

Полнота сезонных линек воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) Северо-Западной Сибири

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202
E-mail: ryzhanovsky@ipae.uran.ru; ryzhanovskiy@ya.ru

Статья поступила 22.12.2016

Принята к печати 30.03.2017

АННОТАЦИЯ

Рассматривается изменчивость полноты сезонных линек воробьиных птиц лесотундры и тундр Западной Сибири. Имеются все варианты, известные для линек воробьиных Северной Евразии – от полной постювенальной на местах вылупления до ее отсутствия и полной постювенальной на местах зимовки или на путях миграции, от полной предбрачной на местах зимовки до ее отсутствия, от полной послебрачной на местах гнездования до полной линьки на местах зимовки или на путях миграции. Обсуждаются факторы, влияющие на полноту линек: особенности освоения Субарктики, длина миграционного пути, фотопериодические условия в период линьки. Наибольшее влияние на полноту оказывает продолжительность светового дня.

Ключевые слова: Субарктика, Западная Сибирь, воробьиные птицы, полнота, линька.

Линька занимает важное место в годовом цикле птиц. Перо непрерывно обнашивается, площадь опахала уменьшается, летные и теплоизоляционные качества со временем снижаются и вновь восстанавливаются после линьки. Ее конкретные особенности зависят от происхождения вида, его экологии, удаленности и расположения мест зимовки, фотопериодических условий в линный период [Ларионов, 1945; Stresemann E., Stresemann V., 1966, 1968; Носков, Рымкевич, 1977, 1978; Bub, 1981; Jenni, Winkler, 1994]. Полнота линьки, т. е. количество заменившихся перьев в процессе регулярной регенерации оперения, является основной характеристикой этого сезонного явления. Современные повидовые сведения о полноте линек воро-

бьиных птиц Восточной и Западной Европы изложены в двух монографиях [Рымкевич и др., 1990; Jenni, Winkler, 1994], а также в них приводятся обширные списки литературы по линьке отдельных видов, включая полноту. Специально изменчивость полноты постювенальной линьки в природе рассматривается только в одной статье [Rymkevich, Vojarinova, 1996].

Факторы, влияющие на полноту линек, активно изучались экспериментально. В основном устанавливалось влияние фотопериодических условий на полноту, сроки и длительность постювенальной линьки европейских представителей семейств Sylviidae, Muscicapidae, Fringillidae, Emberizidae, проведенные при участии или под руководством

П. Бертольта, Э. Гвиннера, Г. А. Носкова и Т. А. Рымкевич.

Внутривидовые отличия в полноте линьки чаще существуют и проявляются на уровне географических популяций. По этой причине сведения об этом одной части ареала не желательно распространять на весь ареал, они должны привязываться к конкретному региону. Особенно это относится к дальним мигрантам [Stresemann E., Stresemann V., 1968]. Автор изучает линьку воробьиных птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал начиная с 1976 г. Накоплен материал практически по всем видам воробьиных птиц лесотундры и тундр Западной Сибири, часть его опубликована [Рыжановский, 1997, 2009, 2013, 2014а, б]. Цель настоящей статьи – демонстрация полевых материалов по полноте линек птиц нашего региона для возможного сопоставления с линькой изученных видов в других частях Сибири и Дальнего Востока; изложение основных результатов экспериментального изучения влияния фотопериодических условий на полноту линек; обсуждение связи годовых циклов их полноты с длиной миграционного пути и особенностями освоения птицами Субарктики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

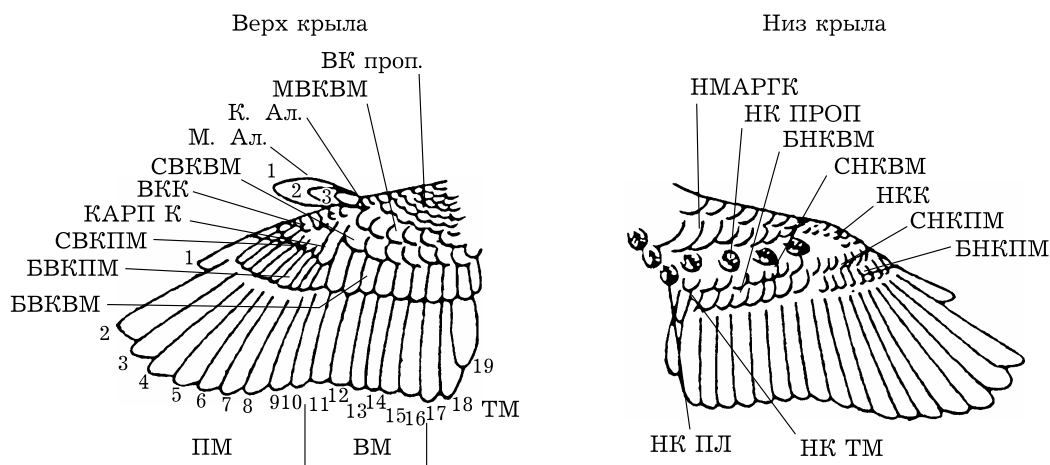
Изучение линьки начато в 1976 г. на Полярном Урале в долине р. Сось (66°50' с. ш., 66°30' в. д.). С конца июля до середины сентября птиц ловили паутинными сетями и описывали состояние оперения по методике Г. А. Носкова и Т. А. Рымкевич [1977]. В 1977 г. исследования продолжили, в августе на нашем стационаре работали авторы методики и оказали существенную помощь в дальнейшем ее освоении и камеральной обработке материалов [Рымкевич, Рыжановский, 1987]. В 1978 г. исследования перенесены на левый берег р. Обь, в район пос. Октябрьский (стационар Октябрьский, 66°40' с. ш., 66°40' в. д.), где наравне с другими работами (учеты, наблюдения, поиски гнезд) описана линька птиц, пойманных паутинными сетями и большой ловушкой рыбацкого типа. Нерегулярный отлов птиц сетями на данном стационаре продолжается по настоящее время. В течение одного сезона ловили птиц на Юж-

