное беспокойство, половая активность (формирование клоакальных выступов и песня у самцов, наседные пятна у самок), т.е. все элементы данной части годового цикла. Поскольку образования пар и последующих гнездовых событий не было, период от максимума половой активности до начала линьки у вольерных птиц всегда короче, чем в природе, и линька началась раньше, до летнего солнцестояния, т.е. при растущем дне. Линька 4 среднеуральских белых трясогузок при естественном фотопериоде Среднего Урала, длилась 71, 70, 69 и 67 дней и закончилась между 10 и 30 августа – в сроки, когда послебрачная линька заканчивается у птиц в природе. Если включить 30-дневный период насиживания и выкармливания, которого клеточные птицы были лишены, годовой цикл первогодков был бы воспроизведён полностью с совпадением сроков.

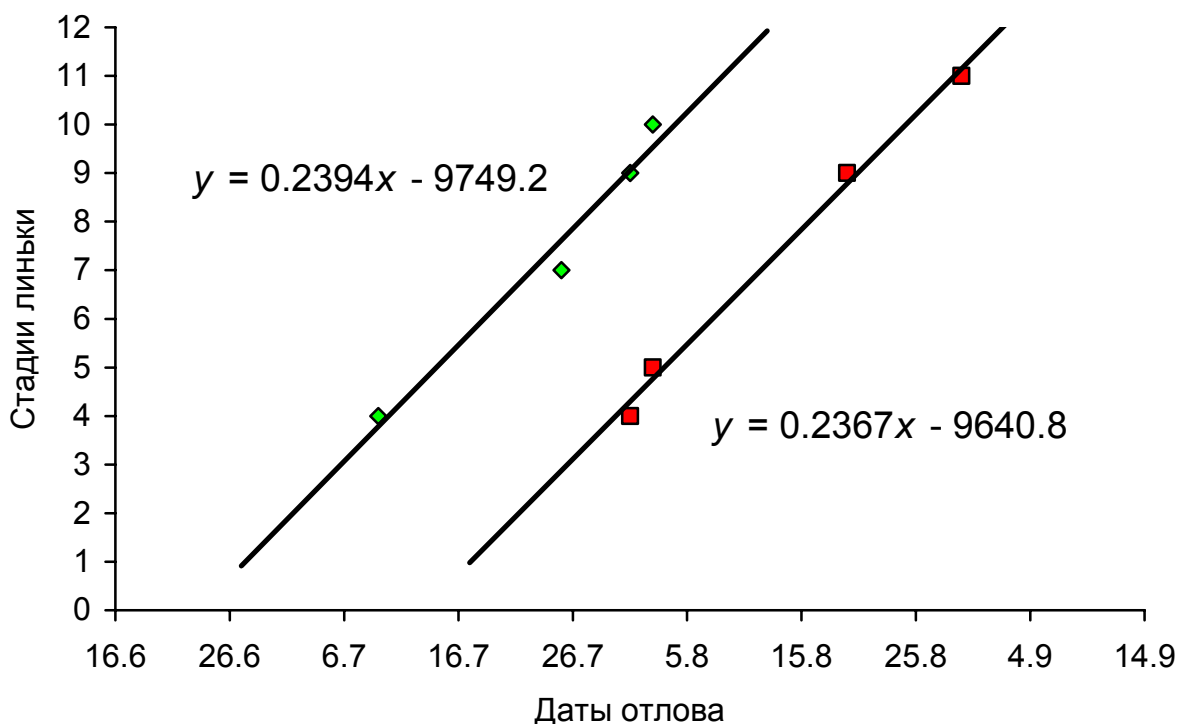


Рис. 5. Сроки послебрачной линьки у наиболее рано (зелёные ромбы) и наиболее поздно (красные квадраты) линяющих особей белой трясогузки на Среднем Урале. Обозначения: 0 – линька не началась, 12 – линька закончилась.

В Нижнем Приобье первые линяющие взрослые трясогузки (на 3-й и 4-й стадиях) пойманы 16 июля. Исходя из средней длительности стадий линьку они начали 7-10 дней назад, т.е. во второй половине первой декады июля. Среднепопуляционная дата начала линьки – 18 июля – на декаду позднее, чем на Среднем Урале. В старом оперении трясогузок отлавливали до 29 июля, т.е. период вступления в линьку растянут на 25-30 дней. На последней, 11-й стадии линьки белых трясогузок отлавливали с 20 августа по 4 сентября; в новом наряде пой-

маны 2 птицы – 29 августа и 4 сентября (рис. 6). Средняя дата окончания линьки – 28 августа, средняя длительность линьки особи – 42 дня. Среднюю дату начала послебрачной линьки от средней даты начала вылупления (22 июня) разделяет 20 дней. Дату вылупления птенцов в наиболее раннем гнезде (14 июня) и дату отлова первой начинающей послебрачную линьку птицы разделяют 32 дня. Расчётная дата начала линьки у рано линяющих птиц – 8 июля, окончания – 13 августа, длительность – 38 дней; эти показатели у поздно линяющих особей, соответственно, 1 августа, 6 сентября и 37 дней (рис. 7).

