



В монографии обсуждаются материалы по экологии пеночки-веснички, накопившихся за более чем 40-летний период работы в Субарктике – на Приполярном и Полярном Урале, в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал. Проведен анализ основных параметров экологии веснички в северной части ареала для выявления адаптаций, способствующих освоению видом Субарктики. У веснички к северу сокращается длительность явлений предгнездового периода: прилета, созревания гонад, возможно, строительства гнезда, но освоение Субарктики не привело к сокращению периодов насиживания и выкармливания. Основное сокращение осуществляется за счет послегнездового периода: первогодки рано уходят из гнездового района, линька совмещается с дорастанием юношеского оперения, относительно рано начинается, имеет незначительную полноту, продолжается менее месяца, совмещается с миграцией. Послебрачная линька не всегда полная и не совмещается с гнездованием. Отлет совмещается с долиниванием кроющих туловища. Все это позволяет весничкам улететь из субарктических и арктических тундр в конце августа, до начала осенних холодов, сократив период пребывания популяции в гнездовом районе до 75 – 80 суток.



Рыжановский Вячеслав Николаевич

(на фото)

Доктор биологических наук
Автор 195 статей и 3 монографий.
г. Екатеринбург, г. Лабытнанги,
пос. Нейво-Рудянка

Шутов Сергей Викторович

Кандидат биологических наук
Автор 35 статей.
г. Екатеринбург



Вячеслав Рыжановский
Сергей Шутов

Экология и годовой цикл жизни русской пеночки-веснички

Phylloscopus trochilus acredula (Linnaeus, 1758)
на северном пределе ареала

**Вячеслав Рыжановский
Сергей Шутов**

Экология и годовой цикл жизни русской пеночки-веснички

FOR AUTHOR USE ONLY

FOR AUTHOR USE ONLY

Вячеслав Рыжановский
Сергей Шутов

**Экология и годовой цикл жизни
русской пеночки-веснички**

***Phylloscopus trochilus acredula* (Linnaeus, 1758)
на северном пределе ареала**

FOR AUTHOR USE ONLY

LAP LAMBERT Academic Publishing

Imprint

Any brand names and product names mentioned in this book are subject to trademark, brand or patent protection and are trademarks or registered trademarks of their respective holders. The use of brand names, product names, common names, trade names, product descriptions etc. even without a particular marking in this work is in no way to be construed to mean that such names may be regarded as unrestricted in respect of trademark and brand protection legislation and could thus be used by anyone.

Cover image: www.ingimage.com

Publisher:

LAP LAMBERT Academic Publishing

is a trademark of

Dodo Books Indian Ocean Ltd., member of the OmniScriptum S.R.L
Publishing group

str. A.Russo 15, of. 61, Chisinau-2068, Republic of Moldova Europe

Printed at: see last page

ISBN: 978-620-4-21096-4

Copyright © Вячеслав Рыжановский, Сергей Шутов

Copyright © 2021 Dodo Books Indian Ocean Ltd., member of the
OmniScriptum S.R.L Publishing group

FOR AUTHOR USE ONLY

В.Н. Рыжановский, С.В. Шутов

**ЭКОЛОГИЯ РУССКОЙ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ *Phylloscopus trochilus acredula*
(Linnaeus, 1758) НА СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА**

FOR AUTHOR USE ONLY

СОДЕРЖАНИЕ

1. Введение.....
2. Физико-географическая характеристика района исследования
 - 2.1. Рельеф
 - 2.2. Гидрографическая сеть
 - 2.3. Климат
 - 2.4. Изменения климата современного времени
 - 2.5. Световой режим и его влияние на жизнь птиц
 - 2.6. Растительность
 - 2.7. Животный мир
 - 2.8. Стационары долговременных исследований
 - 2.9. Характеристика основных опытных участков
3. Материал и методы исследований
4. Пространственное и биотопическое распределение веснички на Приполярном и Полярном Урале, Нижнем Приобье и на Ямале
 - 4.1. Пространственное распределение
 - 4.2. Местообитания вида в разных частях гнездового ареала
 - 4.3. Биотопическое распределение демонстрируемых территорий на Приполярном Урале и Нижнем Приобье
 - 4.4. Сдвиг в пространстве и изменение биотопической структуры демонстрируемых территорий самцов в течение гнездового сезона
 - 4.5. Встречаемость гнезд в разных комплексах местообитаний
 - 4.7. Биотопическое распределение молодых весничек
 - 4.8. Биотопическое распределение весничек при кормежке
5. Плотность гнездования
 - 5.1. Уровни плотности гнездования весничек
 - 5.2. Географические и зональные отличия плотности гнездования
 - 5.3. Влияние климатических условий на плотность гнездования
 - 5.4. Влияние климатических условий на плотность гнездования
 - 5.5. Две или одна популяции
6. Прилет и гнездование
 - 6.1. Сроки прилета
 - 6.2. Последовательность прилета
 - 6.3. Формирование местного населения

- 6.4. Готовность к размножению.
- 6.5. Гнезда
- 6.6. Сроки яйцекладки
- 6.7. Инкубация
7. Плодовитость северной веснички
 - 7.1. Величина кладки
 - 7.2. Биотопические различия в величине кладки
 - 7.3. Плодовитость и возраст самок
 - 7.4. Изменение величины кладки на протяжении сезона
8. Успешность размножения
 - 8.1. Успешность размножения веснички на Приполярном Урале, в Нижнем Приобье и на Ямале
 - 8.2. Факторы, определяющие успешность размножения
 - 8.3. Успешность размножения в разных комплексах растительных ассоциаций
 - 8.4. Различия в успешности размножения в течение сезона гнездования
 - 8.5. Влияние сроков начала гнездования на успешность размножения
 - 8.6. Влияние полигинии на успешность размножения
9. Полигиния
 - 9.1. Особенности полигиничной системы размножения на Приполярном Урале и в Нижнем Приобье
 - 9.2. Экологические предпосылки возникновения полигинии
 - 9.3. Полигиния и оптимальность местообитаний
 - 9.4. Развитие птенцов в моногамных и полигиничных гнездах
 - 9.5. Роль полигинии в поддержании численности популяций
10. Территориальный консерватизм и филопатрия
 - 10.1. Территориальный консерватизм и пределы вариаций
 - 10.2. Дисперсия взрослых птиц
 - 10.3. Оптимальность местообитаний и возрастная структура населения
 - 10.4. Динамика смены населения
 - 10.5. Факторы, влияющие на территориальный консерватизм птенчков.
 - 10.6. Возвраты первогодков в район рождения и послегнездовых кочевков.
 - 10.7. Распределение вернувшихся первогодков в пространстве и по комплексу растительных ассоциаций.
 - 10.8. Филопатрия в разных точках ареала.
 - 10.9. Формирование связи с территорией будущего гнездования.

11. Послегнездовые кочевки
 - 11.1. Кочевки в гнездовом районе
 - 11.2. Кочевки за пределами гнездового района.
 - 11.3. Динамика населения весничек в послегнездовое время на стационаре Октябрьский.
 12. Годовой цикл линек
 - 12.1. Формирование юношеского оперения.
 - 12.2. Постювенальная линька.
 - 12.3. Послебрачная линька.
 - 12.4. Предбрачная линька.
 13. Масса тела и упитанность
 14. Осенняя миграция
 15. Питание
 16. Заключение: Адаптивные черты экологии русской веснички в Субарктике
- Литература

FOR AUTHOR USE ONLY

1. Введение

Среди птиц Северо-Западной Сибири и Северо-Восточной Европы есть виды, расширяющие ареал к северу, виды, у которых к северу смещается южная граница ареала и виды, к настоящему времени не делающие этого. К первым относится пеночка-весничка *Phylloscopus trochilus* L. При обширном гнездовом ареале, от Британских островов до Восточной Сибири, от лесостепи до тундр, в настоящее время она освоила субарктические тундры, а в Сибири начинает проникать в подзону арктических тундр. Одновременно происходят некоторые изменения в динамике численности птиц основной части ареала. Где-то весничек становится больше, где-то встречаемость их снижается, но, в целом, она остается одним из доминирующих видов Северной Евразии (Равкин, Равкин, 2005), составляющих ядро биоценозов (Шварц, 1971). В связи с этим происходящие в природе изменения второй половины прошлого века и начала нынешнего века, прежде всего глобальные изменения климата, антропогенное воздействие на ландшафты должны отражаться на состоянии популяций веснички в пределах видового ареала и отдельных его частей. В силу многочисленности и эвритопности весничка может быть лучшим экологическим индикатором современных мониторинговых исследований, чем редкие виды.

Весничка является весьма распространенным объектом орнитологических исследований в Восточной и Западной Европе (Лапшин, 1979; 1981; 1983; 1987; 1991; Паевский, 1981; 2008; Зимин, 1988; Gwinner, 1968; 1969; Gwinner et al. 1971). Связано это с обычностью вида в регионе, легкостью обнаружения гнезд, простотой учета гнездящихся пар, многочисленностью на путях пролета, возможностью содержания этих птиц в неволе. Менее изучена экология веснички Уральского региона и Сибири. В основном, это работы, выполненные в рамках эколого-фаунистических и чисто фаунистических исследований. Нет монографического описания образа жизни русской веснички Северо-Западной Сибири (*Phylloscopus trochilus acredula* L.) при наличии небольших, по объему, очерков экологии в сводках по Западной Сибири и Уралу (Портенко, 1937; Гынгазов, Миловидов, 1977; Равкин, 1978; Данилов и др., 1984; Вартапетов; 1984; 1998; Головатин, Пасхальный, 2005; Рыжановский, 2014).

Основной целью нашей работы является изложение материалов, накопившихся за более чем 40-летний период работы в Субарктике, анализ основных параметров экологии веснички в северной части ареала, на пределе жизни для многих животных, для выявления адаптаций, способствующих освоению видом Субарктики, и обсуждение перспективы дальнейшего продвижения веснички в высокие широты в связи с современным изменением климата.

2. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение экологии веснички проводилось на территории, включающей в себя северную часть Урала – Приполярный и Полярный Урал от 65-й параллели; левобережье Нижней Оби; полуостров Ямал до широты метеостанций Харасавэй и Тамбей, т.е. до 71-й параллели (рис. 1.). Большая широтная протяженность района (свыше 500 км) определяет различия в физико-географических условиях отдельных точек сбора материала.

2.1. Рельеф.

Современный горный рельеф Урала является рельефом структурно-денудационных гор, возникших в результате размыва неравномерно деформированных поверхностей (Герасимов, 1948). Полоса горного рельефа Приполярного Урала простирается от верховьев р. Хулги (66° с.ш.) до широтного отрезка долины Шугора (64° с.ш.) и ограничена с запада Печорской, а с востока – Западно-Сибирской низменностями. На Приполярном Урале преобладают обширные высокие плоскогорья, над которыми поднимаются хребты с вершинами более 1700 м н.у.м. Восточная часть полосы Приполярного Урала имеет высоты не 800–900 м и представлена обширными плато (Борисевич, 1968). Западный склон представляет собой увалистую полосу с абсолютными отметками высот не более 200–350 м н.у.м. и отличается незначительной шириной (20–40 км); горная полоса во многих местах почти непосредственно граничит с окраинами Печерской низменности. На западе предгорная равнина имеет высоту 370–400 м н.у.м., на севере и юге она вдается в прилегающие к ней области горного рельефа своеобразными широкими рукавами. С востока к Главному хребту прилегает полоса выровненного холмисто-увалистого рельефа, которая имеет небольшую ширину, местами не превышающую 10 км, со значительным общим наклоном на восток.

Полярный Урал простирается к северу от р. Хулга до горы Константинов Камень. Его северная часть переходит далее к побережью Байдарацкой губы в низкогорья и увалы Пай-Хойской провинции. Полярный Урал представляет собой систему коротких хребтов и горных массивов северного и северо-восточного направления, разделенных продольными депрессиями и сквозными поперечными долинами. Одну из таких сквозных долин образуют реки Елец и Сось. В центральной части Полярного Урала господствуют среднегорья с высотами более 700 м н.у.м. и отдельными вершинами свыше 1000 м н.у.м. Наряду с платообразными вершинами здесь широко представлены альпийские формы рельефа, сложное переплетение крутостенных каров и узких провальных долин. На восточном склоне они переходят в плоские террасированные низкогорья, продолжающиеся в виде отдельных поднятий и увалов среди равнинной тундры Южного

Ямала. Полоса предгорий Полярного Урала, примыкающая к хребту с запада, широкая и представлена волнистой равниной, осложненной островными грядами и возвышенностями (Борисевич, 1968). Глубина эрозионного вреза достигает 70–100 м, поверхность в этом районе слабохолмистая.



Рис. 1. Полевые стационары и населенные пункты, в районе которых проводились исследования

Южная часть полуострова Ямал, включающая в себя приустьевые участки р. Обь, представляет собой типичную плоскую, в разной степени расчлененную, аккумулятивную

низменную равнину. Абсолютные отметки высот в ее пределах изменяются от 0–2 м на побережье Обской губы до 100–200 м в Приуральских районах полуострова (Кудряшов, 1975). От Полярного Урала в долину р. Щучья выдается возвышенность Сопкей. Севернее, в широтном направлении до озер Яррото, проходит Щучинская возвышенность. С севера и востока р. Юрибей огибает возвышенность Хой с небольшими высотами. По осевой части северной половины полуострова тянется расчлененная Ямальская возвышенность. Поверхность полуострова расчленена долинами рек, ручьев и озерными котловинами. Побережья имеют более сглаженный рельеф.

2.2. Гидрографическая сеть.

Приполярный и Полярный Урал изрезан густой сетью рек, ручьев и временных водотоков, несущих свои воды на запад – в Печору, на север – в Байдарацкую губу Карского моря, на восток – в бассейн Оби. Реки западного склона Урала из-за значительного увлажнения наветренных склонов хребта отличаются многоводностью. Основной источник питания рек – талые снеговые воды, (до 80% годового объема). Дождевое питание занимает второе место, ледниковое питание незначительно. Реки Ямала впадают в Обь и Обскую губу на востоке полуострова, в Байдарацкую губу и Карское море – на западе полуострова. В низовьях рек, впадающих в Обь, в первой половине лета образуются обширные мелководные соры. Во второй половине лета дно большинства из них от воды освобождается, и возникают разнообразные луга.

Северная часть Уральского хребта богата озерами, в том числе такими крупными, как Большое и Малое Щучье; Большое и Малое Хадата-Юган-Лор. Много озер находится на прилегающих к горам равнинам. Преимущественно это каровые озера, но крупные озера в основном тектонического происхождения. Имеются две большие озерные группировки в центральной части полуострова: южная группа озер Яррото и северная группа – Нейто-Ямбуто. Они имеют морское происхождение (Бородулин, 1995). На морских террасах преобладают озера термокарстового происхождения, на побережьях, на лайдах и в устьях рек, развиты лагунные озера.

2.3. Климат.

Особенности климата района исследований определяются низкой и сокращающейся к северу суммарной солнечной радиацией, большой протяженностью территории, значительными отличиями абсолютных высот Урала, сильной расчлененностью рельефа, длительным периодом ледовитости Карского моря, Байдарацкой и Обской губ. Самые низкие зимние температуры наблюдаются у подножья Полярного и Приполярного Урала: –22°C (Раковская, Давыдова, 2003), но на Ямале они практически такие же: –21.5...–21.8°C на западном побережье, –22.9...–24.8°C на восточном. В летние месяцы широтное

распределение температур хорошо выражено. Средняя температура июля на Среднем Ямале (п. Сеяха) составляет $+4.3^{\circ}\text{C}$; на Южном Ямале (п. Новый Порт) $+10.2^{\circ}\text{C}$, в Нижнем Приобье (г. Салехард) $+13.8^{\circ}\text{C}$ (Орлова, 1962).

Из-за быстрой смены областей высокого и низкого давления для зимнего времени характерны резкие колебания температуры воздуха по дням, достигающие $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$ в сутки. С началом «весны света» наиболее интенсивное повышение температуры воздуха отмечается на рубеже апреля–мая (в среднем на $8\text{--}10^{\circ}\text{C}$). Переход среднесуточной температуры через 0°C на Приполярном Урале (на равнине), и в Нижнем Приобье происходит в середине–конце мая, но в отдельные годы в первой декаде июня. На севере Ямала переход через 0° приходится на середину–конец второй декады июня. В Нижнем Приобье и на Южном Ямале средние даты прекращения заморозков (конец весны) практически совпадают с датами перехода средней суточной температуры через отметку $+5^{\circ}\text{C}$, а в северной половине заморозки прекращаются при более низкой положительной температуре ($+2\text{...}+3^{\circ}\text{C}$). На широте Полярного круга весна заканчивается в первой декаде июня (в отдельные годы в середине второй декады), на Среднем Ямале – в конце июня.

Средняя длительность безморозного периода на Северном Ямале (п. Тамбей) – 51 день, у г. Салехард – 94 дня (Орлова, 1962). Летом в пределах всей территории Ямала в отдельные периоды возможны жаркие дни, абсолютные максимумы температуры на севере достигают $+25^{\circ}\text{C}$, на юге $+31^{\circ}\text{C}$. В горах северной оконечности Урала летние дни начинаются в конце июня – начале июля, недели на две позднее, чем на равнине (Головатин, Пасхальный, 2005). Летняя погода непостоянная, солнечные дни быстро сменяются дождями с резким похолоданием, которые связаны с вторжением циклонов с Баренцева моря. Велики межгодовые различия летней погоды. Осень начинается в конце августа ночными заморозками. Вершины гор белеют к концу августа, к середине сентября снег ложится на Северном Ямале и в горах выше $500\text{--}800$ м н.у.м.; в конце сентября – начале октября – на всей территории начинается зима.

2.4. Изменения климата современного времени.

За период с 1860 г. по 2000 г. среднегодовое значение приземной температуры воздуха (ПТВ) повысилось на $0.6 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$. Потепление климата в северном полушарии в XX веке было сильнейшим за последние 1000 лет; 1990–2000 гг. были самым теплым 10-летием, а 1998 г. – самым теплым годом десятилетия. На севере России за период 1965–1995 гг. на разных метеостанциях наблюдается увеличение ПТВ на $0.4\text{--}1.8^{\circ}\text{C}$, т.е. на $0.02\text{--}0.03^{\circ}\text{C}$ в год, что выше среднеземных величин. Для севера Западной Сибири этот рост еще выше: $0.03\text{--}0.07^{\circ}\text{C}$ (Павлов, Гравис, 2000). Потепление продолжается и в настоящее

время. Этот процесс сопровождается интенсивным таянием льдов Северного ледовитого океана. В бассейне Оби интегральным показателем, отражающим изменения климата, могут служить сроки прохода льда по Оби. На створе г. Салехард в 1971–1980 гг. ледоход начинался между 17.05. и 7.06, в среднем – 29.05; в 1981–1991 гг. между 18.05 и 1.06, в среднем 27.05; в 2001–2012 гг. между 13.05 и 30.05, в среднем – 21.05. (рис. 2). В последнее десятилетие не наблюдается очень поздних весен, ранние весны все более часты. При этом наблюдаются возвраты холодов в мае, резкие кратковременные потепления в апреле. Начало вегетации растений может, как и в 70-е годы, затянуться до середины июня.

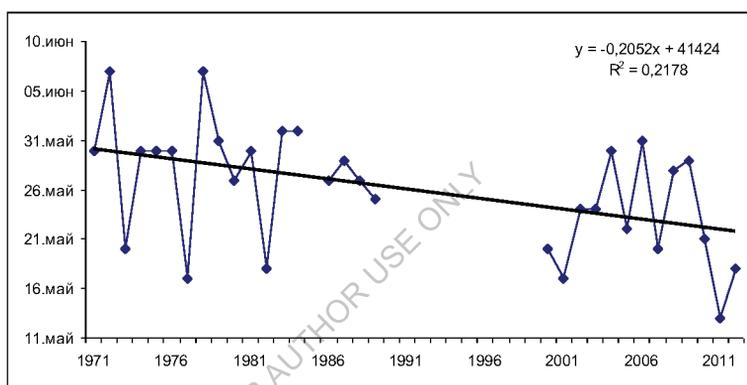


Рис. 2. Сроки начала ледохода на Оби у г. Салехард.

2.5. Световой режим и его влияние на жизнь птиц.

Северный Полярный круг разделяет северное полушарие Земли на зону с ежесуточным чередованием дня и ночи и зону, где часть года длится день, часть года – ночь. В день зимнего солнцестояния на широте 66°30' с.ш. солнце не восходит над горизонтом, в день летнего – не заходит за горизонт. В реальности, на широте Полярного круга за счет рефракции солнечных лучей зимой светлое время суток в зависимости от облачности длится не менее 2–4-х часов, летний непрерывный день продолжается месяц: с 7-го июня по 7-е июля. К северу растет продолжительность летнего полярного дня и зимней полярной ночи. На 68° с.ш. начало непрерывного дня приходится на 30.05, окончание на 15.07, длительность дня 47 суток; на 69° с.ш. соответственно начало – 25.05, окончание – 20.07, длительность – 57 дней; на 70° с.ш. начало 20.05, окончание – 26.07, длительность – 68 дней (Жонголович, 1960).

В широтах с выраженной и регулярной сезонностью климата фактором, синхронизирующим эндогенный цикл работы гипоталамо-гипофизарной системы с внешними условиями, является фотопериод. Для птиц умеренных и высоких широт экспериментально установлено влияние фотопериодических условий на весь годовой цикл сезонных явлений. Комплекс явлений зимне-весенней части цикла находится под контролем фотопериодической реакции на увеличивающуюся длину дня, а летне-осенней – на сокращающуюся длину дня (Носков, Рымкевич, 1988; Wolfson, 1965). На подлете к Полярному кругу северные птицы попадают в условия полярного дня. Сокращение длины дня после перехода от круглосуточного освещения к чередованию светлой и темной фаз суток в Субарктике и, тем более, в Арктике начинается значительно позднее, чем в умеренных широтах: в середине – конце лета. На севере Субарктики часть птиц, главным образом насекомоядные виды, в том числе и весничка, даже отлет начинают до наступления темных ночей. Зимний световой режим ограничивает распространение зимующих птиц 69-й параллелью, где ночь продолжается 37 дней: с 5.12 по 9.01.

2.6. Растительность.

Широтная зональность и высотная поясность в распределении растительности в районе исследований хорошо выражены. На пространстве равнины Западной Сибири от 65-й до 72-й параллели наблюдается вполне закономерное чередование северных редкостойных лесов таежной зоны, зоны лесотундры, тундровой зоны с подзонами кустарниковой и мохово-лишайниковой тундрами (южные и северные субарктические тундры). Северная оконечность Ямала занята арктическими тундрами.

Лесная растительность северо-таежной и лесотундровой зон западных предгорий Урала преимущественно образована елью и березой; леса восточных предгорий березово-елово-лиственничные и лиственничные. По восточным предгорьям и по левобережью Оби смешанные леса и лиственничные редколесья проникают на полуостров Ямал в виде лесных островов. Такие острова, шириной до 1 км от берега, есть в среднем течении рек Щучья, Хадытаяха, Ядаяходыяха. Это участки с хорошо развитым древостоем из ели, березы, лиственницы с подростом из ив, ольхи, рябины, жимолости, красной смородины. Подобные леса имеются также в горных долинах верхнего течения рек Сось, Лонготъеган, Большая Хадата, Щучья, Байдарата. Долины рек западного склона Полярного Урала – Усы, Кары и их притоков безлесны.

Значительные по площади участки кустарниковой тундры на плакоре появляются на широте Полярного круга и несколько южнее; в поймы рек кустарниковые тундры спускаются севернее 67-й параллели. При этом на хорошо дренированных возвышенных местах березовые, ольховые, березово-лиственничные рощи в поймах рек срединной

части полуострова проникают до севера подзоны кустарниковых тундр, а высокорослые пойменные ивняки глубоко проникают в подзону мохово-лишайниковых тундр, до Северного Ямала. Но основная часть территории Ямала занята мелкопочкарными ерниками, высотой 0.3–0.5 м, с багульником и кустарничками, разнообразными болотами и озерами (Ребристая, 2006).

Вертикальные пределы высотных поясов растительности на Урале определяются широтой местности. В южной части Полярного Урала лес поднимается в горы до высоты 300–500 м н.у.м., причем на европейском склоне граница леса метров на 150 ниже, чем на азиатском (Головатин. Пасхальный, 2005). Северная оконечность Урала и Пай-Хой безлесны от подножий. Выше леса начинается полоса кустарников из березового мелколесья, ольхи кустарниковой, ив, можжевельника, карликовой березки. Выше кустарников доминируют мохово-лишайниковые, травянистые или каменистые тундры. В поясе гольцовых пустынь климат суров, растительность бедна и представлена, в основном, мхами и лишайниками.

Видовое богатство сосудистых растений невелико. Для п-ова Ямал, от северной лесотундры до острова Белый, описано 426 видов сосудистых растений. Для о-ва Белый 75 видов, для юга арктических тундр – 155 видов, для южных субарктических тундр – 269 видов, для северной лесотундры – 283 вида (Магомедова и др., 2006). Данных о видовом богатстве границы тайга / лесотундра Нижнего Приобья не найдено, но для восточного склона Полярного Урала установлено произрастание 544 видов, из которых 8 являются горными эндемиками (Морозова и др., 2006). Вероятно, флора 65-й параллели левого берега Оби насчитывает 500–540 видов, часть которых является адвентивными (вселенцами), проникшими в Нижнее Приобье вслед за человеком.

2.7. Животный мир

Несмотря на достаточно суровые условия нашего района Субарктики, животный мир позвоночных животных весьма богат: 35–36 видов млекопитающих, 2 вида рептилий, 3 вида амфибий, 32–33 вида рыб и круглоротых. На территории севера Западной Сибири, от Полярного и Приполярного Урала до долины р. Енисей, от северной тайги до арктических тундр, зарегистрированы свыше 250 видов птиц, из них на 2010 г. доказано гнездование 210 видов. В пределах только левобережья Оби и полуострова Ямал, от северной тайги до арктических тундр, на 2010 г. доказано гнездование 177 видов птиц, при этом список авифауны непрерывно пополняется за счет видов, проникающих из средней тайги в северную, из северной – в лесотундру. Для северной оконечности таежной зоны (64–65° с.ш.) известно гнездование 158 видов; гнездовая авифауна лесотундры насчитывает 141 вид, для субарктических тундр Среднего Ямала (68–69° с.ш.) установлено гнездование 73 видов.

В пределах арктических тундр обеднение видового состава также двукратное – до 30–32 видов на северной оконечности Ямала (Рыжановский, Богданов, 2018).

Из рода *Phylloscopus* помимо веснички в северной тайге и лесотундре в настоящее время гнездятся пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita*, пеночка-таловка *Phylloscopus borealis*, зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* и пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus*. Зеленая пеночка и зарничка встречаются до 67-й параллели, до оконечности пойменных островных лесов. В подзону кустарниковых (южных субарктических) тундр, в куртины высокорослых ив начинает проникать таловка; весничка и теньковка достаточно обычны по всей подзоне, малочисленны в закустаренных понижениях рельефа подзоны мохово-лишайниковых (северных субарктических) тундр. В настоящее время весничка, предположительно, проникает по кустарникам срединной части Ямала севернее 71-й параллели.

2.8. Стационары долговременных исследований

Летний *стационар Кожим* находился на западном склоне Приполярного Урала, в окрестностях пос. Кожим Интинского района республики Коми в пойме реки Сывью, левого притока р. Кожим (65°38' с.ш., 58° в.д.). Территория стационара представляла собой вытянутый от берега реки через пойму, надпойменную террасу и склон прямоугольник площадью несколько меньше 1 км². Половину прямоугольника занимали лесные биотопы, остальное – различные типы лугов, заросли кустарников, небольшие пойменные болота. На этом участке были выделены четыре основных комплекса растительных ассоциаций. В пойме преобладает злаково-высокотравный луг с редкими зарослями ивы, спиреи и ивняка осокового заболоченного. Надпойменная терраса занята лугами и березовым лесом с примесью молодой ели. На склоне доминирует лесная растительность – четыре пятых площади занимает елово-березовый разнотравный лес, березовый лес мохово-черничный и березово-еловый разнотравно-высокотравный с подростом из можжевельника и березовый мохово-черничный лес. Плакор занят елово-березово-редкостойным лесом в сочетании со злаково-разнотравными лугами. Работы на стационаре проводились в 1977, 1979–1986 гг. в первой половине лета.

Летний *стационар Сось* находился в долине среднего течения р. Сось (66°48' с.ш., 66°30' в.д.), в окрестностях железнодорожного полустанка «141 км». За цвет правобережных скал полустанок называют также «Красный Камень». Десяtkом километров ниже по течению, за границами поселка Харп, Сось выходит на пространство Западно-Сибирской низменности. Особенностью долины на отрезке 128–141 км железной дороги является извилистость и пологость склонов с южной экспозицией, обеспечивающая растительному и животному миру более благоприятные

микrokлиматические условия, чем предгорья не только западного, но и восточного склонов; в долине имеются участки темнохвойной тайги, смешанного леса, парковые ивняки. На дне долины, помимо реки с быстрым течением и впадающих в неё ручьев, есть небольшие озера и старицы. Прилегающие горы заняты тундрами. Больших, лишенных растительности горных участков, за исключением скал с северной экспозицией, поблизости нет. Основной период работы на этом стационаре: май – сентябрь 1977 г., но периодически там работали в 1976, 1978, 2002–2004 гг.

Летний *стационар Харп* был создан в 1967 г. для проведения исследований в рамках Международной Биологической Программы под эгидой ООН. Стационар располагался в 13 км от Лабытнанги на системе мелководных озер, из которых вытекает речка Тоупугол (66°40' с.ш., 66°40' в.д.). Общая площадь стационара, на которой проводились основные исследования, равна 380 га, из которых озера в количестве 9 занимают 70 га, прибрежные осоковые луга занимают 20 га, лиственничное редколесье – 85 га, заросли ивняков по берегам ручьев, образующих исток Тоупугола – 12 га, остальное занимают болота и тундры. Полномасштабные зоологические исследования проводились на этом стационаре до 1975 г., но учеты птиц проводили до 1984 г., возобновляли в 2002–2005 и 2012 г.

Летний *стационар Октябрьский* расположен в долине Оби в окрестностях одноименного поселка в 6 км от г. Лабытнанги (66°38' с.ш., 66°42' в.д.). Высокий, до 100 м над уровнем поймы, коренной берег защищает пологий, длиной 250–400 м склон и надпойменную террасу шириной от 100 до 200 метров от северных ветров, благодаря чему растительность здесь более разнообразна, чем на участках выше и ниже по течению с более низким берегом или иной экспозицией склона. Помимо лиственницы – основной породы нижнеобских прибрежных лесов, здесь растут ель, береза извилистая, рябина, отличающиеся мощностью стволов, высотой, сомкнутостью крон. В густом, местами труднопроходимом подлеске, обычны ольха кустарниковая, карликовая березка, красная смородина, жимолость, шиповник, разные виды ив. Значительные участки занимают ягодники – брусничники, черничники, голубичники. Ограниченный бровкой коренного берега плакор занят лиственничным редколесьем с малоразвитым ерниковым подростом, небольшими ольховниками, осоковыми болотами, участками кочкарниковых тундр. Полоса прибрежной поймы узкая, поросшая ивами; ниже по течению, она расширяется, переходит в мелководный сор, превращающийся к концу лета в осоковое болото. Исследования, начатые весной 1978 г., проводятся по настоящее время. В некоторые годы весничка была основным объектом не только полевых, но экспериментальных исследований, в другие годы дополнительным объектом.

Летний стационар *Фактория Хадыта* находился в лесном острове среднего течения р. Хадытаяха (67°06' с.ш., 69°55' в.д.). Это наиболее северный полноценный таежный лес, лиственнично-еловый и елово-лиственничный с примесью березы. Здесь один из авторов работал в составе отряда В.К. Рябицева.

Территория *Арктического стационара* ИЭРЖ УрО РАН в городе Лабитнанги также использовалась для наблюдений, прежде всего за ходом миграций. В лаборатории стационара содержали птиц в зимний период.

Полуостров *Ямал*. В 1974–1976 гг., 1988 и 1989 гг. мы стационарно работали в разных частях п-ова Ямал. Это верхнее течение р. Порсяха (67°40' с.ш., 72°30' в.д., южные субарктические тундры); нижнее течение р. Нурмаяха (68°30' с.ш., 73°10' в.д., средние субарктические тундры); среднее течение р. Ясавейяха (70°10' с.ш., 67°15' в.д., северные субарктические тундры); метеостанция Маррасаля (69°30' с.ш., 67° в.д., северные субарктические тундры); окрестности пос. Бованенковский (70°23' с.ш., 68°21' в.д., северные субарктические тундры); нижнее течение р. Сабеттаяха (71°10' с.ш., 72°40' в.д., арктические тундры). Основные результаты работ на Ямале давно опубликованы (Данилов и др., 1984). Весничка в этот период была одним из многих объектов изучения. Районы проведения экспедиций и расположение стационаров представлены на рис. 1.

2.9. Характеристика основных опытных участков. Опытные участки на Приполярном Урале и в Нижнем Приобье были расположены в поймах рек и имели сходный орографический и геоботанический облик. Каждый участок включал в себя большинство наиболее типичных для района исследований биотопов. При геоботаническом картировании выделено несколько основных комплексов растительных ассоциаций. Растительность каждого комплекса характеризовалась общностью как флористического состава, так и структурно-орографическими особенностями расположения. На опытном участке Приполярного Урала площадью 56.1 га 46.9% площади занимали лесные биотопы, 37.9% – различные типы лугов, 12.3 и 2.0% – заросли кустарников и болота. На этом участке были выделены четыре основных комплекса растительных ассоциаций. Границы комплексов в пространстве определялись в основном различным гидрологическим режимом разных участков поймы и особенностями рельефа. Выделенные на участке отдельные комплексы ассоциаций были приурочены к пойме и надпойменной террасе, к склону коренного берега и к плакору.

Ассоциации поймы характеризовались сочетанием двух основных типов растительности – злаково-высокотравного луга с редкими зарослями ивы и спиреи и ивняка осокового заболоченного. Луга занимали 51.9%, болота – 11.5%, кустарники – 34.5%, лес – 2.1% общей площади. Облик комплекса ассоциаций надпойменной террасы

определялся сочетанием лишайниково-овсяницево-разнотравного луга с куртинами ивы, разнотравного луга с куртинами ивы и березового мохово-лишайниково-овсяницевого леса с примесью молодой ели. Лесные биотопы занимали 24%, заросли кустарников – 9.5%, остальное – луга. На склоне доминировала лесная растительность: четыре пятых площади занимал елово-березовый разнотравный лес, березовый лес мохово-черничный и березово-еловый разнотравно-высокотравный с подростом из можжевельника и березовый мохово-черничный лес. В целом лес занимал 93.1% площади, ивняки и можжевельник – 1.4%, луга – 5.5%. Плакор был занят елово-березово-редкостойным лесом в сочетании со злаково-разнотравными лугами.

На опытном участке стационара Октябрьский площадью 22.4 га были выделены практически те же комплексы растительных ассоциаций. На участке выделяется пойма и первая надпойменная терраса, занятые ивняком, осоковым подболоченным и осоково-злаковым лугом. На второй надпойменной террасе лесные биотопы представлены елово-березовым злаково-осоковым подболоченным лесом и березовым с единичными елями моховым лесом (61.0%), зарослями кустарников (33.3%) и небольшим лугом (5.7%). Склон коренного берега занимали различные типы елово-березового леса (55.6%) и ольшаники злаково-разнотравные. Верхнюю часть склона занимал комплекс предплакорных ассоциаций – ерниковые-моховые поляны с куртинами ольхи, березы, пятнами лиственниц, каких не было на Приполярном Урале. Облик его определяли ерниковые поляны с отдельными куртинами ольхи, березы, лиственницы. Особенностью участка были надувы снега толщиной до 1.5–2 м, которые поздно растаивали. Растительность здесь начинала зеленеть на декаду позднее. Но площадь надувов была невелика – 3–5% предплакорного комплекса. Часть учетной территории, расположенная на плакоре, была занята лиственничным редколесьем подростом карликовой березы и багульника с пятнами ерниковых тундр.