ном Ямале (фактория Хадыта, 67° с. ш., 67°30' в. д.). Состояние оперения в июле – сентябре описано более чем у 8 тыс. особей.

Начиная с 1986 г. в дополнение к описаниям состояния оперения птиц, пойманных в природе, линьку изучали экспериментально. Взрослых птиц, обычно 4–8 особей вида, отлавливали весной, переводили на клеточный корм, передерживали в вольерах до окончания линьки осенью или в течение года, до весны – лета. Молодых птиц брали из гнезд в 10–12-дневном возрасте, выкармливали искусственно, содержали в клетках при разных фотопериодических условиях (короткодневный, естественный и длиннодневный режимы) до осени или лета следующего года. В 1990 г. привезли со Среднего Ямала (70°40' с. ш., 68°45' в. д.) слетков белой трясогузки *Motacilla alba*, желтоголовой трясогузки *M. citreola*, каменки *Oenanthe oenanthe* и пуночки *Plectrophenax nivalis*. Минимальная величина экспериментальной группы зимой – 4–6 особей вида, летом – от 5 до 23 особей, но первогодков белой трясогузки при разных фотопериодических условиях летом передержано 74 особи, зимой – 11, первогодков веснички *Phylloscopus trochilus* летом передержано 40, зимой – 8 особей. Для более четкого определения полноты линьки оперение птиц перед началом процесса окрашивали спиртовым раствором родамина. В общей сложности в экспериментах участвовало свыше 600 особей 28 видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Птерилезис воробьиной птицы впервые описан Двайтом [Dwight, 1900]. В отечественной литературе полная схема расположения участков оперения приведена в работах [Носков, Рымкевич, 1977; Рымкевич и др., 1990]. Последними авторами в перьевом покрове птицы выделены: на крыловой птерилии, помимо маховых перьев – 21 участок верхних и нижних кроющих, на головной – девять участков, на брюшной – пять участков, на спинной – три участка, на хвостовой – рулевые и два участка кроющих хвоста, плечевая, бедренная, голенная, анальная птерилии. В настоящей работе головная, брюшная и спинная птерилии рассматриваются без



Расположение отделов оперения на крыле и полные названия птерилий в таблицах: ПМ – первостепенные маховые, ВМ – второстепенные маховые, ТМ – третьестепенные маховые, 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, МКВМ – малые верхние кроющие второстепенных маховых, ВК проп. – верхние кроющие пропатагиальной складки, КК – карпальное кроющее, М. Ал. – маховые крылышка, К. Ал. – 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 второстепенных маховых

деления на участки. Схема расположения участков оперения крыловой птерилии представлена на рисунке.

В умеренных и высоких широтах Евразии у оседлых, кочующих птиц и ближних мигрантов наблюдается одна линька, постювенальная в первый год жизни, послебрачная – в последующие годы. Протекает она летом – в начале осени. У мигрантов в низкие широты в годовом цикле также может происходить одна линька, но чаще их две: постювенальная летняя и предбрачная зимняя в первый год жизни, послебрачная летняя и предбрачная зимняя в последующие годы. Отличаются они фотопериодической реакцией: летняя линька отвечает на летнее сокращение длины дня в суточном фотоцикле ускорением темпов выпадения и роста перьев, зимняя – на увеличение длины дня весной [Носков, Рымкевич, 1988, 2010]. Важно учитывать связь полноты с длительностью линьки – чем больше заменяется перьев на отдельных птерилиях и чем больше участвующих в линьке птерилий, тем дольше она длится.

