

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2012
XXI



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
814
EXPRESS-ISSUE

2012 № 814

СОДЕРЖАНИЕ

- 2785-2796 Дисперсия особей и эволюция видов
и популяций у птиц. А. С. МАЛЬЧЕВСКИЙ
- 2797-2806 О различиях линьки у подвидов
пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita*.
В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ
- 2806-2807 Гнездование камышницы *Gallinula chloropus*
на сельскохозяйственном пруду в Калбинском
нагорье (Восточный Казахстан).
Н. Н. БЕРЕЗОВИКОВ
- 2807-2809 О новых находках монгольского земляного
воробья *Pyrgilauda davidiana* в Горном Алтае.
Н. Н. ДРОЗДОВ, Э. А. ИРИСОВ,
С. Е. БЕЛИКОВ
- 2809 Земляной дрозд *Zoothera dauma* в Кунгей-Алатау
(Тянь-Шань). Б. П. ЖУЙКО
-

Редактор и издатель А. В. Бардин

Кафедра зоологии позвоночных

Биолого-почвенный факультет

Санкт-Петербургский университет

Россия 199034 Санкт-Петербург

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 I
E x p r e s s - i s s u e

2012 № 814

CONTENTS

- 2785-2796 Dispersal of individuals and evolution of species and
populations in birds. A . S . M A L C H E V S K Y
- 2797-2806 Differences in the process of moulting between
subspecies of the chiffchaff *Phylloscopus collybita*.
V . N . R Y Z H A N O V S K Y
- 2806-2807 Nesting of the common moorhen *Gallinula*
chloropus on farm pond in Kalba Highlands
(Eastern Kazakhstan). N . N . B E R E Z O V I K O V
- 2807-2809 New findings of the Père David's snowfinch
Pyrgilauda davidiana in Altai Mountains.
N . N . D R O Z D O V , E . A . I R I S O V ,
S . E . B E L I K O V
- 2809 The scaly thrush *Zoothera dauma* in Kungei Alatau
(Tien Shan). B . P . Z H U Y K O
-

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

Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц

А.С.Мальчевский

*Второе издание. Первая публикация в 1969**

Именно в орнитологии, где метод индивидуального мечения особей и их потомков имеет давнюю историю, более всего накопилось таких материалов, которые могут способствовать выяснению истинной природы так называемых «местных популяций» и пониманию начальных этапов процесса микроэволюции.

Теоретическая интерпретация фактов, характеризующих территориальные связи птиц, имеет свою историю. Многочисленные случаи возврата старых птиц на прежние места гнездования и отдельные факты появления молодых птиц местного происхождения в районе их рождения, как известно, с самого начала установления послужили поводом к созданию так называемой теории гнездового консерватизма, которая полагает, что не только старые, но и все оставшиеся в живых молодые птицы местного происхождения возвращаются на родину и гнездятся в тех же местах или поблизости. «Местная популяция», таким образом, согласно этой теории, в основном пополняется за счёт птиц местного происхождения. Эта черта экологии птиц была, если можно так выразиться, возведена в абсолют. Этому немало способствовал принятый многими, для доказательства наличия строгого гнездового консерватизма у птиц, странный и вводящий в заблуждение метод определения процента возврата на места рождения не от общего числа окольцованных в предшествующие годы молодых птиц, а только лишь от общего числа повторных находок на микроучастке кольцевания и в его ближайших окрестностях. При таком исчислении процентов основная масса первогодков оказывалась, естественно, неучтённой, ибо установить, где обосновались на гнездовье все остальные оставшиеся в живых молодые птицы, практически вообще невозможно. В данном случае фактически улавливались лишь незначительные местные перемещения птиц и понятно, что процент возврата молодых на места рождения при таком исчислении оказывался неимоверно высоким. В тех же случаях, когда возврат молодого поколения на места рождения исчислялся по отношению к общему числу окольцованных молодых птиц, он, как правило, не превышал 5%, а во многих случаях,

* Мальчевский А.С. 1969. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // *Орнитология в СССР*. Ашхабад, 1: 111-124.

особенно в северных районах, был значительно ниже (Haartman 1948). Совершенно очевидно, что количество выживающих птиц молодого поколения для поддержания численности вида (популяции) хотя бы на прежнем уровне должно быть гораздо больше. На это обстоятельство орнитологи уже обращали внимание неоднократно (Михельсон 1964).

Однако птиц, не возвратившихся на родину, в соответствии с теорией строгого гнездового консерватизма раньше принято было считать погибшими или, во всяком случае, имеющими меньший успех в жизни, поскольку они не попали на свой родной микроучасток, к условиям которого они якобы должны быть более приспособленными. Данной чертой экологии объяснялась и известная стабильность генетического состава популяций.

Однако изучение процесса микроэволюции лишь с позиций классической теории элементарных или местных популяций охватывает лишь часть проблемы внутривидовой эволюции. При этом вне поля зрения до сих пор, как нам кажется, остаётся та часть её, от которой зависит ход эволюции в направлении повышения экологической пластичности особей и, естественно, общего уровня организации вида. Дело в том, что накопление фактов по вопросу территориальных связей особей и их потомков всё с большей убедительностью начинает свидетельствовать, что особям самых различных видов птиц (во всяком случае, очень многих воробьиных птиц) свойственны две противоположные тенденции, два состояния, определяющие их поведение в природе: а) стремление к территориальному постоянству и к привычным условиям обитания и б) стремление к смене мест обитания, к поиску новых, благоприятных мест жизни. Необходимо подчеркнуть, что эти две тенденции находятся в тесной взаимосвязи и закономерно сменяют одна другую в течение онтогенеза.

В нескольких словах эту черту биологии птиц можно сформулировать следующим образом: поиск нового места гнездования характерен для молодых птиц — первогодков; стремление к привычному постоянству (при благоприятном опыте размножения) свойственно взрослым птицам. Обе эти стороны имеют определённое адаптивное значение. В первом случае поиск новых мест часто приводит к обнаружению лучших мест; во втором — при жизни по привычному ритму в знакомом месте, где действия совершаются до известной степени стереотипно, достигается известная экономия сил и энергии, и имеется гарантия от рискованных неожиданностей. В этом и заключается эффект привычки, проверенной личным опытом.

Таким образом, благодаря единству отмеченных выше противоположных тенденций в биологии птиц — территориального постоянства старых особей и расселения молодых — эволюция популяций и видов у

птиц может идти одновременно и по пути сохранения прежних завоеваний вида, и в направлении освоения новых возможностей.

Надо полагать, что период установления прочных территориальных связей, в течение которого у птиц происходит переход от одного состояния к другому, представляет собой важную стадию онтогенеза, во время которой формируется ряд существенных экологических признаков особи в зависимости от сезона, в течение которого происходит формирование этих связей и, в особенности, от тех условий, при которых птица осуществляет своё первое размножение. Во всяком случае, как показывают специальные наблюдения, окончательное формирование местных особенностей видовой песни у певчих птиц происходит именно в первую весну размножения (Мальчевский 1968). Здесь же, на участке местности, на котором птица впервые гнездится и который впоследствии при благоприятных условиях жизни становится постоянным местом её размножения (в этом смысле мы и понимаем гнездовой консерватизм особи), часто формируются и другие особенности её экологии – характер гнездования, привычная манера добывания корма, у многих птиц постоянство индивидуальных сроков размножения и т.д.

Орнитологическая наука накопила уже немало различного рода косвенных наблюдений, свидетельствующих о существовании у птиц широкого, ежегодно повторяющегося явления рассеивания птиц, преимущественно молодых, от мест их рождения и значительного рассредоточения их к моменту размножения. Эти наблюдения касаются не только случаев быстрого расширения границ ареала многими видами птиц, но также (и это главное) выявляют огромное количество фактов, указывающих на существование интенсивного перемещения птиц в пределах самого ареала. На некоторые факты такого рода мы в своё время уже обращали внимание (Мальчевский 1957, 1958). Сейчас важно отметить, что с расширением масштабов кольцевания в нашей стране и с увеличением сети наблюдателей постепенно начинает увеличиваться и количество прямых наблюдений, регистрирующих птиц на местах размножения, значительно удалённых от тех мест, где они появились на свет.