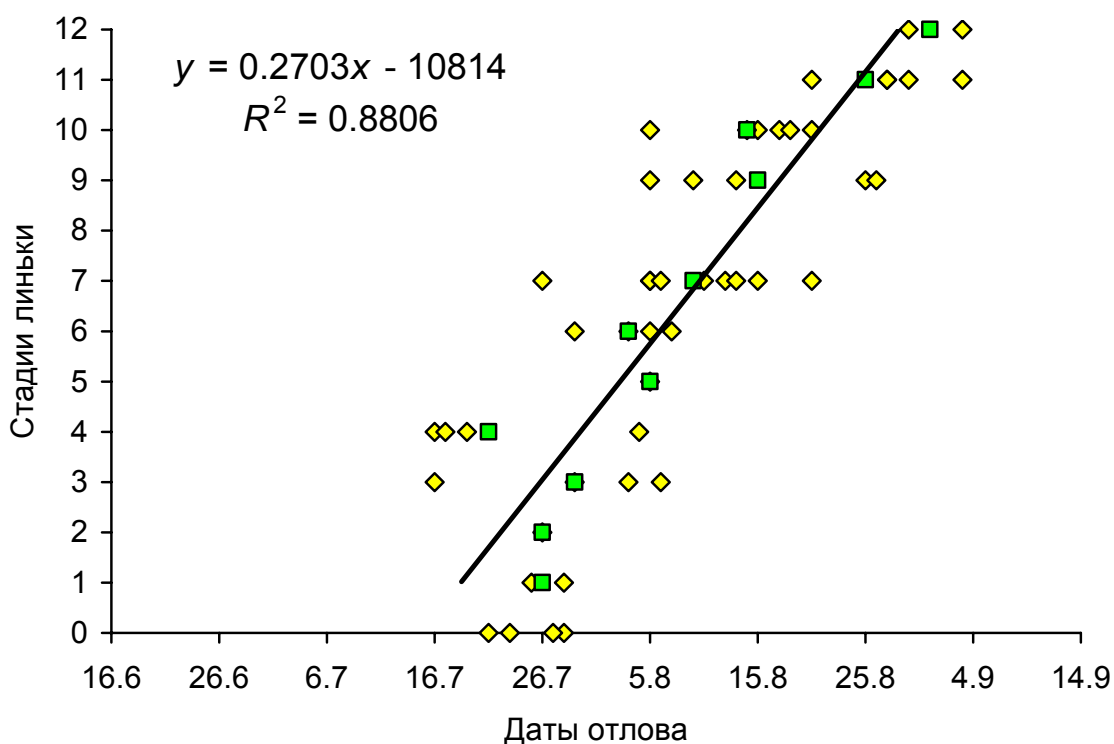


Рис. 6. Ход послебрачной линьки белых трясогузок в природе в Нижнем Приобье. Обозначения как на рисунке 4.

Отловы взрослых трясогузок у гнёзд свидетельствуют, что северные птицы чаще всего не совмещают послебрачную линьку с размножением. Из 6 птиц, содержавшихся вместе со слётками в неволе, у 2 самцов и 2 самок из разных пар линька началась через 30-35 дней с момента вылупления птенцов, т.е. после распада выводков. У одного самца линька началась через 26 дней после вылупления птенцов. Ещё в одном случае самец от гнезда со слётками пойман на 3-й стадии линьки. Смена оперения в этом случае началась через 5-8 дней после вылупления птенцов этой поздней, возможно повторной кладки. Индивидуальная длительность послебрачной линьки у птиц в неволе при естественном фотопериоде Нижнего Приобья составила 43-49, в среднем 45.0 ± 1.1 сут ($n = 6$).