Следует отделять постювенальную линьку от дорастания юношеского наряда. В пе-

риод нахождения в гнезде у птенца закладываются и растут рулевые и маховые перья и часть контурного оперения головы, центральные ряды оперения туловища, часть верхних и нижних кроющих крыла. В послегнездовой период, в возрасте 14–40 сут у разных видов начинается формирование второй части юношеского оперения – дорастание. В дополнение к центральным рядам юношеских контурных перьев начинается рост периферических рядов, на крыле происходит увеличение большинства нижних кроющих маховых, части кроющих кисти, пропатагиальных складок (верхней и нижней), некоторых верхних кроющих маховых. Порядок дорастания примерно одинаков у всех видов, видовые и индивидуальные отличия велики и здесь не рассматриваются.

Постювенальная линька может являться полной, частичной или отсутствовать. Первая характерна для рогатого жаворонка *Eremophila alpestris*, домового *Passer domesticus* и полевого *P. montanus* воробьев, причем заменяются даже периферические ряды кроющих на птерилиях тела и нижние кроющие крыла, выросшие после ухода слетков из гнезда, т. е. линька действительно

“полная”. В Субарктике, где период от вылупления птенца до начала отлета на зимовку (рогатый жаворонок) или наступления зимы (домовый и полевой воробьи) длится 2–3 мес., перья растут в гнезде, заканчивая рост в возрасте 25–30 сут. К 30–45 сут все перья или большая их часть, включая все рулевые и маховые, начинают заново выпадать с последующим ростом новых перьев.

При частичной постювенальной линьке, характерной для большинства северных птиц, не заменяются рулевые и маховые перья, часть кроющих тела и крыла (табл. 1). Кроме того, имеет место частичное совмещение второго этапа формирования юношеского оперения – дорастание гнездового наряда [Рымкевич и др., 1990] и начальных этапов линьки. Дорастают периферические ряды на птерилиях тела, часть верхних и нижних кроющих крыла. В Субарктике доросшие перья, по данным авторов, не принимают участие в постювенальной линьке, но в умеренных широтах часть доросшего оперения у ряда видов может в нее включиться [Столбова, 1985].

У всех приведенных в табл. 1 видов, помимо рогатого жаворонка, домового и полевого воробьев, нет птерилий с полной линькой. Вероятно, рогатые жаворонки из вторых выводков также имеют неполную линьку, так как протекает она в августе – сентябре при сокращающемся дне. При осмотрах птиц остальных видов, выкормленных в неволе, с окрашенным родамином оперением и закончивших линьку, не сменившиеся перья гнездового наряда мозаично присутствовали на части участвовавших в линьке отделах птерилий головы и туловища. Не сменялись, как сказано выше, доросшие перья. Межвидовые отличия в полноте у видов с частичной линькой в основном затрагивают крыло и хвост. На крыле могут заменяться третьестепенные маховые (все три (17–19-е) или одно – два), и разное количество кроющих, от замены части малых кроющих второстепенных маховых у веснички до замены всех или почти всех верхних и нижних кроющих маховых, кроме больших верхних кроющих первостепенных маховых у сороки *Pica pica*, сероголовой гаички *Parus cinctus*, чечетки *Acanthis flammea*, подорожника *Calcarius lapponicus*

и ряда других видов (см. табл. 1). На хвостовой птерилии у некоторых видов могут заменяться центральные рулевые (коньки и трясогузки) или не заменяться не только рулевые, как у всех видов при частичной линьке, но и верхние и нижние кроющие хвоста (весничка).

Значительна индивидуальная изменчивость полноты. Выделенные светлыми кружками отделы участвуют в линьке не у всех особей, черные кружки обозначают линьку у всех. Например, у лугового конька *Anthus pratensis* малые верхние кроющие второстепенных маховых линяли у всех пойманных на средних этапах линьки птиц (черные кружки), большие и средние кроющие линяли у части осмотренных птиц (светлые кружки).

Постювенальная линька в гнездовой части ареала отсутствовала у обыкновенной чечевицы *Carpodacus erythrinus* и таловки *Ph. borealis*, причем в 1977 г. на Полярном Урале ловили молодых таловок с линькой минимальной полноты – заменялись центральные ряды перьев брюшной, спинной и плечевой птерилий [Рымкевич, Рыжановский, 1987]. Но в предыдущий (1976 г.) и последующие годы (осмотрены сотни птиц) линька у молодых таловок на Полярном Урале и в пойме Нижней Оби не обнаружена. Судя по единичным отловам, постювенальная линька не происходит также у дубровника *E. aureola*. Дубровники западных популяций, в том числе, возможно, и западносибирские осенью, постювенальную и послебрачную линьки проводят на путях осенней миграции в Китае [Рымкевич и др., 1990].

Предбрачная линька характерна для ряда северных видов, зимующих в субтропиках и тропиках. Она может быть разной полноты, от замены практически всех перьев на всех птерилиях до замены части перьев на некоторых. Материалы, полученные при зимнем содержании птиц, преимущественно, годоводков представлены в табл. 2.