Для воробьиных птиц такие материалы уже давно накапливаются (Haartman Иванаускас 1953; Тауриньш, Вилкс, Михельсон 1953; Creutz 1955; Лихачёв 1955; Чаун 1958; Михельсон 1964; Чунихин 1967; и др.). Они известны также для голубеобразных птиц (Stresemann 1958), для дневных хищных птиц (Тауриньш и др. 1953), наконец, для утиных (Тауриньш и др. 1953; Чельцов-Бебутов, Кошкина 1968; Михельсон и др. 1968) и других групп птиц. Интересно, что даже у такой, судя по обстоятельным материалам, приведённым в статье Х.А.Михельсона с соавторами (1968), «консервативной» популяции, как хохлатая чернеть *Aythya fuligula* (Латвия, озеро Энгурес), тоже существует довольно ши-

рокий разлёт молодых птиц, отдельные особи которой в гнездовой период следующего года были обнаружены в Финляндии, в бассейне Печоры и на Оби. Возможность такого рода находок, естественно, дело редкого случая. Учитывать разлетевшихся особей неизмеримо труднее, нежели устанавливать возвраты на участках, систематически контролируемых. Тем не менее сами по себе подобного рода факты далёкого разлёта не случайны, как одно время это принято было считать, и умалять их эволюционное значение ни в коем случае нельзя.

Далее можно указать на то, что при работе с целым рядом видов воробьиных птиц исследователи констатировали регулярное невозвращение на места рождения преобладающего большинства молодых птиц на участке сплошного кольцевания. Подобного рода наблюдения известны у нас, например, для большой синицы *Parus major* из работ А.Н.Промптова и Е.В.Лукиной (1937), Г.Н.Лихачёва (1957), А.С.Мальчевского (1957) и др. Недавнее кольцевание больших синиц в Ленинградской области, проведённое сотрудником кафедры зоологии позвоночных Г.А.Носковым и дипломантом О.П.Смирновым (устн. сообщ.), снова показало значительную степень оседлости старых, уже гнездившихся в данной местности птиц и несравненно бóльшую подвижность молодых птиц-сеголетков. Последние в большинстве случаев не задерживались в районе своего рождения, несмотря даже на систематическую прикормку. Взрослые синицы, наоборот, продолжали держаться в районе размножения в течение всего осенне-зимнего периода и многие из них, доживая до весны, здесь же и гнездились. Самую многочисленную группу синиц составили «проходные» молодые птицы-первогодки, пришедшие из других районов в период осенне-зимних кочёвок. Многие из них длительное время задерживались в районе прикормок, а некоторые осели на гнездовья, установив территориальные связи ещё в осенне-зимний период (табл. 1).

Таблица 1. Результаты кольцевания больших синиц *Parus major* в окрестностях Ленинграда (данные Г.А.Носкова и О.П.Смирнова)

Возрастная группа птиц и сроки кольцевания	Число окольцованных особей	Число повторно отлавливаемых особей в осенне-зимний период на том же участке	Число отловленных здесь же у гнёзд в последующие годы
Местные взрослые птицы у гнёзд (май-июнь)	83	61	26
Местные гнездовые птенцы (июнь-июль)	118	6	2
Молодые (по первому году) «проходные» особи в период осенне-зимних кочёвок (август-апрель)	683	212	22

Таким образом, из 49 птиц, оказавшихся при отлове с кольцами у гнёзд весной следующего года, 26 были с номерами колец старых птиц, уже гнездившихся здесь ранее, 22 гнездившиеся особи впервые появились на участке во время осенне-зимних кочёвок и только 2 синицы оказались птицами местного происхождения, то есть родившимися здесь же. Следует иметь в виду и то, что большинство так называемых «старых» птиц (из числа 26), если судить по результатам кольцевания, когда-то тоже попало сюда в основном из других районов в период расселения в первый год своей жизни. Итак, как об этом мы уже говорили ранее применительно к поселениям дроздов-белобровиков *Turdus iliacus* (Мальчевский 1968), у больших синиц, гнездящихся в районе Ленинграда, о «местной популяции» в генетическом смысле этого термина говорить не приходится. Анализ происхождения и истории жизни отдельных синиц, поселившихся на участках кольцевания, показывает, что такие, иногда даже территориально разобщённые, «поселения» синиц не имеют собственных генетических корней и, по существу, являются микропопуляциями «мнимыми».

Места гнездования молодых синиц рождения прошлого года после их расселения в 5 случаях, которые удалось установить (исключая двух особей, отмеченных в таблице, гнездившихся в районе рождения), оказались удалёнными на 40 км (1 случай) и на 100-140 км (4 случая) от гнёзд, в которых они вывелись. Эти перемещения молодых синиц от мест рождения к местам их первого размножения были следующие: Невская Дубровка – Кронштадт; Гумбарицы (юго-восточное Приладожье) – Новгород; Старый Петергоф – Ленинград; станция Кузнечное (Карельский перешеек, северо-западное Приладожье) – Мельничий Ручей (окрестности Ленинграда).

Систематическое кольцевание белобровиков под Ленинградом также выявляет ежегодное невозвращение преобладающего большинства птиц местного происхождения (Мальчевский 1968). Во всяком случае, молодые дрозды (рябинники *Turdus pilaris*, белобровики) очень широко разлетаются в области зимовок (рис. 1, 2). Причём рассредоточение молодняка у этих видов, по всей видимости, происходит на ещё более значительных пространствах. Общее количество птиц в таких случаях на протяжении многих лет оставалось примерно одинаковым, а иногда даже увеличивалось, и это свидетельствует о том, что на контрольных участках всегда наблюдается ежегодное появление большого количества новых птиц, прилетающих со стороны. Эти «пришельцы», по всей видимости, в большинстве случаев – расселяющиеся молодые птицы, подыскивающие себе места, благоприятные для размножения (Михельсон 1964; Мальчевский 1957, 1968, 1969).

Установление прочных территориальных связей в онтогенезе у большинства перелётных воробьиных птиц, по всей видимости, проис-

ходит, всё-таки, весной, на местах их первого размножения. Однако эксперименты Лёрля (Löhr 1959) оцениваются самим автором как доказательство возможности выбора будущего места гнездования ещё с осени (после периода послегнездовых кочёвок) даже у перелётных птиц (мухоловка-белошейка *Ficedula albicollis*).

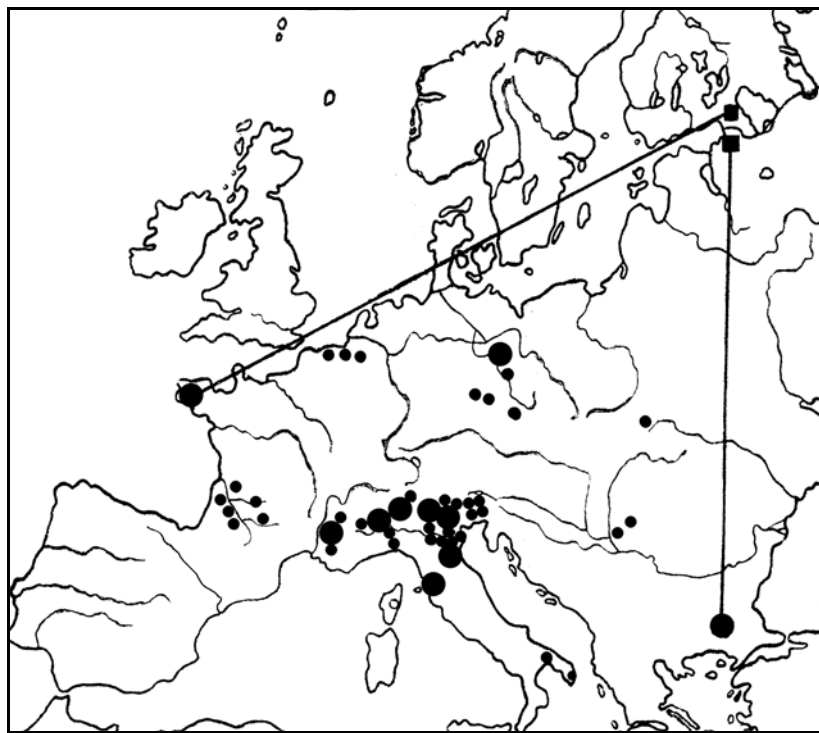


Рис. 1. Область разлёта на зимовках молодых рябинников *Turdus pilaris*, окольцованных в районе Ленинграда (крупные точки).