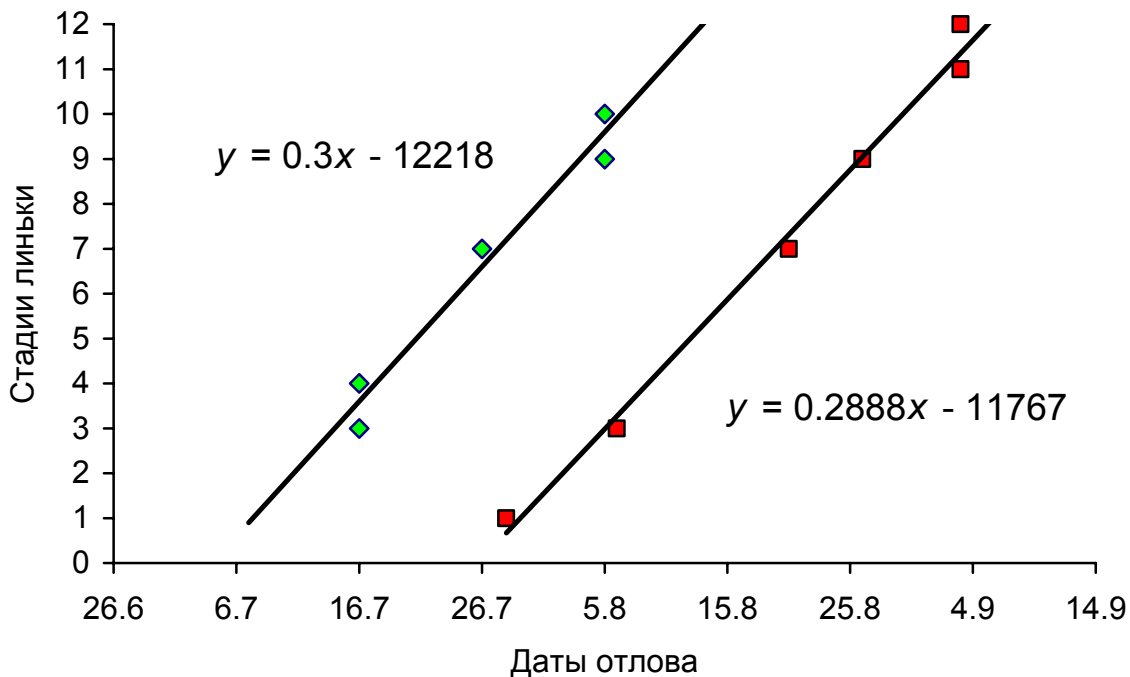


Рис. 7. Сроки послебрачной линьки у наиболее рано и поздно линяющих белых трясогузок в Нижнем Приобье. Обозначения как на рисунке 5.

Шесть белых трясогузок из окрестностей Лабитнанги, содержащиеся в течение года на Среднем Урале, начали послебрачную линьку практически одновременно – 12-20 июня, в среднем 17 июня – также незадолго до летнего солнцестояния и при растущем дне. Если бы они приняли участие в размножении, линька у них началась бы одновременно с северными в природе, т.е. годовой цикл сезонных явлений у этих птиц также был воспроизведён полностью. Весной эти трясогузки не переводились на круглосуточный (полярный) день. Для формирования у них признаков половой активности (утраты весенних жировых резервов, увеличения клоакальных выступов и пения у 2 самцов) оказалось достаточно весенних фотопериодических условий Среднего Урала, а именно 18С:6Т.

Обсуждение

Основная область зимовок западносибирской белой трясогузки лежит в странах Южной Азии, расположенных между 10° и 30° с.ш., т.е. в Индии, Пакистане, Афганистане (Гладков 1954). В отличие от экваториальных районов, где длина дня круглый год остаётся близкой 12 ч, на этих широтах в зимнее время года длина дня сокращается до 10-11 ч к моменту зимнего солнцестояния, возрастает до 12 ч к весеннему равноденствию и продолжает возрастать до 13-14 ч к летнему солнцестоянию, т.е. изменение длины дня имеет место и может быть использовано в качестве внешнего датчика. В природе предбрачная линька *M. a. alba* наблюдается в январе-марте (Witherby 1938), т.е. при медленно растущем дне. А.И.Кукиш (1974) у первогодка из Ленинград-

ской области наблюдал в условиях неволи линьку с 28 февраля по 8 апреля, т.е. несколько позднее, чем в природе, но фотопериодические условия содержания он не указал. В наших опытах птицы группы 9С:15Т (северная бореальная популяция) из миграционного состояния вышли в реальные сроки, в конце ноября – декабре, предбрачную линьку начали в последних числах марта – начале апреля, через месяц с начала увеличения светлой фазы за счет роста дня в природе. Несомненно, 9-часовой день начало линьки не стимулирует, он для этого слишком короткий, поэтому можно предполагать, что белые трясогузки из Нижнего Приобья на этой широте не зимуют. Начало линьки у первой из птиц этой группы (20 марта) совпало с днём весеннего равноденствия, у других она началась при длине дня в 13-14 ч. Нужно заметить, что гормональный ответ на увеличение длины дня растянут во времени. В частности, предбрачная линька жёлтых трясогузок *Motacilla flava* начиналась через 15-20 дней после перевода птиц на «длинный» день (Носков, Кукиш 1975). Вероятно, фотопериод, стимулирующий начало зимней линьки у белых трясогузок из Нижнего Приобья, находится в пределах 11С:13Т – 12С:12Т.