На территории стационара Харп имеется подробная геоботаническая карта (Горчаковский, Троценко, 1974) с описанием всех (свыше 20) растительных ассоциаций, часть из которых занимают площади в десятки квадратных метров. В связи с невысоким обилием весничек, столь дробное деление контрольного участка по ассоциациям мы не проводили. На натуре хорошо выделяется сплошной участок лиственничного редколесья с подростом разного типа (ерниковым, разнотравным, багульниковым) и озерами, занимающими северо-западную часть территории стационара, сплошной участок водно-болотной и кустарниковой растительности с озерами, ручьями, болотцами, лугами, расположенный в центральной части стационара, и сплошной участок тундр разного типа, от щебнистой кустарничковой до бугристой багульниково-ерниковой заболоченной, на

юго-востоке стационара. Учетами птиц редко охватывалась вся территория суши (310 га), но все три типа ассоциаций пропорционально присутствовали при обходах участка.

FOR AUTHOR USE ONLY

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор полевого материала по экологии воробьеобразных птиц проводился начиная с 1972 г., с 1977 г. весничка стала одним из основных изучаемых видов. При единой тематике исследований, изучение экологии воробьиных Южной Субарктики, на каждом стационаре свой цикл работ, и применялись частично общие, частично свои методы исследований. На Приполярном Урале (ст. Кожим) картировали пары, отыскивали гнезда, индивидуально метили пеночек цветными ножными кольцами при отлове их лучками у гнезд или паутинными сетями на контрольной территории; контролировали судьбу гнезд, кладок, птенцов, слетков, взрослых птиц. Учет и картирование пар проводили на территории 19.6 га. Наблюдали за послегнездовыми перемещениями птиц, меченных цветными кольцами. Много внимания уделяли биотопическому распределению птиц в гнездовой и послегнездовой периоды. На Полярном Урале (ст. Сось) отыскивали гнезда, отлавливали птиц, метили стандартными кольцами, проводили прижизненную обработку пойманных птиц по стандартным методикам (Блюменталь, Дольник, 1962), описывали состояние оперения по методике Г.А. Носкова и Т.А. Рымкевич (1977); в июле-августе учитывали птиц на постоянном маршруте. В 2002–2004 гг. птиц учитывали в гнездовой период. В Приобской лесотундре (ст. Харп) картировали пары на всей территории или части её, отыскивали гнезда. В 1975 г. с конца августа до конца сентября учитывали птиц на постоянном маршруте и отлавливали их сетями, установленных в пойменных ивняках. В Нижнем Приобье (ст. Октябрьский) проводили значительный объем исследований. На участке площадью 70 га отыскивали гнезда, кольцевали птенцов. Часть участка площадью 22.4 га была тщательно картирована и разбита на квадраты по 0.25 га. Здесь проводилось картирование поющих самцов воробьиных птиц с момента начала прилета до начала яйцекладки. Отловы птиц паутинными сетями проводился в 1978–1990 гг. основной период отлова – весна и первая половина лета. В 1978–1982 гг. отловы проводились от весны до осени. С 1979 г. птиц отлавливали «рыбачинской ловушкой» – конусом из неводной дели длиной 80 м, шириной входа 25 м, высотой 8 м. До 1982 г. ловушка стояла в период весенней и осенней миграции, в 1983–1990 гг. – только в первой половине лета. В последующие годы птиц ловили избирательно. За годы работы было поймано и окольцовано 2150 весничек, что составляет почти 10% от общего числа окольцованных на стационаре птиц.

В сезоны, когда отлов и мечение птиц проводились постоянно, на участке наблюдений и отлова накапливалось много окольцованных птиц, которые попадались повторно. Весьма высокая частота повторных регистраций позволила применять метод

"мечение–повторный отлов" для определения динамики численности в разные дни послегнездового периода (Рыжановский, 1984 а).

При изучении полигинии проводили наблюдение за индивидуально мечеными самцами у гнезд, и определяли, в каких гнездах кормит птенцов каждый самец. Регистрация систематического кормления птенцов в гнездах у разных самок давала основание для отнесения этого самца к полигамам. При определении общей успешности размножения и инкубации использовали данные по гнездам, найденным на стадии яйцекладки, при определении успешности выкармливания использовали данные по гнездам, найденным с полной кладкой. В 1981 и 1982 г. на ст. Октябрьский гнезда закрывали «защитой» из проволоки для сохранения выводков и увеличения числа индивидуально меченых птиц на участке наблюдений.

Значительная часть исследований была посвящена линьке. Описывали состояние оперения молодых и взрослых птиц, пойманных в природе; выкармливали с 8–9-дневного возраста птенцов и передерживали их при разных фотопериодических условиях до окончания линьки. Часть содержавшихся в летний период птиц (5 из 35) осенью перевезли в лабораторию, где они жили до следующего лета. У всех птиц еженедельно определяли вес и жирность; 2 первогодка содержались в клетках с импульсными счетчиками прыжков и регистраторами ночного беспокойства. Помещение лаборатории Экологического стационара УрО РАН (г. Лабитнанги) имело небольшие окна, поэтому в течение 9 ч. освещалось электрическими лампами. Когда в октябре длина дня за окном сократилась до 9С : 15Т и продолжала сокращаться дальше, фоторежим в клетках оставался без изменений до середины марта, до начала увеличения длины дня свыше 9 часов света. К середине мая длина дня в помещении достигла 24 часов. В 2013 г. на ст. Октябрьский были пойманы 4 взрослых самца, перевезены на Средний Урал и передержаны в течение года до начала послебрачной линьки.

При обработке материалов применялись общепринятые методы статистики программы Statistika v. 6.0 (StatSoft Ink.,1984–2003). Для определения достоверности применяли *t*-критерий Стьюдента.

Участие авторов в сборе материала. Полевое изучение экологии птиц Субарктики начато В.Н. Рыжановским в 1971 г., С.В. Шутовым в 1974 г. как часть программ лаборатории профессора Н.Н. Данилова. До 1973 г. мы работали в Нижнем Приобье (ст. Харп) и на Южном Ямале (фактория Хадыта), затем, в 1974 – 1976 гг., проводили орнитологическое обследование Среднего и Северного Ямала. Помимо авторов в северных экспедициях участвовал В.К. Рябицев. Итогом работы стала монография: Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. «Птицы Ямала». Очерк «пеночка-

весничка» для книги написал С.В. Шутов. С.В. Шутов работал на Приполярном Урале в 1977, 1979–1986 гг.; совместно с В.Н. Рыжановским в августе 1977 г. работал на ст. Сось; в августе 1981 г. – на ст. Октябрьский. Весной 1982 г. он в течение недели вновь работал там же. В.Н. Рыжановский в 1976 и 1977 гг. работал на ст. Сось, затем исследования были перенесены в долину Оби и создан ст. Октябрьский. На ст. Харп в предыдущие годы периодически работали все названные орнитологи. Все годы, до 1992, в работе принимали участие студенты Тюменского, Уральского, Удмуртского, Саратовского университетов, в последующие годы изучением веснички занимался только В.Н. Рыжановский. В августе 1977 г. на ст. Сось работали Т.А. Рымкевич и Г.А. Носков. Они оказали нам существенную помощь в освоении разработанной ими методики описания состояния оперения птиц, последующей обработки данных (Рымкевич, Рыжановский, 1987). Мы благодарны всем, кто помогал собирать и обрабатывать материал.

FOR AUTHOR USE ONLY

4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ И БИОТОПИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕСНИЧЕК

В рамках нашего исследования характеристика закономерностей ландшафтного распределения веснички будет рассмотрена в общих чертах. Наиболее подробно мы рассмотрим структуру населения в пределах картированных опытных участков. Достаточно широкий спектр экологических условий, представленных на этих площадках, позволил оценить биотопические предпочтения исследуемого вида.

4.1. Пространственное распределение.

В настоящее время северная граница гнездового ареала веснички на п-ове Ямал, вероятно, проходит по пятнам пойменных ивняков центральной части полуострова, близ 71-й параллели. При этом веснички постепенно продвигаются в северном направлении. В 1974 г. эти пеночки в небольшом числе встречены на р. Сеяха-Мутная, одна, вероятно, залетная весничка, встречена на побережье в устье р. Харасавей, но в 1975 г. недалеко от Мутной, в среднем течении р. Ясавейяха (северный приток р. Сеяха-Зеленая, 70°10' с.ш.. 71°30' в.д..) в течение месяца стационарных работ в пойме и на плакоре весничек не видели и не слышали. Не было их и в районе пос. Сеяха (70° с.ш. 72° в.д.). В 2006 г. веснички оказались обычными в ивняках вокруг этого поселка и в самом поселке (Рябцев и др., 2006). В 1988–1990 гг. веснички найдены достаточно обычными в районе пос. Бованенково (70°30' с.ш.. 67°30' в.д.). Южнее, в кустарниковых тундрах Ямала, в лесотундре и северной тайге Нижнего Приобья, в предгорьях и горах Полярного Урала этот вид регулярно встречается и гнездится.

Для веснички характерен очень широкий спектр местообитаний, который сужается близ северной границы ареала. В подзоне типичных тундр веснички встречаются в ивняках травяно-моховых пойм и водоразделов и ивняково-моховых тундрах водоразделов (Мониторинг ..., 1997). Их нет в кустарничковых тундрах водоразделов, на травяно-моховых болотах, пойменных лугах. В подзоне кустарниковых тундр весничка обитатель достаточно высоких ивняков и ерников пойм. На водоразделах встречается в понижениях рельефа, заросших ерниками. В лесотундре занимает все виды лесных и кустарниковых биотопов, особенно в поймах рек и по берегам ручьев, озерных котловин, в которых лесная и кустарниковая растительность наиболее развита. На плакоре гнездится неохотно, при наличии высоких кустарников и в лиственничном редколесье, где ивняки и ерники повыше. В северной тайге сплошных темнохвойных лесов весничка избегает, но приветствует разреженные смешанные и лиственные леса. На Полярном Урале (Головатин, Пасхальный, 2005) вид придерживается мест с достаточно большими

группами кустарников: в основном у подножья гор, по берегам рек и ручьев. За пределами распространения сплошных зарослей весничка селится редко. В низкорослом ивняке и ернике она встречалась только в верховьях ручьев, на пределе распространения высоких кустарников. Максимальная высота, на которой М.Г. Головатин и С.П. Пасхальный (2005) встречали весничек – 500 м над у. м. Это были отдельные пары, поселившиеся в истоках ручьев; большинство весничек не поднимается выше 300–400 м над у. м.

Не избегает весничка антропогенных ландшафтов Заполярья. По данным С.П. Пасхального (2004) в городах Лабытнанги и Салехард эти птицы встречались в самых разных местах: в небольших парках, палисадниках у домов, на огородах, кладбищах, пустырях, в долинах ручьев с кустарниково-древесной растительностью, на городских участках леса. Гнездились веснички и на территории производственных объектов, при наличии там пригодных мест.

Доля весничек в авифауне воробьиных птиц ландшафта к северу сокращается. На Приполярном Урале, в долине р. Кожим, на контрольном участке за 8 лет учетов зарегистрировано гнездование 17 видов, из которых ежегодно гнездились 10 видов. По числу пар на участке весничка в течение 7 лет была на третьем месте, 1 год – на четвертом. Первые места занимали таловка и овсянка-крошка. В Нижнем Приобье, в долине Оби, на контрольном участке за 8 лет учетов зарегистрировано гнездование 28 видов, из которых ежегодно гнездились 7 видов. По числу пар весничка в 1978–1982 гг. занимала первое место, по числу гнезд воробьиных на учетной площадке, в 2002–2004 гг. – второе–четвертое места. На севере подзоны кустарниковых тундр она становится малочисленной (6–8 места), а в мохово-лишайниковых тундрах редка и замыкает список воробьиных.

4.2. Местообитания вида в разных частях гнездового ареала.

В Западной Европе весничка охотно заселяет многие виды открытого ландшафта, предпочитая зрелым древесным насаждениям более молодые в сукцессионном отношении древесно-кустарниковые стадии. В Белоруссии (Долбик, 1974) весничка с разной частотой встречается во всех лесо-луговых ассоциациях за исключением чистых ольшаников и дубрав. В Тверской области весничкой охотно заселялись разные типы березняка разнотравного, в Псковской области – участки разреженного древостоя в приопушечной полосе с сомкнутостью крон от 0.3 до 0.5 (Ляндерс и др., 1980). В Поволжье веснички чаще всего встречаются в кустарниковой пойме и мелколиственных ивняках (Зацепина, 1978).

В Карелии веснички гнездятся на зарастающих вырубках, в осветленных лиственных, хвойных и смешанных лесах, избегая сильно захламленных мест (Ивантер,

1962; Хохлова, 1976; Носков и др., 1981). В Финляндии и Норвегии (Nodestrom, 1953; Rov, 1975; Bevanger, 1977) наибольшая плотность гнездования веснички отмечена в светлых смешанных лесах и в пойменных сообществах, основу которых составляли травяная и пойменная растительность.

На востоке Большеземельской тундры весничка наиболее часто гнездится в кустарниковых биотопах и, безусловно, доминирует в осоково-разнотравных ивниках (Лобанов, 1982). Для Приобской лесотундры и Южного Ямала показано (Сдобников, 1937; Кучерук и др., 1975; Данилов и др., 1984), что весничка гнездится во всех типах лесных и кустарниковых биотопов. Особенно обычна она в поймах рек и в озерных котловинах, где лесная и кустарниковая растительность хорошо развиты.

4.3. Биотопическое распределение демонстрируемых территорий на Приполярном Урале и в Нижнем Приобье.

Обилие птиц меняется по годам, вероятно, меняется и предпочтимость биотопов. В одних веснички гнездятся всегда, в других – при определенных условиях, прежде всего при высокой численности в период занятия территорий или при неблагоприятных климатических условиях, например, при длительном затоплении поймы в многоводные годы.

На Приполярном Урале в разных комплексах растительных ассоциаций число демонстрируемых территорий самцов на 1-га площади комплекса было разным. Наиболее часто птицы занимали участки на надпойменной террасе, реже на склоне и в пойме; наименее популярным был плакорный комплекс растительных ассоциаций (табл. 1)

Таблица 1. Распределение демонстрируемых территорий самцов веснички по комплексам ассоциаций на Приполярном Урале

Год	Число демонстрируемых территорий на 1 га площади каждой ассоциации			
	Пойма	Первая терраса	Склон	Плакор
1979	0.69	7.07	0.59	0.17
1980	0.17	1.07	0.29	0
1981	0.17	0.98	0.59	0
1982	0.17	1.34	0.44	0.17
1983	0.34	1.3	0.74	0
1984	0	1.16	0.22	0
1985	0.17	1.07	0.22	0.17
1986	0.69	1.16	0.37	0.17
Среднее	0.30 ± 0.09	1.16 ± 0.05	0.43 ± 0.03	0.09 ± 0.03

В разные годы число территорий самцов веснички на 1 га изменялось на 1.5 раза на первой террасе, на склоне – в 3.3 раза. В пойме и на плакоре в некоторые годы веснички не пели совсем, в другие годы их было мало. В среднем за все годы различия в распределении самцов между соседними комплексами ассоциаций достоверны на уровне

$P \leq 0.01$. Недостоверными оказались различия в заселенности поймы и склона. Отличия между плакором и поймой достоверны $P \leq 0.05$.

В Нижнем Приобье на контрольной территории стационара Октябрьский демонстрируемые участки самцов веснички с наибольшей частотой встречались на второй надпойменной террасе и в предплакорном комплексе ассоциаций, реже на первой надпойменной террасе и участках затопляемой по весне поймы. Занятость территории на склоне коренного берега и на плакоре была примерно одинакова (табл. 2). Таким образом, наибольшим предпочтением у весничек пользуются участки многоярусного разреженного полянами леса и редколесья с подростом. Птицы избегают сплошных ивняков, особенно затопляемых в многоводные годы.

Таблица 2. Распределение демонстрируемых территорий самцов веснички по комплексам ассоциаций на стационаре Октябрьский в некоторые годы

Год	Число демонстрируемых территорий на 1 га площади каждой ассоциации				
	Пойма и первая терраса	Вторая надпойменная Терраса	Склон коренного берега	Предплакорный комплекс	Плакор
1981	0.21	0.67	0.31	0.98	0.57
1982	0.21	0.67	0.44	0.54	0.43
1983	0	0.38	0.44	0.36	0
2004	0.4	0.25	0.25	0.6	0.86
Среднее	0.13	0.57	0.39	0.63	0.34

На контрольной территории стационара Харп картировали беспокоящихся птиц чаще в период выкармливания. К этому времени часть птиц могла утратить кладки от хищников и непогоды, но общее распределение по местообитаниям, несомненно, сохранилось. Наибольшим предпочтением пользовался участок лиственничного редколесья с кустарниковым подростом, озерами и ручьями поросшими ивой берегами. Здесь веснички были все годы учетов (табл. 3). На тундровом участке веснички гнездились при плотности в редколесье выше 0.05 пар/га, в годы с более низкой численностью они не найдены или регистрировались на границе с озерно-болотным участком. На последнем веснички регистрировались при плотности свыше 0.25 пар/га в редколесье, число пар в приозерных ивняках и ерниках приближалось к уровню плотности в редколесье, но не выравнивалось.

Таблица 3. Распределение гнездовых территорий пар веснички по комплексам ассоциаций на стационаре Харп в некоторые годы

Год	Число гнездовых территорий на 1 га участка		
	Редколесье	Озерно-болотный	Тундровый
1974	0.09	0.03	0.01
1978	0.16	0.09	0.01

1984	0.19	0.09	0.07
2004	0.30	0.19	0.09

Степень оптимальности для вида того или иного комплекса ассоциаций можно оценивать не только по числу демонстрируемых территорий на единицу площади, но и по амплитуде колебаний численности. При изменении численности популяции сначала насыщаются наиболее пригодные для вида местообитания, после чего избыток может переходить в менее благоприятные станции. И наоборот, сокращение численности сначала проявляется в субоптимальных местообитаниях. Амплитуда колебаний численности в субоптимальных местообитаниях всегда больше, чем в оптимальных (Williamson, Batten, 1981). Неодинаковая в разные годы плотность гнездования позволила оценить динамические характеристики заполнения самцами разных комплексов ассоциаций (табл. 4).

Таблица 4. Изменение распределения демонстрируемых территорий самцов веснички по комплексам ассоциаций на участке 21,3 га в зависимости от их плотности гнездования на Приполярном Урале

Число самцов на участке	Число демонстрируемых территорий на 1 га площади каждой ассоциации			
	Пойма	Первая терраса	Склон	Плакор
8	0.13	1.07	0.33	0.04
14	0.47	1.25	0.53	0.12

Как видим, при возрастании плотности гнездования, число территорий на 1 га площади возрастало неодинаково, больше уплотнялось в пойме и на плакоре (в 3.6 и в 3.0 раза). На склоне оно возросло в 1.6 раза, на террасе – в 1.2 раза.

В Нижнем Приобье, где колебания плотности были еще больше, наблюдается следующее: в условиях низкой численности больше всего птиц было в верхней части склона, на плакоре и предплакорном комплексе. При возрастании числа пар на участке до 35 (в 3.5 раза) плотность в верхней части возросла в 3 и 1.9 раза, плотность на склоне и второй террасе возросла в 5 и 8 раз, в пойме – вдвое, как и на плакоре. Насыщение участка до 41 пары сопровождалось дальнейшим ростом обилия, прежде всего в пойме и на террасах (табл. 5). Вероятно, для каждой ассоциации есть свой предельный уровень плотности пар (демонстрируемых территорий самцов). На склоне, где велика площадь ольховников, не более 1–1,5 пары, в верхней части склона и на плакоре – до 2-х пар, на террасах – до 3-х пар.

Таблица 5. Изменение распределения демонстрируемых территорий самцов веснички по комплексам ассоциаций на участке 22.4 га в зависимости от их плотности гнездования в долине Нижней Оби по материалам 1978–1982 и 2002–2004 гг.

Число самцов на участке	Число демонстрируемых территорий на 1 га площади каждой ассоциации				
	Пойма и первая терраса	Вторая надпойменная терраса	Склон коренного берега	Предплакорный комплекс	Плакор
10	0.4	0.25	0.25	0.6	0.86
35	0.8	2.0	1.25	1.8	1.7
41	2.4	3.0	1.12	2.4	2.0

4.4. Сдвиг в пространстве и изменение биотопической структуры демонстрируемых территорий самцов в течение гнездового сезона

Известно, что размены демонстрируемых территорий самцов изменяются в течение сезона (Hinde, 1956; Krebs, 1971). От начала к концу гнездования территориальная доминанта в поведении самцов ослабевает, размеры токовых территорий сокращаются. Для Приполярного Урала это показано при нашем участии (Рябицев и др., 1980). Уменьшение площади демонстрируемых территорий самцов может приводить к изменению ее биотопической структуры (Hebrad, 1978), а при сдвиге территории в пространстве – к смене предпочитаемого самцом комплекса растительных ассоциаций (Koch, 1975; Dawson et al., 1978).

Для выяснения закономерностей динамики биотопической структуры гнездовой территории в течение сезона и оценки их пространственной лабильности нами были проанализированы результаты двух туров картирования (Рябицев и др., 1980) территорий одних и тех же самцов веснички на опытном участке. Первый тур картирования, проведенный 20.06–26.06 приходится на период насиживания, второй (1.07–6.07) – на период выкармливания птенцов. Интенсивность территориальных демонстраций самцов, высокая по время насиживания яиц, при выкармливании птенцов резко уменьшалась.

На протяжении сезона размножения все самцы показали высокую степень привязанности к первоначально избранному ими комплексу растительных ассоциаций. Площадь территории от первого ко второму туру картирования в среднем уменьшилась от 0.45 ± 0.06 га до 0.09 ± 0.02 га ($n = 7$, различия достоверны при $P \leq 0.001$). При этом более четырех пятых площади территории каждого самца в обоих турах картирования были приурочены к одному и тому же комплексу ассоциаций.

Таблица 6. Изменение биотопической структуры демонстрируемых территорий самцов на Приполярном Урале в течение гнездового сезона. Выделены биотопы с гнездом самца

№	20.06–25.06					1.07–6.07				
	S, га	Биотоп, % от общей площади				S, га	Биотоп, % от общей площади			
		Елово-березовый лес	Березовый лес	Кустарники	Луга		Елово-березовый лес	Березовый лес	Кустарники	Луга
13	0.63	29.7	16.1	-	54.2	0.06	72.9	-	-	27.7
1	0.48	23.1	12.4	10.1	54.4	0.04	-	57.6	9.0	33.4
2	0.33	-	36.4	-	63.6	0.05	-	84.8	-	15.3
5	0.30	0.7	41.8	-	57.6	0.11	-	74.9	-	25.1
6	0.43	-	13.4	9.7	76.9	0.16	-	43.3	1.4	55.3
8	0.71	-	24.1	22.7	53.1	0.07	-	34.3	3.5	62.2
10	0.28	-	45.2	23.5	31.3	0.11	-	37.8	10.2	53.2

Биотопическая структура демонстрируемых территорий изменялась на протяжении сезона размножения очень сильно (табл. 6). Доля разных групп биотопов в составе территорий при первом и втором туре картирования была неодинаковой: если в начале сезона гнездования в составе территорий доминировали различные типы лугов, то в конце сезоны – елово-березовые и березовые леса. В период насживания биотоп, в котором находилось гнездо самца (гнездовой биотоп) занимал в среднем $31.2 \pm 5.5\%$ площади территории, а прочие, соответственно, $68.5 \pm 5.5\%$ (различия достоверны при $P \leq 0.05$). Во время выкармливания птенцов, на фоне общего сокращения площади территории, гнездовой биотоп занимал уже в среднем $63.9 \pm 5.3\%$ площади. Различия в доле гнездового биотопа между территориями первого и второго тура картирования достоверны при $P \leq 0.01$. Таким образом, на протяжении сезона размножения биотопическая структура демонстрируемых территорий самцов веснички менялась в сторону преобладания в ней гнездового биотопа самца. Уменьшение территории в конце сезона не приводило к смене предпочитаемого самцом комплекса местообитаний.

4.5. Встречаемость гнезд в разных комплексах местообитаний

Наряду с приуроченностью демонстрируемых территорий самцов к определенным биотопам, биотопическое распределение гнезд также может служить индикатором того или иного комплекса ассоциаций. На Приполярном Урале встречаемость гнезд веснички (число гнезд, найденное за все годы на 1 га каждого комплекса ассоциаций) была наибольшей на надпойменной террасе, в два раза меньше – на склоне, минимальное – на плакоре (табл. 7). Для оценки достоверности различий встречаемости гнезд в разных

Таблица 7. Встречаемость гнезд веснички в разных комплексах растительных ассоциаций на Приполярном Урале

Показатель	Комплексы ассоциаций			
	Пойма	Первая терраса	Склон	Плакоре
Всего найдено	26	245	44	4

гнезд				
Гнезд на 1 га площади	1.9	7.3	3.0	0.5

комплексах местообитаний нами проанализированы разногодичные вариации встречаемости гнезд, найденных на участке площадью 15.1 га. На этом участке в течение ряда лет ежегодно отыскивались все гнезда размножавшихся самок веснички. Такой абсолютный учет позволил определить их ежегодную пропорцию в разных типах комплексов растительных ассоциаций (табл. 8).

Таблица 8. Встречаемость гнезд веснички в разные годы по комплексам ассоциаций на Приполярном Урале на участке 15.1 га

Год	Найдено гнезд	Доля гнезд в каждом комплексе ассоциаций, %			
		Пойма	Первая терраса	Склон	Плакор
1979	12	16.7	50.0	33.3	0
1980	18	5.6	38.9	55.6	0
1982	12	8.3	58.3	25.0	8.3
1984	10	0	70.0	30.0	0
1985	14	21.4	71.4	7.1	0
1986	11	0	81.8	18.2	0
Среднее		8.7 ± 3.6	61.7 ± 6.4	28.2 ± 6.7	1.4 ± 1.4

Была рассчитана также встречаемость гнезд в выделенных комплексах растительных ассоциаций на территории стационара Октябрьский (табл. 9). В целом, распределение гнезд по этой территории соответствует распределению самцов. И тех и других больше всего было в предплакорном комплексе, меньше всего – в пойме и на плакоре. Но на плакоре, в связи с удаленностью от лагеря, гнезда меньше и искали. В пойме и на первой надпойменной террасе гнезда искали активно, но их действительно было меньше.

Таблица 9. Распределение гнезд веснички по комплексам ассоциаций в Нижнем Приобье в 1981–1983 гг.

Показатель	Пойма и первая терраса	Вторая надпойменная терраса	Склон коренного берега	Предплакорный комплекс	Плакор
Найдено гнезд	2	23	15	20	4
Гнезд на 1 га площади ассоциации	0.8	2.2	0.9	3.6	1.1

4.7. Биотопическое распределение молодых весничек.

Численность слетков воробьиных птиц в разных геоботанических формациях может сильно отличаться (Hotker, Sudfeldt, 1982). Такие различия во встречаемости по биотопам

могут возникать в результате передвижений птиц, направленных на поиск местообитаний более кормных (Redfern, 1982) или обладающих лучшими защитными свойствами (Музаев, 1981). У весничек в период кочевок в составе выводка распределение по растительным ассоциациям было не равномерным, как и в гнездовое время. На Приполярном Урале наибольшее число встреч отмечено на второй надпойменной террасе, меньше – на первой надпойменной террасе и на склоне плакора к пойме. Минимальная встречаемость была в плакорных местообитаниях (табл. 10). Птицы из поймы частично поднялись вверх, на вторую террасу и склон. Птицы со второй террасы остались в биотопе вылупления, птицы со склона спустились вниз, на террасы, птицы с плакора также спустились вниз, в основном на склон. Применение индивидуального мечения слетков позволило оценить величину и направление «дрейфа» выводков из одного комплекса ассоциаций в другой. На Приполярном Урале около половины слетков, вылетевшие из гнезд на первой террасе и на плакоре, в дальнейшем переселились на вторую террасу, тогда как слетки из гнезд второй террасы остались на месте до распада выводков и начала дисперсионного разлета. По сути дела это перемещения из субоптимальных биотопов в оптимальные.

Таблица 10. Встречаемость меченых слетков веснички по комплексам растительных ассоциаций в период кочевок выводков на Приполярном Урале (в % от общего числа встреч)

Место расположения гнезда	Плотность гнезд на 1 га	Встречаемость слетков по комплексам ассоциаций			
		Пойма и первая терраса	Вторая терраса	Склон от плакора к пойме	Плакор
Пойма и первая терраса	0.3	34.8	47.8	17.4	0
Вторая терраса	1.16	17.1	72.4	7.9	2.6
Склон	0.43	19.2	46.2	30.8	3.8
Плакор	0.09	0	27.3	45.4	27.3

На территории стационара Октябрьский во время кочевок выводков наблюдали также разную предпочтительность молодыми весничками типов растительности (табл. 11). Подавляющее большинство встреч весничек в предплакорном комплексе было приурочено к густым куртинам ольхи, березы и лиственницы на ерниково-моховых полянах. На второй террасе слетки чаще всего встречались в ольшаниках злаково-разнотравных и различных типах березовых и елово-березовых лесов. Ольшаники, будучи малокормными местообитаниями (Богачева, 1980), предпочитались птицами из-за хороших защитных качеств. Высокая встречаемость весничек в березовых и елово-березовых лесах связана, скорее всего, с высокой кормностью биотопа. Можно

предполагать, что перемещения в богатые насекомыми местообитания стимулировано взрослыми птицами, но в густые кусты ольхи молодые птицы прячутся сами. Во второй половине августа из ольшаников уходят все насекомоядные виды, в том числе и пеночки.

Таблица 11. Встречаемость меченых слетков веснички по комплексам растительных ассоциаций в период кочевок выводков в Нижнем Приобье в 1981 г.

Место расположения гнезда	Плотность гнезд на 1 га	Встречаемость слетков по комплексам ассоциаций, %				
		Пойма и первая терраса	Вторая надпойменная терраса	Склон от плакора пойма	Предплакорная ассоциация	Плакор
Вторая терраса	2.2	14.8	72.7	3.4	9.1	0
Склон	0.9	8.8	23.5	38.3	29.4	0
Предплакорная ассоциация	3.6	1.5	4.9	13.0	79.5	1.1
Плакор	1.1	1.9	1.9	11.9	74.5	9.8

После распада выводков общая структура распределения птиц по биотопам сохраняется, о чем свидетельствуют материалы маршрутных учетов, которые проводились с конца июня–августе 1978 г. практически ежедневно (в сухую погоду) вдоль южной границы участка методом картирования. Маршрут длиной 1400 м начинался от берега и заканчивался на плакоре: 350 м маршрута проходило по закустаренному покосу, расположенному на первой и второй террасах, 650 м проходило по занятому смешанным лесом склону, 400 м - по ериковому тундрам с редкими лиственницами плакора (табл. 12). Интересно, что в середине августа веснички не встречались на покосе, притом, что таких насекомоядных птиц, как варакушка и овсянка-крошка там было больше, чем на склоне и в тундре, т.е. причиной отсутствия был не корм. В конце июля–начале августа часть молодых весничек последовала за взрослыми птицами, для которых это обычный биотоп; с началом самостоятельной жизни молодые ушли в лес, в укрытия и вышли из него с началом кочевок. Небольшое возрастание встречаемости на склоне во второй половине августа также отражает дисперсионные подвижки птиц и совпало с первым пиком численности птиц в сетях (см. гл. *Послегнездовой период*).

Таблица 12. Встречаемость весничек на маршруте долине Нижней Оби в послегнездовой период, ос./км/сут

Биотоп	Месяц, пятидневка						Средняя встречаемость
	Июль, VI	Август, I	Август, II	Август, III	Август, VI	Август, V	
Зарастающий покос, террасы	4.5	6.0	0	0	4.0	4.0	3.1 ± 0.5
Смешанный лес склона	7.5	6.0	8.5	8.0	12.6	11.0	8.9 ± 0.7

Ерниковая тундра плакора	2.0	2.5	2.5	1.5	0	1.0	3.8 ± 0.6
--------------------------	-----	-----	-----	-----	---	-----	-----------

Как сказано выше, в период послегнездовых кочевков веснички появляются в нехарактерных для них биотопах, в том числе в горной тундре, где в гнездовое время они редки (Головатин, Пасхальный, 2005). В табл. 13 приведена встречаемость весничек на маршруте длиной 2700 м в долине среднего течения р. Сось 1977 г. Маршрут начинался от берега реки в парковых пойменных ивниках (700 м), поднимался через смешанный лес склона (1260 м), проходил по горной, преимущественно каменистой, тундре горы Яр-Кеу (740 м), спускался вниз до Соби.

Таблица 13. Встречаемость весничек на маршруте в долине р. Сось в послегнездовой период в 1977 г., ос./км/сут

Биотоп	Месяц, декада				Средняя встречаемость
	Июль, III	Август, I	Август, II	Август, III	
Пойменные ивники	5.0	7.8	6.1	2.4	5.3 ± 1.2
Смешанный лес склона	4.8	2.6	5.0	1.6	3.5 ± 2.2
Горная тундра	1.2	1.5	2.7	1.1	1.6 ± 1.0

Птиц учитывали раз в 2–3 дня, поэтому приводятся среднедекадные величины. Веснички были во всех биотопах, но в горную тундру они, несомненно, вылетали из долины. Несмотря на то, что маршрутные учеты небольшой протяженности в послегнездовое время дают весьма приблизительные результаты, получены величины одного порядка для одинаковых биотопов (смешанный лес склона в таблицах 3 и 4). О достаточно близком уровне обилия весничек в сходных биотопах по региону свидетельствуют и результаты отлова птиц сетями, пересчитанные на 100-метровую линию с поправкой на возможность прикочевков с прилегающей территории. В 1976 г. в послегнездовой период в долине р. Сось, в пойме на первой террасе, поймали 2.7 ос./сутки, в 1977 г. – 2.2 ос./сут, в 1978 – 3.4 ос./сутки; в долине Оби в пойме и на террасах ловили от 4.27 ос./сут в 1978 г. до 12.65 ос./сут в 1980 г. Средние многолетние величины – 2,77 ос./сут в долине Соби и 9,29 ос./сут в долине Оби отражают различия в величине и направлении долин, плотности гнездования и качестве прилегающих территорий. Первая долина разрезает Полярный Урал с запада на восток, долина Оби вытянута в южном направлении. Ширина лесной полосы левого берега, где проводились отловы в долине Соби от 300 м до 1,5 км, в долине Оби – от 800 м до 1–3 км в районе Октябрьского с расширением к северу. В долине Соби в сети попадали преимущественно местные

веснички; притока с птиц с прилегающих гор не было до начала отлета, во время которого в долину спустились кочующие по горной тундре веснички и объединились сдвигающимися по долине. Поскольку долина Соби короткая, невелико число местных весничек. В долине Оби местных весничек больше в связи с более высокой плотностью гнездования и имеют место прикочевки с плакора. Но птиц,двигающихся в южном направлении в обеих долинах немного, т.к. встречаемость к концу августа не возрастает. Для долины Соби, в связи с ее небольшими размерами и направлением, это понятно, т.е. мигранты в ней не останавливаются. Но, вероятно, в небольшом числе останавливаются они и в долине Оби.