Мелкие точки – места встреч особей того же вида, появившихся на свет в Латвии (по: Тауриныш 1966).

Рисунок показывает, что области зимовок дроздов, летящих из разных районов Прибалтики, перекрываются. Можно предполагать, что значительное перемешивание особей происходит и на обратном пути их следования в область размножения.

Что касается птиц, зимующих в наших широтах (синицы, полевой воробей *Passer montanus*), то у них связь с территорией, на которой они будут впоследствии размножаться, часто устанавливается уже осенью или зимой, там, где в процессе кочёвок они находят для себя благоприятные условия питания и ночёвок, после «апробации» их на своём личном опыте. Особенно большое значение для будущего гнездования имеют, по всей видимости, безопасные места ночёвок (Мальчевский 1969). Интересные перечень некоторых работ, показывающих, что молодые птицы часто приступают к гнездованию впервые в местах, достигнутых ими во время послегнездовых кочёвок, мы находим в статье Я.А.Виксне (1968), которая сама представляет в этом отношении первостепенный интерес, применительно к озёрной чайке *Larus ridibundus*.

При обсуждении вопроса о причинах расселения молодых птиц необходимо, естественно, учитывать специфику биологии вида. Однако, с нашей точки зрения, во всех случаях, применительно к самым разным видам и экологическим ситуациям, важно прежде всего стремиться выяснять — всегда ли именно недостаток мест гнездования, то есть всегда ли конкурентные отношения на местах рождения, являются основной и изначальной причиной, побуждающей молодое поколение к расселению?

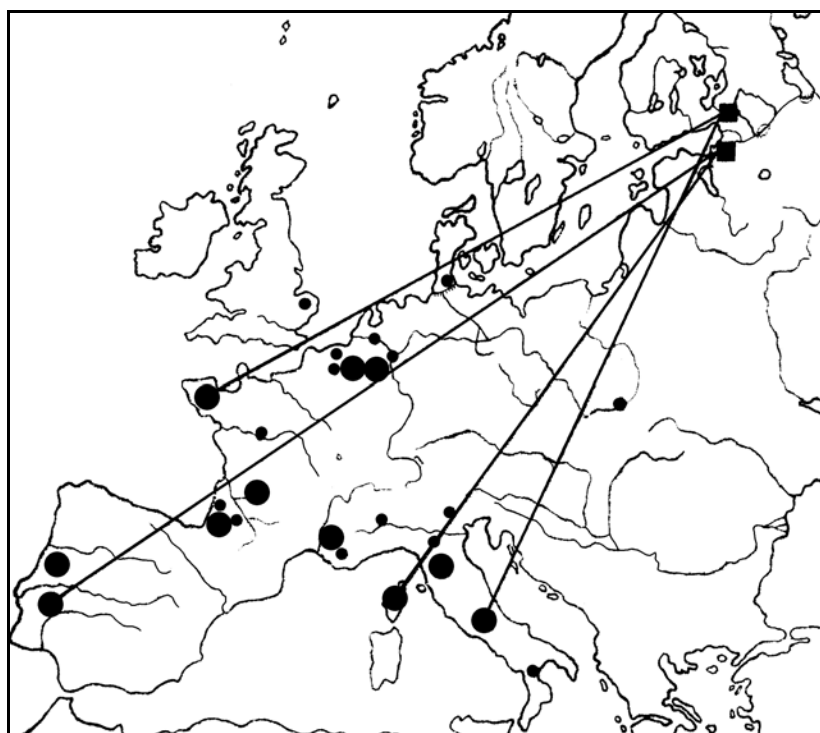


Рис. 2. Места встреч на зимовках молодых белобровиков *Turdus iliacus*, окольцованных в Ленинградской области (крупные точки). Мелкие точки — места встреч (по: Тауриныш 1967) молодых белобровиков, окольцованных на территории Латвии.

Рисунок показывает широкий разлёт молодых птиц, появившихся на свет в одном пункте кольцевания (станция Кузнечное, Старый Петергоф) и перемещение на зимовках особей, прилетающих из разных районов Ленинградской области и Прибалтики.

Материалы, опубликованные Г.А.Носковым и А.Р.Гагинской (1969) и которые дополнительно представил в наше распоряжение Г.А.Носков, по полевому воробью также убеждают нас в том, что у этого вида молодые птицы выбирают себе будущую территорию частично уже с осени или зимы и почти никогда не гнездятся у мест своего рождения. Разлёт молодых происходит в основном в летние месяцы и лишь с августа-сентября, после того как у воробьёв начнутся осенние токовые явления и они начинают задерживаться в посёлках у гнездовых ящиков, многие из них остаются после этого здесь до весны. Некоторые птицы, мигрирующие позднее, оседают на местах будущих гнездований

в ноябре-феврале. Данные Г.А.Носкова касаются довольно изолированной колонии полевых воробьёв, обитающих в посёлке Мельничий Ручей (под Ленинградом), члены которой практически все отлавливались и кольцевались. Полученные Г.А.Носковым результаты кольцевания полевых воробьёв в общем согласуются с данными Я.Пиновского (Pirowski 1965), изучавшего расселение молодняка полевых воробьёв в Польше. Различие в трактовке результатов может заключаться лишь в том, что в Польше, по мнению Я.Пиновского, выселение молодых полевых воробьёв происходит из-за нехватки мест на местах рождения и возникает в результате их столкновений в период осенних токовых явлений. В Ленинградской области молодые полевые воробьи сперва рассредоточиваются, совершая летнюю миграцию, и уже только в процессе самого расселения или после него начинают постепенно оседать в новых районах, в результате чего и начинают происходить их столкновения у гнездовых домиков. В доказательство вышеприведённого соображения мы можем сослаться опять же на данные Г.А.Носкова, сведённые нами в таблицу 2.

Таблица 2. Результаты кольцевания молодых полевых воробьёв *Passer montanus* в посёлке Мельничий Ручей (Ленинградская область) в различные сезоны (по Г.А.Носкову)

Возрастная группа птиц в сезон кольцевания	Общее число окольцованных птиц данной возрастной группы	Результаты обследования (отлова) у гнездовых ящиков в последующие годы
Молодые, недавно вылетевшие из гнёзд (июнь-июль)	489	Ни одной птицы из этой группы, гнездящейся в районе рождения, обнаружить не удалось
Птицы-первогодки, появившиеся на участке кольцевания осенью и зимой (август-февраль)	400	Из этой группы «пришельцев» на участке удалось обнаружить гнездящимися 22 особи

Индивидуальное мечение гнездовых птенцов некоторых воробьиных птиц в последнее время показало, что территориальное поведение молодых в первый период их послегнездовых кочёвок отличается большим разнообразием и непостоянством. Не только птицы, появившиеся на свет на одном микроучастке, но даже птицы, принадлежащие к одному выводку, ведут себя в этот период иногда весьма поразному. За один и тот же отрезок времени они могут удалиться от места своего рождения на различные расстояния и даже в разных направлениях (Паевский 1968).

При оценке суммарного значения перемещений, совершающихся особями молодого поколения популяции (вида), это явление в последнее время принято называть дисперсией (dispersal). Дисперсию иногда понимают лишь в узком зоогеографическом смысле как «вагильность»,

то есть как способность вида преодолевать преграды и расширять границы ареала. Однако «вагильность» — это лишь одно из возможных следствий явления дисперсии, которое прежде всего характеризует картину перемещений молодых особей внутри ареала, имея в виду степень удалённости места размножения каждой молодой особи от места её рождения.

Эффект этого явления у разных видов (популяций) может быть различным, и выяснение этих различий следует считать одной из важных задач современной орнитологии. Однако уже сейчас можно говорить о том, что в силу внутренних причин, свойственных виду, или по причине особенностей условий существования той или иной внутривидовой группы особей характер поведения молодого поколения у разных видов (популяций) может быть различным — консервативным или дисперсным (Мальчевский 1968). В последнем случае каждый цикл размножения популяции завершается широким расселением птиц-первогодков в основном в пределах ареала; они производят своё потомство часто в местах, значительно удалённых от тех, где родились сами. Если иметь в виду фактор времени, который невозможно не учитывать при решении вопросов микроэволюции, то у таких «дисперсных» видов может происходить широчайший обмен генов у особей и их потомков на значительных пространствах ареала.