Птицы второй группы (тундровая популяция) из миграционного состояния вышли также в реальные сроки (конец ноября – первая половина декабря), предбрачная линька протекала в два этапа: дополнительная – при постоянном дне, основная – при растущем, при этом основная линька также началась поздно, в марте. Дополнительная линька протекала в сроки, когда птицы должны линять в природе, т.е. 11-часового дня достаточно только для начала линьки, но не для осуществления её в основном варианте. В первых числах марта длина дня в помещении лаборатории за счёт восхода солнца за окнами в 7 ч достигла 12 ч, и птицы начали основную линьку, как и птицы предыдущей выборки. С учётом медленного гормонального ответа, стимулирующая длина дня, возможно, составляет не 11 ч, а 11ч 30 мин. Таким образом, северные белые трясогузки, бореальные и тундровые, должны зимовать на широте 10-20-й параллели (Южная Индия и Индокитай), где минимальная длина дня несколько превышает 11 ч.

Часть среднеуральских птиц (2 из 9) затянули выход из миграционного состояния, причём одна особь не вышла из него до лета, другая – до марта. Шесть трясогузок начали предбрачную линьку при постоянном 11-часовом дне в сроки, близкие реальным. Дополнительная линька была у 3 птиц при 11-часовом дне в сроки, когда её не должно быть, но они рано вышли из миграционного состояния. Эти птицы, как сказано выше, были неизвестного происхождения, возможно, более северные, североуральские, что и привело к проявлению дополнительной линьки. Начало основной линьки у уральских птиц при постоянном 11-часовом дне (или более коротком) можно рассматривать как

свидетельство других, чем у нижнеобских трясогузок, требований к световому режиму линьки и, соответственно, иных географических мест зимовки – среднеуральские птицы должны зимовать севернее 20° с.ш. Поскольку фотопериодические интервалы, в которых проходит зимняя линька воробьиных, могут быть очень узкими (Носков 1978; Носков, Рымкевич 1988, 2010; Рымкевич, Правосудова 1987), это находит свое отражение в особенностях линьки и ведет к дифференциации популяций по широте и в зимовочной части ареала.

Различия в количестве заменяемых перьев между нижнеобскими трясогузками бореальной и тундровой популяций при фотопериодах 9С:15Т и 11С:13Т могут быть связаны как с разными световыми режимами, так и с популяционной принадлежностью. Достоверные различия полноты линьки хвостовой птерилии при 11С:13Т между нижнеобскими тундровыми и среднеуральскими трясогузками, несомненно, имеют популяционную основу. Статистически значимыми оказались различия по участию в линьке малых верхних кроющих второстепенных маховых: у среднеуральских птиц они заменяются значительно реже, чем у северных. Замена всех рулевых у половины среднеуральских птиц и редкость линьки малых верхних кроющих второстепенных маховых свидетельствует о распространённости такого варианта полноты линьки в среднеуральской (южнотаёжной) популяции. Линька всех рулевых затягивает этот процесс, отсутствие линьки малых верхних кроющих второстепенных маховых несколько его ускоряет, что может быть взаимосвязано.

Дополнительной предбрачной линьки в природе нет. Наличие её в экспериментальных условиях есть, вероятно, следствие неполного совпадения экспериментальных фотопериодических режимов с фотопериодическим интервалом начальных этапов линьки.

Сроки прилёта основной массы местных трясогузок Среднего Урала и Нижнего Приобья в гнездовые районы отличались на месяц: 10-15 мая и 10-15 июня, соответственно. Такие же отличия между датами начала прилёта в течение одного сезона: 17 апреля 2004 и 22 мая 2004. Отличия между наиболее ранними датами начала вылупления птенцов вдвое меньше: 28 мая 2006 и 14 июня 2004, что связано с сокращением к северу длительности предгнездового периода, когда происходит занятие территорий, формирование пар, строительство гнезда. Послебрачная линька в Нижнем Приобье начиналась на декаду позднее, чем в Свердловской области (средние даты отлова птиц на 1-й стадии линьки 18 июля и 8 июля) и на половину декады позднее заканчивалась (24 августа и 18 августа – отловы птиц на 11-й стадии линьки). В обоих районах основной период отлова белых трясогузок на последней стадии линьки и в новом пере – в третья декада августа – первая пятидневка сентября. Затем практически одновременно на всех

широтах, от Среднего Урала до Ямала, начинается отлёт. Выкармливание вторых выводков в средних широтах на сроки окончания послебрачной линьки и начало отлёта существенно не влияет. В этом случае линька совмещается с выкармливанием птенцов, совмещаются первые стадии линьки, отсутствует перерыв между окончанием линьки и началом миграции.