Линька луговых и краснозобых *A. cervinus* коньков, желтых *M. flava* и белых трясогузок всегда неполная. В ее ходе заменяются кроющие головы и туловища (возможно, не все). Отличия между видами относятся к крыловой и хвостовой птерилиям. Наибольшая

полнота среди клеточных птиц-первогодков наблюдалась у желтой трясогузки: линяли все рулевые и третьестепенные маховые, часть (проксимальные) или все верхние кроющие второстепенных маховых, крылышка, верхние пропатагиальной кладки, кроющие кисти, часть нижних маховых. Белые трясогузки заменяли центральные рулевые, все (17–19) или (18, 19 или 18) третьестепенные маховые, все малые и средние верхние кроющие второстепенных, все или только их внутренние большие верхние. Луговые коньки заменяли некоторые или все верхние кроющие второстепенных маховых, часть нижних кроющих, все третьестепенные маховые. Краснозобые коньки в процессе линьки заменяли значительную долю кроющих головы и туловища, часть верхних кроющих второстепенных маховых, от одного до трех третьестепенных. У некоторых коньков наблюдали линьку центральных рулевых.

Полная или почти полная зимняя линька характерна для северных пеночек – веснички и таловки. Клеточные первогодки всех видов с окрашенным родамином оперением в конце апреля имели полностью новые маховые и рулевые перья, верхние кроющие крыла, большую часть нижних кроющих крыла (см. табл. 2). Отдельные несменившиеся перья (окрашенные) оставались на голове, груди, спине, бедре и голени. По положению в годовом цикле, фотопериодической реакции на растущий день, эта линька у обеих видов является предбрачной. Но у сибирской теньковки *Ph. collybita tristis* при растущем дне заменялись кроющие головы, туловища, третьестепенные маховые и центральные рулевые при равной полноте с западноевропейской *Ph. c. collybita* [Gramp, Brooks, 1992].

Предбрачная линька первогодков варакушки *Luscinia svecica* распространялась на все птерилии туловища: брюшную, спинную, плечевую, бедренную, голенную, анальную и хвостовую, но рулевые перья не заменялись, только их кроющие. Крыловая птерилия в линьке не участвовала. Предполагается [Рыжановский, 2014а] второй этап линьки, где участвуют только перья горлового пятна, преимущественно, межчелюстного отдела, не заменившиеся на первом этапе и

прилегающие к пятну кроющие шейного отдела, часть из которых выросла совсем недавно, менее месяца назад. Возможно, именно этот этап (подбородок, горло, синий пластрон на груди) описывал в качестве предбрачной линьки Г. Уайзерби [Witherby, 1945]. Синехвостки *Tarsiger cyanurus* на зимовке не линяют.

Из северных представителей семейства Fringillidae зимняя линька характерна только для обыкновенной чечевицы. У первогодков и взрослых птиц, по положению в годовом цикле она является постювенальной у первых и послебрачной у вторых, так как контролируется сокращающимся днем [Носков, 1978]. У трех клеточных птиц в декабре заменилось все контурное оперение туловища, большинство верхних и нижних кроющих крыла, все рулевые, третьестепенные (17–19-е) маховые, дистальные первостепенные маховые (1–4-е), часть второстепенных маховых (11-е; 11, 12-е). Результаты совпадают с экспериментами, проведенными Г. А. Носковым [1978], – чечевицы, линяющие в октябре – декабре имеют частичную линьку. Но птицы, линяющие в январе – апреле, имеют полную линьку.

В клетках зимняя линька северных овсянок – тростниковой *Emberiza schoeniclus*, овсянки-крошки *E. pusilla*, подорожника, пуночки – не наблюдалась, но в природе во второй половине зимы у этих птиц частично заменяются кроющие головной птерилии [Witherby, 1945; Рымкевич и др., 1990]. Возможно, фотопериодический режим клеточного содержания этих птиц не стимулировал реализацию линьки.

По литературным данным [Рымкевич и др., 1990; Jenni, Winkler, 1994] из списка видов, приведенных в табл. 1, на зимовке предбрачной линьки нет у сибирской завирушки *Prunella montanella*, обыкновенной горихвостки *Phoenicurus phoenicurus*, дроздов рода *Turdus*. Частичная предбрачная линька контурного оперения и части кроющих крыла существует у желтоголовой и горной *M. cinerea* трясогузок, славки-мельничка *Sylvia curruca*, черноголового чекана *Saxicola torquata* и обыкновенной каменки. Предбрачной линьки нет также у неперелетных видов, а также кочующих в пределах таежной зоны,