Таким образом, по своему эволюционному значению дисперсия особей — сила, противоположная явлению консерватизма. Она препятствует внутривидовой дифференциации и дроблению вида на множество «местных», «локальных», «биотопических», «элементарных», «микро» и т.п. популяций. Одним словом, к видам дисперсным, у которых явление расселения особей молодого поколения ярко выражено и совершается с большим размахом и ежегодной регулярностью, по всей видимости, нецелесообразно применять всю терминологию, касающуюся внутривидовой популяционной иерархии (Шварц 1967), кроме понятия географической формы или подвида. Она применима к популяциям, развивающимся по консервативному типу, когда естественная убыль восполняется в основном за счёт собственного потомства и где приток генов извне незначителен.

У видов (популяций), развивающихся по такому консервативному типу, расселение молодняка имеет «волнообразный» характер и наступает в основном лишь после достижения плотности населения, близкой к предельной, что, например, у озёрной чайки, судя по работам Я.А.Виксне (1968), возникает в старых колониях, достигших определённого уровня развития и имеющих поэтому в заселении видом новых территорий наибольшее значение. Данный тип механизма дисперсии более всего характерен, очевидно, для колониальных и, тем более, для островных форм.

После того, однако, как Говард (Howard 1920) сформулировал свою теорию гнездовой территории, данный тип механизма дисперсии постепенно стал общепризнанным для самых различных групп животных (Wynne-Edwards 1962). Всё весеннее поведение птиц, всё разнообразие их токовых явлений, в том числе и демонстративная весенняя песня, в объяснениях многих орнитологов подчинены принципу территориализма. И явление дисперсии стали в связи с этим понимать как процесс выселения за пределы родной части популяции той части молодых птиц, которая оказывалась в данных условиях «лишней» и наименее конкурентоспособной. Эту «схему жизни» природных популяций, заимствовав её у орнитологов, стали использовать и генетики для своих генетико-популяционных построений (Кайданов 1967).

Однако перенаселение у птиц, в частности у очень многих воробьиных, — явление редкое, и процесс расселения молодых особей происходит у них при самых различных плотностях населения, в том числе и при минимальных. Более того, можно привести много случаев, когда, при сплошном кольцевании птиц, увеличение численности населения вида на данном участке исследований, при наличии большого количества свободных мест, происходило не путём самовоспроизведения «популяции», а за счёт особей, прилетавших со стороны.

В этих случаях весенняя песня птиц как видовой опознавательный признак помимо её основной функции — обеспечения встречи полов — может выполнять и другую, дополнительную, о которой обычно не принято говорить: для молодых и менее опытных птиц, прилетающих в гнездовую область позднее старых, она служит ориентиром, которым они могут руководствоваться, когда весной ищут места, подходящие для гнездования. Таким образом, весеннее пение птиц можно расценивать как один из механизмов дисперсии, способствующий в ответственный период онтогенеза правильному выбору места будущего размножения и быстрому распределению расселяющегося молодого поколения по благоприятным местам размножения.

Процесс расселения молодого поколения (дисперсия) — явление общее, присущее громадному большинству животных и растений. У многих видов птиц оно выражено, по всей видимости, очень сильно. Хотя это явление и поддается изучению с большим трудом и поэтому меньше привлекает внимание исследователей, чем сравнительно легко устанавливаемое явление консерватизма, тем не менее оно требует специального и детального изучения в направлении выяснения его масштабов у разных видов, а также его эволюционного значения. Особого внимания заслуживает также и исследование механизмов, с помощью которых осуществляется расселение молодых птиц. Здесь имеется ввиду не только специальное исследование процесса перемещения на зимовках стай и особей птиц, часто прилетающих в одно место

из разных регионов (см. рис. 1 и 2), но также и изучение наблюдающихся у ряда видов «миграций расселения молодняка» (Носков 1968). Немаловажна и зоопсихологическая сторона исследований внутривидовых отношений, причём не только антагонистических, благодаря которым устанавливается иерархия господства и подчинения и происходит выселение особей из-за перенаселения, но также и противоположных отношений, возникающих на основе широкого контакта поколений (не обязательно «родители–дети»), выражающегося в увлечении за собой, показе благоприятных мест и научении молодых особей старыми, более опытными.

Литература

- Виксне Я.А. 1968. О значении послегнездовых кочёвок в территориальном размещении гнездящихся озёрных чаек (*Larus ridibundus*) (на примере восточно-прибалтийской популяции) // *Экология водоплавающих птиц Латвии*. Рига: 167-205.
- Иванаускас Т.Л. 1953. Перелёты птиц по Литовской ССР // *Перелёты птиц в Европейской части СССР*. Рига: 35-42.
- Кайданов Л.З. 1967. К вопросу о роли поведения как фактора микроэволюции // *Исследования по генетике*. Л., 3.
- Лихачёв Г.Н. 1955. Большая синица и её связь с гнездовой территорией // *Бюл. МОИП*. Нов. сер. Отд. биол. 60, 4: 125.
- Лихачёв Г.Н. 1957. Оседлость и миграции большой синицы (*Parus major* L.) // *Тр. Бюро кольцевания* 9: 242-272.
- Мальчевский А.С. (1957) 2005. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // *Рус. орнитол. журн.* 14 (305): 1051-1066.
- Мальчевский А.С. 1959. *Гнездовая жизнь певчих птиц: Размножение и постэмбриональное развитие лесных воробьиных птиц Европейской части СССР*. Л.: 1-282.
- Мальчевский А.С. (1968) 2008. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций птиц // *Рус. орнитол. журн.* 17 (404): 331-343.
- Мальчевский А.С. 1969. История орнитофауны парка Лесотехнической академии имени С.М.Кирова (Ленинград) и некоторые вопросы микроэволюции // *Вопросы экологии и биоценологии* 9: 5-22.
- Михельсон Х.А. 1964. *Биологические основы увеличения численности насекомоядных птиц для борьбы с вредителями леса*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.
- Михельсон Х.А., Леиньш Г.Т., Меднис А.А., Климпиныш В.А. 1968. К демографии популяции хохлатой чернети (*Aythya fuligula*) озера Энгурес // *Экология водоплавающих птиц Латвии*. Рига: 109-152.
- Носков Г.А. 1968. *Миграции птиц на северо-западе Ленинградской области*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Носков Г.А., Гагинская А.Р. 1969. Ювенильная линька и миграции полевого воробья в условиях Ленинградской области // *Вопросы экологии и биоценологии* 9: 48-58.

- Паевский В.А. 1968. *Анализ внутривидовых различий территориального распределения некоторых воробьиных птиц во время миграции*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.
- Промптов А.Н., Лукина Е.В. 1937. Изучение оседлости синиц (Paridae, Aves) методом кольцевания // *Зоол. журн.* **16**, 4: 688-699.
- Тауриньш Э.Я. 1967. Сезонное размещение и миграция дроздов по данным кольцевания в Латвийской ССР // *Сообщ. Прибалт. комис. по изучению миграций птиц* 4: 146-150.
- Тауриньш Э.Я., Вилкс К.А., Михельсон Х.А. 1953. Сезонное размещение и миграции некоторых видов птиц по данным кольцевания орнитологической станции Академии наук Латвийской ССР // *Перелёты птиц в Европейской части СССР*. Рига: 57-102.
- Чаун М.Г. 1958. Состав и динамика местных популяций мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // *Привлечение полезных птиц-дуплогнезdnиков в лесах Латвийской ССР*. Рига: 73-99.
- Чельцов-Бebutов А.М., Кошкина А.К. 1968. Консервативны ли территориальные связи речных уток? // *Орнитология* **9**: 13-26.
- Чунихин С.П. 1967. Плотность населения дрозда-рябинника и определяющие её трофические факторы // *Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши*. М.: 136-138.
- Шварц С.С. 1967. Популяционная структура вида // *Зоол. журн.* **46**, 10: 1456-1469.
- Creutz G. 1955. Der Trauerschnäpper (*Muscicapa hypoleuca* (Pallas)). Eine Populationstudie // *J. Ornithol.* **96**, 3: 241-326.
- Haartman L. von. 1949. Der Trauerfliegenschnäpper I. Ortstreue und Rassenbildung // *Acta zool. fenn.* **56**: 1-104.
- Howard H. 1920. *Territory in the bird life*. London.
- Löhr H. 1959. Zur Frage des Zeitpunkt einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper (*Ficedula albicollis*) // *J. Ornithol.* **100**, 2: 132-140.
- Pinowski J. 1965. Overcrowding as one of the causes of the dispersal of young tree sparrows // *Bird Study* **12**, 1: 27-33.
- Stresemann E., Nowak E. 1958. Die Ausbreitung der Türkentaube in Asien und Europa // *J. Ornithol.* **99**, 3: 243-296.
- Wynne-Edwards V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Edinburgh: 1-653.