По всем трём показателям: среднепопуляционной длительности линьки, длительности линьки ранних и поздних птиц, – северные трясогузки отличаются от среднеуральских более высокими темпами послебрачной линьки (в среднем на неделю). Однако при сопоставлении коэффициентов уравнений регрессии (рис. 4-7) по t -критерию значимость отличий длительности линьки среднеуральских от северных белых трясогузок не подтверждена.

Широтные особенности контроля послебрачной линьки у *M. a. dukhynensis* не изучались, но они, несомненно, есть. Сроки её начала, как и у других воробьиных (Farner 1964; Дольник 1975; Носков, Рымкевич 1978) определяются, видимо, эндогенно и приходится на определённое время относительно репродуктивного периода. Белые трясогузки, передержанные в течение года (как северные, так и среднеуральские, содержавшиеся в равных фотопериодических условиях), начинали линьку при увеличивающемся дне, причём линька 4 среднеуральских птиц началась на 2 недели раньше, чем всех северных (в конце мая против второй декады июня), но 2 птицы начали линьку одновременно с северными. Средние даты начала линьки (4 июня и 17 июня) отличаются более чем на декаду, как и средние даты в природе. Казалось бы, что вольерное содержание, возможное несовпадение требуемых фоторежимов с экспериментальными, неучастие опытных особей в гнездовании не оставляют нашим трясогузкам возможности провести годовой цикл параллельно свободноживущим птицам, тем не менее северные особи начали линьку позднее большинства среднеуральских птиц (различия близки к значимым: t -критерий: $t = 2.43$; $P < 0.05$; критерий Манна-Уитни: $Z = 1.867$, $P = 0.0618$), как и должно быть в природе. Это свидетельствует о тонкости настройки механизмов контроля годовых циклов и ещё раз подтверждает разную популяционную принадлежность наших выборок.

Начавшись, послебрачная линька должна попасть под фотопериодический контроль, поэтому на Среднем Урале поздно линяющие особи совмещают первые стадии линьки с выкармливанием птенцов. Несомненно, темпы линьки реагируют на фотопериод в зависимости от широты местности и популяционной принадлежности особей. На севере Ямала первая половина процесса протекает при 24С:0Т, вторая – при медленно сокращающемся дне и заканчивается при 14-18-часовом дне; в Нижнем Приобье при длине дня, близкой к 24 ч, линьку начинают

первые птицы, при 20-часовом дне линяют все птицы, при 18-часовом заканчивают линьку первые особи (рис. 7). При 18-часовом дне среднеуральские птицы линьку только начинают (рис. 5), но в лесотундре темпы линьки не ниже, чем на юге лесной зоны при равной полноте. Несмотря на отсутствие значимых различий коэффициентов регрессии, недельные различия в длительности рано, поздно и средне линяющих птиц автор считает убедительным доказательством более высоких темпов линьки северных птиц. В арктических тундрах при поздних сроках прилёта и гнездования линьку нужно закончить в конце августа, в лесотундре – в первой половине сентября, поэтому темпы линьки в Субарктике должны быть выше, чем в таёжной зоне. В связи с этим возникает предположение о доминировании эндогенного контроля в течение всего процесса послебрачной линьки у белых трясогузок тундровой популяции.

Судя по фотопериодическим интервалам начала предбрачной линьки, белые трясогузки, взятые из гнёзд в Заполярье, требуют для её стимулирования светового режима приэкваториального пояса (12-часовой день), т.е. зимовки в южной оконечности Азии. В период осенней миграции птицы последовательно пролетают над территориями зимовок таёжных и степных популяций, имея тем самым максимально длинный миграционный путь. Подобное происходит и весной, в период пролёта над гнездовыми областями популяций. Северные популяции белой трясогузки, несомненно, молодые, сформировались в послеледниковый период. Они занимали освободившуюся от льда территорию, адаптировались к фотопериодическому режиму высоких широт, закрепили адаптации на генетическом уровне и начали отлетать на зимовку в наиболее южные области материка, поскольку более северные были уже заняты.

Заключение

В пределах гнездовой части ареала *Motacilla alba dukhunensis* на пространстве от арктических тундр Ямала до тайги Среднего Урала обитает несколько широтных популяций, адаптированных к фотопериодическим и фенологическим условиям соответствующих областей. Это находит отражение в особенностях не только постювенальной линьки (типе контроля сроков, в полноте линьки, её темпах), но и предбрачной и послебрачной линек. Популяции различаются полнотой предбрачной линьки, фотопериодическими условиями её реализации и, по этой причине, широтами зимовки, которые соответствуют фотопериодическим интервалам линьки. Послебрачная линька на первых этапах находится под эндогенным контролем, затем у среднеуральских птиц контролируется фотопериодом. Возможно, линька белых трясогузок из тундровой зоны находится под более полным эндо-

генным контролем, т.е. весной, в период унифакториального контроля (Дольник 1975) определяется не только её начало, благодаря чему линька тундровых птиц в неволе начиналась позднее среднеуральских, но и достаточно быстрое её окончание при долгом дне второй половины августа Северного Ямала и арктических островов.