Вид	Птерилии, от												
	Головная	Брюшная	Спинальная	Плечевая	Бедренная	Голенная	Анальная	Рулевые	ВКХ	НКХ	ПМ	ВМ	ТМ
<i>Eremophila alpestris</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Anthus pratensis</i>	●	●	●	●	●	●	●	○	●	●			○
<i>A. cervinus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Motacilla flava</i>	●	●	●	●	●	●	●		●				○
<i>M. cinerea</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>M. citreola</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>M. alba</i>	●	●	●	●	●	●	●	○	●	●			○
<i>L. excubitor</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Pica pica</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Corvus cornix</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Bombycilla garrulus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Prunella montanella</i>	●	●	●	●	●	●	●		●				
<i>Sylvia curruca</i>	●	●	●	●	●	●	●		●				
<i>Phylloscopus trochilus</i>	●	●	●	●	●	●	●		○	○			
<i>Ph. collybita</i>	●	●	●	●	●	●	●		●				
<i>Ph. borealis</i>	↑	0	0	0	↑	↑	↑						
<i>Ph. inornatus</i>	●	●	●	●	●	●	●						
<i>Saxicola torquata</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Oenanthe oenanthe</i>	●	●	●	●	●	●	●	○	●	●			
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Tarsiger cyanurus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>Luscinia svecica</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Turdus pilaris</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>T. atrogularis</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>T. iliacus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>Parus cinctus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Passer domesticus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>P. montanus</i>	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<i>Fringilla montifringilla</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Acanthis flammea</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>Pinicola enucleator</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>Emberiza schoeniclus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			○
<i>E. pusilla</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Calcarius lapponicus</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			
<i>Plectrophenax nivalis</i>	●	●	●	●	●	●	●		●	●			

П р и м е ч а н и е. ● – линяет у всех, ○ – линяет у части все или часть перьев отдела, ↑ – только до

Полнота постювенальной линьки воробьиных птиц Северо-Западной Сибири

делу птерилий

БВКПМ	СВКПМ	БВКВМ	СВКВМ	МВКВМ	ВКпрот	КК	Мал	Кал	ВКК	НКК	БНКПМ	СНКПМ	БНКВМ	СНКВМ	НКТМ
●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	?	?	?	?	?
		○	○	●	☐				●	●	↑	↑	↑	☐	○
	○	○	○	●	☐				●	●	↑	↑	↑	☐	○
		○	●	●	☐				●	●	↑	↑	↑	☐	☐
	○	○	○	●	☐				●	●	↑	↑	↑	☐	☐
	●	○	○	●	☐			○	○	○	☐	☐	☐	☐	☐
		○	○	○	☐	○	○		●	●	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐	●			●	●	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				●	●	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐	○	○		●	●	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐	○			○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐
		○	○	○	☐				○	○	↑	↑	↑	☐	☐

растает, ☐ – дорастает и линяет, ? – нет данных.

Вид	Птерилии, от												
	Головная	Брюшная	Спина	Плечевая	Бедренная	Голенная	Анальная	Рулевые	ВКХ	НКХ	ШМ	ВМ	ТМ
<i>Anthus pratensis</i>	•	•	•	•	•	•	•	○	•	•			○
<i>A. cervinus</i>	•	•	•	•	•	•	•	○	•	•			○
<i>Motacilla flava</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•			•
<i>M. alba</i>	•	•	•	•	•	•	•	○	•	•			○
<i>Phylloscopus trochilus</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Ph. collybita</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	○	○			○
<i>Ph. borealis</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Luscinia svecica</i>	•	•	•	•	•	•	•		•	•			
<i>Emberiza schoeniclus</i>	•												
<i>E. pusilla</i>	•												
<i>Calcarius lapponicus</i>	•												
<i>Plectrophenax nivalis</i>	•												

и ближних мигрантов: все синицевые, вьюрковые, врановые.

Послебрачная линька, протекающая на местах размножения, обычно полная, т. е. выпадают и отрастают все перья на птерилиях, пух и пуховидные перья на аптериях, поэтому таблица полноты для них не приводится. Исключение составляют северные пеночки – таловка, теньковка и весничка. У первого вида заменяется контурное оперение головы и туловища, часть верхних кроющих крыла, третьестепенные маховые, центральные рулевые, иногда линяют все рулевые. Отсутствие линьки второстепенных маховых (12–16-е), малых верхних кроющих второстепенных маховых, больших и средних нижних кроющих второстепенных маховых наблюдали у части весничек и теньковок [Рыжановский, 1997]. Перед окончанием сезона эпизодически ловились особи птиц других видов (варакушка, чечетка) с неполной линькой маховых.

ОБСУЖДЕНИЕ

У воробьиных птиц Северо-Западной Сибири имеются все варианты полноты, известные для линек птиц Северной Евразии [Рым-

кевич и др., 1990; Jenni, Winkler, 1994]: от полной постювенальной на местах вылупления до ее отсутствия и полной или частичной постювенальной на местах зимовки или на путях миграции, от полной предбрачной на местах зимовки до ее отсутствия, от полной послебрачной на местах гнездования до полной на местах зимовки или на путях миграции.