О различиях линьки у подвигов пеночки-теньковки *Phylloscopus collybita*

В.Н.Рыжановский

Вячеслав Николаевич Рыжановский. Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 марта 202. Екатеринбург. 620219. Россия. E-mail: ryzhanovsky@ecology.uran.ru

Поступила в редакцию 8 ноября 2012

Согласно «Списку птиц Российской Федерации» (Коблик и др. 2006), в нашей стране распространены на гнездовании три подвида теньковки *Phylloscopus collybita*: восточноевропейский *Ph. c. abietinus* (Nilsson 1819), сибирский *Ph. c. tristis* Blyth 1843 и кавказский *Ph. c. caucasicus* Loskot 1991. Западную Европу населяет подвид *Ph. c. collybita* (Vieillot 1817), распространённый на восток до Румынии, Германии и южной Польши, где интергладирует с *abietinus* (Vaurie 1959). Восточноевропейские теньковки населяют Скандинавию и большую часть Восточной Европы. Граница между восточноевропейским и сибирским подвидами проходит западнее Урала, по линии примерно от полуострова Канин до Оренбурга (Рябицев 2001). *Ph. c. abietinus* эпизодически встречаются и, возможно, гнездятся в Свердловской области (Коровин 2004), но на Полярном Урале, в Нижнем Приобье и на Ямале встречаются и отлавливаются только *Ph. c. tristis*. Характерно, что *abietinus* и *tristis* хорошо различаются по песне. Имеется полоса гибридизации (Рябицев 2001), где встречаются особи с «гибридной» песней. В.А.Коровин (2004) описал встречу самца с такой песней в Невьянском районе Свердловской области (единственная регистрация при обыскности сибирских теньковок). Птица исполняла европейский односложный и сибирский двухсложный варианты и комбинированный вариант при незначительном преобладании в нём сибирского.

В литературе есть материалы по линьке *Ph. c. collybita* в Германии (Gwinner 1969; Gwinner *et al.* 1971), *Ph. c. abietinus* в Приладожье (Лапшин 1990). Поскольку у меня есть материалы по линьке *Ph. c. tristis*, показывающие некоторые отличия от линьки европейских подвигов, имеет смысл обсудить причины отличий: связаны ли они с подвидовой принадлежностью или это широтная изменчивость.

Материал и методы

Пеночка-теньковка является немногочисленной повсеместно распространённой птицей Приобской лесотундры, интразональных пойменных лесов и кустарниковых тундр Ямала. Проникает она и в подзону мохово-лишайниковых тундр, почти до 71-й параллели. По этой причине в долине Нижней Оби, где мы ловили птиц паутинными сетями и ловушкой, теньковки отлавливались в небольшом

числе весной и первой половине лета, но в августе – начале сентября в одни годы они ловились ежедневно, в другие – лишь еженедельно. В общей сложности имеются протоколы описания оперения 129 молодых теньковок и 41 взрослой, пойманных, часть неоднократно, в июле-сентябре на территории стационара Октябрьский (окрестности Лабытнанги) и в среднем течении реки Собь (Полярный Урал). Основные годы отлова теньковок – 1977-1982, единично птиц ловили в последующие годы, вплоть до 2011. Из гнёзд в возрасте 11-12 дней взято и выкормлено 7 птенцов. Три из них выкармливались и содержались до окончания линьки при короткодневном сокращающемся фотопериоде (16С:8Т в середине июля с последующим сокращением дня на 30 мин каждые 5 дней до 12С:12Т в начале сентября); четыре слётка жили при естественном фотопериоде широты Полярного круга (24С:0Т в середине июля, 16С:8Т в начале сентября). Вместе со слётками были взяты взрослые птицы. Две взрослых теньковки были пойманы в середине августа и жили в вольере в течение 20 дней. До начала линьки оперение птиц осматривали ежедневно, затем – раз в 5 дней. Описание оперения проводилось по методике Г.А.Носкова и Т.А.Рымкевич (1977).

Результаты

Линька *Ph. c. collybita*. В годовом цикле две линьки: постювенальная у молодых и послебрачная у взрослых в области гнездования, предбрачная у неполовозрелых и взрослых особей в области зимовки. Постювенальная линька частичная, значительной полноты: обновляются кроющие туловища, на крыле 5-6 внутренних больших верхних кроющих второстепенных маховых, все средние и малые верхние кроющие маховых, у многих заменялись третьестепенные маховые и центральные рулевые (Gwinner 1969). Птицы, выкормленные в условиях естественного освещения, начинали постювенальную линьку в возрасте 68 ± 5.8 дня (Gwinner 1969); при фотопериоде 12С:12Т они начинали линьку в возрасте 35 дней (Gwinner *et al.* 1971), т.е. сроки линьки однозначно контролируются фотопериодом. Линьку птицы группы естественного фотопериода начинали через 2-4 недели после окончания дорастания. Длительность постювенальной линьки при естественном дне у этих птиц составила 61 ± 8.9 дня (Gwinner 1969), при коротком дне (12С:12Т, постоянный) линька длилась 40 дней, при длинном (18С:6Т, постоянный) – 80 дней (Gwinner *et al.* 1971).

Линька *Ph. c. abietinus*. В годовом цикле две линьки: постювенальная у молодых и послебрачная у взрослых в области гнездования, предбрачная у неполовозрелых и взрослых особей в области зимовки (Лапшин 1990). Постювенальная линька частичная, значительной, предположительно не меньшей, чем у первого подвида, полноты. У теньковок Приладожья (Лапшин 1990) заменяются начавшие формирование в гнездовое время кроющие головы и туловища и часть кроющих крыла: все верхние кроющие второстепенных маховых, верхние кроющие пропатагиальной складки, кроющие крылышка, верхние и нижние кроющие кисти, большие нижние кроющие первостепенных

маховых, средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие пропатагиальной складки. Отмечена также замена третьестепенных маховых и центральных рулевых у части особей. Сроки начала постювенальной линьки у теньковок Приладожья, вероятно, также контролируются фотопериодом, т.к. у птиц первого цикла размножения (май-июнь) начало линьки отмечено через 39-40 дней после вылупления ($n = 3$), у птиц второго цикла размножения (июль) – через 32-34 дня ($n = 3$). У июньских птиц линька длилась 46-58, в среднем 51 ± 0.9 дней. У птиц из поздних выводков, по косвенным данным, линька длилась 36-46 дней. Отлёт на места зимовки первогодки начинают на завершающих этапах линьки или полностью её закончив. Послебрачная линька, по данным того же исследователя, была полной у половины осмотренных в конце процесса регенерации оперения особей. У остальных не заменялись внутренние второстепенные маховые и часть верхних и нижних кроющих крыла. Послебрачная линька не совмещается с гнездованием, индивидуальная продолжительность составляет около 60 дней.

Линька *Ph. c. tristis*. В годовом цикле сибирской теньковки также две линьки: постювенальная у молодых и послебрачная у взрослых в области гнездования, предбрачная у всех в области зимовки.

Постювенальная линька частичная. У птиц, пойманных сетями и ловушкой, зарегистрирована замена кроющих туловища в обычной для мелких воробьиных полноте (перья, выросшие в гнезде). На крыле у некоторых птиц заменялись внутренние большие верхние кроющие второстепенных маховых; средние верхние кроющие второстепенных маховых, чаще внутренние, заменялись у большинства птиц, малые верхние кроющие второстепенных маховых – также у некоторых птиц. У большинства особей заменялись верхние и нижние кроющие пропатагиальной складки, верхние и нижние кроющие кисти, средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие третьестепенных маховых.

У 4 теньковок, выкормленных и содержавшихся в условиях естественного фотопериода, существенных отличий в полноте от сведений, приведенных выше, не было. Внутренние большие верхние кроющие второстепенных маховых перелиняли у двух птиц; средние верхние кроющие второстепенных маховых перелиняли у всех; малые верхние кроющие не заменились у всех; у одной особи перелиняли кроющие крылышка, у всех сменились верхние и нижние кроющие пропатагиальной складки, кроющие кисти, средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие третьестепенных маховых.