Автор признателен А.В.Гилеву за помощь в статистической обработке полученного материала.

Литература

- Гладков Н.А. 1954. Трясогузковые Motacillidae // *Птицы Советского Союза*. М., 5: 594-690.
- Дольник В.Р. 1975. Миграционное состояние птиц. М.: 1-398.
- Кукиш А.И. 1974. Линька белой (*Motacilla alba*) и жёлтой (*M. flava*) трясогузок в Приладожье // *Вестн. Ленингр. ун-та* 15: 20-25.
- Кукиш А.И., Носков Г.А. 1975. Фотопериодическая регуляция предбрачной линьки жёлтой трясогузки (*Motacilla f. flava* L.) // *Биол. науки* 8: 11-15.
- 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.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 2010. Регуляция параметров годового цикла и её роль в микроэволюционном процессе у птиц // *Успехи соврем. биол.* 130, 4: 346-359.
- Рыжановский В.Н. 1987. Связь послебрачной линьки с размножением и миграцией у воробьиных в Субарктике // *Экология* 3: 31-36.
- Рыжановский В.Н. 2011. Географическая изменчивость линек белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*. 1. Постювенальная линька // *Рус. орнитол. журн.* 20 (700): 2135-2155.
- Farner D.S. 1964. The photoperiodic control of reproductive cycles in birds // *Amer. Sci.* 52, 1: 137-156.



Изменение кормовой базы рыбоядных птиц в результате интродукции головешки-ротана *Percottus glenii* в бассейн озера Байкал

И.И. Тупицын

Второе издание. Первая публикация в 1995*

Рыбоядные птицы представляют собой важный компонент орнитоценозов дельты Селенги. Здесь отмечено 16 видов птиц, использующих в пищу рыбу. Чайки и цапли являются одними из самых многочисленных видов дельты. Они селятся колониями, учёт которых проводится при ежегодном обследовании дельты.

Изменение численности чайковых птиц и размещение их колоний обусловлены воздействием различных факторов. Среди них одним из важнейших, определяющих состояние популяций околородных птиц, обитающих в дельте, следует рассматривать кормовую базу. Исследования питания чаек и крачек Байкала до 1976 года показали, что набор рыб в питании птиц разных видов различен и изменяется по сезонам. Отмечено 16 видов рыб, которыми питаются птицы. Серебристая чайка *Larus argentatus mongolicus* Sushkin 1925 чаще всего потребляет омуля как весной, так и летом; сизая чайка *Larus canus* – хариуса и окуня весной, а летом омуля и плотву: речная крачка *Sterna hirundo* – окуня и ельца весной, а летом примерно в одинаковом количестве ельца, щуку, окуня, плотву (Скрябин, Размахнина 1978). Степень использования птицами разных видов корма в значительной мере зависит от его обилия и доступности. В пищу идут, как правило, массовые виды рыб.

Заметно повлияло на рост численности крупных чаек расселение головешки-ротана *Percottus glenii* Dybowski 1877, которого завезли в бассейн Байкала (озеро Гусиное) при разгрузке вагона с живыми сазангами из прудов Хабаровского рыбхоза в 1969 году (Пронин 1982). При наводнениях в 1971 и 1973 годах он проник в реку Селенгу, её притоки и в Байкал. В дальнейшем стал расселяться по мелководной зоне средней части Байкала. В настоящее время этот вид широко расселился по Селенге до её дельты и водоёмов поймы, найдя здесь даже более благоприятные условия жизни, чем в прудах Хабаровского рыбхоза (Литвинов 1990). Бурный рост численности головешки в дельте Селенги

* Тупицын И.И. 1995. Изменение кормовой базы рыбоядных птиц в результате интродукции ротана-головешки в бассейн озера Байкал // *Вопросы орнитологии: Тез. докл. к 5-й конф. орнитологов Сибири памяти Эдуарда Андреевича Ирисова*. Барнаул: 75-77.

отмечен с 1987 года, и большинство рыбоядных птиц переключилось на этот легкодоступный и обильный корм, что, несомненно, сказалось на росте численности чаек и цапель. За четыре года (1988-1991) численность серебристой, сизой и озёрной *Larus ridibundus* чаек удвоилась, появилось много новых колоний. Особенно это заметно у сизой чайки, число поселений которой увеличилось за это время с 34 до 92. Проанализирован состав кормов сизой чайки по содержанию желудков птиц, отстрелянных на гельминтологический анализ в нижней и верхней частях дельты Селенги.