Из группы видов, отнесенных Н. Н. Даниловым [1966] к субарктам, максимальную полноту имеет северный подвид рогатого жаворонка, но такая же наблюдается у балканского подвида [Patzold, 1981] и других жаворонков. Полнота постювенальной линьки субаркта – обыкновенной чечетки и проникающих в Субарктику юрка *Fringilla montifringilla*, щура *Pinicola enucleator* и снегиря *Pyrhula pyrrhula* практически не отличается, особенно в случае больших выборок. Но из трясогузковых минимальная полнота у субаркта – краснозобого конька в сравнении с луговым и лесным *A. trivialis* коньками, желтой, желтоголовой и белой трясогузками; из овсянковых меньшая полнота также у субарктов – подорожника и пуночки в сравнении с овсянкой-крошкой и камышовой овсянкой. Сокращение полноты у видов-субарктов

Полнота предбрачной линьки воробьиных птиц Северо-Западной Сибири по экспериментальным данным

делы птерилий

БВКПМ	СВКПМ	БВКВМ	СВКВМ	МВКВМ	ВКпроп	КК	Мал	Кал	ВКК	НКК	БНКПМ	СНКПМ	БНКВМ	СНКВМ	НКТМ
		•	•	•	•				○	○	?	?	?	?	?
		○	○	○					○	○	?	?	?	?	?
		○	•	•	•			○	•	•	○	○	○	○	?
		•	•	•	•				•	•	?	?	?	?	?
•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

вполне понятно – короткое лето субарктических и арктических тундр требует быстрого завершения линьки, что возможно при небольшом количестве линяющих перьев. Послебрачная линька у всех этих видов одинаково полная, нет данных о большей или меньшей полноте предбрачной линьки субарктиков по сравнению с проникающими в Субарктику видами.

Важнейшим фактором, влияющим на все стороны процесса линьки, считается длина миграционного пути [Stresemann E., Stresemann V., 1966, 1968; Рымкевич, 1983]. Чем он длиннее, тем меньше времени птица может находиться в гнездовом районе, и тем меньше времени отпущено ей на линьку. Выраженная связь полноты постювенальной линьки с длиной миграционного пути характерна для пеночек: мигрант в Северную Африку и Южную Европу (3–4 тыс. км) – теньковка заменяет контурное оперение и часть кроющих крыла (см. табл. 1), мигрант в Африку – весничка, в Индию – зарничка *Ph. inornatus* (5,5–6,5 тыс. км) заменяют только контурное оперение помимо кроющих рулевых, линяющих только у части весничек. Мигрант в Юго-Восточную Азию (6–8 тыс. км) – таловка из Восточной Европы и Западной Си-

бири, обычно не имеет постювенальной линьки, а послебрачная линька частична. У других пеночек послебрачная линька полная или почти полная. При этом у весничек, теньковок и таловок из частей ареала, расположенных ближе к местам зимовки, полнота постювенальной линьки больше: веснички и теньковки в Западной Европе заменяли больше кроющих маховых [Gwinner, 1969], чем в нашем регионе, таловки из Юго-Восточной Сибири и Якутии имеют частичную постювенальную линьку [Портенко, 1960; Bub, 1981] при отсутствии ее в Западной Сибири.

Живущая в лесотундре оседло сорока *Pica pica* заменяет практически все верхние и нижние кроющие крыла, в отличие от являющейся ближним мигрантом серой вороны *Corvus cornix* и заменяющей только малые верхние кроющие и кроющие кисти (см. табл. 1). Но у мигрирующих в бесснежную зону подорожников и пуночек (3–4 тыс. км) полнота постювенальной линьки меньше, чем у мигранта в Юго-Восточную Азию – овсянки-крошки, т. е. адаптация к Субарктике у подорожника и пуночки доминирует над длиной миграционного пути. Все северные дроздовые, от кочующего по умеренным широтам рябинника *Turdus pilaris* до мигрирую-

щей в Юго-Восточную Азию синехвостки имеют близкую полноту постювенальной линьки, равную полноту послебрачной линьки, но отличаются по предбрачной, от ее отсутствия у синехвостки до значительной полноты у варакушки. Часть дальних мигрантов (чечевица, дубровник) перенесли все линьки на позднеосенний и зимний периоды при максимальной полноте. Таким образом, зависимость полноты линьки, особенно постювенальной, от дальности миграции наблюдается только у некоторых групп видов региона.