Полнота линьки 3 теньковок, выкормленных и передержанных при относительно коротком дне (16С:8Т, сокращающийся) была существенно меньше. У всех птиц не заменялись верхние и нижние кроющие

маховых, только у двух птиц заменилась часть верхних кроющих кисти, у одной – часть нижних кроющих кисти, у всех – часть верхних и нижних кроющих пропатагиальной складки. На туловище у всех птиц не заменились верхние и нижние кроющие хвоста, перья анальной птерилии, только у одной теньковки заменились перья на голени. Полнота линьки на остальных птерилиях туловища была тоже меньше, чем при естественном фотопериоде гнездового района.

Процесс линьки можно разделить на 6 стадий. У начинающей линьку птицы (1-я стадия) растущие перья могут появиться на брюшной, плечевой и бедренной птерилиях – на одной, двух или всех одновременно. На 2-й стадии линька распространяется на головную птерилию, у большинства птиц начинается линька спинной птерилии; на брюшной птерилии линька не затрагивает вентральный и поствентральный отделы. Для 3-й стадии характерно распространение линьки на все отделы брюшной, спинной и головной птерилий, начинается линька кроющих рулевых, на крыле – верхних кроющих маховых, пропатагиальной складки и кроющих кисти. На 4-й стадии продолжается рост перьев на всех птерилиях, участвующих в линьке, к концу стадии из линьки начинают выходить верхние кроющие второстепенных маховых – большие и средние. На 5-й стадии завершается формирование новых перьев на всех птерилиях, кроме брюшной и спинной, которые заканчивают формирование перьев на последней, 6-й стадии. Заращение аптерий регистрировалось на 2-й – 4-й стадиях. Отличий от линьки теньковок Приладожья не выявлено.

Постювенальная линька начинается до полного отрастания рулевых и маховых перьев, т.е. не позднее 23-25-дневного возраста (Рыжановский 2008). Об этом же свидетельствуют результаты изучения линьки при выкармливании слётков в неволе. При коротком дне 3 птицы начали линьку в возрасте 24-29, в среднем в 25.7 дня, при естественном дне 4 птицы начали линять в возрасте 24-25, в среднем 24.2 ± 0.2 дня. Несомненно, сроки начала линьки у северных сибирских теньковок контролируются эндогенно. Длительность процесса замены оперения у птиц группы короткого дня – 23-35, в среднем 27.0 дней; у птиц группы естественного дня – 36-40, в среднем 38.0 ± 0.9 дня.

Начинающие линьку (на 1-й стадии) теньковки отлавливались в первой декаде августа, с 2 по 12 августа, но в 1977 году с ранней весной одна птица на первой стадии линьки поймана уже 19 июля. Не начавшие линьку 3 слётка пойманы 8 августа. При вылуплении птенцов в первой декаде июля, расчётный возраст начала линьки в природе меньше 30 дней. Основной период линьки северных теньковок – август (табл. 1). После 27 августа мы начинали ловить птиц, закончивших линьку. По уравнению регрессии, средняя многолетняя дата начала линьки 31 июля, окончания – 11 сентября, средняя длительность

линьки – 42 дня. Самая поздняя дата отлова заканчивающей линьку птицы – 18 сентября 1978 (год с поздней весной), но основная масса птиц, заканчивающих линьку и в новом оперении отлавливалась в первой декаде сентября. Причём, по сравнению с весничкой (*Phylloscopus trochilus*) доля таких птиц среди теньковок, пойманных за вторую половину лета значительна – 42.6%. Это даёт основание считать, что молодые теньковки включаются в миграцию на последней стадии линьки или после её окончания. По этой причине осенняя миграция у них поздно начинается и поздно заканчивается.

Таблица 1. Сроки отлова молодых теньковок *Phylloscopus collybita tristis* в состоянии линьки (по пятидневкам, все годы)

Стадия Линьки	Июль			Август						Сентябрь		
	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III
Нет линьки					3							
1	1			2	3	4						
2					2	3			1			
3					1	3	6	2	2			
4						1	5	11	2			
5							1	6	6	4	7	
6									10	9	6	2
Новое оперение									7	9	7	5
Σ	1	0	0	2	9	11	12	19	28	20	22	5

Послебрачная линька у северных теньковок может быть как полной, так и частичной. В последнем случае не заменяется часть или все второстепенные маховые и часть кроющих крыла. Такую линьку мы наблюдали у самки, взятой с выводком – помимо второстепенных маховых она не заменила малые верхние кроющие маховых и часть нижних кроющих маховых. У самца из этой пары линька была полной. Полной была линька у всех 6 самцов, пойманных на последних этапах процесса. Вероятно, доля теньковок с частичной линькой незначительна. Линька не совмещается с размножением у птиц нормальных сроков гнездования. Все 4 птицы, пойманные у 2 гнёзд с 10-12-дневными птенцами были в старом наряде. В дальнейшем один самец был случайно выпущен, второй начал линьку по достижении птенцами 19-дневного возраста, линька самок началась через 27 и 29 дней после вылупления птенцов.

Начинающих линьку взрослых теньковок отлавливали в период с 20 июля по 7 августа, в старом наряде птицы попадали в сети до 31 июля (табл. 2). По уравнению регрессии, средняя дата начала послебрачной линьки – 24 июля. Среди птиц, первыми начавшими линьку, преобладали самцы, среди поздно вступивших в линьку – самки. Период вступления в линьку продолжается 25-30 дней. Две теньковки,

заканчивающие линьку (на 11-й стадии), пойманы 19 и 20 августа. Средняя дата окончания линьки – 7 сентября, средняя длительность – 45 дней, длительность сезона линьки – 50-60 дней. В вольере при естественном дне вместе с выводком содержали самца. Линьку он начал 4 августа и закончил 11 сентября, через 39 дней после начала.

Таблица 2. Сроки отлова взрослых теньковок *Phylloscopus collybita tristis* в состоянии линьки (по пятидневкам, все годы)

Стадия линьки	Июль				Август						Сентябрь	
	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II
Нет линьки	2	2	1	1								
1			1	2	3							
2			1		1	1						
3			3	3	1	1		1				
4							1	1				
5					1	1		1				
6							1					
7												
8												
9					1				1			
10									1			
11							1		2			
Новое оперение											2	3
Σ	2	2	6	6	7	3	3	3	4	0	2	3

Во время замены маховых вершины крыла и рулевых, на 7-9-й стадиях, птицы частично утрачивают способность летать. В миграцию они включаются на последних, 10-11-й стадиях линьки. Теньковки, пойманные в новом наряде, явно участвовали в миграции (имели запасы подкожного жира, оцениваемые баллом «средне»).

Обсуждение результатов

У видов с перелётным типом миграционной активности, к которым относится теньковка, линька птиц одной географической популяции может отличаться от линьки другой своими сроками, темпами и объёмом (Носков, Рымкевич 1977). У птиц с обширным ареалом по параметрам линьки можно выделять не только популяции (Носков 1975; Рыжановский 2007), но подвиды (Stresemann, Stresemann 1968).

Чем короче период от вылупления до отлёта, тем меньше длится предлинный период и сама постювенальная линька. В Центральной Европе основной период вылупления у теньковки приходится на 15 мая – 10 июня, период постювенальной линьки – 10 августа – 5 октября (рассчитано по: Gwinner 1969); в Приладожье и Карелии основной период вылупления – 15 июня – 1 июля (рассчитано по: Зимин 1988), период линьки – 18 июля – 15 октября (Лапшин 1990); в Нижнем При-

объе период вылупления – 15-25 июля, линьки – 1 августа – 15 сентября. При единых сроках линьки протекает она при разных фотопериодических условиях, что влияет на весь процесс смены оперения.