Как показали отловы птиц сетями в конце августа–сентябре 1975 г. на стационаре Харп, в период отлета веснички в значительном числе концентрируются в ивниках пойм лесотундровых озер и ручьев (до 80 ос./100 м. сетей/сут против 25–45 ос./100м. сетей/сут в редколесье), где некоторое время кормятся (не отлавливаясь повторно) и летят дальше, т.е. не выбирают биотоп остановки. Но возможен и другой вариант. В.К. Рябицев (1977) на основании опытов с «вакуум-территориями» пришел к выводу о существовании в лесотундре тундровой и таежной рас весничек, с чем мы полностью согласны. Появление в кустарниковых биотопах лесотундры в период миграции весничек, скорее всего, является прилетом тундровых птиц, выбирающих для остановок биотопы, идентичные гнездовым. Таежных весничек севернее нашего района немного, т.к. площадь островных лесов невелика, поэтому остановки их выражены меньше.

Следует также указать на определенную привязанность молодых птиц в период остановок на кочевках к небольшому участку. При отлове птиц сетями на территории 6–8 га одна из весничек трижды за 10 дней возвращалась в точку предыдущего отлова, будучи выпущена в центре участка, вторая – дважды за неделю.

Взрослые птицы после распада выводков остаются, чаще всего на индивидуальных участках в выбранных весной биотопах. Большинство взрослых весничек наблюдались в окрестностях своих гнезд через 27–30 дней после вылета птенцов и через 40–55 дней после выплупления птенцов в их гнездах.

4.8. Биотопическое распределение весничек при кормежке.

Распределение взрослых весничек при кормежке на Приполярном Урале и на Южном Ямале изучал М.Г. Головатин (1992, 2011). Весной массовое появление беспозвоночных начинается с открытых, прогреваемых участков: на лугах, ивниках, березовых лесах, где весничка является характерным обитателем. На березах и ивах в это время она проводит 87.2% времени поиска корма. Летом, в хорошую погоду, веснички кормились, преимущественно, на деревьях, причем в жаркую погоду они

разыскивали корм во внутренних частях крон, в более прохладную – на внешних ветвях крон. При ухудшении погоды веснички сосредотачивались в елово-березовом криволесье (при наличии его на кормовой территории). При этом около 80% времени птицы проводили на елях, предпочитая высокие деревья с развитой кроной. В сильный дождь веснички смещались в пойму, где концентрировались на березах. (Головатин, 2011).

FOR AUTHOR USE ONLY

5. ПЛОТНОСТЬ ГНЕЗДОВАНИЯ

Плотность гнездования, т.е. число пар, размножающихся на единице площади, является важным популяционно-демографическим параметром вида, в значительной степени влияющим на результаты гнездования (Лэк, 1957) и состояние популяций. Плотность имеет географическую, биотопическую, многолетнюю изменчивость, т.е. число пар на учетной площадке достаточно большого размера отличается в разных частях ареала, в разных биотопах и в разные годы. М.Г. Головатин и С.П. Пасхальный (2005) считают, что для птиц, гнездящихся с плотностью порядка 20 пар/км², площадь территории картирования пар при 10% ошибке должна быть 5 км². Максимальный размер территории, на которой мы проводили учет – 380 га с озерами (стационар Харп) при средней плотности 12.3 пар/км². Площадь других учетных территорий была на порядок меньше, средняя плотность на порядок выше. Статистическая ошибка редко превышала 20%, поэтому мы считаем, что результаты оценки плотности гнездования весничек в целом отражают реальное состояние северных популяций этого вида.

5.1. Уровни плотности гнездования весничек. На основании имеющихся материалов можно говорить о двух уровнях плотности гнездования в нашем районе: менее 10–20 пар/км² и свыше 30–60 пар/км². Первый уровень характерен для кустарниковых тундр водоразделов и пойм, второй – для лесных участков речных долин (табл. 14). Плотность пар в лиственничных редколесьях зависит от густоты древостоя. На водоразделе, где лиственничники более разрежены, плотность не превышала 26.1 пары/км²; в долине Хадыгтяхи лиственницы растут более плотно, образуя редкий лес, плотность достигала 57.1 пары/км². Высокая плотность в ивняково-ерниковой тундре водораздела окрестностей Октябрьского, возможно, связана с близостью леса долины Оби.

Дополнительные, к таблице 14, данные по плотности гнездования следующие: в подзоне редкостойных лесов левобережья Нижней Оби, (нижнее течение р. Войкар) средняя за 15 лет – 11.0 ± 1.1 пар/км², локальная плотность 42.7 ± 10.7 пар/км²; в долине верхнего течения р. Лонготъеган, (50 км к северо-западу от стационара Октябрьский) локальная плотность достигала 63.4 ± 11.2 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2005). Для северной тайги Обь-Пуровского междуречья, т.е. тайги правобережья Оби Л.Г. Вартапетов (1998) приводит 4–44 ос./км². В среднем течении р. Щучья веснички с плотностью 20 и 30 пар/км² гнездились в ольшаниках и лиственничниках (Кучерук и др., 1975). В водораздельной тундре среднего течения Порсяхи в 1976 г. веснички гнездились с плотностью 3.3 пары/км², в закустаренной пойме реки – 14.5 пар/км² (Данилов и др., 1984).

5.2. Географические и зональные отличия плотности гнездования.

В пределах Восточной Европы, Урала, Западной и Средней Сибири, т.е. ареала *Ph. t. acredula*, максимальная известная плотность гнездования найдена на юго-восточном побережье Ладожского озера – от 180 до 320 пар/км² (Носков и др., 1981; Лапшин, 1987). В других районах она ниже – 120–200 пар/км² в Польше (Tomiałojć, Stawarczyk, 2003), 108–157 пар/км² в Шведской Лапландии (Arvidson, Nilsson, 1983), 76 пар/км² на Куршской косе (Паевский, 2008), до 100 пар/км² в Кировской области (Сотников, 2006).

В Нижнем Приобье имеются достаточно большие участки долинного леса, где плотность гнездования приближается к максимальной в Восточной Европе – 204.5 пар/км². Средняя плотность 116.2 ± 22.3 пар/км², не ниже средних величин в других частях ареала. На Приполярном Урале максимальная плотность, 126.0 пар/км² близка средней в долине Оби. С учетом небольшой площади контрольных участков все это величины одного порядка. На пространстве Обь-Пуровского междуречья максимальная плотность веснички 44 ос./км², средняя – 10 ос./км² (Вартапетов, 1998). Э.В. Рогачева (1988) для Средней Сибири указывала, что весничка повсеместно редка в южной и средней тайге, повсеместно обычна в северной приенисейской тайге, многочисленна в лесотундре, встречалась повсеместно в кустарниковых тундрах, но доминировала только в куртинах карликовой березки. При этом максимальная встречаемость не превышала 56 ос./км² в лесотундре, 31 ос./км² в кустарниковых тундрах, что меньше чем на наших стационарах.

Таким образом, в пределах Восточной Европы, Урала и части Западной Сибири (до долины Оби), имеются локальные территории, где плотность весничек в некоторые годы достигает 300 пар/км², но чаще – до 100 пар/км². К востоку от Оби максимальная плотность снижается; вероятно, снижается и средняя плотность. Интересно также, что по левому берегу Нижней Оби, как на водоразделе, так и в поймах, максимальная плотность пар наблюдается в лесотундре со снижением ее к северу и, вероятно, к югу, т.к. в долине р. Войкар (Головатин, Пасхальный, 2005) максимальная локальная плотность вдвое ниже, чем на учетной площадке стационара Октябрьский, но средняя плотность близка пойменному лесу среднего течения р. Хадытаяхи (северные пределы пойменных лесов). В поймах тундровых рек подзоны кустарниковых (южных субарктических) тундр, несмотря на произрастание высоких, свыше 1.5 м кустов, с полянами, плотность гнездования также существенно ниже, чем в подобных местообитаниях в лесотундре (участок плакора стационара Октябрьский). Дальнейшее снижение плотности в поймах наблюдается в подзоне типичных (северных субарктических) тундр Ямала с последующим, к северу, выпадением из фауны (рис. 3).

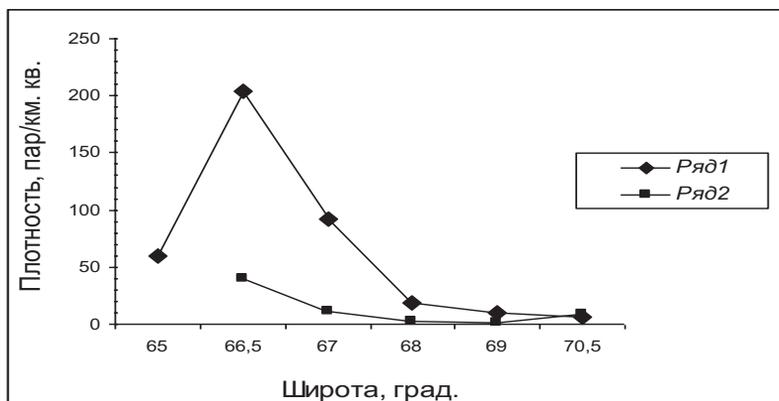


Рис. 3. Широтная изменчивость максимальной плотности гнездования веснички в поймах (ряд. 1) и на водоразделе (ряд 2) Нижнего Приобья и п-ова Ямал.

5.3. Динамика плотности гнездования.

Ежегодные учеты птиц на орнитологических стационарах в лесотундре и южной тундре, проводившиеся орнитологами нашего института позволяют рассмотреть динамику плотности гнездования (табл. 14) не только на стационарах Харп и Октябрьский, но в среднем течении Хадытаяхи (стационар Ласточкин берег; Рябицев, 1993) и Нурмаяхи (Данилов и др., 1984; Рябицев, 1993) и на западном склоне Приполярного Урала. Для всех стационаров характерны значительные колебания числа пар, гнездившихся на пробных площадках. Для стационара Октябрьский разница между минимальной и максимальной плотностью была 10-кратной, для других 2–7-кратной и только в пойменном лесу Хадытаяхи плотность была практически постоянной, но, несомненно, при продолжении учетов были бы годы с как с более низкой плотностью, так и с более высокой. В частности, В.К. Рябицев (1993) приводит данные по другому участку в пойменном лесу Хадытаяхи, где в 1971 г. было 92.3 пары/км². Плотности ниже 36 пар/км² он не регистрировал, но в лесу стационара Октябрьский в течение 6 лет (1978–1983 гг.) плотность была выше, чем в долине Хадытаяхи, а в следующий период учетов (2002–2004) она снизилась до минимального для леса уровня – 21 пара/км² в 2002 г.

Плотность гнездования зависит от численности популяции. Это наглядно доказывается сопоставлением редких и многочисленных видов: численность западносибирской популяции стерха *Grus leucogeranus* насчитывает несколько пар, плотность гнездования приближается к 0; численность весничек в северной тайге

Европейской части России составляет 13429 тыс. особей при максимальной плотности гнездования до 320 пар/км², и средней на порядок ниже (Равкин, Равкин, 2005).

Численность популяции определяется соотношением плодовитости и смертности (Зимин, 1988; Williams, 1966), при определяющем значении изменений в уровне смертности молодых птиц (Данилов, 1969; Соколов и др., 2005). Выживаемость слетков, особенно на севере, зависит от обилия корма в послегнездовой период и от их физического состояния в момент ухода из гнезда (Головатин, 2011). М.Г. Головатин (2011) на основе множественного регрессионного анализа выявил связь динамики численности весничек (точнее, плотности гнездования) на площадке «Войкар» в подзоне предлесотундровых редкостойных лесов с климатическими условиями предыдущего года, определяющего выживаемость молодых. Он не обнаружил достоверной связи численности (плотности гнездования) с перераспределением птиц в начале сезона, хотя число работ, посвященных перераспределению птиц под влиянием погоды в период прилета в Субарктику, велико (Данилов, 1957; 1966; Леонович, Успенский, 1965; Данилов и др., 1984; Рябицев, 1993). Предполагается, что при ранней и теплой весне птицы дружно летят к северной границе ареала, где плотность гнездования возрастает; поздняя весна может остановить птиц ближе к южной границе ареала. Доказательством этому служит изменение плотности гнездования на разных широтах части ареала. Мы (Шутов и др., 1984) при сопоставлении плотности гнездования веснички на стационаре Кожим, на стационаре Октябрьский и в долине Хадьтаяхи (лес) за 1979–1983 гг. (табл. 4) также пришли к выводу, что такой механизм работает. В годы уменьшения плотности пар весничек на Приполярном Урале наблюдалось достоверное увеличение плотности на стационаре Октябрьский ($r = -0.85, P \leq 0.05$) и в долине Хадьтаяхи ($r = -0.93, P \leq 0.05$). Выявляется также связь сроков массового прилета с плотностью: при поздней весне 1979 г. возростала плотность гнездования на Приполярном Урале, при ранней весне плотность гнездования возросла в Нижнем Приобье и в долине Хадьтаяхи. При этом в перераспределении участвовали в основном первогодки, птицы старше года стремились вернуться в район предыдущего гнездования.

Таблица 15. Плотность гнездования веснички на учетных площадках полевых стационаров, пар/км²

Год	Кожим S=19.6 га	Харп S=112-300 га суши	Октябрь- ский S=22.5 га, 38 га	Хадьтаяха тундра S=77га (Рябицев, 1993)	Хадьгаяха лес S=14 га (Рябицев, 1993)	Нурмаяха S=160 га (Рябицев, 1993)
-----	--------------------	------------------------------	---	---	---	--

1970		19.6				
1971		6.5		5.0		
1972		8.2		1.2		
1973		5.9		5.0		
1974		5.8		5.0		3.7
1975		6.1		3.7		5.5
1976	126.0	11.8		6.2		
1977		22.2		7.5		
1978	86.2	11.5	127.2	2.5	50.0	
1979	59.8	16.0	168.2		35.7	
1980	64.1	3.5	154.3		50.0	
1981	78.0	10.8	159.0		57.1	
1982	89.9	3.5	202.1		35.7	2.5
1983	56.0	13.8	106.7		35.7	4.8
1984	60.8				35.7	1.2
1985	71.2				35.7	5.0
1986					35.7	3.1
1987						2.5
1988						4.4
1989						6.2
1990						5.0
1991						8.8
2002		18.2	21.0			
2003		14.3	73.7			
2004		23.2	31.6			
2005		17.9				
2012		15.6				
Среднее	76.9±7.3	12.3±1.2	116±22.1	5.8±1.1	41.4±2.9	4.4±0.8
CV	30.7%	43.9%	53%	57.7%	61%	55.7%

Но стационары Кожим и Октябрьский разделены Уральским хребтом, влияющим на местный климат, к тому же веснички стационаров могут принадлежать к разным популяциям. Веснички Нижнего Приобья и Южного Ямала, скорее всего, относятся к одной популяции, погодные условия на всем пространстве также близки, поэтому широтные перераспределения, если они имеют место, должны быть более наглядны.

На рисунках 3 и 4 представлены кривые изменения плотности гнездования на наших стационарах. На учетной площадке стационара Харп в 1971–1978 гг. изменение плотности гнездования синхронно изменению плотности на тундровой площадке Хадьгтаяха при слабой не достоверной положительной корреляционной связи: ($r = 0.23$). Колебания

плотности гнездования весничек в лесу долины Хадытаяхи в 1978–1983 гг. не коррелировали с изменением плотности в долине Оби: ($r = 0.14$). Повышении плотности гнездования веснички на стационаре Харп сопровождалось снижением плотности на участке стационара Октябрьский ($r = -0.79$, достоверно при $P \leq 0.05$). При этом корреляция между стационарами Кожим и Октябрьский была высокой ($r = -0.82$, достоверно при $P \leq 0.05$). Достаточно высокой, но с обратным знаком была корреляция между площадками Кожим и Харп ($r = 0.68$; $P \leq 0.1$), при слабой недостоверной связи ($r = 0.4$) между площадками Кожим и Хадытаяха-лес. Асинхронность колебаний плотности между стационарами Харп и Октябрьский может быть следствием принадлежности тундровых и лесных весничек разным расам, как это предполагает В.К. Рябицев (1993). Сильная, с разными знаками, корреляция плотности птиц на стационаре Кожим, со стационарами Октябрьский и Харп, с учетом значительной удаленности западного склона Приполярного Урала от Нижнего Приобья, может быть следствием широтного перераспределения птиц, но скорее всего это независимые изменения плотности.

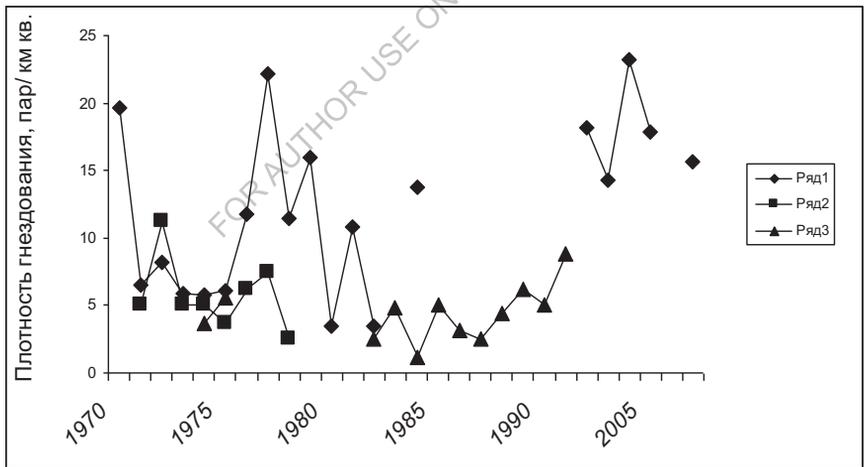


Рис. 4. Динамика плотности гнездования весничек на плакоре: 1 – стационар Харп, 2 – Хадытаяха (Рябицев, 1993), 3 – Нурмаяха, плакор и пойма (Рябицев, 1993).

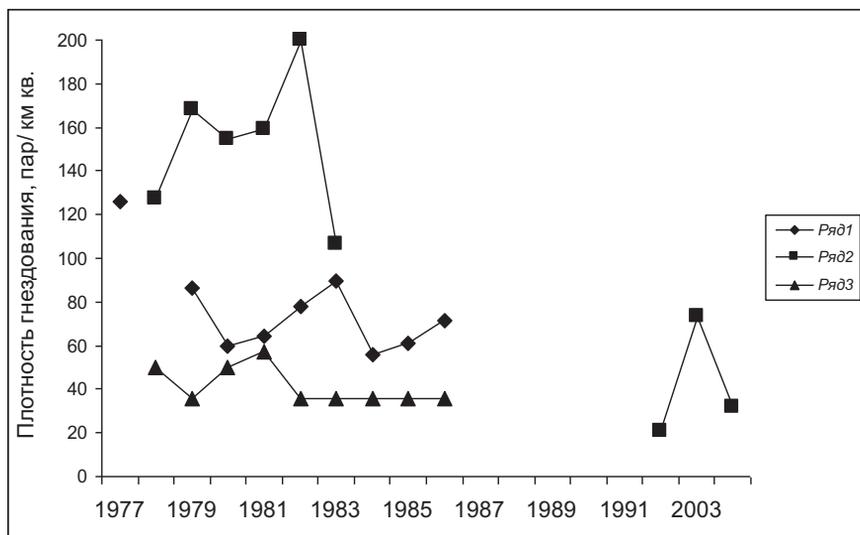


Рис. 5. Динамика плотности гнездования весничек в лесной пойме: 1 – стационар Кожим, 2 – стационар Октябрьский, 3 – Хадытаяха (Рябицев, 1993).

5.4. Влияние климатических условий на плотность гнездования.

Причиной перераспределения птиц в высоких широтах, как уже говорилось, считают сроки наступления весны. Если для населения весничек Нижнего Приобья характер весны имеет значение, т.е. должна быть связь между плотностью гнездования и сроками начала определенной фазы весны. Как будет показано ниже, прилет весничек начинается с приходом фронта теплого воздуха. В Нижнем Приобье тепло приносит полая вода, до прохода льда по Оби устойчивого потепления в долине Нижней Оби не бывает и все улучшения погоды до ледохода кратковременны. Поэтому дата ледохода у города Салехарда является хорошим фенологическим показателем. Вычисление корреляции между датой ледохода и плотностью гнездования в долине Оби зависимости плотности от сроков ледохода не выявило. При этом максимально высокая плотность гнездования – 22.2 пары/км² в 1977 г. на стационаре Харп и 202 пары/км² в 1982 г. на стационаре Октябрьский была в ранневесенние годы, но поздневесенние годы (1972 и 1978) отличались средней плотностью гнездования. В 1982 г. на стационаре Харп птиц было минимальное число против максимального в долине Оби.

М.Г. Головатин (2011) для несколько более южного участка, расположенного в нижнем течении р. Войкар, выявил положительную связь динамики численности (плотности гнездования) весничек с численностью (плотностью гнездования) предыдущего года и характером климатических условий лета предыдущего лета. Автор объясняет это возвратом взрослых птиц в район прошлого гнездования и выживанием молодых птиц в теплое лето. Проведение расчетов для весничек стационаров Харп и Октябрьский также выявило положительную корреляцию плотности гнездования текущего года от предыдущего на стационаре Харп – $r = 0.28$, (не достоверно) и на стационаре Октябрьский – $r = 0.61$ (достоверно при $P \leq 0.1$). Корреляцию между климатическими условиями предыдущего лета и плотностью текущего не считали, но, вероятно, результаты также подтвердят расчеты М.Г. Головатина, т.к. для веснички характерен не только весьма высокий уровень верности гнездовой территории, но определенная верность району вылупления и послегнездовых кочевок. Таким образом, можно согласиться с М.Г. Головатиным (2011), что динамика плотности гнездования северной веснички находится больше под влиянием условий предыдущего лета, чем определяется перераспределением птиц в начале текущего сезона. Но существование слабой корреляционной связи плотности гнездования с условиями весны допускает возможность влияния и этого фактора.

5.5. Две или одна популяции.

В.К. Рябицев (1977) на основании опытов с «вакуум-территориями» пришел к выводу, о существовании лесных и тундровых рас весничек. В пойменном лесу Хадытаяхи плотность пар веснички была всегда выше, чем в прилегающей тундре, но освобождение участка в лесу отстрелом поющих самцов не вызывало вселения на «вакуум-площадку» птиц из тундры. Происходило это в период формирования населения, когда птицы весьма охотно расширяют участки, но или в пределах леса или тундры. Освободившиеся участки быстро занимались новыми птицами. Поэтому многолетняя динамика плотности гнездования в разных местообитаниях может быть не синхронной. Сопоставление плотности гнездования в одни и те же годы на стационарах Харп и Октябрьский (лесотундра + тундра и пойменный лес) выявило независимую динамику. В одни годы рост плотности в пойме сопровождался ростом плотности на плакоре, в другие рост в пойме сопровождался снижением в тундре и редколесье.

6. ПРИЛЕТ И ГНЕЗДОВАНИЕ

На Приполярный, Полярный Урал и в Нижнее Приобье веснички прилетают одновременно с другими насекомоядными воробьиными не ранее второй половины мая. Отдельные ранневесенние годы (1977 г.), когда в конце апреля не только в редколесье и тундре, но и в лесу снег сходил практически полностью и воздух прогревался до +10–15°C, на начало прилета и массовый прилет особо не влияли – птицы прилетели как и в другие, более средние по фенологии годы.

6.1. Сроки прилета.

На Приполярном Урале наиболее ранняя регистрация первого поющего самца веснички отмечена в 1977 г., наиболее поздняя – в 1985 г. (табл.16). Средняя, за 4 года, дата начала прилета – 28.05. Массовый прилет начинался через 2–17 дней после начала пения вида, в среднем за 6 лет – 4.06. Прилет первых самок наблюдали через 8–16 дней. В среднем через 11 дней после первого самца. В 1979 г. в массе самцы и самки прилетели одновременно, в 1982 г. – самки (в массе) опоздали на 2 дня (Рыжановский, 1984 б).

Таблица 16. Сроки прилета веснички на Приполярный Урал

Год	Календарная дата			
	Первый самец	Массовый прилет самцов	Первая самка	Массовый прилет самок
1977	15.05	18.05	25.05	-
1979	29.05	15.06	14.06	15.06
1980	27.05	1.06	4.06	-
1982	-	4.06	-	6.06
1984	-	6.06	-	-
1985	10.06	12.06	-	-

В Нижнем Приобье первые самцы появляются рано, иногда до появления проталин, но чаще при освобождении от снега части территории, на плакоре до 90%, в долине – 10 – 40%. Даты первой регистрации следующие: 30.05.1971; 9.06.1972; 24.05.1973; 4.06.1974; 5.06.1975; 28.05.1976; 19.05.1977; 28.05.1978; 30.05.1979; 29.05.1980; 2.06.1981; 21.05.1982; 30.05.1983; 7.06.1984; 25.05.1986; 25.05.1987; 25.05.1988; 27.05.1989; 23.05.2000; 25.05.2001; 21.05.2002; 18.05.2003; 23.05.2004; 19.05.2005; 27.05.2010; 26.05.2011; 21.05.2012. В большинстве лет наблюдений прилет начинался после прохода льда по Оби у Салехарда (рис. 6). Наблюдаются устойчивые тренды смещения дат ледохода и дат прилета на более ранние сроки, что, несомненно, связано с потеплением климата.

К северу сроки прилета смещаются на более поздние даты, но не всегда. В 1974 г. на широте пос. Мыс Каменный первые веснички отмечены 8.06, а на стационаре Харп – 4.06, в 1976 г. в среднем течении р. Порсяха первая весничка встречена 2.06, на стационаре Харп – 3.06. На стационары Харп, Октябрьский и в долину Хадытаяхи веснички обычно

начинали прилет в один день. Удаление по широте от первых стационаров долины Хадытаяхи – 50 км, Порсяхи – 90 км, пос. Мыс Каменный – 230 км. Можно предполагать, что в Заполярье возможна миграция первых птиц со скоростью 50–100 км/сутки, затем птицы останавливаются. С учетом расположения границы старта южнее нашего района, веснички во время миграционного броска пролетают 100–200 км с последующим перерывом на несколько дней. За это время частично сойдет снег в северных частях ареала. При этом большое влияние на протяженность миграционного броска оказывает погода. Обычно при ранней весне птицы летят до широты устья Оби, по которой проходит граница лесотундры, и останавливаются до начала потепления на Ямале. При поздней весне фронт холодного воздуха, стоящий над Ямалом и Нижним Приобьем, долго не пускает птиц в наш район, но последующее его вытеснение теплым воздухом распространяется даже до Северного Ямала и первые веснички прилетают одновременно на обширную территорию.

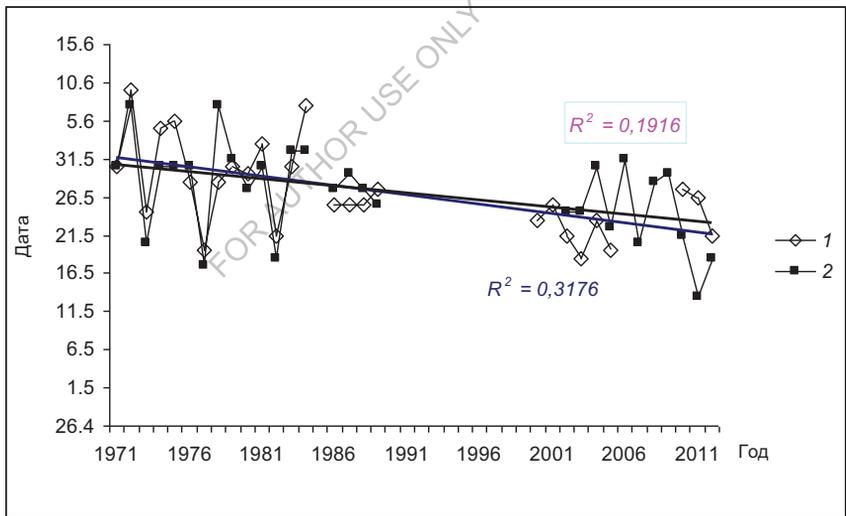


Рис.6. Связь сроков встречи первых самцов веснички (1) со сроками ледохода на Оби у г. Салехард (2) в разные годы и линии трендов.

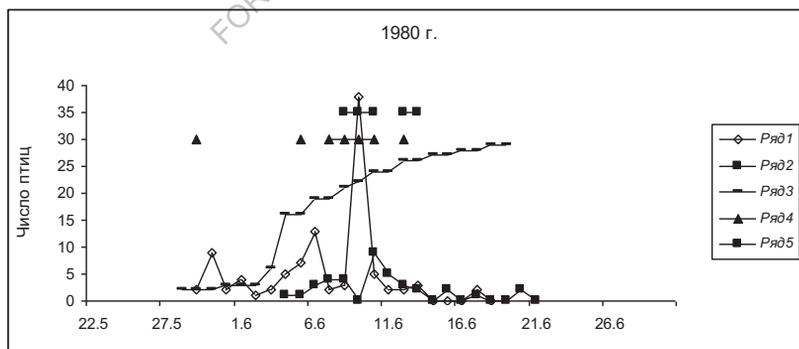
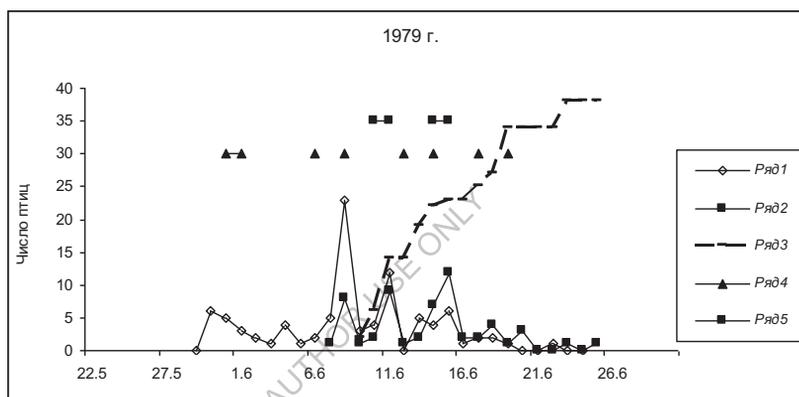
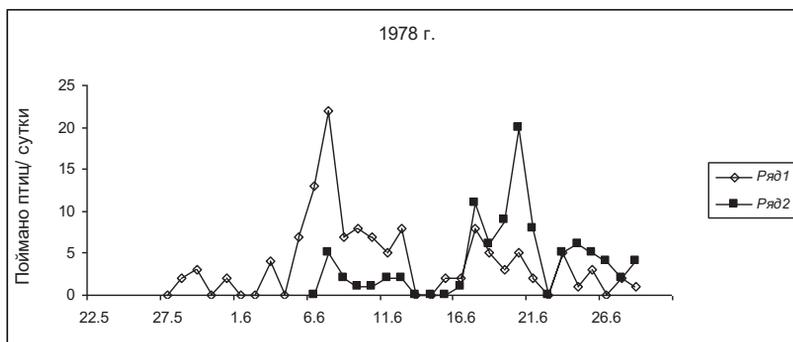
М.Г. Головатин (2011) для долины Нижней Оби, на пространстве от полевого стационара «Войкар» до окрестностей г. Лабитнанги (удаление 140 км) предлагает следующие варианты прилета и заполнения долины воробьиными птицами, в том числе и весничками. 1. Последовательное, с юга на север, заполнение всей долины, сдерживаемое отступающим холодным фронтом. 2. Интенсивное, практически одновременное,

заполнение всей долины, вызванное устойчивым потеплением после периода затянутых холодов. 3. Неустойчивый пролет по районам, непосредственно прилегающих к Оби с остановками, инверсиями, запаздыванием прилета на удаленные от русла территории вызванный неустойчивой прохладной погодой с периодическими похолоданиями. При инверсии сроков птицы появлялись сначала в районе г. Лабитнанги, затем на стационаре «Войкар», удаленном от Оби на 35 км. Для веснички им отмечена инверсия в течение 3-х лет из 14, по которым имеются даты начала прилета в оба пункта.

В период с 1978 по 1982 гг. в Нижнем Приобье среднесуточная температура воздуха в день отлова первого самца была +0.2—+3.2°C, в среднем +2.3°C, в день отлова первой самки +0.3—+3.1°C, в среднем +2.2°C. При этом самки начинали прилет позднее на 4–9 дней, в среднем на 6 дней ($n = 12$). Более теплой погоды для появления самок, вероятно, не требуется, но прибывают в Заполярье они всегда позднее. Возможно, такая последовательность формируется еще на зимовках в связи с более южным расположением зимовочного ареала самок, что известно для ряда мигрантов в Африку (Дольник, 1975). Если популяция начинает весеннюю миграцию одновременно по всему зимовочному ареалу, то самцы всегда окажутся в головной части миграционного потока.

В годы массовых отловов миграция продолжалась от 11 до 25 дней, в среднем 18 дней ($n = 10$). В годы, когда среднесуточная температура в конце мая – первой половине июня не опускалась ниже 0°C, миграция продолжалась меньше 18 дней; падение температуры воздуха ниже нулевой отметки, сопровождавшееся снегопадами, ледяными дождями, ветром, обледенением деревьев и кустарников прерывало прилет на несколько дней. Похолодание без снегопада прилет не останавливало. Среднесуточная температура в день отлова максимального числа весничек в 1978 г. – +2.6°C, в 1979 г. – +2.4°C, в 1980 г. – +5.7°C, в 1981 г. – +3.4°C.

Прилет весничек как в годы с теплым и ровным началом лета (1980 и 1981 гг.), так и в климатически неровные сезоны (1978, 1979 гг.) всегда имел волнообразный характер (рис. 7). Судя по аппроксимирующей кривой линии тренда (не приводится), в 1979 г. самцы прилетели 4 волнами, в 1978, 1980–1982 гг. – тремя волнами. Самки в 1978 – 1981 гг. прилетели тремя волнами, в 1982 г. было 2 волны. При объединении полов обычно выделяется три основных волны. Первая волна включала только самцов, вторая волна включала первых самок при численном доминировании самцов, в третьей доминировали самки. При этом самок в сетях и ловушке почти всегда было меньше: 1978 г. – 127 ♂♂: 94 ♀♀; 1979 г. – 93 ♂♂: 51 ♀♀; 1980 г. – 102 ♂♂: 37 ♀♀; 1981 г. – 61 ♂♂: 53 ♀♀; 1982 г. – 37 ♂♂: 24 ♀♀; 1983 г. – 18 ♂♂: 26 ♀♀; 1988 г. – 38 ♂♂: 15 ♀♀; 1989 г. – 76 ♂♂: 19 ♀♀.



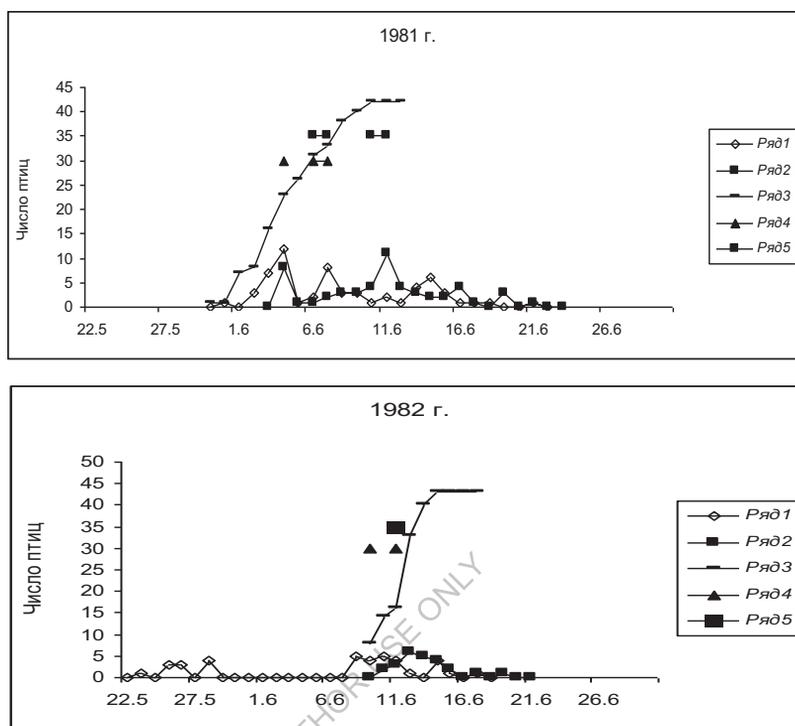


Рис. 7. Динамика прилета самцов (1), самок (2), занятие территорий (3) в 1978 – 1982 гг. при отловах сетями, даты отлова (одна и более особей) самцов (4) и самок (5), окольцованных в предыдущие годы.