Объёмная доля рыбы в корме взрослых сизых чаек в верхней части дельты составляет 42.3%, в нижней – 26.7%. Как в том, так и в другом случае рыба является основным кормом. Однако видовой состав рыб различен. Если в верхней части дельты поедаемая рыба представлена карповыми (31%) и окунем (11.3%), то в нижней части дельты чайки в основном питаются головешкой (15.5%) и щукой (11.2%).

В дельте Селенги наиболее обычным способом добычи корма у основной массы крупных чаек является самостоятельный лов рыбы в поверхностных слоях воды. При добыче головешки-ротана, который обитает в придонном слое и для птиц малозаметен, чайки выпугивают его из ила, переминаясь с ноги на ногу. Весной неоднократно отмечался лов чайками ротанов на мелководных водоёмах, когда смешанные группы серебристых, сизых, озёрных чаек, иногда до сотни особей, «окупируют» небольшой водоём и устраивают настоящую охоту, плавая и бегая по мелководью, выхватывают из воды потревоженную добычу. В таких ситуациях нередко случаи клептопаразитизма, когда некоторые птицы, ухватив добычу, не в состоянии проглотить её на месте и пытаются отлететь с ней в сторону, но на них тут же нападают другие птицы. Чаще объектом паразитизма становится озёрная чайка, которая подвергается нападению сизых и серебристых чаек. Головешка-ротан стал играть важную роль при выкармливании птенцов. В гнёздах серебристых и сизых чаек эти рыбы отмечаются в первые же дни после вылупления.

Расселение головешки-ротана повлияло на состоянии популяции серой цапли *Ardea cinerea*. По данным на 1979 год (Мельников и др. 1979), численность её составляла 1700-1900 особей. В 1980-е годы численность цапель несколько сократилась, исчезли колонии, в которых гнёзда располагались на земле (вероятно, в результате подъёма уровня воды). Осталась практически одна крупная гнездовая колония, в которой гнездились до тысячи птиц. С 1988 года начался рост числа серых цапель. Они стали устраивать гнёзда в зарослях тростника и на островах по кромке дельты совместно с серебристой чайкой. В 1994 году численность серой цапли в дельте Селенги составила 4.5-5 тыс. птиц. Известно восемь поселений этого вида. Для серой цапли ротан стал

основным кормом. Во время кольцевания птенцов их отрыжки целиком состояли из ротана.

Обилие ротана привело к тому, что он стал встречаться в корме птиц, относящихся к другим трофическим группам. Рыбки до 4 см длиной отмечены в зобах хохлатой чернети *Aythya fuligula* и кряквы *Anas platyrhynchos*. Отмечены случаи добычи ротана большим улитом *Tringa nebularia* и чёрной кряквой *Anas zonorhynchos*.

Таким образом, при вселении головешки-ротана в бассейн Байкала он нашёл хорошие условия в дельте Селенги и стал одним из важных элементов кормовой базы птиц-ихтиофагов.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2011, Том 20, Экспресс-выпуск 703: 2233-2235

К зимней орнитофауне поймы реки Чу и южной части пустыни Бетпакдала

А.В.Грачёв, Е.С.Ташибаев

Александр Владимирович Грачёв, Ерлан Сибиевич Ташибаев. Лаборатория териологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, д. 93, Алматы, 050060, Казахстан

Поступила в редакцию 1 мая 2011

С 2 по 8 декабря 2010 мы совершили экспедиционную поездку с целью учёта охотничье-промысловых и редких животных в нижнем течении реки Чу и в прилегающих частях Бетпакдалы. Маршрут поездки следующий: город Тараз – посёлок Акколь – посёлок Уланбель – посёлок Моинкум (бывш. Фурмановка) – посёлок Кумузек – посёлок Байтал – пойма реки Чу – посёлок Моинкум – посёлок Хантау. Пешие учётные маршруты осуществлялись в пойме Чу южнее посёлка Байтал. Во время поездки уже установились ранние зимние условия со снежным покровом глубиной 20-25 см и температурами до минус 25-30°C. Отмечено 26 видов птиц, краткую информацию о которых излагаем ниже.

Egretta alba. Одиночную большую белую цаплю наблюдали 2 декабря на реке Талас у города Тараз.

Anser anser. В окрестностях посёлка Моинкум 4 декабря наблюдали 3 стаи общей численностью свыше 300 серых гусей, пролетевших транзитом с севера на юг. В этот день было отмечено резкое понижение температуры до минус 25°C, что, вероятно, и вызвало отлёт гусей.

Circus cyaneus. В окрестностях посёлков Кумузек и Моинкум отмечено по 2 охотящихся полевых луня.

Circus aeruginosus. На озере Акколь во время снегопада 2 декабря наблюдали охотящегося болотного луня.