В первом районе (*collybita*) у экспериментальных птиц линька начиналась через 28 ± 2.0 дня после окончания роста второй партии юношеских перьев т.е. дорастания (Gwinner 1969). Во втором районе (*abietinus*) дорастание частично совмещалось с линькой: при начале линьки у раннего выводка в возрасте 39-40 дней дорастание начиналось в возрасте 25-30 дней, заканчивалось в возрасте 40-45 дней, у птиц из вторых кладок при начале линьки в возрасте 32-34 дня дорастание совмещалось с линькой свыше 50% периода дорастания. В Нижнем Приобье (*tristis*) дорастание начиналось в возрасте 15-18 дней и заканчивалось в возрасте 40-45 дней при начале линьки в возрасте 24-25 дней. Уровень совмещения близок с молодыми птицами из вторых выводков Приладожья, однако на севере дорастание начинается даже до перехода слётков на самостоятельное питание. Вероятно, временная программа роста и развития сибирских теньковок отличается от программы европейских теньковок обоих подвидов; либо – это адаптация к условиям Субарктики.

Различия в возрасте начала постювенальной линьки при естественном фотопериоде значительны, особенно между теньковками из Центральной Европы (*collybita*) и Нижнего Приобья (*tristis*). Первые начинают линьку в том возрасте, в котором вторые её заканчивают. При этом основной период линьки на всех широтах одинаков – август и первая половина сентября. Возраст начала линьки у теньковок Нижнего Приобья, несомненно, контролируется эндогенно. Мы не содержали птиц при 24-часовом дне до конца июля, с которым сталкиваются птицы на северном пределе ареала (на $70-71^\circ$ с.ш.), но при экспериментальном дне (16С:8Т) птицы группы короткого дня начинали линьку в том же возрасте, как и птицы группы естественного дня (21С:3Т без учёта рефракции). Возраст начала линьки молодых теньковок Приладожья (*abietinus*), вероятно, контролируется фотопериодом, поскольку птицы из первых выводков начинали её на неделю раньше, чем птицы из вторых. По моим расчётам, первые начинали линьку при длине дня 18-19 ч, вторые – 15-16 ч. Этого оказалось достаточным для появления различий в возрасте начала линьки (правда, объёма материала для оценки статистической значимости маловато). И тем более очевидно, что фотопериодом контролируются сроки линьки теньковок из Центральной Европы (*collybita*) – при 12-часовом (коротком) дне они начинали линьку на месяц раньше, чем при 16-часовом естественном дне середины лета. Причём минимальный возраст начала линьки у европейских подвидов одинаковый (32-35 дней), но максимальный – разный (39-40 и 58-76 дней), несмотря на более

длинный день Приладожья, т.е. европейские подвиды теньковки различаются реакцией на длину дня.

Отличия в полноте линьки теньковок Нижнего Приобья (*tristis*) от птиц Приладожья (*abietinus*) относятся к крыловой птерилии. В Субарктике мы не ловили птиц с обычной для Приладожья полнотой (заменяющих все верхние кроющие второстепенных маховых) и тем более не встречены птицы, заменявшие третьестепенные маховые и центральные рулевые. С учётом фотопериодических условий районов (более длинный и медленнее сокращающийся день в Субарктике), соотношение полноты должно быть обратное. Поскольку этого не наблюдается, различия могут быть связаны с особенностями линьки этих таксонов подвидового ранга. Полнота линьки у теньковок из Центральной Европы (*collybita*) не меньше, чем у ладожских птиц (*abietinus*) и больше, чем у приобских (*tristis*).

Индивидуальная продолжительность линьки минимальна у птиц Приобья, максимальна у птиц Центральной Европы; птицы Приладожья занимают промежуточное положение. С учётом большей полноты линьки у птиц Приладожья по сравнению с птицами Приобья, большая продолжительность линьки должна иметь место. Поскольку теньковки подвида *collybita* на линьку затрачивают более 2 месяцев, полнота смены оперения у них должна быть больше, чем у восточноевропейского подвида *abietinus*.

Различия между теньковками Приладожья и Приобья в протекании послебрачной линьки проявляются в длительности и полноте замены оперения. Как правило, чем больше перьев линяет, тем дольше длится линька особи. Послебрачная линька теньковки в максимальном варианте полная. Сокращение полноты отмечено в обоих районах, однако Приладожье оно найдено у половины осмотренных птиц (Лапшин 1990), в Приобье – лишь у некоторых. Как показано Г.А. Носковым и Т.А.Рымкевич (1978, 2010), сокращение полноты имеет место за пределами пороговых значений фотопериодических интервалов линьки. Поздно линяющие особи, например кормившие второй выводок, завершающие этапы линьки проводили при длине дня, меньшей нижнего порога фотопериодического интервала, и линька внутренних маховых останавливалась. Для теньковок Приладожья второй цикл гнездования весьма обычен, поэтому ловится много птиц с частичной линькой. Птицы Нижнего Приобья второго цикла размножения не имеют, поздно начинающих линьку среди них мало, поэтому невелика и доля особей с частичной линькой. К тому же на севере медленнее убывает день. В конце августа на 60-й параллели день длится около 14 ч, на широте Полярного круга – 15 ч. Вероятно, последнего режима для полной линьки достаточно, первого – нет, т.е. фотопериодические интервалы у приладожских и приобских теньковок одинаковы. Мень-

шая продолжительность полной линьки приобских теньковок (40 дней против 60 у приладожских) при большей длине дня свидетельствует о более высоких темпах роста перьев.

К сожалению, нет сведений о длительности линьки восточноевропейского подвида на широте Полярного круга и севернее. В случае столь же долгой линьки теньковок на Кольском полуострове можно говорить о подвидовом уровне отличий. Нет также данных о линьке сибирского подвида в умеренных широтах, т.е. являются ли высокие темпы послебрачной линьки теньковок на широте Полярного круга, эндогенный контроль возраста начала постювенальной линьки, незначительная полнота линьки кроющих крыла свойством подвида, или можно говорить только о широтных отличиях популяционного уровня. В последнем случае теньковки из средней тайги Западной Сибири, например, должны начинать постювенальную линьку в возрасте старше 35-38 дней (фотопериодический контроль), верхние кроющие второстепенных маховых должны заменяться полностью, послебрачная линька должна длиться 40-50 дней.

Работа выполнена в рамках проекта № 12-П-4-1043 программы Президиума РАН.

Литература

- Зимин В.Б. 1988. *Экология воробьиных птиц Северо-запада СССР*. Л.: 1-184.
- Лапшин Н.В. 1990. Пеночка-теньковка – *Phylloscopus collybita* (Vieill.) // *Линька воробьиных птиц северо-запада СССР*. Л.: 28-33.
- Носков Г.А. 1975. К вопросу о эколого-физиологической целостности вида у птиц // *Исследования продуктивности вида в пределах ареала*. Вильнюс: 106-117.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки 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. 2010. Регуляция параметров годового цикла и её роль в микроэволюционном процессе у птиц // *Успехи совр. биол.* **130**, 4: 346-359
- Коблик Е.Ф., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. 2006. *Список птиц Российской Федерации*. М.: 1-279.
- Коровин В.А. 2004. О встречах восточно-европейской теньковки на Среднем Урале // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири*. Екатеринбург: 105-106.
- Рыжановский В.Н. 2007. Фотопериод Субарктики как фактор дифференциации популяций у воробьиных птиц // *Современные проблемы биологической эволюции. Материалы конференции к 100-летию Государственного Дарвиновского музея*. М: 90-91.
- Рыжановский В.Н. 2008. Определение возраста молодых воробьиных птиц в постгнездовой период по состоянию оперения (на примере птиц Нижнего Приобья и полуострова Ямал) // *Рус. орнитол. журн.* **17** (446): 1559-1568.

- Рябицев В.К. 2001. *Птицы Урала, Приуралья, и Западной Сибири: Справочник-определитель*. Екатеринбург: 1-605.
- Gwinner E. 1969. Untersuchung zur Jahresperiodik von Laubsängern. Entwicklung der Gefieders, der Gewichter und der Zugunruhe bei Jungvögeln der Arten *Phylloscopus*: *Ph. trochilus*, *Ph. sibilatrix* und *Ph. collybita* // *J. Ornithol.* **110**, 1: 1-21
- Gwinner E., Berthold P., Klein H. 1971. Untersuchung zur Jahresperiodic von Laubsängern. Einfluss der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita* // *J. Ornithol.* **112**, 3: 253-265.
- Stresemann E., Stresemann V. 1968. Winterquartier und Mauser der Dorngrasmücke, *Sylvia communis* // *J. Ornithol.* **109**, 3: 303-314.
- Vaurie Ch. 1959. *The birds of the Palearctic fauna: a systematic reference. Order Passeriformes*. London: 1-762.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 814: 2806-2807

Гнездование камышницы *Gallinula chloropus* на сельскохозяйственном пруду в Калбинском нагорье (Восточный Казахстан)

Н.Н.Березовиков

Николай Николаевич Березовиков. Лаборатория орнитологии и герпетологии, Институт зоологии, Министерство образования и науки, проспект Аль-Фараби, 93, Алматы, 050060, Казахстан.
E-mail: berezovikov_n@mail.ru

Поступила в редакцию 28 октября 2012

На водоёмах Калбинского нагорья между Усть-Каменогорском и Семипалатинском (Восточно-Казахстанская область) редкое гнездование камышницы *Gallinula chloropus chloropus* (Linnaeus, 1758) было известно в 1950-1970-х годах (Егоров, Самусев, Березовиков 2001). В последующие десятилетия в результате интенсивного хозяйственного освоения их побережий и повышенных рекреационных нагрузок, когда большинство водоёмов превратилось в многолюдные зоны отдыха, эта птица практически перестала встречаться на Сибинских, Монастырских, Дубыгалинских и других калбинских озёрах.