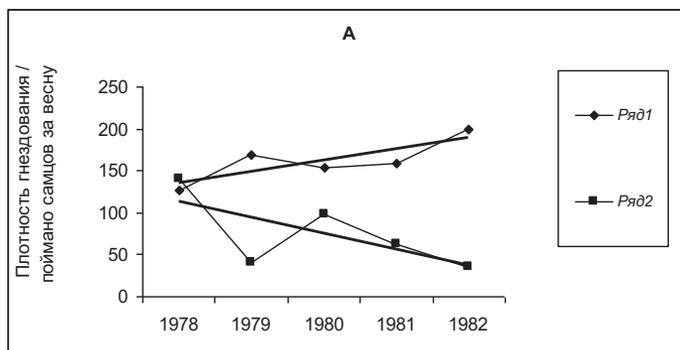
Сети (1978–1982 гг.) и ловушка (1983, 1986–1989 гг.) ловили птиц, двигавшихся по облесенной нижней части склона берега и по кустарникам надпойменной террасы. Сети все годы стояли на одних и тех же позициях, перед учетной площадкой, но общая их длина была разной (от 40 м в 1978 г. до 80 м в 1981 г.), поэтому рассчитано число птиц, пойманных 100-метровой линией за период прилета. Отличия по годам были значительными – 61 пт./100 м. сетей в 1981 г. против 256 пт./100 м. сетей в 1978 г. Ловушка на одной позиции ловила за весну от 3 птиц в 1987 г. до 95 птиц в 1989 г.

Для первого периода отлова построены кривые плотности гнездования и числа пойманных птиц; рассчитана корреляция между количеством самцов и самок, пойманных линией сетей за весну и плотностью гнездования на учетной площадке. Выявлена обратная зависимость плотности гнездования от числа пойманных за весну птиц, как

самцов, так и самок (рис. 9) – чем больше было поймано за весну птиц обоего пола, тем ниже плотность. Корреляционная связь этих переменных у самцов была высоко достоверна ($r = -0.88$; $P \leq 0.01$), у самок достоверна ($r = -0.81$; $P \leq 0.01$). Причины обратной зависимости не ясны. Ранее (Рыжановский, 2011, 2012) подобные вычисления были проведены для овсянки-крошки (*Emberiza pusilla*) и варакушки (*Luscinia svecica*). У обоих видов она была прямой – чем больше поймали птиц весной, тем выше была плотность пар на учетной площадке. У таловки, при плотности гнездования близкой весничке, показатели изменялись независимо, т.е. связи между интенсивностью прилета и плотностью гнездования не было. Отметим, что 1978 г. в связи с поздней весной и поздним началом таяния снега отличался интенсивным пролетом всех видов воробьиных птиц, особенно вдоль нижней кромки леса коренного берега, где стояли сети. Поэтому результативность отлова была высока – 4108 шт./100 м против 500 – 700 шт./100 м в последующие годы, когда птицы мигрировали по территории, частично уже бесснежной. Но, даже исключив 1978 г., обратная зависимость сохранится. Возможно, когда веснички, в связи с многочисленностью на пролете, часто контактируют, они летят дальше, до снижения уровня контактов, допуская при этом высокую плотность гнездования.

6.2. Последовательность прилета.

Принято считать, что местные птицы прилетают на места гнездования первыми, затем через район летят более северные птицы. На Куршскую косу местные веснички прилетают одновременно с северными (Паевский, 1967). По мнению В.Р. Дольника (1975) нахождение северных популяций в голове миграционного потока выгоднее, т.к. обеспечивает пролет через территории южных популяций, до насыщения биотопов местными птицами, что позволяет избежать пищевой конкуренции. Регулярное, чаще ежедневное картирование самцов, занявших гнездовые территории, позволили



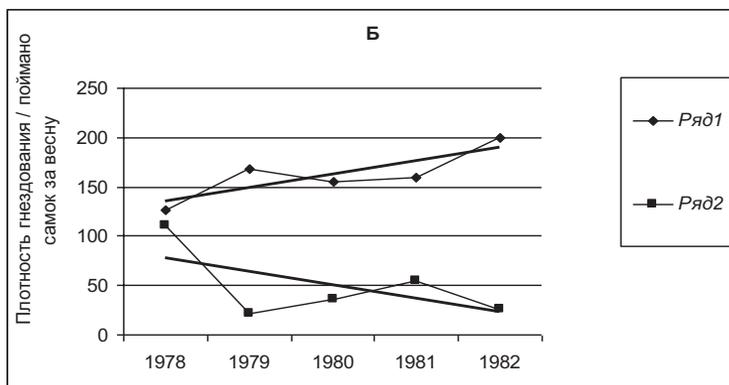


Рис. 8. Зависимость плотности гнездования весничек на стационаре Октябрьский (пар/км²) от числа пойманных самцов (А) и самок (Б) 100-метровой сетью за период прилета и линии тренда.

проследить динамику насыщения контрольного участка в 1979–1982 гг. (рис. 8) Дополнительным материалом были отловы птиц, окольцованных на участке (частично у гнезда) в предыдущие годы. Судя по имеющимся материалам, головная часть миграционного потока самцов включает птиц, гнездящихся севернее, и некоторое количество местных самцов. В 1979 и 1980 гг. первые местные самцы (по 1 в сезон) прилетели с первой волной, в 1981 гг. – со второй волной. Основная масса местных самцов в эти годы занимали гнездовые территории в дни прилета второй-третьей волн. Самки, меченные в предыдущие годы, отлавливались через 2–4 дня после начала миграции весничек этого пола, т.е. как и самцы, более северные самки находятся в голове миграционного потока.

Картирование поющих самцов в основном подтверждает существование такого порядка прилета. В 1979 г. количество занявших участки весничек начало резко возрастать после второй – третьей волн прилета, в 1980 г. – после второй волны, но в 1981 г. гнездовые участки заняли птицы из первой–второй волн, притом, что местные птицы появились с третьей волной. В 1982 г. первые самцы прилетели рано, затем, в связи похолоданием, исчезли. С началом потепления началось формирование населения с участием птиц прошлого года.

6.3. Формирование местного населения.

Для определения сроков прилета местных самцов на Приполярный Урал в 1980 г. с 27.05 по 10.06 проводилось ежедневное картирование демонстрируемых территорий. Индивидуальное мечение прибывающих самцов позволило определить сроки вселения

каждой птицы. Массовый прилет начался 1.06, к 10.06 население участка стабилизировалось. Три из 12 самцов были помечены в предыдущий год как гнездящиеся. В 1980 г. они появились на участке после 5.06, т.е. во второй половине-конце миграции вида. Таким образом, местное население появилось на участке в конце миграции.

Период формирования местного населения на стационаре Октябрьский в 1979 г. растянулся на 15 дней, в 1980 г. – на 23 дня, в 1981 г. – на 12 дней, в 1982 г. население из 43 пар сформировалось за неделю, причем 11.06 на участке пели 16 самцов, а 13.06 – 40. По контрольному участку птицы распределялись достаточно равномерно. Первые дни расстояние между соседними самцами превышало 150–200 м, сокращаясь по мере роста числа пар. Склонности к образованию агрегаций при формировании населения не отмечено. Редко первые прилетевшие самцы пели по соседству, чаще соседи появлялись в последующие дни. В данном случае речь идет о небольшой контрольной территории, но, судя по исследованиям М.Г. Головатина (2011), агрегации веснички (поселения, в которых между самцами установлены непосредственные коммуникативные связи), существуют в природе. Некоторые самцы, прилетевшие первыми и занявшие территории, спустя несколько дней исчезали, что обычно совпадало с потеплением и возобновлением пролета. Поэтому максимальное число учтенных за весну птиц на площадке нередко превышало число пар в гнездовое время.

По наблюдениям В.К. Рябицева (1977), при сформировавшемся населении демонстрируемые территории соседних самцов всегда были строго изолированы и их границы не соприкасались. В пойменном лесу Хадытаяхи размеры демонстрируемых территорий весничек составляли 0.3–1.26 га, в среднем 0.72 ± 0.05 . Отмечается относительная стабильность размеров территорий в течение сезона, т.е. заняв территорию определенного размера, редко больше 1 га, самец отстаивает ее. Но, в принципе, новые веснички в состоянии внедриться в плотно заселенный, «казалось бы, неприступный участок». В пойме Хадытаяхи при высоких паводках, когда большая часть пойменного леса затоплялась, структура территорий сохранялась, самцы продолжали петь на первоначальных территориях, гнезда же самки строили на незатопленной территории, иногда на удалении до 200–300 м от территорий самцов (Рябицев, 1993).

6.4. Готовность к размножению.

В лесотундру самцы весничек прилетают с развитыми, но не достигшими максимальных размеров, семенниками. У птиц, погибших в сетях или отстрелянных в первую пятидневку с начала прилета, средний вес более крупного семенника был 76 ± 4.4 мг ($n = 5$); во вторую – 81 ± 15 , мг ($n = 4$); в третью – 114 ± 7.3 мг ($n = 14$); в пятую – 84 ± 6.5 мг ($n = 4$). При этом минимальный вес семенников (55–60 мг) первые 15 дней не

менялся, но максимальный возрастал от 82 мг в первую пятидневку до 149 мг в третью. Несомненно, в первом случае это были мигрирующие птицы, во втором – закончившие миграцию. Внешним морфологическим показателем готовности самцов к размножению является клоакальный выступ. Рекомендуется (Винградова и др., 1976) анализировать клоакальный индекс – произведение высоты выступа на ширину в средней его части. В табл. 17 приведены индексы для 1979 и 1980 гг. с равными датами начала прилета. Как видим, средняя величина не изменялась до третьей декады июня, резко возросла в начале третьей декады и снизилась в конце ее. При этом, до начала третьей декады ловились птицы с минимальным выступом (индекс 6–8), т.е. прилетающие, а птицы с индексом удвоенным, т.е. свыше 20, появились в начале июня и ловились до начала третьей декады. Поскольку клоакальный выступ в развитом состоянии необходим для копуляции, она имеет место в течение двух первых декад июня, прекращается к концу месяца.

Таблица 17. Динамика клоакального выступа самцов

Показатель	Месяц, пятидневка						
	Май, IV	Июнь I	Июнь II	Июнь III	Июнь IV	Июнь V	Июнь VI
N	6	18	30	16	11	9	6
Min	8.0	6.0	6.0	6.0	6.0	14.7	9.0
Max	16.0	24.0	30.0	42.0	24.0	22.0	15.0
M ± n	12.0±1.6	12.1±1.1	12.6±1.1	12.5±2.8	13.3±1.7	19.8±0.9	12.9±0.9

Увеличение гонад не единственное условие прекращения миграции и вступления птиц в размножение. Г.А. Носков и Т.А. Рымкевич (1983) экспериментально доказали, что прилетающим на север Ленинградской области весничкам для включения в размножение необходимо воздействие местных фотопериодических условий. Пойманные в первые дни прилета и помещенные в условия «короткого» дня самцы веснички не демонстрировали половой активности и не начинали послебрачную линьку до перевода их в фотопериодические условия Приладожья. Повторение эксперимента с нашими птицами дало близкие результаты. Из 8 самцов, пойманных в первую пятидневку с начала прилета и помещенных в условия «короткого» дня, только две птицы начали линьку одновременно с 6 контрольными, в конце июня – начале июля. Остальные затянули начало линьки до августа, причем три – до второй половины месяца (Рыжановский, 2001). Таким образом, веснички, прилетающие в лесотундру, к немедленному включению в размножение не готовы. При движении к северным границам ареала, на Южный и Средний Ямал, птицы находятся в условиях полярного дня (ФП 24С : 0Т) значительное время и, вероятно, более готовы к гнездованию по прилете.

Самки прилетают со слабо развитыми яичниками. У 6 самок, отстрелянных на Южном Ямале с 12.06 по 15.06.1976 г., вес яичника колебался от 17 до 40 мг, в среднем 25.2 мг, диаметр максимального фолликула не превышал 2 мм (Данилов и др., 1984). Весничек с формирующимися наседными пятнами отлавливали после 20.06.

С момента прилета птицы в гнездовой район проходит определенное время. Самец занимает участок, демонстрирует его и ждет прилета самок. После образования пары самка начинает строить гнездо. Первые самки с гнездовым материалом наблюдались через 4–5 дней после начала их массового прилета. Строительство продолжалось 3–5 дней, в среднем 4.5 ± 0.2 дня ($n = 9$) в первой половине дня. Построенное гнездо стоит без яиц 2–3 дня. В одном случае формирующая каркас гнезда самка встречена в 8 час утра 16.06.1982 г. На следующий день в 17 час.30 мин внешний каркас был готов, но перьевой выстилки не было. 18.06. в середине дня самка носила перья. Днем 19.06. гнездо было готово, самка отсутствовала. Первое яйцо было отложено ночью или рано утром 22.06., через 6 или 7 дней после начала строительства т.к. нишу для гнезда птица могла выщипать 15.06. От момента занятия самцом участка до появления в гнезде, найденном на его территории первого яйца, на стационаре Октябрьский проходило от 9 до 19 дней, в среднем 13.9 ± 1.1 дней ($n = 9$). Максимальная длительность характерна для самцов из первой волны, минимальная – для самцов, занявших участки в числе последних.

В орнитологической литературе под длительностью предгнездового периода чаще принимают время от начала прилета птиц вида до начала яйцекладки в гнездах местной популяции (Данилов, 1966; Успенский, 1969; Фуфаев, 1984). В Нижнем Приобье у веснички в разные годы этот период длился 11–28 дней, в среднем 21.6 ± 2.4 дня ($n = 7$). Вероятно, к северу он должен сокращаться, но при сопоставлении Южного Ямала с Нижним Приобьем это не выявлено. В долине Хадытаяхи в 1978 г. прилет начался 28.05, первую самку с перьями видели 20.06 при начале массового гнездостроения 23.06–25.06, а яйцекладки с 27.06, т.е. почти через месяц. В верховьях Порсяхи в 1976 г. прилет самцов начался 2.06; 13.06 найдено гнездо в начальной стадии строительства при начале массового гнездостроения после 17.06, а яйцекладки после 20.06 (Данилов и др., 1984), что также не быстро. От начала прилета самок до начала яйцекладки в Нижнем Приобье в разные годы проходило 5–14 дней, в среднем 9.7 ± 1.3 дня ($n = 8$).

6.5. Гнезда. Гнезда весничек обычно располагаются на опушках разного рода полян, на прогалинах, в зарослях кустарников с направлением летка на юг, юго-восток и юго-запад. В лесотундре из 120 гнезд, на ровной поверхности построено 52%; сбоку кочки, но не в нише – 26%; в нише – 18%; глубоко погруженные в стенку оврага – 4%. На Среднем Ямале. На Среднем Ямале из 115 гнезд на относительно ровной тундре построено 75

гнезд, на склоне холма или оврага – 32 гнезда, на кочке или сбоку кочки-8 гнезд. Почти все они одной из сторон примыкали к стволикам ерника. Гнездо имеет форму шалашика с боковым входом, построено из травы и мха. Частично оно погружено в толщу лесной подстилки или мха. Все гнезда имели значительную перьевую выстилку..

6.6. Сроки яйцекладки

В период с 1971 по 1989 гг., пока существовала программа по поиску гнезд воробьиных птиц, в Нижнем Приобье и на Южном Ямале находили до 30 гнезд веснички за сезон. В.К. Рябицев и Н.С. Алексеева позволили сделать выписки из гнездовых карточек весничек, найденных в 1983–1993 гг. на Среднем Ямале, в долине р. Нурмаяха. Гнезда, найденные в последующие годы, не прослеживались, сведения по ним отрывочные. Даты начала яйцекладки, преимущественно, расчетные по неполным кладкам. Материалы по стационарам Харп, Октябрьский, фактория Хадыта и Ласточкин берег (Рябицев, 1993) рассматриваются как целое, ибо различий между ними не найдено.

Даты начала откладывания яиц в Нижнем Приобье и на Южном Ямале следующие: 21.06.1971; 22.06.1972; 18.06.1973; 30.06.1975; 13.06.1977; 21.06.1978; 22.06.1979; 15.06.1980; 16.06.1981; 12.06.1982; 19.06.1983; 27.06.1984; 20.06.1985; 17.16.1986; 14.06.1988; 10.06.1989. Диапазон колебаний в датах начала яйцекладки за этот период – 20 дней, что не меньше, чем, например, в Карелии, где он составил 17 дней (Зимин, 1988), но начинается яйцекладка там, на месяц раньше – после 21.05, что вполне соответствует известному правилу Гопкинса. Но в Субарктике правило работает не всегда и не для всех видов (Рыжановский, Рябицев, 1981). В долине Нурмаяхи яйцекладка в гнездах началась 19.06.1983; 18.06.1986; 10.06.1989., т.е. одновременно со стационаром Октябрьский в данные годы, несмотря на расстояние в 2.5° географической широты. Вероятно, предгнездовой период все же сокращается к северу, т.к. на Нурмаяху воробьиные прилетали обычно несколько позднее, при близких сроках начала яйцекладки.

Весничка относится к достаточно теплолюбивым птицам и первые, в сезон, яйца появлялись в гнездах в Нижнем Приобье при среднесуточной температуре не ниже +5°C, в среднем за 5 лет – +9.6°C, *lim* +5.4–18.7°C. Поскольку яйцо формируется в течение 4 дней (Lack, 1946; Зимин, 1988), температурный порог для начала формирования яйца также выше 0°C – +8.5°C, *lim* +4.6–14.2°C, за предшествующую пятидневку.

К откладыванию яиц птицы приступают весьма дружно, в течение полутора – двух недель. В 1978 г. в 14 гнездах первые яйца появились в период с 21.06 по 2.07; в 1981 г. в 20 гнездах первые яйца появились в период с 16.06 по 22.06; в 1982 г. в 17 гнездах первые яйца появились в период с 12.06 по 23.06. У северных весничек в сезон бывает одна нормальная кладка, но при утрате ее самка повторно гнездится на территории того же

самца. Поэтому кладки, начатые за пределами 15-дневного интервала от наиболее ранней, чаще всего являются повторными. С.В. Шутов (1988) контролировавший на стационаре Кожим каждую пару весничек выделил за 8 лет наблюдений 134 первые нормальные кладки и 54 повторные кладки. В один из сезонов часть самок предпринимала попытки гнездования трижды в связи с активностью горностаев при депрессии грызунов. На стационаре Октябрьский повторных кладок было меньше, но насиживающих самок мы находили до 30.07. Это значит, что общий период яйцекладки в популяции северных весничек длится более месяца, до начала сокращения длины светового дня. На широте Полярного круга солнце начинает заходить за горизонт после 9.07, но за счет рефракции ночи остаются светлыми до начала третьей декады, что совпадает с началом самых поздних кладок.

6.7. Инкубация

Насиживание яиц начинается иногда со второго яйца при кладке из 5 яиц, но чаще с 4–5 при кладке из 6–7 яиц. Поэтому продолжительность инкубации удобнее оценивать по нескольким параметрам. 1. От появления первого яйца до вылупления последнего яйца (суммарный период насиживания; Болотников и др., 1985) 18–22 дня, в среднем 20.2 ± 0.28 ($n = 16$). 2. От откладки последнего яйца до вылупления последнего птенца 12–15 суток, в среднем 14.0 ± 0.21 ($n = 18$) (длительность инкубации последнего яйца); 3. – от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца 10–14 суток, в среднем 11.5 ± 0.4 ($n = 11$) (период собственно насиживания); 4 – от откладки первого яйца до вылупления первого птенца 16–20 дней, в среднем 17.5 ± 0.3 ($n = 14$) (период инкубации первого яйца). Сопоставление этих параметров с показателями развития других воробьиных лесотундры и тундры свидетельствует, что эмбрионы веснички (а также таловки) развиваются не самыми высокими темпами (Рыжановский. 2001) В частности, для сопоставления темпов развития разных видов больше всего подходит период от последнего яйца до последнего птенца, т.к. развитие эмбриона в последнем яйце проходит в условиях сформировавшегося ритма. В Нижнем Приобье практически равная и минимальная для мелких открыто гнездящихся воробьиных длительность насиживания последнего яйца, 11.5–12.0 суток (средние по 5–15 гнездам) найдена у рябинника (*Turdus pilaris*), овсянки-крошки (*Emberiza pusilla*), чечетки (*Acanthis flammea*) и подорожника (*Calcarius lapponicus*). Достоверно дольше, 14–15 суток период развития эмбрионов в последних яйцах был у краснозобого конька (*Anthus cervinus*), варакушки (*Luscinia svecica*) и веснички. Поскольку в обеих группах есть виды, освоившие южную Субарктику и связанные с ней происхождением (Данилов, 1966), можно предполагать, что небольшое сокращение длительности инкубации особого преимущества для размножения в высоких

широтах не дает. Гораздо важнее для сокращения гнездового периода, начало плотного насиживания с первого–второго яйца, что характерно, например, для северных чечеток, подорожников, но веснички, как уже говорилось, начинают плотно насиживать в конце периода яйцекладки. Таким образом, веснички адаптаций к данному периоду размножения при освоении Субарктики не приобрели.

У весничек, как птиц, начинающих плотное насиживание с последнего – предпоследнего яйца, вылупление птенцов продолжалось от 10 до 36 часов, в среднем 17.7 часа ($n = 12$). Кормят птенцов оба родителя с высокой интенсивностью. Число прилетов с кормом в день на одного птенца с 25 в первый день, увеличивается до 55 на 5-й день, до 90 на 10-й день, а к 14-му дню достигает 110 (Данилов и др., 1984). В гнезде птенцы сидят 13–15 дней, в среднем 14.4 ± 0.12 дней ($n = 18$). В гнездах, прослеженных от строительства до вылета птенцов, период от первого яйца до последнего птенца продолжался 28–32 дня, в среднем 29.6 дня ($n = 9$). Сразу после оставления гнезда весьма уверенно летают: не стремятся упасть в траву и затаиться, а поднимаются в кроны деревьев.

FOR AUTHOR USE ONLY

7. ПЛОДОВИТОСТЬ ВЕСНИЧКИ

Размер и число кладок в течение сезона размножения является одной из фундаментальных величин, лежащих в основе популяционной динамики. Ежегодная величина прироста численности вида в значительной мере определяется популяционными уровнями плодовитости. Изучение регуляторных механизмов, компенсирующих действие биотических и абиотических факторов среды и направленных на увеличение или стабилизацию плодовитости, представляет большой интерес. Находясь в группе доминирующих по численности видов северной тайги, редкостойных северных лесов и лесотундры, веснички поддерживают высокую плотность гнездования и численность местных популяций или за счет высокой плодовитости, или высокой успешности размножения, или низкой смертности в негнездовое время. Материалов для обсуждения последнего показателя нет, но плодовитость и успешность размножения можно рассмотреть достаточно полно.

7.1. Величина кладки. По Лэку (1957), величина кладки определяется числом птенцов, которых родители в состоянии выкормить. Эта гипотеза нашла подтверждение в работах Ricklefs, 1969; 1980; Hussen, 1972; Bryant, 1978; Askenmo, 1982). Но есть мнение, что эта величина вторична и определяется популяционным уровнем смертности (Wynne-Edwards, 1962). При анализе плодовитости основных групп птиц Северной Америки и Европы К. Беннинг-Гроссе с соавт. (2000) выделили четыре значимые для величины кладки параметра: величина тела, тип эмбрионального развития, миграционное поведение и широта. Для певчих птиц умеренных широт выявлено также много более частных факторов, влияющих на плодовитость (Зимин, 1988). Обнаружена связь плодовитости с природной зональностью (Lack, 1968; Пославский. 1977). Найдены влияние антропогенного пресса (Вильбасте, Лайтвис, 1983), зависимость плодовитости от высоты местности (гипсоморфный эффект, Ковшарь, 1881, 1982). Считается также, величина кладки закономерно возрастает от экватора к полюсам (Lack, 1968; Klomp, 1970). Отмечается также для ряда европейских воробьиных увеличение кладки с запада на восток (Berndt, Winkel, 1967). Но Н.Н. Данилов (1966) не обнаружил увеличения кладки при продвижении от Среднего Урала к Полярному у ряда воробьиных, в том числе и у веснички. Постоянство величины кладки отмечал А.Н. Шураков (1979) у белобровика на трансекте Камское Предуралье – Большеземельская тундра. Располагая данными по весничке в четырех удаленных по широте точках, мы попытались выяснить географическую изменчивость потенциальной плодовитости на основе изучения первых нормальных и полных кладок в целом.

. В гнездах с полными кладками, найденных в Нижнем Приобье и на Ямале было от 2 до 8 яиц с преобладанием кладок из 6 яиц (рис.9). Средняя величина кладки на Приполярном

Урале) – 5.81 ± 0.08 ($n = 95$), в Нижнем Приобье – 5.86 ± 0.08 яйца ($n = 184$), на Среднем Ямале – 5.85 ± 0.22 ($n = 22$). Несколько больше яиц было в кладках весничек Карелии ($6,12 \pm 0,02$, Зимин, 1988) и на Куршской косе (6.11 ± 0.08 , Паевский, 2008). Отличия достоверны ($P \leq 0,01$), но связаны они, скорее всего, с разной долей повторных кладок.

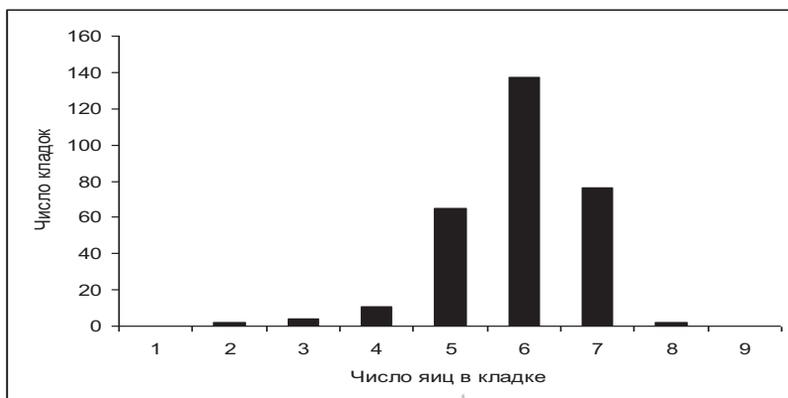


Рис.9. Величина кладок веснички в Нижнем Приобье и на Южном Ямале.

Для вида характерно значительное число повторных и даже вторых повторных кладок, которые отличаются по среднему числу яиц. Во всех районах наших исследований наблюдались многолетние, частично синхронные колебания среднего числа яиц в гнездах. На Приполярном Урале наибольший средний размер первых нормальных кладок был в 1977, 1982, 1980 гг., наименьший в 1979 и 1984 гг. В остальные годы (1983, 1985, 1986 гг.) кладки были промежуточные по размерам (табл. 18). Кладки в 1977 г. достоверно ($P \leq 0,01$) отличались от кладок в 1985 и 1986 гг. и 1979 и 1984 гг. Повторные кладки все годы были меньше первых нормальных. Различия в разные годы составляли 0.3–1.3 яйца на кладку, в среднем 0.8 яйца. Средняя величина повторной кладки была достоверно ($P \leq 0,01$) меньше первой. У индивидуально меченых самок число яиц повторной кладки было меньше первой нормальной на 1.3 ± 0.25 яйца ($n = 4$).

Таблица 18. Величина кладки на Приполярном Урале

Год	N	Первые кладки	N	Повторные	N	Сумма
1977	18	6.7 ± 0.14	9	6.0 ± 0.33	27	6.4 ± 0.15
1979	5	5.4 ± 0.24	7	5.1 ± 0.34	12	5.3 ± 0.21
1980	31	6.5 ± 0.11	5	4.6 ± 0.4	36	6.2 ± 0.15
1982	12	6.6 ± 0.14			12	6.6 ± 0.14
1983	4	6.0 ± 0.4			4	6.0 ± 0.4
1984	26	5.9 ± 0.11			26	5.9 ± 0.11
1985	15	6.1 ± 0.13	24	4.8 ± 0.3	39	5.3 ± 0.13
1986	23	6.0 ± 0.11	3	5.2	26	5.8 ± 0.13
Все годы	134	6.2 ± 0.06	48	5.1 ± 0.12	182	5.8 ± 0.08

Изменение по годам средней величины повторных кладок не всегда совпадало с тенденцией изменения нормальных кладок. Различия в их динамике могут говорить о разных факторах, определяющих величину этих двух групп. На величину повторных кладок может оказывать уровень хищничества. В 1985 г. нам удалось наблюдать уменьшение средней величины повторной кладки у весничек на протяжении трех попыток размножения. Весна и лето того года характеризовались сильным прессом горностаев в связи с депрессией мышевидных грызунов – основного объекта питания вида. Большое число повторных кладок в сочетании с почти «поголовным» мечением самок позволило идентифицировать отдельные попытки размножения на общем фоне повторных кладок. Средний размер первых кладок составил 6.1 ± 0.13 ($n = 15$), тогда как средний размер кладки при второй попытке размножения этих птиц был 5.1 ± 0.19 яйца. При третьей попытке в повторных кладках других 12 самок в кладках было 4.6 ± 0.14 яйца. Таким образом, в отличие от первых нормальных кладок, средняя ежегодная величина повторных кладок, в основном, является величиной производной от уровня хищничества. Чем больше попыток размножения предпринимала каждая самка, тем меньше был суммарный средний размер повторной кладки в данный год.

В Приобской лесотундре, как и на Приполярном Урале, средний размер первых нормальных кладок менялся год от года (табл. 19). Наибольший размер первых кладок был в 1981 г., наименьший – в 1978 г. Различия составили 0.7 яйца и были достоверны ($P \leq 0.05$). В остальные годы средний размер первых кладок варьировал мало и составлял 5.9 яйца. В целом за все годы исследований число яиц в первых кладках в Нижнем Приобье достоверно не отличалось от Приполярного Урала – различия составляли всего 0.1 яйца. Повторные кладки в Приобье были достоверно ($P \leq 0.01$) меньше первых, в среднем на 1 яйцо.

Таблица 19. Величина кладки в Нижнем Приобье

Год	N	Первые кладки	N	Повторные	N	Сумма
1978	12	6.1 ± 0.14	17	6.0 ± 0.3	29	5.6 ± 0.13
1979	3	5.7 ± 0.33	3	5.1 ± 0.34	6	5.5 ± 0.22
1980	5	6.5 ± 0.11			5	6.5 ± 0.11
1981	25	6.4 ± 0.1	1	5.0	26	6.4 ± 0.1
1982	12	6.0 ± 0.24	4	5.3 ± 0.25	16	5.8 ± 0.2
1983	4	5.8 ± 0.47	2	4.5 ± 0.5	6	5.3 ± 0.42
1985	7	5.9 ± 0.26			7	5.9 ± 0.26
Все годы	68	6.1 ± 0.08	27	5.1 ± 0.11	95	5.9 ± 0.08

На Южном Ямале, в бассейне р. Хадьтаяха, размер кладки не отличался от кладок пеночек Нижнего Приобья и Приполярного Урала (табл. 20), повторные кладки были в среднем на 0.9 яйца меньше первых.

Таблица 20. Величина кладки на Южном Ямале

Год	N	Первые кладки	N	Повторные	N	Сумма
1978	18	6.1±0.15	8	5.4±0.18	26	5.9±0.13
1979	5	6.2±0.2	2	6.0	7	6.1±0.14
1980	10	6.4±0.16	4	4.5±0.28	14	5.9±0.27
1981	11	6.3±0.19			11	6.3±0.19
1983	3	5.9	1	6	4	5.8±0.2
Все годы	47	6.2±0.08	15	5.3±0.8	62	6.0±0.09

На Среднем Ямале найдено 83 гнезда с первыми кладками и 2 гнезда с повторной кладкой. Средний размер первой кладки 6.05 ± 0.09 яиц, в повторных кладках было 3 и 5 яиц. При этом следует учитывать, что только на Приполярном Урале к повторным отнесены преимущественно кладки конкретных самок; в Приобье и на Ямале к повторным отнесены явно поздние кладки, но среди последних могли быть первые кладки самок, задержавшихся с прилетом.

Простое сравнение средних многолетних величин числа яиц в гнезде на Приполярном Урале, в Нижнем Приобье, на Южном и Среднем Ямале не выявило достоверных различий между районами, как по размерам первых кладок, так и полных. Но колебания размера первых кладок в 1978–1985 гг. оказались синхронны (рис. 10). Можно предполагать существование некоего общего для всего нашего района фактора, влияющего на число яиц в первых гнездах пар. Выявлена также положительная корреляционная связь среднего размера

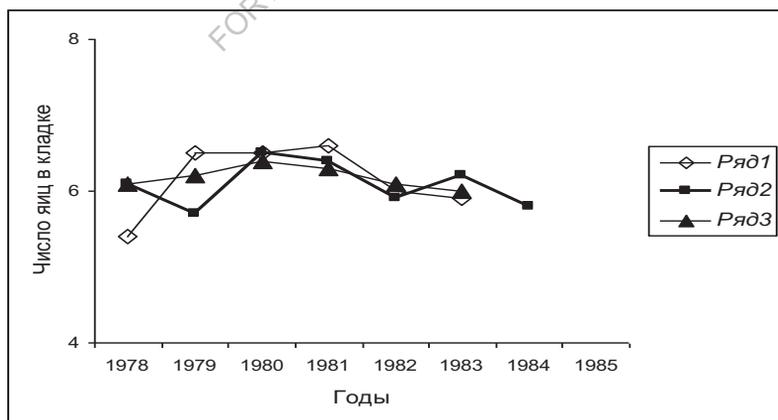


Рис. 10. Динамика среднего размера первой кладки на Приполярном Урале (1), в Приобье (2) и на Южном Ямале (3).

первой кладки в Нижнем Прибые с Южным Ямалом ($r = 0.73 \pm 0.24$). Корреляция достоверна при $P \leq 0.05$. Учитывая, что число контрольных гнезд с первыми кладками чаще всего было невелико, выявленные связи требуют проверки и являются своеобразной «информацией для размышлений».

7.2. Биотопические различия в величине кладки. В Южной Карелии величина кладки веснички в спелых лесах была недостоверно больше, чем в молодых лесах (Зимин, 1988). У весничек нашего региона средний размер первых нормальных кладок также достоверно не отличался по комплексам местообитаний. На Приполярном Урале в субоптимальных биотопах (пойма и склон плакора к пойме) средний размер кладки 6.1 ± 0.17 ($n = 14$) и 6.2 ± 0.13 ($n = 24$) В оптимальных местообитаниях (вторая надпойменная терраса) в кладке было в среднем 6.3 ± 0.07 яйца ($n = 85$). Соотношение кладок разного размера в оптимуме и субоптимуме также не отличалось (табл. 21). По всем комплексам растительных ассоциаций у этого вида наблюдался исключительно постоянный набор размерных классов кладок. Не найдено отличий в и сроках откладывания первых яиц нормальных кладок в оптимальных и субоптимальных биотопах. Сроки начала яйцекладки в больших и маленьких кладках (нормальных) также не отличались.