Экспериментально установлено [Рыжановский, 1997; 2008], что у воробьиных Субарктики, как и у птиц умеренных широт [Носков, 1977; Носков, Рымкевич, 1978, Rymkevich, Vojarinova, 1996], полнота постювенальной линьки зависит от фотопериодических условий района, где она происходит. В умеренных широтах линька протекает при сокращающемся дне июля – сентября. У птиц из поздних выводков при более короткодневном фотопериоде полнота постювенальной линьки может оказаться меньше по сравнению с птицами из ранних выводков при длиннодневном, что показано Г. А. Носковым [1977]. На юге Субарктики сокращение длины дня начинается с середины июля (с учетом рефракции солнечных лучей), на севере – в августе. Поэтому в лесотундре начальные этапы линьки, в тундровой зоне – значительная часть процесса протекает при круглосуточном и близком к этому освещению. В эксперименте по реакции линьки на изменение длины светового дня [Рыжановский, 2008] выявлено две группы видов. Полнота процесса у варакушки, овсянки-крошки и камышовой овсянки однозначно положительно сопряжена с продолжительностью светового дня, птицы отвечали увеличением полноты линьки на увеличение дня и ее сокращением на сокращение дня. В то же время луговой и краснозобый коньки, белая, желтоголовая и желтая трясогузки, весничка, рябинник, белобровик, обыкновенная каменка, подорожник в эксперименте реагировали только на сокращение дня, уменьшая полноту линьки, и не реагировали ее увеличением на 24-часовой день начала августа Северного Ямала. Это означает, что продвижение в широты с длительным полярным

днем первой группы должно сопровождаться увеличением полноты. В настоящее время северная граница ареала этих видов проходит по субарктическим тундрам Среднего Ямала. Возможное дальнейшее продвижение этих птиц на данную территорию должно сопровождаться увеличением полноты и длительности линьки. Это затягивает формирование не совместимого с линькой миграционного состояния [Дольник, 1975] и начало отлета в условиях быстрого наступления холодов, т. е. препятствует дальнейшему расширению ареала. Птицы второй группы при освоении тундр, по сравнению с лесотундрой полноту и, соответственно, длительность линьки не увеличивали, поэтому часть из них (краснозобый конек, белая трясогузка, обыкновенная каменка, подорожник) гнездятся в арктических тундрах, остальные – в северных субарктических тундрах. Только желтая трясогузка в настоящее время осваивает южные субарктические тундры Ямала при раннем отлете в середине августа.

Послебрачная линька у поздно начавших ее особей (кормивших второй или повторный выводок) может оказаться неполной в связи с остановкой процесса при очень коротком дне, что наблюдалось у весничек и чечеток. Известна частичная послебрачная линька у зябликов *F. coelebs* [Носков, 1977], которые в эксперименте при короткодневном фотопериоде начинали ее с середины процесса и не заменяли внутренние первостепенные маховые. Также световой режим может влиять на полноту предбрачной линьки. В частности, экспериментальное удлинение светового дня во второй половине зимы вызвало увеличение количества линяющих перьев у желтой трясогузки [Кукиш, Носков, 1975].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В течение года каждое перо воробьиной птицы, вследствие постепенной обношенности, должно заменяться новым. У ряда видов, собирающих корм в густых кустарниках (пеночки) и мигрирующих к экватору, в течение года обновление всего оперения или части его осуществляется дважды, перед отлетом на зимовку и перед возвращением в гнездовой район. У жаворонков и воробьев

оперение полностью меняется ежегодно, начиная с первого лета – осени. Но чаще маховые и рулевые перья полностью заменяются к концу первого года жизни, контурное оперение также целиком заменяется один раз в год, частично – дважды в год. Изменчивость полноты линек воробьиных птиц Северо-Западной Сибири значительна. Связь с Субарктикой проявляется в сокращении полноты у субарктоидов по сравнению с систематически близкими широко распространенными видами. Фотопериодический режим Заполярья делит птиц на группу видов, отвечающих увеличением полноты линьки на полярный день второй половины лета севера Субарктики и не отвечающих на него, т. е. с фотопериодическим и эндогенным контролем максимальной полноты.