Как выяснилось в 2012 году, камышницы ещё сохранились на небольших прудах, имеющихся около сёл по руслам ручьёв и степных речек и созданных главным образом для водопоя деревенского скота. Так, на северной окраине Калбинского нагорья, в холмисто-увалистой местности, прилегающей к левобережью Иртыша вдоль трассы Усть-Каменогорск – Семей (Семипалатинск), при осмотре пруда среди пше-

ничных полей в 4 км севернее села Привольное (50°05′08″с.ш., 81°29′13″в.д.), 9 августа 2012 мне удалось обнаружить выводок камышниц, состоящий из 1 взрослой птицы и 4 оперённых птенцов, уже почти доросших до нормальной величины. Это был небольшой пруд размером 30×30 м, окружённый широким бордюром зарослей рогоза. Молодые камышницы самостоятельно кормились, активно перемещаясь среди плавающих на поверхности воды листьев кубышки в затенённой части водоёма. При этом они совершенно не обращали внимания на шум большегрузных машин, проходящих рядом по трассе.

Эта встреча позволяет предполагать, что камышница гнездится и на других сельскохозяйственных прудах и небольших водохранилищах Калбы. В настоящее время участились случаи нахождения камышницы в Усть-Каменогорске (Егоров 2000) и, в частности, на котлованах южной окраины города в районе комбината шёлковых тканей, расположенного у подножия северных отрогов Калбинского нагорья, где одну птицу наблюдали и сфотографировали 10 мая 2010.

Литература

- Егоров В.А. 2000. О гнездовании камышницы (*Gallinula chloropus*) в г. Усть-Каменогорске // *Selevinia*: 222.
- Егоров В.А., Самусев И.Ф., Березовиков Н.Н. 2001. Околоводные птицы Калбинского нагорья (Восточный Казахстан) // *Рус. орнитол. журн.* **10** (165): 935-951.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 814: 2807-2809

О новых находках монгольского земляного воробья *Pyrgilauda davidiana* в Горном Алтае

Н.Н.Дроздов, Э.А.Ирисов, С.Е.Беликов

Второе издание. Первая публикация в 1972*

Со времени единичных находок монгольского земляного воробья *Pyrgilauda davidiana* П.П.Сушкиным (1938) на отрогах хребта Сайлюгем у перевала Ташанта (Тошонгты) долгое время об этом виде в пределах Горного Алтая не появлялось новых сведений. Однако за последние годы авторами был сделан ряд новых находок монгольского

* Дроздов Н.Н., Ирисов Э.А., Беликов С.Е. 1972. О новых находках монгольского земляного воробья в Горном Алтае // *Орнитология* **10**: 333.

земляного воробья, дающих более полное представление об ареале и численности этого вида в Горном Алтае.

Э.А.Ирисов добыл 10 экземпляров монгольского земляного воробья в 1967-1968 годах в окрестностях села Ташанта, в долинах рек Юстыд, Уландрык и Тархата.

Н.Н.Дроздов и С.Е.Беликов добыли одного взрослого самца из гнездящейся пары 14 июля 1968 в 1 км к востоку от села Ташанта. Пара монгольских земляных воробьёв гнездилась в норе длиннохвостого суслика *Spermophilus undulatus* на склоне, занятом остепнённым альпийским лугом, испещрённым норами сусликов и сурков.

24 и 25 июля 1968 Н.Н.Дроздов и С.Е.Беликов добыли ещё 4 экземпляра монгольских земляных воробьёв в долине реки Тархаты в месте её выхода в Чуйскую степь, на холмистых и выровненных моренных отложениях, образующих переходную ступень от степной равнины к горным склонам. Среди добытых птиц оказалось два взрослых и два молодых самца. Один из взрослых самцов был добыт у входа в нору монгольской пищухи *Ochotona pallasii* с кормом в клюве, состоявшем из мелких насекомых.

В июле 1969 года сотрудниками горного биогеографического отряда Алтайской комплексной экспедиции были добыты 35 экземпляров монгольских земляных воробьёв в долинах рек Жылкыдал, Уландрык, Шибеты, Чаган-Бургазы, Ирбисту, где они держались в выводках и стаях по степным склонам и были строго привязаны к колониям пищух или сусликов.

Учитывая все эти находки, можно сделать выводы о более широком распространении *Pyrgilauda davidiana*, нежели это предполагалось ранее. Этот вид населяет оседло часть хребта Сайлюгем между долинами рек Юстыд и Уландрык, а также нижние части склонов гор по всему южному и юго-западному борту Чуйской степи, на север — до долины Тархаты, а на восток — на 6-8 км к востоку от села Ташанта.

В своём гнездовании монгольский земляной воробей тесно связан с норами длиннохвостого суслика, даурской *Ochotona dauurica* и монгольской пищух. В июне уже происходит вылет молодых. Судя по находке Э.А.Ирисовым молодой птицы (слётка) 2 сентября 1967 (среднее течение Тархаты), можно предположить возможность двух выводков за лето. Однако в условиях короткого горного лета такое явление, вероятно, наблюдается лишь как исключение, так как в июле-августе воробьи уже держатся стаями по 20-25 птиц. Зимой большие стаи монгольских земляных воробьёв и рогатых жаворонков *Eremophila alpestris* слетаются на не покрытые снегом участки, образуя смешанные стаи по 100-120 особей. В морозные дни монгольские земляные воробьи посещают стоянки скота и загоны, где кормятся на вытоптанном скотом бесснежных пятнах.

Литература

Сушкин П.П. 1938. *Птицы Советского Алтая и прилежащих частей северо-западной Монголии*. М.; Л., 1: 1-320, 2: 1-436.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2012, Том 21, Экспресс-выпуск 814: 2809

Земляной дрозд *Zoothera dauma* в Кунгей-Алатау (Тянь-Шань)

Б.П. Жуйко

Второе издание. Первая публикация в 1980*

До сих пор было известно всего две точки гнездования земляного дрозда *Zoothera dauma* в Тянь-Шане: в долине Кунгеса, восточнее Кульджи (Алфераки 1891; экз. колл. Зоомузея Томского университета), и в Большом Алматинском ущелье Заилийского Алатау (Гаврилов 1974; Ковшарь и др. 1978). Нам удалось встретить этих дроздов на северных склонах хребта Кунгей-Алатау, в верховьях реки Чилик (примерно в 10 км выше посёлка Курменты). Здесь в густом сыром моховом ельнике на склоне северной экспозиции 13 июля 1978 мы в течение часа наблюдали за двумя кормившимися молодыми птицами. Одна из них, самка, добыта. Тушка хранится в коллекции Зоомузея Казахского университета.

Литература

Алфераки С.Н. 1891. Кульджа и Тянь-Шань // *Зап. РГО по общ. геогр.* **23**, 2.

Гаврилов Э.И. 1974. Нахождение земляного дрозда (*Zoothera dauma* Lath.) на гнездовье в Казахстане // *Вестн. зоол.* 1.

Ковшарь А.Ф., Жуйко Б.П., Пфедфер Р.Г., Беялов О.В. 1978. Некоторые орнитологические находки в Заилийском Алатау // *Биология птиц в Казахстане*. Алма-Ата.



* Жуйко Б.П. 1980. Земляной дрозд в Кунгей-Алатау (Тянь-Шань) // *Орнитология* **15**: 196.