Таблица 21. Соотношение кладок разного размера в разных комплексах растительных ассоциаций на Приполярном Урале

Размер Кладки	Пойма (субоптимум)		Надпойменная терраса (оптимум)		Склон коренного берега (субоптимум)		Плакор (субоптимум)	
	Число кладок	%	Число кладок	%	Число кладок	%	Число кладок	%
5	2	14.3	10	11.8	3	12.3		
6	8	57.1	46	54.1	14	58.5	2	66.6
7	4	28.6	27	31.7	7	29.2	1	33.3
8	-		2	2.4				
Средний размер	6.1 ± 0.17 ($n = 14$)		6.2 ± 0.07 ($n = 85$).		6.2 ± 0.13 ($n = 24$)		6.3 ($n = 3$)	

7.3. Плодовитость и возраст самок. Одним из серьезных факторов, определяющих величину кладки, является возраст самки. Многочисленные исследования показали, что более молодые особи имеют кладку меньшего размера (Юргенсон, 1966; Анорова, 1976). У впервые размножавшихся мухоловок-пеструшек величина кладки составляла 0,89–0,92% от кладки взрослых птиц (Анорова, 1976; Naartman, 1967). Подобное отмечено и у большой синицы (Perrins, Mose, 1974)

Неоднократное гнездование части самок на опытном участке на Приполярном Урале позволило оценить влияние фактора возраста на потенциальную плодовитость у 15 самок. В течение двух–трех лет у этих птиц были найдены первые нормальные и последующие

повторные кладки (табл. 22). Ввиду уменьшения числа яиц в повторных кладках, сравниваются только первые кладки. Величина повторных кладок, (первых и вторых) приводится для иллюстрации тенденции изменения разногодичной величины кладки.

Таблица 22. Индивидуальная плодовитость самок веснички на Приполярном Урале в зависимости от возраста, величина кладки

№ Самок	Год мечения, возраст 1+		Первый год после мечения, возраст 2+		Второй год после мечения, возраст 3+	
	Первая кладка	Повторные Кладки	Первая кладка	Повторные кладки	Первая кладка	Повторные кладки
1	6		6			
2	6	5			6	
3	6				6	
4	7				7	
5	5				5	
6	7		7			
7	6			4		
8	6			5		
9	7			5	7	
10	5				6	
11	6		6			
12		5		5		
13	6			5		
14	6		6			
15	6			5		

Птицы, гнезда которых найдены в первый год мечения, могли быть первогодками (возраст «около года, т.е. 1+») или старшей возрастной группы 2+ – 4+ года при максимальной продолжительности жизни – 6 лет (Паевский, 2008). Как следует из таблицы, величина первой кладки с возрастом не менялась. Только у одной особи в второй год после мечения (возраст 3+) было 6 яиц против 5 в первый год мечения (возраст 1+). Поскольку местное население не более чем на 50% состоит из птиц, гнездившихся на участке в прошлые годы, вторая половина населения является преимущественно первогодками. Отсюда, из 15 прослеженных самок 7–10 птиц были первогодками, но изменение размера первой кладки в сторону увеличения найдено только у одной особи. Сокращения числа яиц в первых кладках вообще нет. Но в повторных кладках одной и той же особи, яиц всегда было меньше.

Отметим также, что сроки начала яйцекладки индивидуально меченых самок в разные годы отличались постоянством. Из 12 весничек 3 самки, как в первый, так и во второй год отложили первое яйцо в одну и ту же календарную дату. У остальных самок вариации сроков откладки были от 1 до 10 дней. В среднем индивидуальные сроки размножения различались от предыдущего года на 3.7 ± 0.9 дня.

7.4. Изменение величины кладки на протяжении сезона. Подавляющему большинству видов птиц на всем пространстве их ареалов в той или иной мере свойственны изменения плодовитости от начала к концу сезона размножения. При всем многообразии и видоспецифичности этих вариаций (Алекнонис, 1977; Mason, 1976; Сассамисе, 1978; Orell, Ojanen, 1983), их можно свести к трем группам: уменьшение плодовитости от начала к концу сезона, увеличение от начала к концу сезона, увеличение в середине сезона (Паевский, 1985). Чаще наблюдается первый вариант – уменьшение от начала к концу сезона (Lack, 1954; Perrins, 1970). Объясняют внутрисезонные вариации изменением кормовых условий (Lack, 1954), одновременностью размножения молодых и старых особей, чей размер кладки может быть различен. Меньшая величина более поздних кладок (зачастую повторных) связывается или с действием вторичных физиологических механизмов фотопериодической регуляции плодовитости или с физиологическим истощением самки (Lack, 1954; Berndt, Winkel, 1967).

У английских весничек (Камп, 1955) размножение начинают особи, откладывающие мало яиц, затем величина кладки достигает максимума и снижается к концу репродуктивного периода. В Карелии (Зимин, 1988) максимальная величина кладки имеет место в начале сезона. На Приполярном Урале у веснички в течение сезона размножения размер первых нормальных и повторных кладок существенно изменялся. Календарные сроки откладки первого яйца в каждой конкретной кладке в известной мере определяли ее конечный размер. При анализе сроков начала яйцекладки и последующего размера за все годы исследования можно отметить закономерное уменьшение от начала к концу сезона (табл. 24).

Таблица 24. Изменение размера кладки в течение сезона размножения на Приполярном Урале

Категория Кладки	Календарные даты пятидневок							
	5.6–9.6	10.6–14.6	15.6–19.6	20.6–24.6	25.6–29.6	30.6–4.7	5.5–9.7	10.7–14.7
Первая кладка	6.7±0.13 N=13	6.4±0,1 n=14	6,3±0,33 n=55	6.1±0.09 n=43	5.9±0.25 n=8			
Повторная кладка		6,7±0,33 n= 3	6,3±0,33 n=3	6,4±0,24 n=9	5,1±0,19 n=16	5,0±0,21 n=7	4,5±0,24 n=11	4,4±0,24 n=5
Первая + повторная кладка		6,4±0,12 n=17	6,3±0,09 n=58	5,9±0,09 n=52	5,3±0,06 n=24			

Средний размер первых кладок в пятидневку уменьшался на 0.1–0.3 яйца, в среднем на 0.2 ± 0.05 . Уменьшение повторных кладок носило более выраженный характер –

среднее число яиц в кладках, начатых в разные пятидневки, отличалось на 0.1–0.9 яйца (среднее 0.4 ± 0.12 яйца, $n = 6$). Различия в размере нормальных и повторных кладок из соседних пятидневок не достоверны, но становятся достоверными на уровне $P \leq 0.05$ через одну, а на уровне $P \leq 0.001$ – через 2 пятидневки. В целом у веснички уменьшение величины первых и повторных кладок в интервале дат от 5.06 до 14.06 носило линейный характер и достигало 2.3 яйца на кладку, а размер кладок, начатых в разные пятидневки, отличался на 0.1–1.5 яйца, в среднем, 0.3 ± 0.07 яйца ($n = 7$)

Наряду с уменьшением величины кладок, начатых в поздние календарные сроки, можно отметить вариации плодовитости иного характера – изменение соотношения кладок разного размера (табл. 25). Если в первую половину сезона размножения у веснички преобладали кладки из 6 яиц, то после 24 июня начали преобладать кладки из 5 яиц, кладки из 8 яиц исчезли совсем, число кладок с 7 яйцами сильно уменьшилось, появились кладки из 4 и 3 яиц.

Таблица 25. Соотношение кладок разного размера у веснички на Приполярном Урале в первую и вторую половину сезона размножения

Интервалы дат											
5–24.06						25.06–14.07					
Размерные классы кладок и их доля, %						Размерные классы кладок и их доля, %					
8	7	6	5	4	3	8	7	6	5	4	3
1.5	31.6	11.3	0	0	0	0	5.6	27.7	40.7	24.1	1.9

Сокращение числа яиц в кладке, без деления на первые и повторные, наблюдается также у весничек Нижнего Приобья и Южного Ямала (рис. 11). При этом кладки из 8 и 7 яиц были у весничек, начавших ее в первую декаду сезона. Во вторую декаду сезона яйцекладки в гнездах было не более 6 яиц.

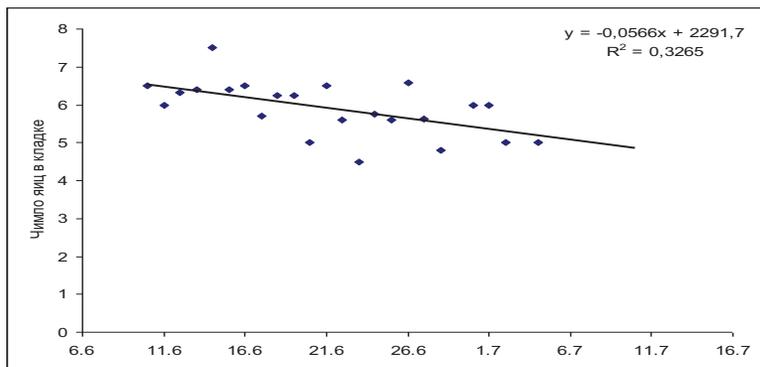


Рис. 11. Изменчивость средней величины кладки в Нижнем Приобье и на Южном Ямале в течение гнездового сезона, все годы ($n = 112$).

7.4. Изменение величины кладки на протяжении ряда лет. Ежегодное изменение величины кладки – явление достаточно хорошо изучено у птиц. У многих видов изменению числа откладываемых яиц могут способствовать кормовые условия года (Lack, 1954). На ежегодную величину кладки могут оказывать изменение возрастной структуры населения (Юргенсон, 1966; Анорова, 1976) и плотность гнездования популяции (Kluijver, 1951; Perrins, 1965; Krebs, 1970). При выяснении причин, определяющих разногодичные колебания плодовитости, многие авторы рассматривают вопрос о связи климатических и фенологических условий миграции и начала размножения с уровнем плодовитости (Хохлова, 1976; Калякин, Виноградов, 1979; Стахеев, 1981).

На Приполярном Урале начало массовой яйцекладки приходилось на разные календарные даты. Если даты начала яйцекладки за все годы сгруппировать по пятидневкам, можно получить очередность лет с все более поздними сроками начала размножения. Наиболее ранним был 1977 г., (массовое начало 5–9.06), затем 1980 г., (10–14.06), затем 1982, 1984 и 1985 гг. (15–19.06), наиболее поздние годы – 1979 и 1985 гг. (20–24.06). Средний размер полных кладок при сдвиге сроков начала сезона яйцекладки на более поздние даты монотонно уменьшался (табл. 26). Размер кладок в те годы, календарные сроки размножения которых отличались более чем на одну пятидневку, достоверно различается ($P \leq 0,01$). В Нижнем Приобье и на Южном Ямале достоверны ($P \leq 0,05$) отличия между 1980 г. и 1979+1985 гг.

Таблица 26. Средний размер полных кладок и сроки начала сезона размножения веснички

Сроки начала сезона яйцекладки (годы)				
Приполярный Урал				
5.6–9.6 (1977)	10.6–14.6 (1980)	15.6–19.6 (1982, 1984, 1985)	20.6–24.6 (1979, 1985)	25.6–31.6
6.7±0.14 n = 18	6.5±0.11 n = 31	6.1±0.17 n = 61	6.0±0.13 n = 20	-
Нижнее Приобье, Южный Ямал				
5.6–9.6	10.6–14.6 (1977)	15.6–19.6 (1980)	20.6–24.6 (1978, 1984, 1985)	25.6–31.6 (1979, 1985)
	6.16±0.32 n = 6	6.34±0.16 n = 23	5.8±0.14 n = 25	5.2±0.22 n = 15

В годы, с разными сроками размножения, помимо изменения средней величины кладки отмечен сдвиг соотношения размерных групп кладок (табл. 27). Гнезда с кладками из 8 яиц отмечены лишь в 1977 и 1980 гг. В поздние годы они отсутствовали. На долю кладок из 7 яиц в ранние годы приходилось свыше 50%, в поздние годы доля таких кладок уменьшалась. Доля кладок в 5 и 6 яиц наоборот возрастала от ранних к поздним годам.

Таблица 27. Соотношение первых кладок разного размера в годы с разными сроками начала размножения на Приполярном Урале (% от числа первых кладок)

Размер кладки	Сроки начала массовой яйцекладки			
	5.69.6	10.6–14.6	15.6–19.6	20.6–24.6
8	5.6	3.2	0	0
7	55.6	45.2	22.9	15.1
6	38.8	48.4	62.3	65.0
5	0	3.2	14.8	20.0
Число кладок	18	31	61	20

При сопоставлении закономерностей разногодичной изменчивости плодовитости с ранее обсуждавшейся сезонной вариабельностью размера кладки, нельзя не отметить сходства динамики этих двух процессов. В обоих случаях при смещении начала размножения от ранних к поздним календарным датам наблюдается почти линейное уменьшение среднего размера полных кладок. Аналогичная связь потенциальной плодовитости со сроками начала размножения отмечена для мухоловки-пеструшки в Финляндии (Haartman, 1982).

FOR AUTHOR USE ONLY

8. УСПЕШНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ

Наряду с плодовитостью общий уровень гнездовой смертности является важным показателем, определяющим состояние популяции. На величину успешности размножения оказывают влияние как факторы внешней среды (хищничество, климатические условия), так фактором внутривидового характера (плотность гнездования, особенности брачных систем, эмбриональная смертность). Относительно постоянство уровней гнездовой смертности может свидетельствовать о наличии у птиц достаточно мощных регуляторных механизмов, действие которых позволяет, хотя бы частично, компенсировать уменьшение продуктивности вида под действием того или иного фактора среды.

Для северных воробьиных птиц характерна несколько более высокая, чем для птиц умеренных и низких широт, успешность размножения (Рыжановский и др., 1974), т.к. меньше врагов. С другой стороны в Субарктике неустойчивее погода. Открытые гнезда заливаются дождем, кладки бросаются, птенцы гибнут от холода. Гнезда пеночек лучше защищены от дождей, но при длительных дождях также заливаются. В настоящей главе расчеты успешности проведены по гнездам, бывшим под наблюдением с момента окончания яйцекладки или выплывания птенцов.

8.1. Успешность размножения.

На Приполярном Урале за 6 лет исследований успешность инкубации в разные годы отличалась не более чем в 1.3 раза, успешность выкармливания отличалась в 1.5 раза (табл. 28). Наиболее успешным размножение весничек было в 1977 г, неуспешным – в 1985. Гибель кладок от холодной погоды не наблюдали, от дождей погибли 23 птенца из 789 (2.9%). От хищников погибло 78 из 936 контрольных яиц (8.3%) и 187 из 789 птенцов (23.7%). В гнездах было 29 неоплодотворенных яиц (3.1%), 15 птенцов (1.9%) погибли, вероятно, после смерти взрослых птиц. Общая успешность размножения в разные годы менялась от 42.5% до 83.5%, в среднем – 67.7%.

Таблица 28. Успешность размножения веснички в разных районах.

Район	Год	Число яиц, шт.	Вылупилось птенцов, шт.	Выле тело птенцов, шт.	Успешность инкубации, %	Успешность выкармливания, %	Успешность размножения, %
Приполярный Урал	1977	127	122	106	96.1	86.9	83.5
	1979	64	59	37	92.2	62.7	57.8
	1980	192	157	137	81.8	87.3	71.4
	1984	147	138	122	81.8	87.3	71.4
	1985	219	158	93	72.1	58.9	42.5
	1986	187	155	107	82.9	69.0	67.2

Нижнее Приобье	1978-1982	160	108	89	67.5	86.2	59.1
Южный Ямал	1968-1979	400	287	223	71.8	77.7	55.8

В Нижнем Приобье от окончания яйцекладки до вылета птенцов или гибели кладки и выводка прослежена судьба 160 яиц; от вылупления до вылета птенцов или их гибели наблюдали 167 птенцов. Из контрольных яиц вылупилось 108 птенцов (67.5%), не оплодотворенными были 20 яиц (12.5%), погибли от хищников, в основном от сорок и серых ворон, – 32 яйца (20%). Из 167 птенцов, бывших под наблюдением с момента вылупления, гнезда покинули 144 слетка (86.2%). Хищники съели 18 птенцов (11.5%), 5 птенцов замерзли в дождь. Общая успешность размножения по 56 гнездам, прослеженным от последнего яйца – 59.1%.

На Южном Ямале в 1968–1979 гг. успешность инкубации по 68 гнездам составила 71.8%, успешность выкармливания – 77.7%, общая успешность размножения – 55.8%. Наиболее существенной причиной гибели яиц и птенцов были хищники (67.8% отхода), в отдельные годы – резкое похолодание (Данилов и др., 1984). В разные годы успешность насиживания колебалась от 68.1% (1978 г.) до 95.8% (1972 г.). Успешность выкармливания изменялась от 61.7% (1978 г.) до 88.2% (1972 г.). Общая успешность колебалась от 42.0% в 1978 г. до 84.5% в 1972 г.

На Среднем Ямале из 400 контрольных яиц вылупилось 296 птенцов (74%); из этих птенцов гнезда покинули 262 слетка (85.8%). Общая успешность размножения 65.5%. Поскольку большинство гнезд плотно не контролировались, общая успешность размножения, вероятно, близка с более южными районами (50–70%), но иногда она резко снижается. Такое мы наблюдали в 1974 г., когда после пика численности леммингов в 1973 г. и последующей их гибели зимой–весной 1974 г., песцы переключились на поиск гнезд. Гнезд веснички в тот год у нас было очень мало, но общая успешность размножения всех воробьиных была 21% (Данилов и др., 1984). Естественно, что не выше она была и у веснички. Подобные годы бывают достаточно редко и только в тундровой зоне, (песцы в лесотундре малочисленны), но ущерб популяции наносится значительный.

8.2. Факторы, влияющие на успешность размножения.

Среди факторов, влияющих на успех размножения в умеренных широтах, одним из основных называют хищничество. Затем неблагоприятные климатические условия (Зимин, 1988; Hilden et al., 1982; Orel, Ojanen, 1983), которые могут как прямо (залитие гнезда дождем), так и косвенно (через уменьшение пищевых ресурсов) влиять на успешность размножения при непогоде. В Субарктике потери от неблагоприятных

климатических условий стоят на втором месте после хищничества (Jehl, 1971) По данным А.С. Гилязова (1981) на Кольском полуострове общая успешность размножения веснички при неблагоприятной погоде может уменьшаться на 20–25%. В Южной Карелии гибель птенцов от непогоды значительно ниже – 2.5%. Другим серьезным фактором, влияющим на успешность воспроизводства, по мнению многих авторов, является повышенная плотность населения вида (Lack, 1977; Зубцовский, 1981; Паевский, 1981). Отрицательное воздействие высокой плотности гнездования связано не столько с переуплотнением как таковым, а скорее вызванным перенаселением дефицитом пищи. На успешность размножения также могут влиять возраст самца (Harvey et al. 1979), самки (Curio, 1983), и гетерогенность кладки (Болотников, и др., 1980).

На Приполярном Урале основными причинами, вызывающими отход яиц и птенцов, по степени значимости были: хищничество, климатические условия и гибель по внутренним причинам (эмбриональная смертность, гибель яиц и птенцов по вине родителей, смерть птенцов, отстающих в развитии). На долю хищников приходилась половина всего отхода яиц и птенцов (табл. 29). Непогода (в основном затяжные дожди с резким понижением температуры воздуха) сильно влияла на выживаемость птенцов, меньше – на оставление самкой намокшего гнезда с кладкой. На гибель яиц по причине эмбриональной смертности приходится до трети отхода яиц. Гибель птенцов по внутренним причинам не превышала нескольких процентов.

Таблица 29. Причины гибели яиц и птенцов на Приполярном Урале

Причины гибели	Погибло яиц		Погибло птенцов		Погибло всего	
	Экз.	%	Экз.	%	Экз.	%
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	29	25.2			29	11,4
По вине родителей	8	7.0	2	1.4	10	3.9
Отставание в развитии			5	8.6	5	2.0
Горностаи			3	2,2	3	1.1
Медведь			6	4,4	6	2,4
Кукша	6	5,2			6	2,4
Не определенный хищник	72	62.6	100	71.8	172	67.7
Погодные условия			23	10.6	23	9.0
Всего	115	100	137	100	254	100

На Южном Ямале в 1978 г. по наблюдениям за 207 яйцами неоплодотворенные яйца и яйца с погибшими эмбрионами составляли 7.2% от числа отложенных. На долю пернатых хищников (серая ворона, сорока) в период насиживания пришлось 8.7% ущерба, на горностаев и ласку – 14.5%. Неизвестными хищниками из гнезд похищено 2.4% яиц и

птенцов и 0.5% погибли по вине родителей. Совокупно за период выкармливания ущерб весничек от хищников составил 24.1% от числа вылупившихся птенцов. Неблагоприятная погода вызвала гибель 12.8% птенцов, отход по внутренним причинам составил 1.4%. Следует отметить, что в лето 1978 г. было позднее, с частыми возвратами холодов, что не могло не сказаться на успешности размножения. В другие, более благоприятные годы эмбриональная смертность на Южном Ямале колебалась от 4.2 до 5.8%, а гибель птенцов от непогоды не превышала 6.3%. В лесотундре основная причина гибели яиц и птенцов – серая ворона, сорока, ласка и горностаи, в тундровой зоне – песцы, но в отдельные годы. Например, в 1992 г. песцы разорили 20 гнезд из 23, в другие годы был незначительный отход от дождей и горностаев.

8.3. Успешность размножения в разных комплексах растительных ассоциаций.

Многие исследователи отмечали различия в успешности размножения птиц, гнездившихся в разных биотопах (Ricklefs, 1969; Зимин, 1978; Гришанов, 1979). Биотопические различия в успешности гнездования могут определяться рядом причин. Наиболее существенные из них – неодинаковая обеспеченность кормом разных местообитаний и различный пресс хищников. Влияние этих двух факторов на уровень гибели яиц и птенцов в разные сезоны размножения и в разных по биотопическому составу местообитаниях может быть неодинаковым.

Как уже отмечалось, веснички в период размножения предпочитают определенные комплексы растительных ассоциаций. Для выяснения влияния биотопической обстановки каждой растительной ассоциации на успешность размножения был проведен дифференцированный подсчет успешности на Приполярном Урале. Для этого все найденные гнезда были разделены на 2 группы. В первую вошли гнезда, найденные в самом оптимальном местообитании (надпойменная терраса), во вторую – гнезда из субоптимальных местообитаний (табл. 30). Существенных различий в данном случае не найдено.

Таблица 30. Успешность размножения веснички на Приполярном Урале в разных биотопах.

Биотоп	Год	Число яиц, шт.	Вылупилось птенцов, шт.	Вылегло птенцов, шт.	Успешность инкубации, %	Успешность выкармливания, %	Успешность размножения, %
Оптимум	1980	109	97	84	89.0	86.6	77.1
Субоптимум		79	56	49	70.9	87.5	62.0
Оптимум	1984	101	96	85	95.0	88.5	84.2

Субоптимум		46	43	37	94.6	87.8	83.0
Оптимум	1985	182	134	76	73.6	56.7	41.8
Субоптимум		37	24	17	64.9	70.8	45.9
Оптимум	1986	122	98	67	80.3	68.4	54.9
Субоптимум		65	57	40	87.7	70.2	61.5

В среднем за 4 года успешность инкубации в оптимальном биотопе составила $84.5 \pm 4.7\%$ против $79.5 \pm 6.9\%$ в субоптимальных. Успешность выкармливания ($75.1 \pm 7.6\%$ в оптимуме и $79.1 \pm 4.9\%$ в субоптимальных) и общая успешность размножения ($64.5 \pm 9.8\%$ в оптимуме и $63.1 \pm 7.6\%$ в субоптимальных биотопах) также не различались. Не выявлено достоверных отличий и в разные годы. Данные по гибели яиц и птенцов в биотопах разного качества (табл. 31) также свидетельствует об отсутствии отличий в выживаемости между местообитаниями.

Таблица 31. Факторы гибели яиц и птенцов веснички в разных качествах местообитаниях опытного участка на Приполярье Урале (в % от общего числа яиц и птенцов)

Причины гибели	Оптимум		Субоптимум	
	Гибель яиц	Гибель птенцов	Гибель яиц	Гибель птенцов
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	3.6		3.2	
Внутренние причины	3.9	1.3	1.5	1.3
Хищничество	9.3	21.2	12.6	22.9
Всего погибло от хищников яиц и птенцов, %	28.8		32.9	

8.4. Различия в успешности размножения в течение сезона гнездования.

В течение лета успешность размножения у многих воробьиных птиц претерпевает существенные изменения. Различия в конечной продуктивности выражаются или в меньшей выживаемости птенцов из поздних кладок (Perrins, 1965), или, наоборот, в большей успешности вылета из вторых кладок (Newton, 1964). В целом же для воробьиных более типична первая ситуация – смертность возрастает от начала к концу сезона размножения (Haftorn, 1978; Paz, 1981). Такое изменение объясняют неодинаковым обилием пищи для птенцов или различным, в течение сезона уровнем пресса хищников.

Для выяснения причин и закономерностей изменения успешности размножения весничек на Приполярье Урале по гнездам с первыми нормальными кладками была

подсчитана общая успешность размножения за первую половину сезона; по гнездам с повторными кладками – во вторую половину сезона (табл. 32). Дополнительно анализировалась продуктивность кладок разного размера. Как следует из таблицы, вылет птенцов из кладок разной величины был не одинаков. Различия в продуктивности между 4-х и 5-яйцовыми кладками как и между 6-и и 7-яйцовыми были не достоверны, между 5-и и 6-яйцовыми – достоверны на уровне $P \leq 0,05$. При сравнении первых и повторных кладок одного размера можно отметить статистически недостоверную тенденцию к повышению смертности в течение сезона размножения: продуктивность 5-яйцовых кладок уменьшилась с 55.6% (слетки, от числа яиц; первые кладки) до 44.6% (повторные кладки. В несколько меньшей степени уменьшился вылет птенцов из 6-яйцовых кладок (72.0% и 67.8% для первых и повторных кладок соответственно). Неожиданно высокой оказалась продуктивность повторных кладок из 4-х яиц – птенцы вылетали из 67.3% яиц.

Таблица 32. Вылетело птенцов из кладок разного размера и сроков откладки на Приполярном Урале (% от общего числа яиц)

Размер кладки, число яиц	Первые нормальные кладки	Повторные кладки	Первые и повторные кладки
4		2,7±0.52 n = 13	
5	2.8±0.53 n = 14	2,2±0.50 n = 22	2.4±0.37 n = 36
6	4.3±0.29 n = 64	4.1±0.65 n = 14	4.3±0.50 n = 78
7	5.0±0.44 n = 39		

Ущерб от хищников среди первых и повторных кладок, при пересчете на кладки всех размеров, был очень близок и достоверно не отличался (табл. 33). Смертность от неблагоприятной погоды и гибель по внутренним причинам уменьшались, особенно в первых кладках с увеличением числа яиц. Однако такое уменьшение смертности мы склонны относить не к действительным изменениям ущерба, а скорее к особенностям группировки материала. Как было показано в главе «Плодовитость», в фенологически поздние сезоны размножения размер кладки был меньше. В такие годы, как правило, холодные и дождливые, эмбриональная смертность и гибель птенцов значительно выше.

Таблица 33. Причины гибели кладок разного размера и сроки откладки на Приполярном Урале

Размер кладки, число яиц	Первые нормальные кладки			Повторные кладки		
	Хищник	Погода	Внутренние причины	Хищник	Погода	Внутренние причины
4	-	-	-	27.5	-	5.0
5	24.3	4.3	15.7	39.0	9.5	4.6
6	15.3	1.7	7.3	24.4	6.,7	3.3
7	25.6	-	4.8	-	-	-

8.5. Влияние сроков начала гнездования на успешность размножения.

По данным многих исследователей успешность размножения в разные годы связана как со сроками размножения, так и с климатической обстановкой сезона гнездования (Гладков, 1962; Иваницкий, 1981). Погодные катаклизмы, помимо прямого уменьшения выживаемости птенцов, могут влиять на общую успешность гнездования опосредованно. При ухудшении погоды, у многих видов воробьиных, зависимость смертности птенцов от плотности гнездования выражена более ярко, чем при благоприятной климатической обстановке (Ананин, Ананина, 1982; Alatalo, Lundberg, 1984).

На Приполярном Урале у веснички на протяжении 6 сезонов размножения наблюдалась отчетливая, но не достоверная отрицательная корреляция ($r = -0.68$) между сроками начала массовой яйцекладки и последующей величиной общей успешности размножения (рис. 12): чем позднее птицы приступали к гнездованию, тем выше была смертность. В год с наиболее ранним размножением (1977 г.) успешность размножения была почти вдвое выше, чем в годы с поздним размножением (1985 г.) – 83.5% против 42.3%. Низкая успешность размножения в позднее лето 1978 г., по сравнению с обычными годами, наблюдали на Южном Ямале (см. выше).

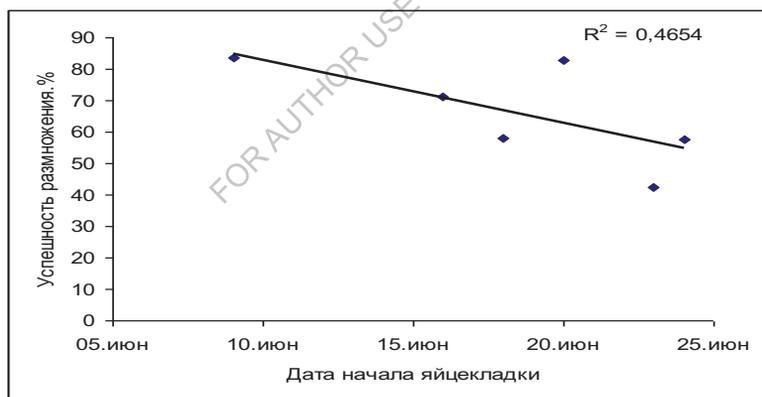


Рис. 12. Связь успешности размножения со сроками начала яйцекладки в разные годы на Приполярном Урале.

8.6. Влияние полигинии на успешность размножения.

Есть данные, что уровень послегнездовой смертности молодых птиц у воробьиных хорошо коррелируется с массой с массой тела (Lindstedt, Calder, 1976; Garnet, 1981). Слетки большего веса имеют больше шансов выжить в послегнездовой период, чем более легкие особи. Как будет показано ниже, птенцы из гнезд моногамных родителей растут быстрее и уходят из гнезд, в среднем, на 14–16% тяжелее, чем птенцы из полигиничных

гнезд. Свидетельством большей выживаемости слетков из моногамных гнезд служат материалы по возврату на территорию ст. Октябрьский. Все 3, вернувшихся на следующий 1982-й год, молодые веснички были из моногамных гнезд, при отсутствии возвратов из соседних полигиничных гнезд. При этом соотношение слетков от моногамных и полигиничных контрольных гнезд с участка в 1981 году было почти равным (45:55%).

Экологические последствия более высокого уровня смертности отставших в росте полигиничных слетков для популяции веснички могут быть значительными. На Приполярном Урале из трех лет (1977, 1979 и 1980 гг.) факультативная полигиния была отмечена в 1979 и 1980 гг. К концу 1979 г. доля слетков из гнезд вторых самок составляла 38.5%, а в 1980 г. ровно половина всего номинального прироста были обеспечены вторыми самками из полигиничных трио (Шутов, 1986). На выживаемость потомства вторых самок большое влияние могут оказать особенности конкретного года размножения. Например, в 1979 г. на Приполярном Урале период выкармливания характеризовался более низкими, чем обычно температурами и затяжными дождями, что, действуя через уменьшение доступности корма, должно сказаться на темпах роста птенцов и выживаемости ослабленных птенцов в послегнездовой период. В благоприятные годы ослабленных птенцов значительно меньше. Учитывая распространенность полигинии в популяциях северной веснички, появление в отдельные годы птенцов заведомо «худшего качества» должно оказывать влияние на демографические показатели всей популяции.

9. ПОЛИГИНИЯ

До определенного времени весничка считалось моногамным видом (Hartlev, 1934; Naartman, 1969) при возможном существовании отдельных полигиничных трио. Исследованиями Н.В. Лапшина (1975, 1979, 1981, 1983) показано наличие выраженной факультативной полигинии в условиях таежного Северо-Запада России. По его данным количество полигиничных самцов веснички в этом районе колеблется в разные годы от 5 до 17%. На юге Англии число полигиничных самцов веснички в некоторые годы достигало 71% (Lawп. 1982). В Шотландии отдельные самцы из года в год спаривались с двумя и более самками (Prato, 1982). Весьма обычна полигиния у весничек Приполярного Урала и Нижнего Приобья.

9.1. Особенности полигиничной системы размножения на Приполярном Урале и в Нижнем Приобье.

На Приполярном Урале гнездовое население веснички обследовалось на наличие полигинии в 1977, 1979, 1980, 1984 и 1985 гг. В первый год наблюдений полигамных самцов не найдено. В 1979 г. у 5 из 13 самцов было по два гнезда, в 1980 г. бигамными были 7 самцов из 14, в 1984 г. бигамными были 3 самца из 12; в 1985 г. все 15 самцов вторых гнезд не имели. Бигамия имела монотерриториальный характер, т.е. гнезда первой и второй самок находились на демонстрируемой территории самца (7 случаев) или были удалены от границ этой территории на 20–65 метров (9 случаев). Расстояние между гнездами первых и вторых самок составляло 30–65 м, в среднем 89.7 ± 8.6 м ($n = 16$). Из 16 прослеженных гнезд в 11 (68,8%) полигиния была одновременной или гаремной. Сроки откладки первого яйца обеими самками отличались не более чем на 1–5 дней, т.е. самец спаривался с ними в одни и те же дни. В 5 гнездах полигиния была последовательной, т.е. первое яйцо во втором гнезде откладывалось после начала насиживания кладки первой самкой. В Нижнее Приобье изучение полигинии проводилось в 1981 г. Из 20 контрольных самцов бигамными оказались три. Расстояние между гнездами первой и второй самок было 50 и 75 метров; в 4-х гнездах полигиния была одновременная, в двух – последовательная. На Южном Ямале, в долине р. Хадытаяха отмечен один случай последовательной полигинии (Рябицев, 1993). Возможно, ближе к северной границе ареала уровень полигинии снижается до нуля. В.К. Рябицев (1993) предполагал такой вариант в связи с избытком холостых самцов в пойменном лесу Хадытаяхи.

Таким образом, факультативная полигиния веснички является достаточно распространенным явлением в северной части гнездового ареала. Очевидно, полигиния представляет собой одну из репродуктивных стратегий вида в случае нарушения

соотношения полов в пользу самок. В разные годы на Приполярном Урале степень проявления этой стратегии может варьировать в широких пределах, от полного отсутствия полигиничных самцов в размножающемся населении до 39–50%.

9.2. Экологические предпосылки возникновения полигинии.

Не так давно одной из причин, вызывающих полигинию, считался дисбаланс полов в пользу самок (Wilson, 1946; Williams, 1952). Однако, имеется немало данных, показывающих, что полигиния, как система размножения, появляется у многих воробьиных при равном соотношении полов (Carrick, 1963; Holcomb, Twiest, 1970; Kroodsmas, 1983; Zimmerman, 1982). Преобладают гипотезы, что изменение соотношения полов является скорее следствием, чем причиной существования полигиничных систем размножения (Selander, 1961; Storerbetz, 1980).

Помимо локального дисбаланса полов, который может влиять на частоту проявления полигинии (Лапшин, 1975; Илус, 1981), для появления полигинии у вида должен существовать целый ряд экологических и поведенческих предпосылок к ней. К числу их относят растянутость и асинхронность размножения (Иваницкий, 1978, 1981; Лапшин, 1978, 1983; Hansen, 1981), способность легко восстанавливать утраченную кладку или выводок (Лапшин, 1976; Emlen, Oring, 1977), высокую численность и значительную плотность в отдельных местообитаниях (Лапшин, 1983; Wittenberger, 1976), а также меньшую, по сравнению с самкой, роль самца в выкармливании потомства (Лапшин, 1983; Bibby, 1982). Для того чтобы полигиничная самка могла выкормить потомство без участия самца, необходимо также существование достаточной кормовой базы (Лапшин, 1983; Хамерстром и др., 1982; Balfour, Cadburg, 1979; Reyer, 1982). Большинство этих условий появления полигинии присуще северной весничке.