Buteo rufinus. На участке трассы между посёлками Уланбель и Моинкум по столбам линии электропередачи видели более 10 одиночных курганников.

Aquila nipalensis. Одиночный степной орёл отмечен на телеграфном столбе западнее посёлка Моинкум.

Falco tinnunculus. Одиночная пустельга встречена на автотрассе у посёлка Караузяк.

Perdix perdix. Несколько стаяк по 10-20 серых куропаток встречено на заснеженных полянах среди саксаульников вдоль трассы между посёлками Байтал и Моинкум. В окрестностях посёлка Жамбыл учтено ещё 5 небольших стаяк.

Phasianus colchicus mongolicus (Brandt, 1845). Встречался в саксаульниках и пойменных тугаях реки Чу. Визуально наблюдался также по деревьям вдоль трассы Уланбель – Моинкум, особенно часто на отрезке дороги между посёлками Байтал и Моинкум. В пойме реки Чу в окрестностях посёлка Байтал на пешем маршруте длиной 5 км встречено до 50 фазанов. Много следов и самих птиц встречено в зарослях тамарикса, лоха и тростника у 2-го отделения бывшего совхоза «Жамбыл». Наши наблюдения подтвердили сообщения местных жителей о том, что в этом году численность фазана высокая.

Actitis hypoleucos. Одиночного перевозчика встретили 2 декабря на реке Талаз у города Тараз.

Larus cachinnans. Там же 2 декабря видели одиночную хохотунью.

Athene noctua. Домовый сыч встречен сидящим на придорожном столбике у посёлка Караузяк.

Alaudidae. Вдоль трассы между посёлками Акколь и Моинкум часто встречались стайки численностью до 20-30 жаворонков, как хохлатых *Galerida cristata*, так белокрылых *Melanocorypha leucoptera* и рогатых *Eremophila alpestris*.

Lanius excubitor. На пути от Уланбеля к Моинкуму одиночного серого сорокопута видели в саксаульнике у 2-го отделения бывшего совхоза «Жамбыл».

Acridotheres tristis. Несколько майн видели на улицах посёлка Моинкум.

Pica pica. Одиночные сороки встречались в пойменных тугаях реки Чу и на окраине посёлка Моинкум.

Corvus monedula, *C. frugilegus*, *C. corone*, *C. cornix*. Отмечены в посёлках Уланбель и Моинкум.

Turdus merula. Одиночный чёрный дрозд отмечен у 2-го отделения бывшего совхоза «Жамбыл».

Ranurus biarmicus. Стайки усатых синиц наблюдались в тростниках поймы реки Чу у посёлка Байтал.

Passer domesticus. Отмечался в посёлках Моинкум и Байтал.

Passer montanus. Полевой воробей часто встречался в посёлках Уланбель, Моинкум и Байтал, а также у жилых кошар.

Emberiza schoeniclus. Небольшие стайки комышовых овсянок наблюдались в тростниках поймы реки Чу у посёлка Байтал.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2011, Том 20, Экспресс-выпуск 703: 2235

О раннем гнездовании обыкновенной пустельги *Falco tinnunculus* в Заилийском Алатау

А.Д. Джаныспаев

Второе издание. Первая публикация в 2000*

Сроки гнездования пустельги *Falco tinnunculus* в Заилийском Алатау довольно растянуты. Ещё В.Н. Шнитников (1949) связывал такую особенность этих соколов с тем, что часть особей улетает на зиму, а часть остаётся зимовать. К гнездованию пустельга приступает в апреле, причём большая часть птиц откладывает яйца во второй половине апреля или в начале мая, но запоздалые кладки встречаются и в июне (Корелов 1962). Так, молодыми, сидевшими около него на ветке, найдено 30 мая 1918 на северном склоне Заилийского Алатау в Поганой щели (Шнитников 1949).

В урочище Карасай Иле-Алатауского национального парка 10 мая 2000 нами было обнаружено гнездо пустельги, располагавшееся в ельнике на северном склоне. Устроено оно было на ели в старом гнезде чёрной вороны *Corvus corone orientalis* в 1.5 м от вершины. В момент обнаружения в нём сидел один оперившийся птенец, а другой находился в 1 м на ветке. При повторном посещении 14 мая птенцов в гнезде не оказалось. Они держались на противоположном склоне ущелья в 300 м от гнезда и выпрашивали корм у взрослых.

Литература

Корелов М.Н. 1962. Отряд хищные птицы – Falconiformes // *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 2: 488-707.

Шнитников В.Н. 1949. *Птицы Семиречья*. М.; Л.: 1-665.



* Джаныспаев А.Д. 2000. О раннем гнездовании обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus* L.) в Заилийском Алатау // *Selevinia*: 222.