Автор выражает глубокую признательность Т. А. Рымкевич, Н. А. Алексеевой, Г. А. Носкову, С. В. Шутову, студентам биологических факультетов Уральского, Саратовского и Тюменского университетов за помощь в проведении научных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Данилов Н. Н. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1966. Т. 2: Птицы. 140 с.
- Дольник В. Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука, 1975. 393 с.
- Кукиш И. И., Носков Г. А. Фотопериодическая регуляция предбрачной линьки желтой трясогузки (*Motacilla f. flava* L.) // Науч. докл. высшей шк. Биол. науки. 1975. № 8. С. 11–15.
- Ларионов В. Ф. Смена покровов и ее связь с размножением у птиц // Учен. зап. МГУ. М., 1945. № 88. С. 1–95.
- Носков Г. А. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*). II. Фотопериодическая регуляция и место в годовом цикле // Зоол. журн. 1977. Т. 56, № 11. С. 1676–1686.
- Носков Г. А. Линька обыкновенной чечевичи (*Carpodacus erythrinus*) и ее фотопериодическая регуляция // Экология. 1978. № 1. С. 61–69.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. Ч. 1. С. 37–48.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Механизмы фотопериодического контроля линьки птиц // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1978. № 9. С. 12–22.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. В. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301, № 2. С. 505–508.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. В. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130, № 4. С. 346–359.
- Рыжановский В. Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 288 с.
- Рыжановский В. Н. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 6. С. 732–747.
- Рыжановский В. Н. К вопросу о зимней линьке воробьиных птиц Субарктики – мигрантов в низкие широты // Рус. орнитол. журн. 2009. № 527. С. 2035–2043.
- Рыжановский В. Н. Фотопериодические условия протекания предбрачной линьки западносибирской белой трясогузки (*Motacilla alba dukhunensis*) и расположение ареалов зимовки // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 4. С. 505–508.
- Рыжановский В. Н. Годовой цикл сроков, полноты и фотопериодических интервалов линьки северной варакушки (*Luscinia svecica svecica* L.) // Зоол. журн. 2014а. Т. 93, № 11. С. 1340–1344.
- Рыжановский В. Н. Адаптивные особенности экологии и годового цикла пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* L.) на северном пределе сибирской части ареала // Изв. РАН. Сер. биол. 2014б. № 6. С. 1–11.
- Рымкевич Т. А. Сравнительная характеристика линьки овсянок (Embericidae) в Ленинградской области // Сообщения 7-й Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц. Тарту, 1983. № 14. С. 85–112.
- Рымкевич Т. А., Савинич И. Б., Носков Г. А. и др. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. 304 с.
- Рымкевич Т. А., Рыжановский В. Н. Линька птиц на Полярном Урале // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. Вып. 22. С. 84–95.
- Портенко Л. В. Птицы СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 4. 414 с.
- Столбова Ф. С. Формирование юношеского наряда и постювенальная линька славки-черноголовки (*Sylvia atricapilla*) в Южном Приладожье // Вестн. Ленингр. гос. ун-та. 1985. Вып. 10. С. 28–35.
- Dwight J. The sequence of plumages and moults of the Passerine birds of New York // Ann. New York Acad. Sci. 1900. Vol. 13. P. 73–360.
- Bub H. Kennzeichen und Mauser europaischer Singvogel // Wittenberg Zutherstadt. Neue Brehm-Bucherei. 1981. N 3. 200 S.
- Gwinner E. Untersuchung zur Jahresperiodik von Laubsangern. Entwicklung der Gefieders, der Gewichter und der Zugunruhe bei Jungvögeln der Arten *Phylloscopus: Ph. trochilus, Ph. sibilatrix* und *Ph. collybita* // J. Ornithol. 1969. Bd. 110, N 1. S. 1–21.
- Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic / eds. S. Gramp, D. J. Brooks. Oxford; New York, 1992. V. 6. P. 612–638.
- Jenni L., Winkler R. Moults and Ageing of European Passerines. L., 1994. 225 p.
- Norman S. C. A study of post-juvenile moult in Willow Warblers // Ringing Migr. 1981. N 37. P. 165–172.
- Patzold R. Aufzucht, Mauser und Verhalten bei handaufgezogenen Balkanohrenlerchen // Falke. 1981. Bd. 28, N 4. S. 114–123.

Rymkevich T. A., Bojarinova J. G. Variation in the extent of postjuvenile moult in the Great Tit near Lake Ladoga (Russia) // *Bird Study*. 1996. N 43. P. 47–59.
Stresemann E., Stresemann V. Die Mauser der Vogel // *J. Ornithol. Sonderheft*. 1966. N 107. 448 S.

Stresemann E., Stresemann V. Winterquartier und Mauser der Dorngrasmücke, *Sylvia communis* // *J. Ornithol.* 1968. Bd. 109, N 3. S. 303–314.
Witherby H. F. The handbook of British birds. L., 1945. Vol. 2. 104 p.

Completeness of the Seasonal Molting of Passerine Birds (Aves, Passeriformes) in North-Western Siberia

V. N. RYZHANOVSKIY

*Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Division of RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: ryzhanovsky@ipae.uran.ru; ryzhanovskiy@ya.ru*

The changeability of seasonal molting completeness of the passerine birds of tundra and forest-tundra of Western Siberia is examined. There are all known variants of passerine molting in North Eurasia – from the complete postjuvenile molting at the places of birth from eggs to its absence and complete postjuvenile molting at the places of wintering or on the ways of migration, from the complete preconnubium molting at the places of wintering to its absence, from complete post-nuptial moult on the breeding grounds to complete molt on the wintering grounds or migration paths. The factors affecting the completeness of moult – features of the development of the subarctic, the length of the migratory route of the photoperiodic conditions during molting are discussed. The greatest influence on the completeness is exerted by the duration of daylight.

Key words: Subarctic, Western Siberia, passerines, completeness, moult.