10.3. Полигиния и оптимальность местообитаний

Степень выраженности системы размножения должна зависеть как от свойственных виду особенностей размножения, так и от особенности среды обитания. Вернер (Verner, 1964; Verner, Wilson, 1966) предположил, что различия в качестве территорий самцов могут влиять на проявление полигинии. В оптимальном местообитании самки могут размножаться более успешно с уже образовавшим пару партнером, чем с холостым самцом в субоптимальном, несмотря на перспективу частично или полностью лишиться помощи самца в выкармливании птенцов. Это предположение в дальнейшем развито и проверено Ориансом (Orians, 1969, 1978) и стало известно как гипотеза пороговой полигинии Вернера-Орианса. Согласно ей развитие полигинии у территориальных воробьиных объясняется неравномерностью распределения ресурсов в пространстве. Под ресурсом понимается обеспеченность птиц кормом (или его различная доступность),

укрытиями, защитой от хищников или даже различная доступность партнера высокого качества (Emlen, Orians, 1977). Разница в качестве демонстрируемой или защищаемой территории самца в этом случае может оказаться достаточной для появления полигинии. Действительно, полигиния, как система и стратегия размножения всегда выгодна самцам, т.к. она повышает их репродуктивную продукцию (Blakley, 1976; Wittenberger, 1976). Самкам полигиния выгодна тогда, когда успешность размножения с уже образовавшим пару самцом, но в оптимальном местообитании будет выше, чем с холостым самцом в субоптуме. Проявления полигинии должны наблюдаться в первую очередь и в более выраженном виде в оптимальном местообитании.

Доказательность гипотезы Вернера-Орианса базируется в основном на данных, полученных для полигамно-полигиничных видов Северной Америки. Для европейских видов, в норме моногамных, таких сведений нет. Имело смысл проверить приложимость гипотезы к явлению факультативной полигинии у северной веснички. Из 20 полигиничных гнезд веснички, найденных на Приполярном Урале, 2 были в пойме, 14 на надпойменной террасе и 4 на склоне плакора к пойме. На плакоре полигиничных гнезд не найдено (табл. 34). В Нижнем Приобье, на ст. Октябрьский, два гнезда найдены на надпойменной террасе и два в комплексе предплакорных ассоциаций. Сопоставление встречаемости полигиничных гнезд

Таблица 34. Распределение демонстрируемых территорий самцов, моногамных и полигиничных гнезд по комплексам растительных местообитаний на Приполярном

Урале

Показатель	Число территорий и гнезд на 1 га площади каждого комплекса ассоциаций			
	Пойма	Терраса	Склон	Плакор
Территории самцов	0.3	1.6	0.43	0.09
Моногамные гнезда	1.9	7.30	3.0	0.5
Полигамные гнезда	0.68	2.69	0.75	0

со встречаемостью гнезд моногамных самок и аналогичным распределением демонстрируемых территорий самцов показало полное совпадение максимумов этих распределений – на Приполярном Урале наибольшая встречаемость полигиничных гнезд наблюдалась на надпойменной террасе. Подобное наблюдалось и на участке ст. Октябрьский (табл.35). Неодинаковая предпочтительность самками из полигиничных трио разных комплексов растительных ассоциаций указывает на то, что самки отдавали явное

предпочтение самцам, чьи территории были расположены в оптимальных для вида местообитаниях.

Таблица 35. Распределение демонстрируемых территорий самцов, моногамных и полигиничных гнезд по комплексам растительных местообитаний в Нижнем Приобье

Показатель	Число территорий и гнезд на 1 га площади каждого комплекса ассоциаций				
	Пойма	Терраса	Склон	Предплакорный комплекс	Плакор
Территории самцов	0.13	0.57	0.39	0.63	0.34
Моногамные Гнезда	0.8	2.2	0.9	3.6	1.1
Полигамные Гнезда	0	0.19	0	0.35	0

9.4. Развитие птенцов в моногамных и полигиничных гнездах

Характерной чертой полигиничной системы размножения является частичное или полное устранение участия самцов в выкармливании птенцов из вторых гнезд, что отражается на темпах роста и массе слетков (Wittenberger, 1980). Уровень послегнездовой смертности молодых птиц у воробьиных хорошо коррелируется с массой тела (Lindstedt, Calder, 1976). Слетки большего веса имеют больше шансов выжить в послегнездовой период, чем более легкие особи. У северных весничек отличия в развитии птенцов, которых кормит, преимущественно, одна птица или, постоянно, две проявляются очень быстро. Уже к концу первого дня жизни средний вес птенцов из моногамных и полигиничных гнезд несколько отличается (рис. 13.). На третий день различия в массе тела птенцов становились достоверными на уровне $P \leq 0,001$. Различия на 4-й и 13-й дни были достоверны на уровне $P \leq 0,01$. Наибольшая разница в среднем весе тела (1.7 г) у птенцов разных групп отмечалась на 9-й и 10-й дни. Продолжительность пребывания в гнезде птенцов полигиничных самок по 15 гнездам составляла 13.4 ± 0.4 суток, птенцов моногамных самок по 12 гнездам = 13.5 ± 0.1 (различия не достоверны). В день перед вылетом молодые из моногамных гнезд были тяжелее слетков из гнезд вторых самок в среднем на 1.3 г. Длина крыла у птенцов из моногамных гнезд во все дни в среднем всегда была достоверно больше ($P \leq 0,001$) длины крыла самцов из полигиничных гнезд (рис. 14). Различия, составлявшие на 9-й день 6.7 мм, к 13-му дню уменьшились до 4.7 мм.

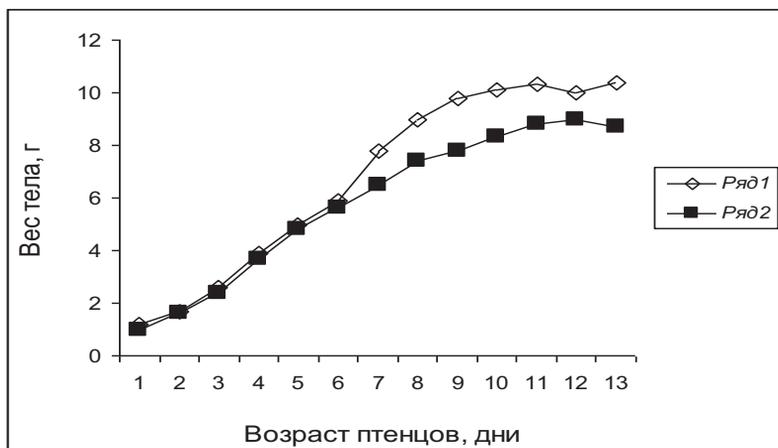


Рис. 13 Динамика массы тела птенцов в моногамных (1) и полигиничных (2) гнездах.

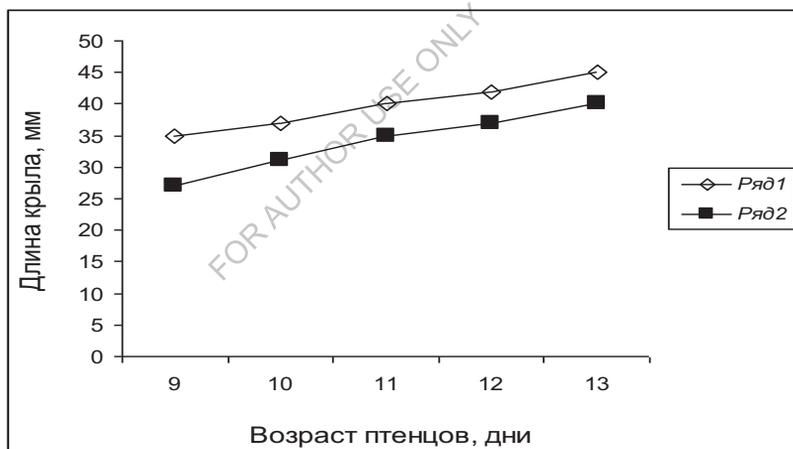


Рис. 14. Динамика длины крыла птенцов в моногамных (1) и полигиничных (2) гнездах.

Формирование гнездового оперения у птенцов моногамных родителей происходило всегда быстрее, чем у потомства вторых самок; обратной тенденции не отмечено ни для одного отдела оперения. У 50% обследованных птенцов из моногамных гнезд наступление стадии трубочек в оперении лобного, коронарного, грудного, вентрального отделов, на плече, бедре, на крылышке отмечено на 4-й день жизни. У птенцов из полигиничных гнезд оперение этих отделов достигало аналогичного развития лишь к 5-му дню. Массовое появление трубочек в поствентральном отделе оперения, рулевых, их

нижних кроющих, средних кроющих второстепенных маховых у половины птенцов моногамных родителей отмечалось на 5-й день, у полигиничных – на 6-й день жизни. Развертывание опахал (появление кисточек) контурного оперения грудного и вентрального отделов, на плече и бедре в птенцов моногамных птенцов началось на 5-й день, у полигиничных – на 6-й день. Сроки появления кисточек на лобном и коронарном отделе головной птерилии и на всех маховых перьях также отличались на один день (7-й и 8-й дни соответственно). В целом, оперение у потомства моногамных весничек достигало стадии трубочек на день раньше, чем потомство полигиничных самок.

9.5. Роль полигинии в поддержании численности популяций.

Факультативная полигиния является одним из вероятных механизмов поддержания численности вида в условиях дисбаланса полов (Панов, 1983). Неустойчивость климатических условий в период прилета и формирования гнездового населения в совокупности с некоторыми особенностями экологии веснички может привести к нарушению соотношения полов в некоторой части ареала. При большом разрыве прилета самцов и самок окончательная численность самцов, прилетающих раньше самок, вероятно, должна сильнее колебаться по годам, чем самок. Уменьшение локальной плотности территориальных самцов и дисбаланс полов неизбежно должны повлечь уменьшение гнездовой продукции сезона. Полигиния в таких случаях способна снизить продуктивности частично компенсировать. На Приполярном Урале значение полигинии как механизма поддержания численности популяции через увеличение гнездовой продукции сезона особенно проявлялось в годы, когда по каким либо причинам происходило снижение общей численности самцов. Исходя из нашего опыта, весну и лето 1977 г. для веснички можно считать очень благоприятными с точки зрения величины сезонной продуктивности вида. Вид практически реализовал свою потенциальную способность к размножению, ограничиваемую в данном случае, в основном, территориальными механизмами регуляции (Рябицев и др., 1978, 1980). Поэтому гнездовая продукция веснички в 1977 г. принята нами в качестве величины максимальной, при последующем анализе «выгоды» полигинии мы исходим из нее (табл. 36).

В 1979 г. при низкой плотности территориальных самцов, низкой успешности размножения и при отсутствии полигинии гнездовая продукция была бы невелика. Присутствие в населении веснички определенной доли полигиничных самцов позволило виду увеличить прирост численности к моменту вылета птенцов на 27.8% исключительно за счет полигинии.

Таблица 36. Показатели размножения веснички на Приполярном Урале в разные годы.

Показатель	Год
------------	-----

	1977	1979	1980	1984
Плотность территориальных самцов (ос./км ²)	126.0	85.9	60.4	5.,5
Число полигиничных самцов (%)	0	38.5	50.0	25.0
Плотность гнездования (гнезд/км ²)	126.0	119.0	90.6	68.1
Средний размер полной кладки	6.5	5.3	6.6	5.9
Общая успешность размножения	83.3	57.8 (85.9)+	71.4	86.4
Гнездовая продукция без полигинии	683.9	263.2 (391.1)++	284.6	277.8
Гнездовая продукция с полигинией		364.5 (541.8)++	426.9	357.2

+ Успешность размножения без учета гибели птенцов от погодного фактора

++Гнездовая продукция, рассчитанная для успешности размножения 85.9%

Низкая успешность размножения в 1979 г. вызванная климатическими условиями, никак не связанных с полигинией, несколько снижает наглядность ее регуляторной функции. Поэтому мы провели два параллельных расчета прироста численности для 1979 г. – один для реальной успешности размножения 57.8%, другой – для величины 85.9% - для условий благоприятного лета. При таком расчете прирост численности в 1979 г. был бы на 20% меньше близкого к максимальному прироста численности в 1977 г.

При резком снижении плотности территориальных самцов в 1980 г. лишь благодаря полигинии прирост численности составил 60% уровня 1977 г. Моногамное размножение могло бы дать только 40% от прироста 1977 г. В 1984 г прирост численности веснички увеличился на 25% против реально возможного без полигинии. Как и следовало ожидать, частичная полигиния повышает продуктивность популяции.

10. ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЙ КОНСЕРВАТИЗМ И ФИЛОПАТРИЯ

Связь перелетных птиц с определенными территориями в период размножения ведет к образованию самостоятельных демографических единиц – популяций. Природа популяций, их размеры, степень изоляции, скорость обновления населения и другие популяционные характеристики не могут быть выяснены без ответа на несколько основных вопросов, важнейшими из которых являются вопросы о величине территориального консерватизма, о величине natalной филопатрии и размахе дисперсии особей (Лэк, 1957; Мальчевский, 1968, 1969, 1973; Соколов, 1977, 1978). Особое значение этих популяционных явлений в ряду других определяется в первую очередь тем, что они наиболее ярко характеризуют противоположные тенденции популяции как динамичной в эволюционном плане системы (Мальчевский, 1974, 1977). В популяциях действуют противоречивые процессы, направленные с одной стороны на сохранение их единства (территориального, генетического, морфологического), с другой стороны – на поддержание генетической разнородности и экологической пластичности популяции (Данилов, 1957, 1983). Территориальный консерватизм взрослых птиц и возвращение в район вылупления первогодков можно рассматривать как возможный механизм пространственной и экологической изоляции, ведущий к внутривидовой дифференциации (Лэк, 1957; Мальчевский, 1975). Дисперсия особей, препятствуя изоляции, является антагонистом консерватизма и способствует поддержанию разнокачественности популяции. Взаимосвязь этих противоположных по направлению процессов, своеобразно протекающих в каждой популяции, доля каждого в отдельный конкретный сезон размножения и на протяжении многих лет, в основном и определяют облик популяции (Данилов, 1970; Михельсон, Виксне, 1973). В популяционно-экологических механизмах поддержания гомеостаза консерватизм и дисперсия, наряду с плодовитостью и смертностью, являются одним из важнейших определяющих величин (Паевский, 1985).

10.1. Территориальный консерватизм и пределы вариаций.

В умеренных широтах величина возврата взрослых весничек на место предыдущего гнездования варьирует в широких пределах. Возврат самцов в Южную Англию составлял 36%, самок – 23% (Lawn, 1982). Чарнецкий (Czarnecki, 1975) для среднего течения р. Варта (Польша) указывал величину возврата самцов в 34%, самок – 27%. Н.В. Лапшин (1981) для Северо-Запада Р.Ф. отмечал верность месту предыдущего размножения у 13.2% самцов, 9.9% самок. На Куршскую косу возвращается 7.8% взрослых птиц (Соколов, 1981 б). В Южной Финляндии были найдены вновь на местах размножения 41% самцов и 17% самок веснички (Tiainen, 1983).

На Приполярный Урал в период с 1980 по 1986 гг. из 84 самцов и 84 самок окольцованных в первый год гнездования на участке на следующий год встречены 21 самец и 25 самок (по 25%) (Шутов, 1989). Из последних на второй год вернулись 7 самцов и 8 самок (33.3 и 38.1% соответственно), на третий год от второго года вернулись 3 самца (42.8%). Возврат на прежнее место гнездования значительно отличался по годам. В 1981 и 1982 гг. из окольцованных в предыдущем году самцов веснички, на участок вернулись 44.4% и 33.3% соответственно. В 1984 и 1986 гг. возврат составил 22.2% и 23.1%, но в 1980, 1983 и 1985 гг. на гнездовье обнаружено 15.8%, 14.2% и 11.1% самцов соответственно (табл. 37). Уровень возврата самок варьировал еще больше. В 1980 и 1981 гг. вернулись 17.6% и 25.9% самок веснички из окольцованных в прошлом году. В 1982 г. на участке не найдено ни одной из самок, размножавшихся годом раньше. Но в 1984 г. вернулись 22.2%, в 1985 г. – 38.5%, в 1986 г. – 44.4% (табл.37).

Таблица 37. Мечение и возврат в последующие годы весничек на Приполярном Урале

Год мечения	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986
1979	<u>19*</u> 17	$\frac{3}{3}$	$\frac{0}{1}$	$\frac{0}{0}$				
1980		<u>18</u> 27	$\frac{8}{7}$	$\frac{5}{3}$	$\frac{3}{0}$	$\frac{0}{0}$		
1981			<u>9</u> 4	$\frac{3}{0}$	$\frac{0}{0}$			
1982				<u>7</u> 5	$\frac{1}{0}$	$\frac{0}{0}$		
1983					<u>9</u> 9	$\frac{2}{2}$	$\frac{2}{1}$	$\frac{0}{0}$
1984						<u>9</u> 13	$\frac{1}{5}$	$\frac{0}{3}$
1985							<u>13</u> 9	$\frac{3}{4}$
Все годы возврат		$\frac{3}{3}$	$\frac{8}{8}$	$\frac{8}{3}$	$\frac{4}{0}$	$\frac{2}{2}$	$\frac{3}{6}$	$\frac{3}{7}$

* В числителе – самцы, в знаменателе – самки; курсив – возврат в последующие годы

В Нижнее Приобье уровень возврата также достаточно высок. В 1979 г. на участке пойманы 10 самцов из 127, окольцованных в июне – первой половине июля 1978 г. (7.8%), 4 самки из 94 (4.1%); в 1980 г. из птиц 1978 г. вернулись 2 самца и самка (20 и 25% от 1979 г. или 1.6 и 1.1% от 1978 г.). Из 93 самцов и 51 самки, меченых в 1979 г. на следующий год вернулись 9 самцов и 1 самка (9,7% и 1,9% соответственно), в 1981 г. из этих птиц вернулись 4 самца (44.4% от 1980 г. или 4.3% от 1979 г.). В 1981 г. из 102 самцов и 37 самок, меченых в 1980 г. пойманы 3 самца и 6 самок (5.3 и 16.2%); в 1982 г. из последних поймано по одной птице. Средний возврат – 6.8% самцов и 6.0% самок. Но

следует учитывать, что за исходную величину окольцованных впервые принимались все птицы, помеченные в период прилета и гнездования, среди которых были мигранты как на север, так и за пределы контрольной территории, т.е. реальный процент возврата был выше. В 1981 г. взрослых птиц ловили у гнезд на контрольной территории, метили индивидуально, в 1982 г. их отыскивали. Из 22 самцов на следующий год на участок вернулось 11 или 50%, из 16 самок вернулось 4 (25%); в 1983 вернулось 2 самца из 8, пойманных у гнезд и маркированных индивидуально в 1982 г (25%). Последние величины – это реальный возврат, как и на территорию стационара Кожим, т.е. уровень возврата на Приполярный Урал и в долину Нижней Оби одного порядка.

На Южный Ямал, в долину Хадытаяхи, по данным В.К. Рябицева (личное сообщение) в 1978 г. из 7 самцов и 5 самок в район гнездования никто не вернулся; в 1979 г. из 5 самцов и 2 самок на следующий год вернулся самец; из 5 самцов и 4 самок 1980 г. вернулся самец. В среднем за 3 года реальный возврат самцов составил 11.7%. Возможно, к северу возврат снижается. При этом предположительно, мы ловили и кольцевали птиц лесной популяции, границы которой проходят по лесным островам, что подтверждает неустойчивый уровень территориального консерватизма. В долину Нурмаяхи в 1989 г. вернулась самка, окольцованная набором цветных колец на гнезде в 1988 г.

Анализируя возвраты птиц в район, где они гнездились в предыдущие годы, мы не учитывали ежегодную смертность птиц. А она велика. По данным В.А. Паевского (2008) максимальная продолжительность жизни веснички не превышает 6 лет, среднегодовой уровень выживаемости весничек с Куршской косы – 33%. В Англии он 34–41% (Lawn, 1984), в Финляндии – 41% (Tiainen, 1983). В среднем, для Северной Европы, из весничек, гнездившихся на контрольных участках, до следующего сезона размножения доживет 30 – 40%. При подобных расчетах в район предыдущего гнездования на Приполярный Урал и в Нижнее Приобье возвращается более 70–80% доживших до июня взрослых самцов и свыше 50% самок.

Литературные данные говорят, что у воробьиных птиц возвращаются птицы, гнездившиеся в предыдущем году успешно (Nolan, 1966; Freer, 1979; Hotker, 1982). На Приполярный Урал также возвращались птицы, чьи птенцы, все или часть, благополучно покинули гнездо в предыдущем году. Из 30 самцов веснички, вернувшихся на контрольный участок, на следующий год, все гнездились успешно в предыдущем году. Неудачно размножавшиеся четыре самца, в последующие годы не встречены. Все 29 самок, вернувшиеся на участок на следующий, год также гнездились ранее успешно. Восемь неудачно гнездившихся самок не встречались в дальнейшем на участке и его окрестностях. В Нижнем Приобье все 13 вернувшихся в 1982 и 1983 гг. самцов успешно выкормили

птенцов в предыдущий год. В среднее течение Хадьтаяхи на следующий год вернулись 2 самца, один после удачного размножения, другой – после разорения гнезда хищником в предыдущем году (Рябицев, 1993). Возможно, у второго была повторная успешная кладка.

Верность месту предыдущего размножения у успешно гнездившихся птиц значительно выше таковой, взятой для всей совокупности населения весничек контрольного участка на Приполярном Урале. Из 7, благополучно выкормивших птенцов, самцов веснички в 1979 г. вернулись 3, из 9 самок также 3 (42.8 и 33.3 % соответственно). В 1981 г. возврат успешно гнездившихся ранее составил 66.6% самцов (8 из 12), 41.1% самок (7 из 17). В 1985 г. вернулись 35.7% успешно гнездившихся в 1984 г. самцов (5 из 14) и 46.2% самок (6 из 13).

10.2. Дисперсия взрослых птиц.

Степень верности месту размножения может выражаться не только числом возвращающихся особей, но расстоянием от места предыдущего размножения. У ряда видов воробьиных отмечалась большая, по сравнению с самцами, дисперсия самок (Зимин, 1981; 1988; Locke, 1982).

Наши данные по ближней дисперсии размножения относятся к птицам, размножавшимся успешно. Ввиду того, что у части вернувшихся не всегда удавалось определить точное местонахождение гнезд, мы приняли дистанцию между геометрическими центрами демонстрируемых территорий. Корректность такой оценки расстояния обуславливается тем, что гнездо у мелких воробьиных, как правило, находится на территории самца (Nice, 1941; Hinde, 1956). Для самок определяли расстояние между новым и прошлогодним гнездом.

Таблица 38. Дисперсия участка размножения взрослых весничек

Район	Пол	Число птиц, гнездившихся на расстоянии (м) от места размножения в предыдущем году					
		100	200	300	400	500	600
Приполярный Урал	Самцы	23	9	5	1	2	1
	Самки	12	10	4	1	4	2
Нижнее Приобье	Самцы	6	5	2	0	0	0
	Самки	2	1	0	1	0	0

На Приполярном Урале большинство самцов, найденных с кольцами прошлых лет, перемещалось из года в год незначительно. Центры территорий 56.1% самцов сдвигались не более чем на 100 м, а 90.2% их было обнаружено в радиусе 300 м от места предыдущего гнездования. Около 40% самок веснички гнездились на расстоянии до 100 м. от прошлогоднего гнезда. В Нижнем Приобье 46.2% самцов повторно гнездились в радиусе 100 м от прошлого гнезда. Все встреченные на следующий год самки найдены в пределах 400 м от прошлогодних гнезд (табл. 38).

10.3. Оптимальность местообитаний и возрастная структура населения.

На протяжении жизни особь может занимать различные социальные позиции внутри дёма. Ее социальный статус определяется совокупностью многих характеристик. Это возраст, генеалогические связи, физиологическое состояние и другие особенности (Люлеева, 1963; Pincowski, 1979; Zang, 1982). По мнению ряда исследователей, ключевым элементом, определяющим статус организма в сообществе, является возраст (Михеев, 1978; Данилов, 1980; Wiley, 1981), а основным механизмом, определяющим смену одной социальной позиции на другую, у птиц является территориальное поведение (Андриевский, Семенов, 1980. Wiley, 1981). Итогом изменения статуса особи может быть вытеснение в худшие местообитания; качество биотопа размножения особи может служить индикатором статуса (Berndt, Winkel, 1975).

Хорошо выраженный территориальный консерватизм веснички позволил проследить изменение биотопической приуроченности у одних и тех же индивидуумов на протяжении нескольких сезонов размножения. Приуроченность самцов к конкретному комплексу местообитаний растительных ассоциаций выявляли при геоботаническом анализе результатов картирования их демонстрируемых территорий в год мечения и последующие. Биотоп самок описывали по местоположению их гнезд. При этом оптимумом считали биотоп с максимально высокой плотностью гнездования. На Приполярном Урале это вторая надпойменная терраса. При возврате на следующий год после кольцевания, в возрасте старше 1 год 9 месяцев, самцы чаще занимали территории именно в этом биотопе (табл. 39) В Нижнем Приобье наблюдалось аналогичное переселение самцов из субоптимума в оптимум. У самок смена биотопов практически не происходила.

Таблица 39. Доля птиц в оптимальных и субоптимальных местообитаниях, % от общего числа

Район	N, пол	Год мечения		Следующий год	
		Оптимум	Субоптимум	Оптимум	Субоптимум
Приполярный Урал	25 самцов	58.0	42.0	84.0	16.0
	25 самок	68.0	32.0	72.0	28.0
Нижнее Приобье	11 самцов	27.3	72.7	72.8	23.2
	5 самок	40.0	60.0	40.0	60.0

На Приполярном Урале прослежена связь самцов веснички с гнездовым биотопом в течение трех лет, считая год мечения первым. На второй год территории всех четырех самцов располагались в оптимальном местообитании, на третий в оптимуме оставался один самец, территории других сместились с субоптимумом.

10.4. Динамика смены населения.

Скорость оборота населения является фактором, характеризующим с одной стороны условия обитания локальной популяции, с другой – степень соответствия этим условиям ее адапционных механизмов. По мнению ряда авторов, в целом оборот популяций птиц в пределах бореальной зоны увеличивается по направлению с юга на север (Fjldsа, 1965). Одной из наиболее вероятных причин, вызывающих подобное ускорение смены населения в северной части ареала, может быть непредсказуемость и нестабильность климатических условий (Jarvinen, 1979).

Изменение состава населения пеночек опытных участков определялось совокупностью факторов, одним из которых была ежегодно меняющаяся плотность гнездования и, как следствие, разное число впервые размножившихся на участке весничек. Другим важным фактором, определившим состав населения, был их территориальный консерватизм. На Приполярном Урале доля гнездившихся ранее птиц в общем населении участка была неодинакова в разные годы и изменялась у самцов от 14.3% до 53.3%, в среднем за 7 лет – 26%. Доля самок изменялась от 10% до 66.7%, в среднем за 6 лет – 37.7%. Скорость обновления населения, оцененная через невозврат меченых особей, была неодинаковой у самцов и самок и существенно отличалась у самцов веснички из разных точек нашего региона. Из окольцованных за все годы на Приполярном Урале 84 самцов, на второй год вернулось 25.0%, на третий год – 8.3%, на четвертый год – 2.4%. На пятый год ни один из этих самцов не вернулся на прежнее место гнездования, т.е. произошла полная смена населения. Из 84 самок, помеченных в разные годы, на второй и третий год после мечения вернулось 25.0% и 9.5%, на четвертый не вернулось ни одной.

В Нижнем Приобье доля ранее гнездившихся в общем населении участка не определена, но в последующие, после мечения годы перед участком весной и непосредственно на участке летом, пойманы 35 весничек: 13 самок, 22 самца. На второй год после мечения вернулись 12 самок и 20 самцов, на третий год вернулась самка и 3 самца, один из которых вернулся и на 4-й год после первого отлова весной 1978 года. Как и на Приполярном Урале, в Нижнем Приобье население самок обновилось полностью на третий год, население самцов – на четвертый год. На Южном Ямале, в долине Хадьтаяхи, полная смена населения самцов веснички опытного участка произошла за 3 года. Из 22 самцов на следующий год вернулось 2, на третий год население обновилось полностью.

10.5. Факторы, влияющие на территориальный консерватизм пеночек.

Можно выделить несколько основных, зачастую полярных воззрений на причины, определяющие степень территориального консерватизма у мелких воробьиных. Ряд авторов (Nolan, 1966; Freer, 1979; Hotker, 1982) связывают величину возврата только с успешностью гнездования на следующий год. Другие (Ortel, Ojanen, 1979; Паевский, 1985) считают

основным фактором, ответственным за возврат взрослых птиц, их различную годовую смертность. Отдельные исследователи обнаруживали связь уровня возврата с размером выводка, с системой брачных отношений в предыдущий сезон (Kluiver, 1971; Askenmo, 1979; Pisman, 1981), со степенью оптимальности биотопа прежнего места гнездования или с действием зависящих от плотности населения факторов (Lack, 1969). На величину территориального консерватизма могут влиять погодные условия в период миграций. Климатические условия весны, создавая на мигрирующих птиц стойкие «барьеры», вызывают тем самым перераспределение части особей внутри ареала, что может препятствовать возврату птиц на прежнее место размножения.

Как уже отмечалось ранее, на Приполярный Урал возвращались в основном птицы, гнездившиеся в предыдущем году успешно. Величина возврата самок на опытный участок в течение трех разных лет коррелировала с общей успешностью размножения в предыдущий год; возврат самцов в 1984 г. (табл. 40) был ниже, чем в годы с меньшей успешностью.

Таблица 40. Успешность размножения и территориальный консерватизм веснички на Приполярном Урале

Показатель	Годы		
	1979	1980	1984
Успешность размножения, %	58.1	71.4	83.0
Возврат самцов в последующий год, %	15.8	44.4	11.1
Возврат самок в последующий год, %	17.6	25.9	38.5

При определяющем значении для возврата успешности гнездования, изменение этих величин должно быть пропорциональным, что наблюдается в общих чертах у самок и не наблюдается у самцов. Следует отметить, что за все годы успешность размножения на Приполярном Урале изменялась не более чем в два раза, но возврат на следующий год изменялся в 4 раза.

10.6. Возвраты первогодков в район рождения и послегнездовых кочевков.

Уровень возврата первогодков на место своего рождения у перелетных воробьиных птиц меняется в небольших пределах. В Центральной Европе у мухоловки-пеструшки, белой трясогузки, зяблика – 9–15% (Cunio, 1958; Соколов, 1975, 1991). Близкие величины, 1.3–11% были и у других видов (Соколов, 1991).

В 1982 г. в Нижнем Приобье визуальный поиск индивидуально меченых птиц на площади 83 га и облов большей части этой территории паутинными сетями в течение всего сезона размножения позволил обнаружить подавляющее большинство вернувшихся на место вылупления весничек родившихся в 1981 г. Мечение птиц цветными кольцами

при тщательном поиске позволяло выявить практически всех вернувшихся птиц. Особи, меченные алюминиевыми кольцами, полностью никогда не вылавливались. Из 220 весничек, меченых цветными кольцами (142 помечены перед вылетом из гнезда, 78 – при послегнездовых кочевках) в 1982 г., было найдено гнездящимися 5 особей (2.3%). Из них 2 самца и 1 самка были окольцованы в гнездах и 2 самки окольцованы при кочевках. Из 62 весничек, окольцованных в гнездах в 1978–1980 гг. в последующие годы на участке пойман 1 самец (1.6%); из 1697 молодых, пойманных сетями и ловушкой в период кочевок, в последующие годы пойманы 6 птиц (0.004%). На Приполярном Урале кольцевали цветными кольцами, только гнездовых птенцов. Из 210 слетков в последующие годы на участок, площадью 87 га никто не вернулся.

10.7. Распределение вернувшихся первогодков в пространстве и по комплексу растительных ассоциаций

Величина возврата птиц непосредственно на место своего рождения, как правило, значительно меньше, чем в его ближайшие окрестности. Это было отмечено еще Шенком (Shenk, 1929, цит. по Поливанову, 1957), Кенди (Kendeigh, 1941), Лёрлем (Lohrl, 1959). Дистанция, на которой отмечалась наибольшая встречаемость вернувшихся молодых птиц, по-видимому, видоспецифична и для разных видов колеблется от 0.3 км до 10 км (Christiansen, 1981; Соколов, 1991).

В Нижнем Приобье ни одна из вернувшихся молодых весничек не загнездилась ближе, чем на 300 м от родного гнезда или места мечения в предыдущие годы. Несмотря на относительно равномерное распределение по участку мечения в 1981 г. и равномерное обследование территории в 1982 г., большинство вернувшихся молодых птиц найдены гнездящимися ближе к ее границам. Два самца и самка весничек, меченых в 1981 г. в гнезде, на следующий год размножились в 930, 1080 и 950 м от прошлогодних родительских гнезд. Две самки, родившиеся в 1981 г. за пределами участка и окольцованные цветными кольцами в период кочевок, на следующий год гнездились в 350 и 1080 м от места поимки. Из этих птиц 1 загнездилась к востоку, 4 – к западу и юго-западу от места вылупления или поимки. Поскольку с юго-востока участок был ограничен рекой, общее направление дисперсии было: вверх по долине Оби. Из 5 вернувшихся в 1982 г. птиц, 3 загнездились на склоне плакора, 1 – на надпойменной террасе, 1 – в предплакорном комплексе. Две «гнездовых» веснички (самец и самка) остались на склоне, 1 самец из надпойменной террасы поднялся в предплакорный комплекс. Из «негнездовых» птиц 1 самка загнездилась в биотопе мечения (терраса), вторая из террасы поднялась на склон. Поскольку, исходя их плотности гнездования, оптимальным биотопом является предплакорный комплекс растительных ассоциаций, вселиться в него

смог только один первогодок. Как уже показано выше, в оптимальных биотопах преобладали птицы в возрасте старше года, т.е. вернувшиеся после размножения в предыдущем году

10.8. Филопатрия в разных точках ареала.

До сих пор изучена недостаточно, что связано как с трудностями поиска птиц, вернувшихся в район рождения, так и с методической несовместимостью результатов разных исследователей. Сравнение реального возврата молодых птиц на место своего рождения в разных точках ареала важно для понимания закономерностей популяционных процессов.

Как видим из таблицы 41 верность месту рождения у молодых весничек в разных точках ареала была относительно постоянна и изменялась у птиц, помеченных гнездовыми птенцами, не более чем в 3 раза. Верность месту послегнездовых кочевков отличалась в 3.4 раза. Средний возврат в район выплупления по всем 6 точкам – 4.7 ± 0.81 %, из окольцованных на кочевках – 4.2 ± 0.67 %, т.е. равный.

Относительно небольшие вариации величины филопатрии по ареалу, казалось бы, не дают оснований предполагать широтной изменчивости показателя. Но приведенные в таблице 5 данные получены с применением разных методик, что могло отразиться на абсолютной величине результатов. Отлов птиц паутиными сетями, рыбачинскими ловушками и визуальный поиск птиц с цветными кольцами из-за разной уловистости может дать разный процент возврата молодых. Часть различий можно нивелировать подбором сравнительного материала. Из приведенных в таблице результатов наиболее сходными с нашими данными образом получены результаты Чарнецкого (Czarnecki, 1975) по Польше и Л.В. Соколова с соавторами (1986) по Приладожью. Как и в нашем случае, контроль возвратов осуществлялся сочетанием отловов сетями, отловов у гнезд и визуальными наблюдениями. Другим фактором, оказывающим большое влияние на число обнаруженных птиц, является размер контролируемой территории. Если предположить, что в идеальном случае всех молодых, вернувшихся на следующий год, можно встретить на территории конечного размера, то чем больше будет контролируемый участок, тем выше будет в конечном итоге (до известного предела) процент возврата молодых. Для участков разного размера избежать такого несоответствия можно путем подсчета величины возврата на площадь 1 км². При этом подразумевается, что распределение вернувшихся птиц по контрольной территории мало отличается от равномерного.

Пересчитаем результаты Чарнецкого (Czarnecki, 1975) с учетом упомянутых допущений. По его данным из 100 молодых весничек, окольцованных на послегнездовых кочевках, назад вернулось 2,4% особей. При годовом уровне смертности в 70% (Лапшин,

1981; Соколов, 1981) число этих особей следует относить не к 100 птицам, а к 30, пережившим миграции и зимовку. Реальный возврат на участок 11 га будет 8%. Опытный участок Чарнецкого меньше 1 км² в 9.2 раза. Для вычисления величины возврата следует 8% умножить на коэффициент 9.2% - получаем 73.67%. Такое количество от всех окольцованных в послегнездовое время и переживших зиму весничек возвращается на опытный участок 1 км².

Таблица 41. Возврат молодых весничек на место рождения в разных точках ареала (% от числа меченых птиц)

Район и площадь контрольной территории	Вернулось птиц			Источник данных
	Из меченых в гнездах	Из меченых на кочевках	Всего из меченных	
Польша, 11 га	-	2.4	-	Czarnecki, 1975
Южная Англия	-	-	13.0	Lawn, 1982
Куршская коса, 200 га	-	2.5	-	Соколов, 1976
Куршская коса, 200 га	6.0	5.0	5.5	Соколов, 1981 б
Куршская коса, 200 га	6.1	6.4	6.3	Соколов и др., 1986
«Гумбарницы», Приладожье 150 га	6.3	4.7	5.5	Соколов и др., 1986
«Маячино», Приладожье, 25 га	2.2	4.4	3.3	Соколов и др., 1986
Карелия	5.6	1.9	3.8	Лапшин, 1981а
Приполярный Урал, 87 га	0	0	0	Наши данные
Нижнее Приобье, 83 га; 1982 г.	2.1	2.6	2.4	Наши данные

Рассчитывая подобным образом возврат весничек, окольцованных на кочевках в Приладожье и в долине Нижней Оби, мы получили соответственно 58,8% и 10,4% реального возврата на 1 км², т.е. к северу возврат снижается. О снижении уровня возврата к северу свидетельствуют и данные стационара Кожим. Из достаточно большого числа птиц (n=210) меченых цветом, при тщательных поисках никто не встречен.

В Октябрьском, с учетом эффективности отлова в 20% (вычислена по возвратам одних и тех же птиц на участок в течение двух из трех лет регистраций) и 70%-й смертности первогодков возврат «негнездовых» составил 0,35%. Причем, из весничек, окольцованных в первую декаду с момента появления птиц в сетях, вернулось 1,1%, во вторую декаду – 0,8%. Птиц, окольцованных позднее, мы не ловили.

10.9. Формирование связи с территорией будущего гнездования.

Л.В. Соколов (1976;1981 а, 1991) специально изучавший данное явление, пришел к выводу, что на Куршской косе у веснички связь с будущей территорией её первого гнездования (импринтинг) образуется в возрасте 30–40 дней. В нашем районе (см. выше)

по результатам отловов птиц, окольцованных в гнездах и наблюдений за птицами, мечеными цветными кольцами, почти 90% молодых покидают гнездовой район до 28-дневного возраста, в составе выводка или немедленно, после его распада. Остальные 10% до – 30–32-дневного возраста. Поскольку в гнездовой район возвращается почти треть выживших к следующему году птиц местного происхождения, значит в их число входят особи, покинувшие участок в 26–28 дней; соответственно, в этом возрасте образуется связь с территорией. Из 4 гнездовых весничек, вернувшихся в наш район на следующий год, в год мечения, одна поймана в возрасте 21 день, вторая – в возрасте 26 дней. Птицы, окольцованные в послегнездовой период и вернувшиеся на следующий год, в день мечения, исходя из среднесезонной даты вылупления, имели возраст 23, 24, 25, 28 и 35 дней, причем у последней птицы по состоянию оперения действительный возраст был 30 – 32 дня. Таким образом, у северных весничек связь с территорией будущего гнездования образуется в 26–32 дня, т.е. раньше, чем в Прибалтике.

FOR AUTHOR USE ONLY

11. ПОСЛЕГНЕЗДОВЫЕ КОЧЕВКИ

Послегнездовые кочевки начинаются с уходом слетков из гнезда и заканчиваются с началом активного пролета в направлении мест зимовки. После вылета связь молодых птиц с территорией постепенно усложняется. До распада выводка ее осуществляют взрослые птицы, собирающие корм для следующих за ними слетков, связь носит пассивный характер. Распадение семейной группировки способствует установлению активной связи с территорией, особь оценивает свое положение в пространстве в соответствии с наследственной программой и опытом, приобретенным в период следования за взрослыми птицами. Важным событием этого периода является послегнездовая дисперсия (Мальчевский, 1969; Бардин, 1977; Соколов, 1991). По окончании дисперсии птицы осуществляют трофические перемещения, которым А.В. Михеев (1961, 1964) присвоил главную роль в послегнездовых кочевках. Учитывая, что у многих видов дисперсия свойственна не всем особям популяции и краткость периода дисперсионного разлета (Рыжановский, 1997), с выводами А.В. Михеева можно согласиться. Поскольку в ходе выкармливания птенцов определенная часть корма на гнездовом участке выедается, птицы в послегнездовое время активно перемещаются по территории в поисках участков и биотопов, мало посещаемых в гнездовое время и биотопов, где максимумы появления корма приходятся на позднелетние сроки.

11.1. Кочевки в гнездовом районе.

Массовый вылет слетков из гнезд в Нижнем Приобье при ранней весне приходится на начало второй декады июля, при поздней – на конец второй декады – начало третьей. На Приполярном Урале вылет начинался немного раньше, на Южном Ямале – несколько позднее.

Не потревоженные наблюдателем слетки весничек покидали гнезда в 14–15-дневном возрасте, в среднем 13.9 ± 0.15 суток ($n = 30$). Их вес достигал 8–10 г и позднее практически не увеличивался до начала миграционного ожирения. Рулевые и маховые к моменту ухода из гнезда вырастают на $2/3$ полной длины, поэтому слетки весьма уверенно летают. При этом они держатся или высоко над землей или в густых кустах и в сети высотой 2 м почти не попадают до 18–20-дневного возраста. К этому моменту полетные перья рост прекращают (чехлики опадают к 28 дню), птицы начинают уверенно летать и искать корм.

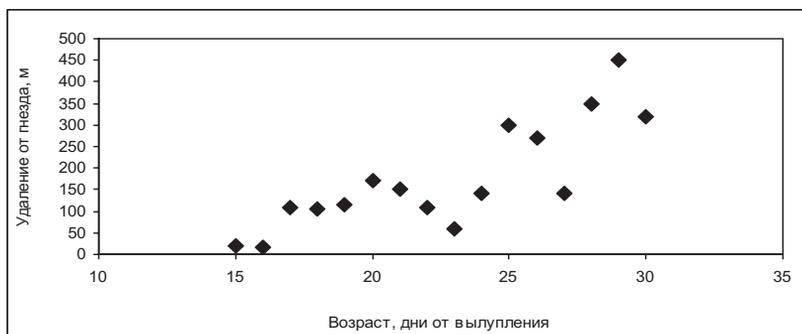


Рис. 15. Среднее удаление слетков от гнезда по 86 регистрациям

Первые дни после ухода слетков из гнезда выводок держится вместе, затем обычно делится между самцом и самкой. Из 11 контрольных выводков разделились 9 через 3–6 дней, в среднем через 4.2 ± 0.5 дня после оставления гнезда. В дальнейшем состав птенцовых групп оставался постоянным до полной самостоятельности молодых птиц. Кочевки в составе выводка или части его проходили на весьма ограниченной территории в окрестностях гнезда. По 10 выводкам площадь ее составила 4.6 ± 0.2 га (Шутов, 1986). Участки, по которым кочевали отдельные выводки, значительно, иногда на 90%, перекрывались. Первые четыре–пять дней после вылета слетки были малоподвижны и редко удалялись от гнезда более чем на 50–100 м, затем удаление возрастало (рис 15). На Приполярном Урале удаление от гнезд в возрасте 15–19 суток составляло 68.3 ± 7.3 м ($n = 23$), в Приобской лесотундре – 111.5 ± 26.9 м ($n = 20$). К возрасту 20–24 суток на Приполярном Урале и в Приобской лесотундре удаление от гнезд достигло 143.3 ± 14.4 м ($n = 18$) и 167 ± 20.1 м ($n = 55$) соответственно. Ко времени распада выводков в возрасте 26–28 суток удаленность весничек от гнезд на Приполярном Урале составляла 241.3 ± 18.5 м ($n = 15$), в Приобской лесотундре – 268 ± 30.9 м ($n = 48$). Достоверной разницы в масштабах послегнездовых перемещений между Приполярным Уралом и Приобьем не отмечено. Увеличение радиуса подвижности слетков в зависимости от их возраста по пятидневкам достоверно на уровне $P \leq 0.05$.

Взрослые птицы переставали кормить слетков в возрасте молодых 24–28 дней; подвижность молодых резко возрастала и к возрасту старше 32 дней практически все они улетали за пределы опытного участка (рис. 16.). Максимальное количество (46%) гнездовых весничек исчезли в возрасте 24–26 дней, последняя птица поймана в возрасте 35 дней.

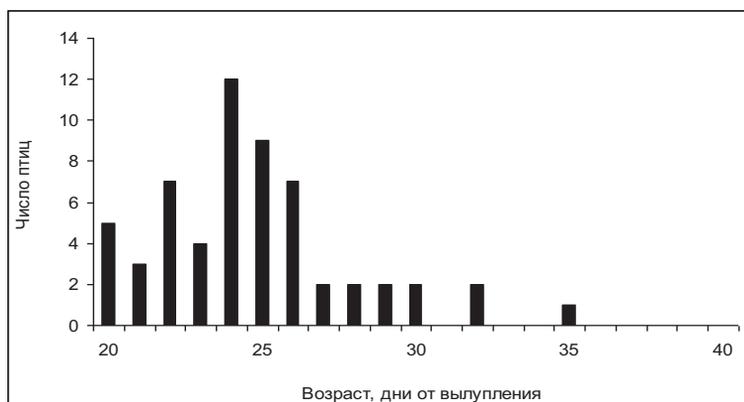
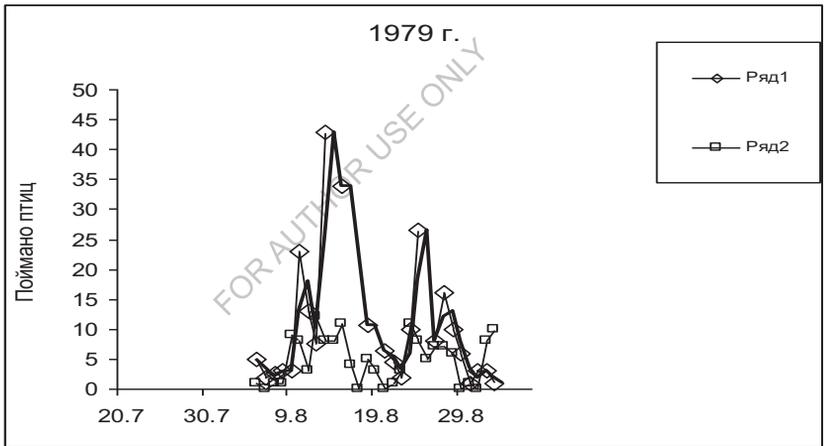
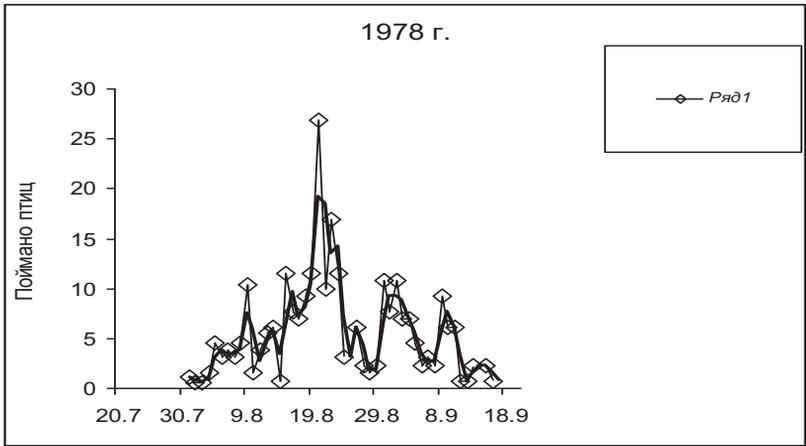


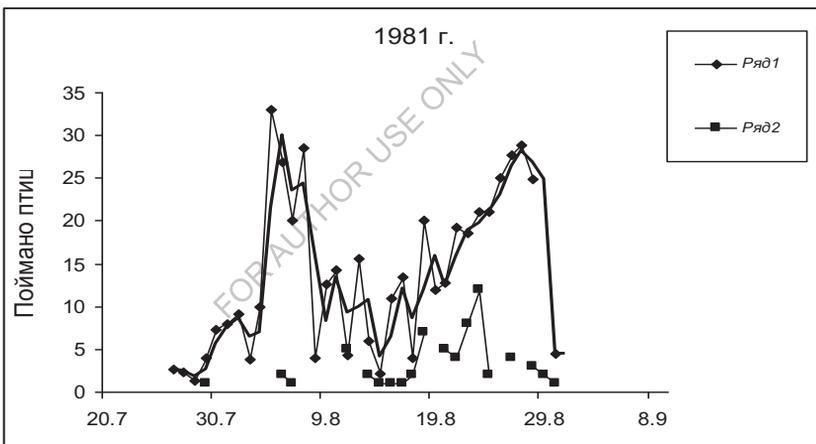
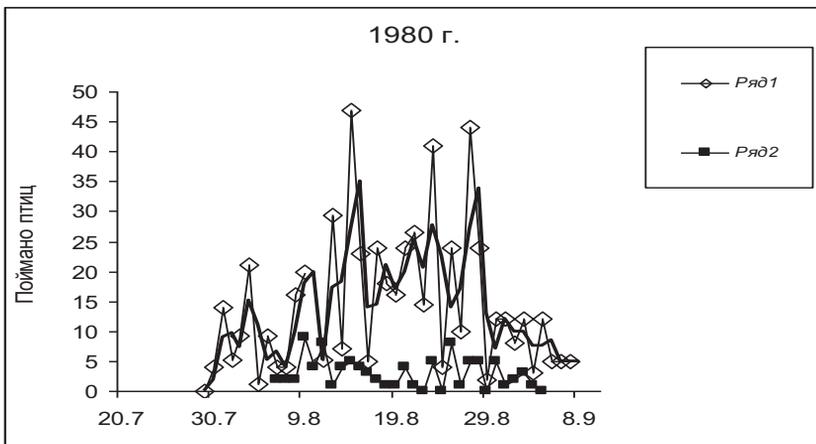
Рис. 16. Возраст ухода из гнездового района молодых весничек (n = 58)

На Куршской косе и в Приладожье веснички покидали гнездовой район существенно позднее, наибольшее число птиц перестает встречаться в возрасте 30–40 дней (Соколов и др., 1986). На Куршской косе 2% весничек держались в районе гнезда до 60-дневного возраста; в Приладожье 5% птиц оставались в районе гнезда до 55-дневного возраста; в Англии в районе гнездового участка отлавливали весничек через 58 дней после вылупления (Norman, Norman, 1985). Средняя продолжительность пребывания птиц в районе гнезда после вылета на Куршской косе – 24 ± 1.5 , в Приладожье – 23 ± 1.4 , в Нижнем Приобье – 10.9 ± 0.8 дня. Сокращение этого периода в Заполярье, по сравнению с Карелией и Прибалтикой, высоко достоверно.

11.2. Кочевки за пределами гнездового района.

Молодые веснички начинали залетать в сети в конце июля, через 20–27 дней после начала вылупления. В большую ловушку пеночки начали заходить через 3–5 дней после поимки первой веснички сетью. Сети стояли на первой надпойменной террасе, в смешанном с полянами низкорослом лесу, ловушка стояла на берегу протоки, перед полосой прибрежных ивняков. Из года в год достаточно четко наблюдались 2 периода увеличения числа птиц в сетях (рис. 17).





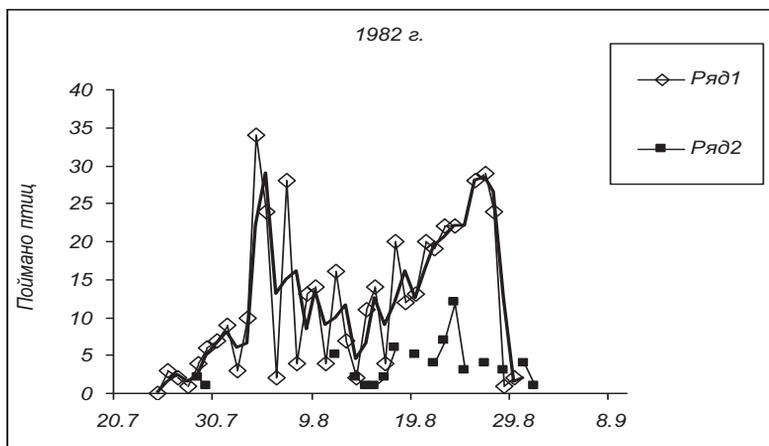


Рис. 17. Динамика отловов весничек сетями (1, птиц/100 м) и ловушкой (2) в разные годы. В 1979 г. отлов сетями начался с опозданием. Линия аппроксимирующей кривой проведена по отловам сетями.

Первый период связан с послегнездовыми кочевками молодняка, второй – с началом движения молодых и взрослых пеночек в направлении зимовок. В ловушке веснички появлялись преимущественно во второй период, и на рисунках его достаточно четко видно. Но в 1979 г. был выражен и первый период. Сетями максимальное количество птиц поймано в 1980 г., минимальное – в 1978 г.; ловушкой – в 1979 и 1980 гг. соответственно. При пересчете на 100-метровую линию сетей в 1978 г. поймано 4.27 птиц/сутки; в 1979 г – 7.77 птиц/сутки; в 1980 г. – 12.65 птиц/сутки; 1981 г – 9.67 птиц/сутки, в 1982 г – 12.1 птиц/сутки. Ловушкой, в среднем за сутки, поймано в 1979 г. – 4.08 птицы, в 1980 г – 1.51 птицы, в 1981 г. – 2.62 птицы, в 1982 г – 3.07 птицы. Выявлена высокая положительная, но недостоверна корреляция ($r = 0,68$) числа пойманных сетями птиц с плотностью гнездования на участке (рис. 18). Корреляция плотности гнездования с отловами ловушкой также была положительная, но не высокая ($r = 0,41$).

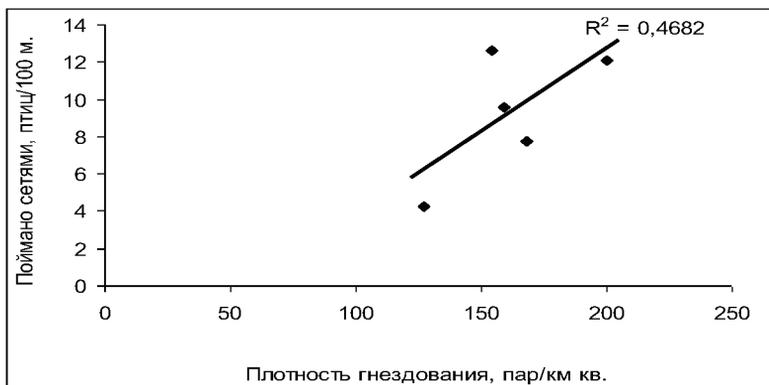


Рис. 18. Связь среднесуточного количества птиц, пойманных сетями в нижней части контрольного участка, в послегнездовое время с плотностью гнездования в 1978 – 1982 гг.

Из 1956 окольцованных за 1978–1982 гг. молодых весничек повторно поймано 102 (5,2%); в 1978 г. – 43 (12,8% от числа окольцованных), в другие годы доля «повторов» была существенно ниже – от 1,6 до 4,8%. Повторно отлавливались преимущественно птицы, помеченные в первой половине августа. На контрольном участке они находились от 1 до 17 дней, в среднем $4,0 \pm 0,3$ дня ($n = 102$). Среднедекадная за все годы длительность нахождения маркированных весничек на участке в течение августа менялась незначительно. В 1978 г., когда таких птиц было достаточно много ($n = 42$), через две недели, после отлова первой молодой веснички, отмечен период длительной остановки части птиц на участке, максимально – на 15 дней, в среднем – 12 дней (рис. 19). Возраст этих птиц, исходя из средних дат выплупления, был 35–40 дней. В 1981 г., несмотря на максимальное за все годы число сетей и работу ловушки повторно пойманных птиц было меньше ($n = 33$). На участке они находились не более 9 дней. Также через две недели после начала отловов, в возрасте 35–40 дней, птицы останавливались на участке более продолжительное время, чем неделей раньше и позднее, но отличия были не достоверны. Подобное небольшое возрастание периода пребывания на участке отлова в середине августа наблюдали и в другие годы. Это позволяет считать, что после начала дисперсионного (натального) разлета веснички не перемещаются непрерывно по лесотундре, но останавливаются на одну – две недели на локальной территории. К тому же в этот период птицы заменяют часть гнездового наряда. Полету небольшая по полноте линька не препятствует, но потребность в корме возрастает, что требует остановки в богатых насекомыми биотопах.

Интересно, что веснички, пойманные в третьей декаде августа, т.е. на начальных этапах миграции, могут также остановиться на период 2–8 дней (рис. 20). Но поскольку такие веснички активно линяли, это предположительно были особи из поздних (повторных) выводов. Несмотря на короткий световой день, стимулирующий включение в миграцию, птицы останавливались на участке. Или остановка после начала дисперсионного разлета включена в программу годового цикла или снижение подвижности является следствием линьки.

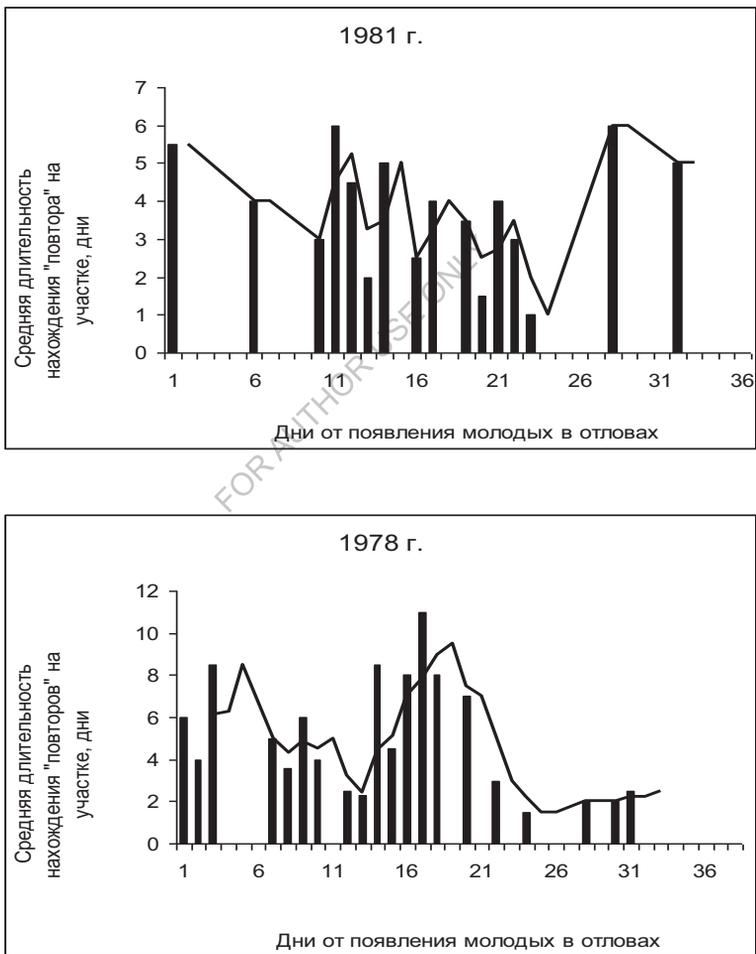


Рис. 19. Продолжительность нахождения меченых молодых весничек на контрольном участке в отдельные годы. Линия аппроксимирующей кривой проведена по 2-м точкам.

11.3. Динамика населения весничек в послегнездовое время на стационаре Октябрьский.

На основании представленных выше материалов поведение молодых весничек с началом самостоятельной жизни представляется следующим: в возрасте 28–32 дня особь покидает район вылупления, включаясь в дисперсионный разлет. Вероятно, при этом нет явного доминирования направления, т.к. в конце июля–августе на Полярном Урале птицы встречаются даже в горной тундре, где их нет в июне. Период дисперсии длится не более декады и заканчивается периодом оседлости продолжительностью 10–15 дней для завершения линьки. Затем начинается постепенное, с кратковременными остановками, движение птиц в направлении зимовок. На локальной территории процесс изменения населения весничек выглядел следующим образом (рис. 20).

В 1978 г. на участке отлова площадью 8 га обнаружено 11 помеченных в гнездах весничек и окольцовано 328 молодых птиц, из которых 42 (12.8%) пойманы повторно. В течение первой декады августа на контрольной территории в разные дни находилось 12–17 птиц, помеченных ранее; во второй декаде – 6–18 и в третьей декаде – 4–9. В связи с поздним гнездованием слетки начали покидать гнезда после 23.07; до конца месяца гнезда покинули 75% птенцов, вылет остальных растянулся еще на декаду. В течение всей первой декады августа мы отлавливали преимущественно птиц, родившихся на участке и в его окрестностях, т. к. среди пойманных были веснички, помеченные в гнездах.

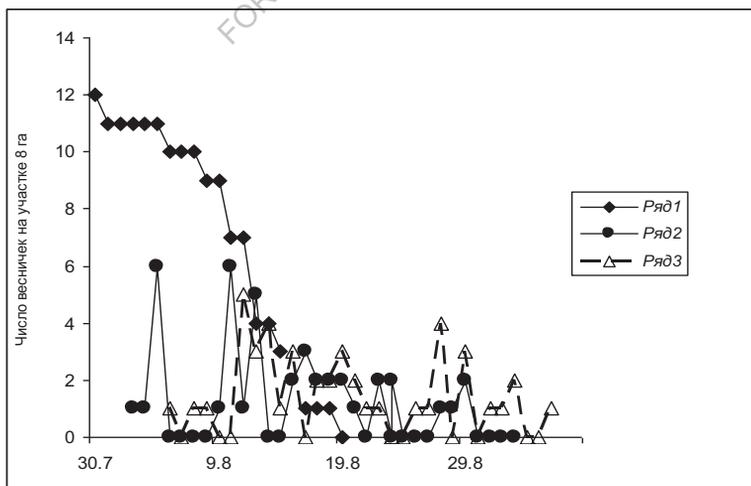


Рис. 20. Динамика отлета с участка гнездовых (1) весничек; появления (2) и отлета (3) негнездовых весничек в 1978 г.

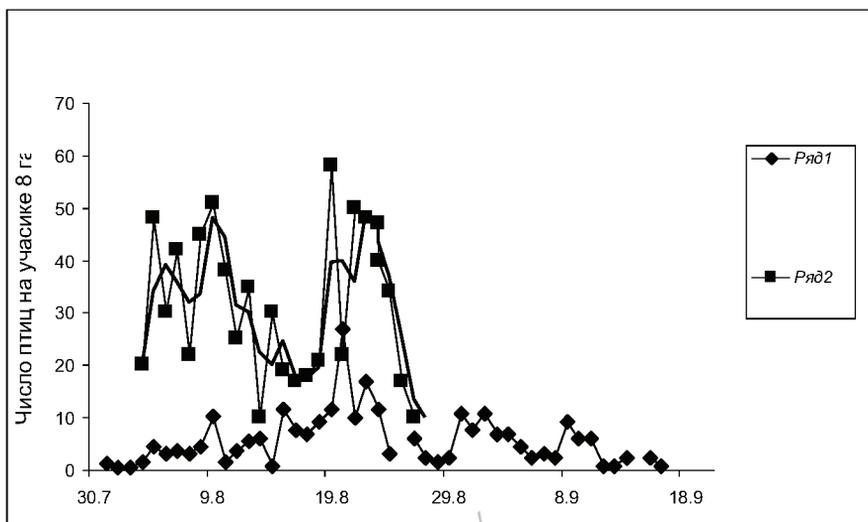


Рис. 21. Динамика отловов весничек сетями (1, птиц/100 м/сут.) и численность весничек на участке 8 га (2) в 1978 г. Линия аппроксимирующей кривой численности проведена по 2-м точкам.

Численность птиц на участке отлова (рис. 21), определенная методом "мечение – повторный отлов" (Рыжановский, 1984), постепенно возрастала, достигнув максимума 9.08 – 51 ± 19 пт./8 га, затем началось снижение с минимумом 14.08 – $10.5 \pm 1,7$ пт./8 га. Поскольку одновременно со снижением численности с участка исчезли все гнездовые веснички, можно предположить, что начался дисперсионный разлет. Об этом же свидетельствуют даты появления и отлета с участка особей, помеченных в послегнездовое время. Из 20 весничек, окольцованных в период с 31.07 по 13.08, 12–15 птиц покинули наш район одновременно с "гнездовыми" птицами не позднее 14.08. Они находились на контрольном участке до 10 дней (1 птица), в среднем 6.4 ± 1.1 дня ($n = 14$).

Птицы, появившиеся на участке на спаде численности, с 10 по 14.08, находились на контрольной территории 2–8 дней, в среднем 3.3 ± 0.6 дня ($n = 11$). Видимо, меченые веснички, покинувшие участок на подъеме волны, это включившиеся в дисперсию местные птицы из ненайденных нами гнезд, а меченые веснички, окольцованные на спаде, – это также дисперсирующие особи из-за пределов нашей территории, поэтому на участке они долго не задерживались. Период дисперсионного разлета продолжается 5–10 дней.

Свидетельством его окончания служит появление птиц, надолго задерживающихся на участке. Малая полнота линьки, характерная для этих птиц, возможно, и не требует прекращения движения, но, тем не менее, среди птиц, появившихся со второй волной (максимальная численность $20.08 - 58 \pm 24$ ос./8 га), в период с 16 по 28.08 повторно поймано 14 особей (9.1%), пробывших на участке от 1 до 17 дней, в среднем 7.6 ± 2.0 дня, причем 6 птиц находились там до конца августа – начала сентября. Но если первая волна увеличения численности была в основном следствием подъема на крыло местных птиц и частично следствием перераспределения выводков, то вторая волна отражает движение птиц.

Они появляются там, где веснички редко гнездятся, поэтому обилие птиц в пойме снижается, сокращается длительность нахождения птиц в месте отлова. По завершении дисперсионного разлета птицы концентрируются в богатых кормом биотопах и останавливаются в них на некоторое время, численность весничек в пойме вновь возрастает. Следует отметить в качестве подтверждения сказанного, что две последовательные волны повышения числа птиц в сетях и ловушке через 30–35 и 45–50 дней после начала вылупления мы регистрировали в течение всех лет наблюдений.

Материалы по повторным отловам последующих лет малочисленны, но в целом они подтверждают выводы, сделанные для 1978 г. В 1981 г. в районе отлова после вылета птенцов из гнезд находилось 63 маркированных сетка, но непосредственно на участок расположения сетей вышло 12; из них 11 перестали встречаться через неделю, на подъеме первой волны. Негнездовые веснички в период активного дисперсионного разлета, во второй и третьей пятидневках августа, находились на контрольной территории меньшее время – 2.9 ± 0.4 дня ($n = 19$), чем птицы, меченные во время распада выводков – 3.7 ± 0.6 дня ($n = 10$) и после окончания дисперсии – 5.0 дня ($n = 3$). Тенденция к сокращению длительности пребывания маркированных весничек, появившихся на участке на спаде первой волны, наблюдалась также в 1979 и 1980 гг. Поэтому, несмотря на отсутствие статистически достоверных отличий в длительности пребывания меченых птиц в контрольном районе на разных этапах кочевок, мы считаем, что представленная выше модель отражает действительность.

12. ГОДОВОЙ ЦИКЛ ЛИНЕК

В годовом цикле веснички две линьки – постювенальная у молодых, послелетничная у взрослых птиц на местах гнездования; предлетничная у неполовозрелых и взрослых особей в области зимовки (Лапшин, 1990). Для процесса смены перьевого наряда веснички характерна достаточно выраженная географическая изменчивость.

12.1. Формирование юношеского оперения.

Птенцы веснички вылупляются с небольшим количеством эмбрионального пуха на голове и плече. К началу третьего дня в коже в виде пигментированных участков намечаются контуры основных птерилий. Трубочки перьев на этих участках, в том числе трубочки рулевых и маховых, проступают через кожу на 4–5-й дни жизни. Зачатки перьев глазного и ушного отделов головной птерилии, поствентрального отдела брюшной птерилии, анальной птерилии появляются над кожей на 6–8-й дни жизни. На крыле первыми проступают через кожу (на 4–5-й дни) трубочки больших и средних верхних кроющих второстепенных маховых, днем позднее начинается рост малых верхних кроющих второстепенных маховых, карпального кроющего, кроющих крылышка, верхних и нижних кроющих кисти, нижних кроющих третьестепенных маховых и кроющих низа плеча. У части контрольных птенцов на 7–8-й дни жизни появляются над кожей большие и средние нижние кроющие маховых, верхние и нижние кроющие пропатагиальной складки, маргинальные кроющие, у других эти перья вырастают после ухода из гнезда. На 8–10-й дни начинается разворачивание опахал рулевых, маховых, кроющих головы, груди и спины. К 12-му дню жизни растущее перо покрывает все отделы птерилий, маховые и рулевые выросли более чем на 2/3 длины.

К моменту вылета слетка из гнезда, в возрасте 13–14 дней, все начавшие формирование перья находятся в стадии активного роста, и в это же время начинается рост второй партии юношеских перьев. Это явление называют дорастанием (Рымкевич, 1976). Растут периферические ряды кроющих брюшной, спинной, плечевой, бедренной и других птерилий, часть кроющих нижних крыла. Начинается дорастание появлением перьев в месте прикрепления больших нижних кроющих первостепенных и второстепенных маховых в возрасте 12–14 дней. К 25-дневному возрасту, часто до начала линьки, эти перья рост заканчивают. В возрасте старше 15 дней начинается дорастание периферических рядов спинной птерилии; в возрасте старше 18 дней начинается дорастание на плечевой и бедренной птерилиях. На плече, в период дорастания, формируются 2 ряда перьев – внешний и внутренний, по отношению к двум рядам, выросшим в гнезде. Это же наблюдается и на бедренных птерилиях. В связи с небольшими размерами птерилий

дорастание продолжается короткое время и заканчивается к 30-дневному возрасту. Число перьев, дорастающих на спине, велико (до 4-х рядов), поэтому заканчивается оно к 40-дневному возрасту и совмещается с линькой. Позднее всего, в возрасте около 20 дней, начинается дорастание на брюшной птерилии. В связи с большим количеством перьев (до 4-х рядов) дорастание продолжается до 35–40-дневного возраста и всегда совмещается с линькой. В частности, у веснички 30-дневного возраста в грудном отделе брюшной птерилии одновременно наблюдается рост и разворачивание трубочек центральных рядов и заканчивается дорастание периферических рядов кроющих. Аптерии начинают зарастать в возрасте 20–25 дней, заканчивают к 40-дневному возрасту.

Н.В. Лапшин (1990) для весничек Северо-Запада России отметил следующие особенности дорастания. Совпадает с началом линьки, у особей из ранних выводков начинается на разных отделах в возрасте 15–25 дней, у поздних – в 11–15 дней. Аптерии начинали зарастать у ранних слетков с 26–28 дневного возраста, у поздних – с 11–13-дневного возраста. В Нижнем Приобье под наблюдением птиц из поздних гнезд не было, сроки дорастания птиц из гнезд обычных сроков не отличаются от весничек Приладожья. Не найдено отличий и в полноте дорастания.

13.2. Постювенальная линька.

Пеночки – веснички, пойманные сетями и ловушками на Полярном Урале и в Нижнем Приобье, заменяли выросшие в гнезде перья головной, брюшной, спинной, бедренной, голенной и анальной птерилий. Из кроющих хвоста линяет только часть перьев, и не у всех птиц (табл. 42). В долине Соби в 1977 г. кроющие хвоста заменились почти у половины осмотренных особей, а на стационаре Октябрьский доля таких птиц в разные годы колебалась от 0 до 20%. На крыле у весничек обычно заменяются нижние кроющие пропатагиальной складки. На Северо-Западе России полнота линьки несколько больше: верхние и нижние кроющие хвоста у 60–70% птиц (Лапшин, 1990), а у части птиц (процент не указан) отмечена линька средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых, верхних и нижних кроющих пропатагиальной складки. Еще больше полнота линьки у весничек из Западной Европы. В Англии (Snow, 1967; Norman, 1981) веснички заменяют все кроющие рулевых, малые, средние и часть (проксимальные) верхние кроющие второстепенных маховых. Отмечен случай замены маховых крылышка. В Германии линька такой же полноты или несколько меньше, т.к. E. Gwinner (1969) указывал, что веснички заменяют кроющие туловища и часть кроющих крыла. Таким образом, наблюдается сокращение полноты к северо-востоку или к северу, или это подвидовые отличия. К сожалению, нет данных по полноте постювенальной линьки веснички как в Скандинавии, так и на юге Западной Сибири.

Весь процесс постовенальной линьки весничек в Нижнем Приобье удастся разбить на 5 этапов-стадий. На 1-й стадии наблюдается появление пеньков новых перьев центральных рядов грудной птерилии, и иногда в межлопаточном отделе спинной птерилии. На 2-й стадии появляются пеньки растущих перьев на всей спинной птерилии, на плечевой и бедренной птерилиях. На этой же стадии, ближе к концу, может начаться линька на головной, голенной и анальной птерилиях. Третья стадия характеризуется линькой всех участвующих в ней отделов, в том числе кроющих хвоста. Если они линяют, то преимущественно на этой стадии. К концу стадии зарастают аптерии. На 4-й стадии, все участвующие в линьке отделы, кроме брюшной и спинной птерилий, покрыты развернувшимися кисточками перьев, на 5-й стадии разворачиваются перья на груди, спине, иногда на голове, плече (табл. 42). Н.В. Лапшин (1990) для весничек Северо-Запада выделил 6 стадий в связи с участием в линьке кроющих крыла, при такой же последовательности.

В Германии (Gwinner, 1969; Gwinner et al. 1971) веснички, родившиеся в середине мая, начинали линьку в возрасте 28–30 дней, веснички, родившиеся в конце мая – начале июня, начинали линьку в 35–46 дней. Птицы из выводка конца июля начали линьку в 44–46 дней. Средние возрастные показатели следующие: начало 37 ± 6.0 дней, окончание – 68 ± 5.8 дней, длительность – 31 ± 3.9 ($n=13$). При фотопериоде 12С : 12Т у первогодков, выкормленных с 6–11-дневного возраста, постовенальная линька начиналась на 10 дней раньше и заканчивалась на 20 дней раньше, чем при фотопериоде 18С : 6Т.

В Приладожье (Лапшин, 1990) в природе веснички, начинающие линьку, на первой стадии, отлавливались в возрасте 24–32 дня (27.1 ± 0.3 дня), на второй стадии – в 26–38 дней (29.1 ± 0.4 дня). Соответственно, возраст начала линьки у весничек этого региона можно определить в 24–32 дня. На последней, 6-й стадии птицы пойманы в возрасте 52–59 дней, в среднем 57.0 ± 1.4 дня. Линька вольерных птиц заканчивалась в 58–66 дней, в среднем 61.5 ± 1.7 дней, длилась 28–36 дней, в среднем 31.2 ± 2.2 дней.

В Нижнем Приобье в послегнездовой период поймано 19 окольцованных в гнезде весничек. Возраст птиц не начавших линьку, но с активно дорастающими перьями: 15, 15, 16, 21, 21, 21, 21, 22, 22, 25, 25 дней. На первой стадии пойманы веснички в возрасте 25, 28, 28 дней, на второй стадии – 27, 27, 27, 28, 29 дней. Отсюда, возраст начала линьки северных весничек 25–30 дней, общий с весничками Приладожья, но отличается от весничек Западной Европы. Весничек, не приступивших к линьке, отлавливали – в течение 15–20 дней, до середины–конца второй декады августа, примерно такое же время длился период вступления в линьку. На средних ее этапах веснички встречались 35–45 дней, а на последней стадии – 15–20 дней. По уравнениям регрессии линька начиналась через 26–32

дня после вылупления, длилась в разные годы 23–31 день и заканчивалась в конце августа – начале сентября (табл.43). Длительность линьки – в 23 дня мы считаем заниженной, т. к. с началом отлова в этот год (1980) мы несколько опоздали, средняя длительность линьки в другие годы совпадала с индивидуальной длительностью линьки вольтерных птиц (см. ниже). Следует отметить связь среднесезонной длительности линьки со сроками ее начала: в раннем 1977 г. линька начиналась в конце июля и длилась 31 день; в позднем 1978 г. она началась в середине августа и длилась на 6 дней меньше; фенологически средний 1979 г. характеризуется и средней длительностью линьки. Бесспорно, это связано с фотопериодическими условиями, в которых проходит линька – в 1978 г. замена оперения началась при таких условиях, при каких в 1977 г. она заканчивалась.

Таблица 42. Схема постювенальной и послебрачной линек пеночки-веснички

Птерилии, отделы птерилий	Постювенальная линька, стадии					Послебрачная линька, стадии										
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Головная	□	□	■	■	□					□	■	■	■	■	■	□
Брюшная	■	■	■	■	■			□	■	■	■	■	■	■	■	■
Спинная	■	■	■	■	■			□	■	■	■	■	■	■	■	■
Плечевая	□	■	■	■	□			□	■	■	■	■	■	■	■	
Бедренная		■	■	■					■	■	■	■	■	■	■	□
Голенная		■	■	■	□				□	■	■	■	■	■	■	□
Анальная	□	■	■	□						□	■	■	■	■	□	
Рулевые									□	■	■	■	■	□		
ВКХ.		□	□					□	■	■	■	■	■	■	□	
НКХ			□					□	■	■	■	■	■	■	■	□
П М						■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
В М										□	■	■	■	■	■	■
Т М							□	■	■	■	■	■	■	□		
БВКПМ						■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	
СВКПМ									■	■	■	■				
БВКВМ								□	■	■	■	■	□			
СВКВМ									□	■	■	■	■	■	□	
МВКВМ												■	■	■		
ВК проп.										■	■	■	■	■	■	
К К									■	■	■	■				
М Ал.													■	■	■	
К Ал											□	■	■	■	□	
ВКК											□	■	■	■	□	
НКК											■	■	■	■	□	
БНКПМ											□	■	■	■	□	
СНКПМ											□	■	■	■		
БНКВМ											□	■	■	□		
СНКВМ											□	■	■	□		
НКТМ												□	□	■	■	
Аптерии		■	■								□	■	■	■	■	

Обозначения: ■ - линяет у всех, □ - линяет у части.

Полные названия отделов птерилий: 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, МВКВМ – 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

Сезон линьки, под которым понимается период отлова в нашем районе линяющих молодых весничек (от первой линяющей до последней линяющей), в разные годы длился от

Таблица 43. Особенности постювенальной линьки в популяции веснички в разные годы.

Показатель	1977	1978	1979	1980
Срок начала линьки	29.07	18.08	9.08	5.08
Срок окончания линьки	28.08	11.09	5.09	27.08
Длительность линьки особи	31	25	28	23
Уравнение регрессии $y=ax+b$	$y=6.3x+22.9$	$y=5.0+13.1$	$Y=5.5+35.0$	$y=4.6+31.5$
Длительность сезона линьки, дни	53	46	36	41
Длительность периода линьки, дни	65–70	65–70	50–60	55–60

36 до 53 дней. Поскольку индивидуальная длительность замены оперения существенно меньше длительности сезона, то значительная часть весничек может закончить линьку до начала осенней миграции. Действительно, в 1978–1980 гг. среди пойманных в конце августа – сентябре птиц, были особи, полностью закончившие линьку (по 4–8 птиц ежегодно), но среди последних пойманных в сезон весничек преобладали птицы на 4-й и 5-й стадиях линьки (табл. 44).

Табл. 44. Сроки отлова молодых весничек в состоянии линьки в некоторые годы

1977 г.

Стадия Линьки	Июль		Август						Сентябрь		
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III
Нет линьки	5	1	2	5							
1	1		1	2	1						
2	1	8	4	3							

3		7	8	15	13	4	1				
4			4	9	8	6	2	1	4		
5						1	1		1	1	
Новое перо											
Всего птиц	7	16	20	34	22	11	4	1	5	1	

1978 г.

Стадия Линьки	Июль		Август						Сентябрь		
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III
Нет линьки		2	15	25	9			2			
1				1	6	8		1	1		
2				2	7	17	4	11	3	2	2
3						5	5	7	17		
4								1	8	9	5
5								2	9	8	7
Новое перо									6	2	
Всего птиц		2	15	28	22	20	9	24	44	21	14

1979 г.

Стадия Линьки	Июль		Август						Сентябрь		
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III
Нет линьки			2	2	6	2		1			
1			1	6	9	3					
2			2	11	16	9			1		
3				14	20	22	8	2	5		
4				3	16	41	10	14	3		
5					1	4	4	5	7	2	
Новое перо							2	1	4	3	
Всего птиц			5	36	52	81	24	23	20	5	

1980 г.

Стадия Линьки	Июль		Август						Сентябрь		
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III
Нет линьки		7	8	2							
1		1		3	1						
2		4	14	17	29	1	2	1			
3			4	18	18	45	20	15	7	1	
4				2	12	32	14	14	4		
5						1	3	21	2		
Новое перо								6		1	
Всего птиц		12	26	42	60	79	39	57	13	2	

В 1977 г. в долине Соби птиц в новом наряде мы не отлавливали; на 5-й стадии линьки поймано всего 3 птицы против 33 на 4-й стадии. Связано это, вероятно, с тем, что в долине Соби нет такого непрерывного пополнения населения за счет прикочевки весничек из северных частей ареала, как в долине Оби. Птицы, появившиеся на участке в результате

послегнездовых кочевков, включаются в миграцию на 4-й стадии линьки. По-видимому, все веснички, пойманные в долине Оби на последней, 5-й стадии линьки и закончившие её, участвовали в миграции. Период постювенальной линьки нижеобской популяции весничек, вычисленный по отловам рано начинающих и поздно заканчивающих линьку, длился в разные годы от 50 до 70 дней и всегда совмещался с периодом миграции. Птицы из очень поздних гнезд, начинающие линьку в конце августа, или полностью совмещают линьку с миграцией, или гибнут.

Линька в экспериментальных фотопериодических условиях имела следующие особенности. Не выявлено связи сроков вылупления с возрастом начала линьки у всей экспериментальной группы птиц (рис. 22). Но среди птиц из поздних, вероятно, повторных кладок не было особей, начавших линьку в возрасте, старше 30 дней. При фотопериоде 16С : 8Т (короткий день) средний возраст начала линьки составил 26.4 ± 0.85 дня ($n = 11$). Одна весничка начала линьку в возрасте 21 день, две – в возрасте 23 дня, две – в возрасте 30 дней. Остальные – в 26–28 дней. Птицы, жившие при естественной длине дня Нижнего Приобья (сокращающийся от 24С : 0Т с начала июля до 20С : 4Т в конце июля, когда начиналась линька у большинства птиц этой группы), вступали в линьку в возрасте 24–33 дня, в среднем – 28.5 ± 1.12 дня ($n = 8$). Все птицы родились в близкие сроки (первая пятидневка июля), пять молодых из одного выводка начали линьку в 24–27 дней, в последней пятидневке июля три из другого выводка начали линьку в возрасте 33 дня – 4 августа. В случае фотопериодической реакции на сокращающийся день, известной для ряда воробьиных птиц Субарктики (Рыжановский, 1997), соотношение должно быть обратное – в августе веснички должны начать линьку в более раннем возрасте, чем в июле. Можно предполагать, что сроки начала линьки у северных весничек контролируются эндогенно, как продолжение роста-развития. За это же свидетельствуют результаты выкармливания и содержания молодых птиц при фотопериоде 22С : 2Т. Средний возраст начала линьки 28.6 ± 0.71 ($n = 19$). Одна птица начала линьку в возрасте 24 дня, три – в возрасте 34–36 дней, остальные – в 25–30 дней. Искусственное выкармливание могло задержать начало линьки, но, как видим, основная масса птиц начинала её в близкие сроки при значительных отличиях в фотопериодических условиях. Эндогенный контроль сроков начала постювенальной линьки, вероятно, характерен и для весничек Приладожья (Лапшин. 1990), но в Западной Европе сроки начала, скорее всего, контролируются фотопериодом, т.к. зависят от даты вылупления (Gwinner, 1969; Gwinner et al. 1971).

внутренние средние верхние кроющие второстепенных маховых, у одной заменились 17, 18, 19-е маховые перья.

12.3. Послебрачная линька.

Не всегда полная, сокращение её регистрировали на крыле. Из 32 птиц, пойманных на последних стадиях линьки, частичная замена маховых выявлена у 10 особей: три птицы не заменяли 15-е или 16-е, остальные – по 2–3 пера (13–16-е или 14–16-е маховые). Из кроющих крыла чаще всего не заменялись средние верхние кроющие второстепенных маховых.

Из 6 весничек, содержащихся в вольере с весны при естественном освещении, полная линька отмечена у 4 птиц, 2 особи не сменили 12–16-е маховые и часть верхних кроющих. Из 3 птиц, взятых в лабораторию вместе с выводками и содержащихся при естественном фотопериоде, два самца не заменили 12–16-е маховые и часть кроющих; самка, начав линьку сравнительно поздно, не заменила все второстепенные маховые, часть (1–3) первостепенных маховых и почти все кроющие крыла. При длинном дне (22С : 2Т) с середины июля до конца августа содержали 6 взятых с выводками весничек. Все они не заменили 13–16-е маховые. Очень малая полнота линьки была у пары весничек, содержащихся при коротком дне (от 16С : 8Т). Птицы заменяли только половину – 6–10-е первостепенные маховые, небольшую часть кроющих крыла, не более половины кроющих туловища и центральные рулевые. Таким образом, способность к сокращению полноты у этого вида хорошо выражена. Следует заметить, что птицы, живущие в вольере с весны, рано начинали линьку, поэтому почти половина процесса проходила при круглосуточном освещении. Тем не менее, две особи из шести имели неполную линьку, как и все длиннодневные птицы. Вероятно, данное явление полиморфно – у части весничек второстепенные маховые не заменяются в любых фотопериодических условиях. Частичная послебрачная линька встречается у весничек и в других частях ареала – в Карелии и Приладожье (Лапшин, 1988, 1990), в Прибалтике (Целминьш, 1986). Птиц с не полной линькой отлавливали в период миграции на о. Крит (Swann, Baillie, 1979) и в Испании (Mead, Watmough, 1976).

Линька начинается с выпадения 10-го махового пера (1-я стадия). Одновременно выпадает и большое верхнее кроющее этого пера (табл. 42. На 2–3-й стадии с выпадения 18-го махового начинается линька третьестепенных маховых, кроющих головы и туловища. На 5–6-й стадии выпадением 11-го махового начинается линька второстепенных маховых. Рулевые начинают выпадать от центра к периферии на 4–5-й стадии одновременно с началом линьки кроющих крыла. Общая последовательность линьки нижеобских птиц

идентична линьке весничек в Приладожье (Лапшин, 1990). Совмещение первых стадий (одновременное выпадение 8, 9, 10-го махового пера) наблюдали в вольере у одной, взятой с выводком самки веснички при естественном дне. Линьку она начала 5 августа, через месяц, после начала линьки в популяции. Больше распространена остановка линьки на 10-й стадии; при коротком дне, как уже говорилось, линька может остановиться и на середине процесса.

Послебрачная линька птиц, принимавших участие в размножении и выкормивших птенцов, начинается после ухода слетков из гнезда. Среди весничек, содержавшихся в лаборатории вместе с птенцами, было 4 самца и 5 самок: линька самцов началась через 14, 15, 15 и 35 дней после вылупления птенцов в гнездах этих птиц, но до распадаения выводков, линька самок началась через 22, 27, 27, 30 и 32 дня после вылупления и распадаения выводков.

Таблица. 45. Сроки отлова самцов веснички в состоянии линьки в 1977 – 1983, 2010 - 2011

гг.

Стадия Линьки	Июль					Август						Сентябрь	
	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II
Нет линьки	1	4	2	1		1							
1													
2		2	2			1							
3		4	2	2	4	2							
4		2	2	3		2	3	1					
5			2	2	3	4	4	2	1				
6				1	1	2	2						
7						1		1	1				
8					1		1	1					
9							1	1					
10							3	1					
11						2	2	7	4	2	6	2	1
Новое										1	1	1	1
Всего птиц		10	4	7	8	14	16	12	6	3	7	3	2

Таблица 46. Сроки отлова самок веснички состоянии линьки в 1976 – 1983, 2010 - 2011 гг.

Стадия Линьки	Июль					Август						Сентябрь	
	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II
Нет линьки		2	4	6	9	7	4	1	1				
1			1	1			1						
2				3	3	2	2						
3				1	1	2	2	1					
4					6	4	6	1					

5				2	1	6	3						
6				1	2	3	2		4				
7								1	1				
8													
9					1		2						
10							2		2				
11									5	2	6	1	
Новое											2		
Всего птиц		2	4	12	22	21	21	3	11	2	8	1	

Основной период послебрачной линьки северных весничек – конец июля – август (табл.45, 46). В 1977 г. первые линяющие веснички были пойманы в начале второй декады июля, но уже в третьей декаде был пойман самец, заканчивающий линьку. Вероятно, некоторая часть птиц, скорее всего, утративших кладку или не принимавших участие в размножении, начинают линьку в даже последних числах июня. В эксперименте птицы, не принимавшие участие в размножении, т.к. содержались в вольере, при естественном фотопериоде Нижнего Приобья, начали линьку (n=6): 24.06; 3.07; 4.07; 6.07; 17.07; 20.07. Это были самцы, пойманные ближе к концу периода прилета. Самцы, пойманные в первые дни миграции и помещенные в условия короткого дня (14C:10T) на один месяц, начало линьки затянули, причем, затянутость была разной. Четыре особи начали линьку в сроки, близкие естественным: 9.07; 16.07; 24.07; 28.07, но четыре других: 5.08; 13.08; 18.08; 23.08., т.е. позднее, чем начинали линьку в природе все пойманные самцы и большинство самок. Различия внутри группы связаны с тем, что одни прошли фотостимуляцию в процессе медленной миграции, вторые, особенно три последние особи, прилетели стремительно через приполярные районы и не успели «засветиться».

По уравнениям регрессии средняя дата начала линьки самцов приходится на 16.07. 1976г., 06.07 1977г., 07.07. 1978г., 07.07 1980г., 08.07. 1981 г.; средняя дата начала линьки самок – 16 .07. 1977г., 30.7. 1978г., 18.07 1980г., 15.07. 1981г., т.е. даты начала линьки самок более постоянны. Различия в сроках начала линьки птиц разного пола у весничек хорошо известны. Они составляют 10–15 дней (Лапшин, 1981, 1990; Зимин, 1988; Tiainen, 1981). Самцов в старом наряде отлавливали до 27.07, самок – до 20.08. Период вступления в линьку в 1978 г. длился 45–50 дней; в другие годы он был несколько меньше – 35–45 дней

Заканчивающих линьку весничек, на 11-й стадии, отлавливали после 13.08 1978 г., 10.08. 1980г., 6.08. 1981 г. Период завершения линьки продолжался 20–25 дней. В новом оперении поймано 5 птиц: 24, 29, 30.08, 3 и 9.09. Средняя длительность линьки самцов, по уравнениям регрессии, в 1978 г. – 46 дней, в 1981 г. – 37 дней; самки линяли в 1977 г. – 37 дней, в 1978г. и 1981 г. – по 33 дня. По результатам повторных отловов одна самка пеночки заменила маховые за 35 дней, самец – за 43 дня. По данным Н.В. Лапшина (1981; 1988), в

Ленинградской области самки заменяли первостепенные маховые за 40–45 дней, самцы – за 47–55 дней, среднесезонная длительность линьки финских весничек – 43 дня (Haukioja, 1971). Линька весничек из Западной Европы длилась 50.2 ± 8.1 дня (Gwinner, 1973).

Сезон послебрачной линьки весничек в Нижнем Приобье длился в разные годы 55–65 дней, до 3–10 сентября, что вдвое меньше, чем в Приладожье и Карелии, где линяющие веснички встречаются в течение 115 дней, до конца сентября–начала октября (Лапшин, 1981). Веснички, жившие в вольере с весны ($n = 6$), начали линьку в период с 5 по 25 июля. Линька длилась 32–42 дня, в среднем 35.0 ± 1.6 дня и закончилась в период с 12 по 30 августа. Часть этих птиц начала линьку раньше, чем в природе, раньше ее закончила, но в целом сроки и темпы замены оперения соответствуют данным, полученным при отловах.

12.4. Предбрачная линька.

Протекает на зимовках. В Уганде (Pearson, 1973) у первогодков и взрослых она полная; возрастных отличий процесса замены оперения не выявлено. Наблюдалась с середины января до середины апреля, активная линька в феврале–марте. В новом наряде веснички отглавливались с третьей декады марта. По повторным отловам линька двух птиц длилась 74 и 77 дней, расчетная длительность линьки особи – 65–80 дней. Одновременно наблюдали рост до 3-х первостепенных маховых, чаще 1–2.

Наши материалы относятся к весничкам, зимующим, предположительно, в Восточной Африке, т.к. окольцованная на стационаре Октябрьский весничка поймана осенью на побережье Красного моря. В клетках первогодки из осеннего миграционного состояния вышли в декабре. К сожалению, в феврале, до начала линьки, погибли 3 птицы из 5. У двух оставшихся весничек линька началась в первой пятидневке марта, имела очень большую полноту. На голове заменилось всё или почти всё оперение, на туловище осталась не замененной небольшая часть кроющих бедра и голени, заменилась значительная часть верхних кроющих крыла, небольшая часть нижних кроющих крыла, все рулевые и маховые перья. Общая последовательность линьки контурного оперения туловища и кроющих крыла была близка последовательности послебрачной линьки. Птицы закончили линьку в последних числах апреля, длилась она около 60 дней. Поздние сроки линьки клеточных птиц, возможно, связаны с фотопериодическими условиями содержания – постоянный фотопериод 10С : 14Т сохранялся до середины февраля. Увеличение длины дня за счет естественного света, проникающего в окна лаборатории, до 11С : 13Т произошло в конце февраля, что и послужило сигналом для начала линьки.

У весничек, прилетающих в Нижнее Приобье весной контраста в обношенности рулевых и маховых не выявлено, т.е. эти перья на зимовках заменяются всегда. Не наблюдали контраста в окраске и обношенности контурных перьев и кроющих крыла, но

его могли не заметить. Возможно, нижние кроющие маховых у части первогодков заменяются только в годовалом возрасте.

FOR AUTHOR USE ONLY

13. МАССА ТЕЛА И УПИТАННОСТЬ

Среднесезонный вес самцов пеночки-веснички – 9.71 ± 0.02 г ($n = 466$), вес самок – 8.96 ± 0.09 г ($n = 393$). Различия достоверны при $P \leq 0.01$. Распределение масс самцов и самок в первой половине лета представлено на рис. 23. Самки, с массой тела более 11 г, имели в яйцеводе сформировавшееся яйцо. Таких птиц в выборке было 6.

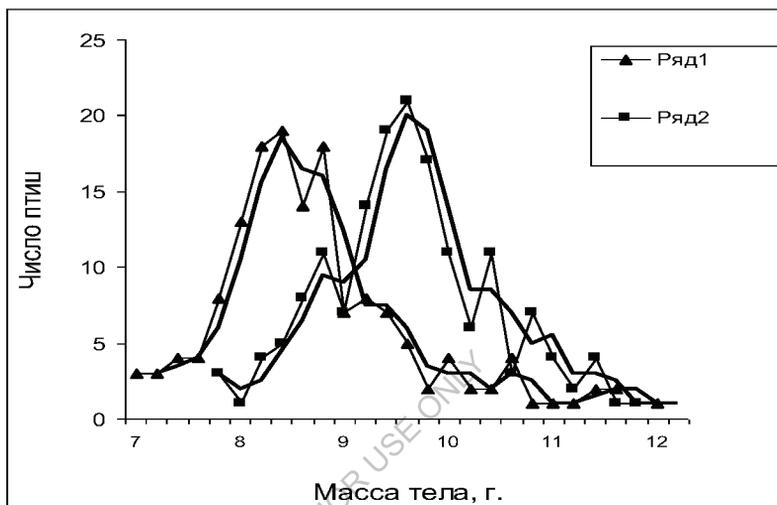


Рис. 23. Распределение массы тела самок (1) и самцов (2) в период прилета и гнездования. Линии тренда проведены по двум точкам.

Масса прилетающих самцов ($n = 327$) находилась в пределах 7.6–12.0 г, в среднем 9.8 ± 0.1 г, самок ($n = 201$) – 7.1–12.3 г, в среднем 8.6 ± 0.1 г. В период гнездостроения и яйцекладки самцы ($n = 79$) весили 8.0–11.8 г, в среднем 9.8 ± 0.1 г, самки ($n = 124$) – 7.7–12.1 г, в среднем 9.1 ± 0.1 г; в период насиживания и выкармливания самцы ($n = 93$) весили 8.2–11.8 г, в среднем 9.6 ± 0.1 г, самки ($n = 85$) – 7.8–11.5 г., в среднем 9.4 ± 0.1 г, а в период линьки ловили самцов ($n = 21$) весом 8.5–11.6 г., в среднем 10.6 ± 0.2 г., самок ($n = 49$) – 7.2–10.9 г, в среднем 8.6 ± 0.1 г. Динамика среднего за декаду веса самцов, самок и молодых весничек приведена на рис. 24. Подекадные изменения массы тела самцов были невелики и недостоверны. Самки в период насиживания и на первых этапах выкармливания (конец июня – начало июля) имели достоверно ($P \leq 0.01$) более высокий вес, чем в период прилета и вождения выводка, что связано с развитием наседного пятна. У самцов в период линьки вес тела несколько повышается, что связано с обводнением

растущего пера (Дольник, 1975). Вероятно, этим же объясняется увеличение массы тела самок во второй половине августа, т.к. линяют они позднее.

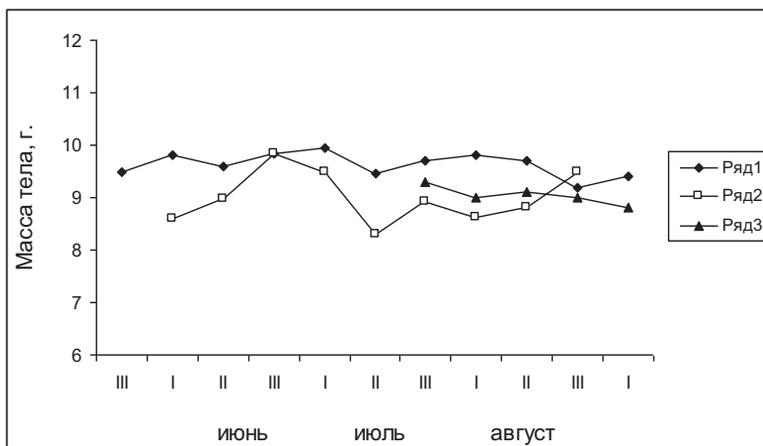


Рис. 24. Динамика массы тела самцов (1), самок (2) и молодых весничек (3) в течение лета

Суточная динамика массы тела весничек обычна: вес нарастает от утренних часов к вечерним. Для самцов, пойманных в течение прилета и начала гнездования (июнь), масса тела в утренние часы была равна 9.44 ± 0.11 г ($n = 65$), в дневные часы – 9.55 ± 0.1 г ($n = 59$), в вечерние – 9.76 ± 0.13 г ($n = 30$). В августе масса самцов утром 9.37 ± 0.19 г ($n = 13$), днем – 9.6 ± 0.2 г ($n=19$), вечером – 10.03 ± 0.3 г ($n = 10$). Различия в массе между утренними и вечерними часами в июне и августе не достоверны, но тренд одинаковый. В отличие от птиц со смешанным питанием и зерноядных, которые уходят в ночь с наполненным желудком, что обеспечивает достоверное увеличение массы к вечеру; у насекомоядных пища быстро проходит через пищеварительный тракт и увеличение массы, вероятно, отражает депонирование жира на ночь.

Помимо изменений веса в связи с развитием гонад, формированием яиц, развитием наседного пятна значительное влияние на его динамику оказывает жировой цикл. Миграции сопровождаются ожирением, линька с ожирением не совместима. В течение всего лета доля тощих и «маложирных» особей в отловах в отдельные периоды превышала 60%, доля среднежирных весничек достигала 40 % за декаду, но чаще 15–30%. Птиц, упитанность которых оценивалась как "больше средней" и "много", мы ловили в период прилета, в конце мая–начале июня и в период отлета – в конце августа–начале сентября. Весной 9% таких птиц пойманы в первую декаду июня, затем число

таких птиц начало сокращаться (рис.25). Но в конце августа–начале сентября из 26 взрослых птиц, среднежирных весничек было 7 (26.9%), жирных – 1 (3.5%). Это были закончившие или заканчивающие линьку особи, т.е. миграционное ожирение у взрослых пеночек начинается на первых этапах миграции и на последних этапах линьки.

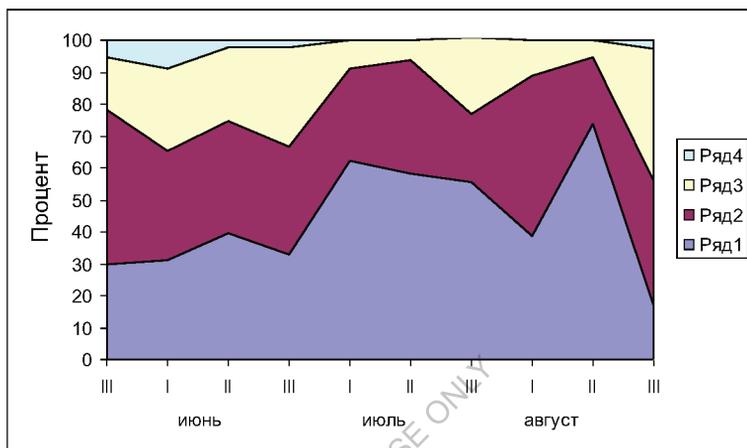


Рисунок 25. Доля взрослых весничек разной упитанности в отловах за декаду: 1 – нет жира, 2 – мало жира, 3 – средняя жирность, 4 – высокая жирность

Следует отметить, что весенняя упитанность пеночек отличалась по годам. Например, в 1978, 1979 и 1980 гг. баллы «средне» и «много» имели 25–35% пойманных за период прилета весничек, в 1981 г таких птиц было 53.5%, а в 1982 г жирных птиц не было совсем, балл «средне» имели 5.7 % (Рыжановский, 1984).

Вес молодых весничек ($n = 516$) в разные декады августа–в начале сентября колебался в очень небольших пределах – от 8.9 ± 0.2 г до 9.1 ± 0.1 г. В течение всего августа, среди осмотренных птиц, преобладали тощие и маложирные особи, небольшое число пеночек (6.9–16.5% от пойманных в разные пятидневки) имели запасы жира, которые можно оценить как средние. Начало миграции привело не к увеличению числа упитанных птиц, а к его снижению – в конце августа – начале сентября доля среднежирных птиц снизилась до 2.6–5.5%.

В неволе у молодых весничек во время линьки максимальный вес, 9.3–10.2 г, в среднем 9.7 г ($n = 9$), наблюдался на 1–3-й стадиях, минимальный, 8.0–8.5 г, в среднем 8.1 г., на последней, 5-й стадии. Разница между минимальным и максимальным весом – 0.7–2.2 г, в среднем 1.5 г, или 8.5–25.8%, в среднем 18.7%. Повышение массы тела и заполнение жировых депо у 4 весничек началось незадолго до полного завершения

линьки, в конце 5-й стадии, в возрасте 60–65 дней, у двух – через 3–5 дней после окончания линьки, в возрасте 70–75 дней, три птицы были выпущены без следов жира через 2–6 дней после окончания линьки.

У весничек, оставленных на зиму ($n = 12$), жировые запасы, получившие оценку "много", появились в конце октября – ноябре (рис. 26). Вес весничек достиг максимума, 12.7–13.8 г, в среднем 13.1 г, через 30–70 дней после начала ожирения. Период интенсивного накопления жира продолжается 60–80 дней, в среднем 71.5 дня; за сутки вес тела возрастал на 25–70 мг, в среднем на 60.2 мг; максимальное увеличение веса у двух птиц – 220 и 280 мг/сутки (2.0 и 2.6%). Превышение максимального веса особи над тощим зимним составило 4.7–5.8 г, в среднем 5.2 г, или 58–72%, в среднем 65%.

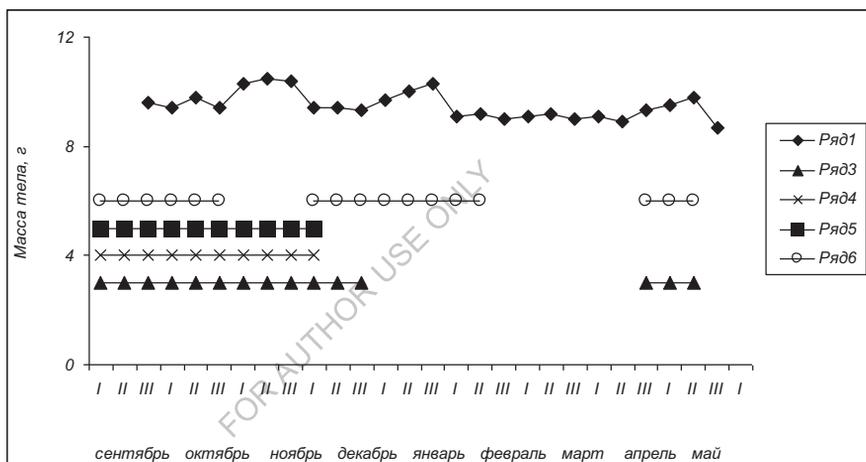


Рисунок 26. Динамика средней массы тела молодых весничек в неволе (1); сроки ожирения отдельных птиц (3–6).

В период предбрачной линьки две контрольные особи-первогодки не имели жировых запасов, по ее окончанию началось депонирование жира. В конце мая их жировые запасы оценивались баллом «средне», как и у птиц в природе, прилетевших в эти дни в наш район. Сроки весеннего ожирения не совпали с природными, вероятно, в связи с поздним началом роста дня в лаборатории.

14. ОСЕННЯЯ МИГРАЦИЯ

Определение сроков начала осенней миграции для большинства певчих птиц лесотундры представляет непростую задачу, т.к. появление мигрантов на фоне местных перемещений проходит незаметно. Трудно отделить отлет местных птиц от послегнездовых кочевок. Требуется критерий, по которому можно судить об участии птиц в миграции при наружном её осмотре. В умеренных широтах у птиц, пойманных в конце лета – осенью таким показателем может служить наличие жировых запасов и отсутствие линяющих перьев (Дольник, 1975). В Субарктике, по нашим данным (Рыжановский, 1997) молодые птицы в миграцию включаются без видимых запасов жира и не закончив линьку. В лабораторных условиях о формировании миграционного состояния может свидетельствовать ночная активность. Две содержавшиеся в клетках, подключенных к автографам, веснички впервые забеспокоились ночью на последней, 5-й стадии линьки в возрасте 60 и 68 дней 29 августа и 8 сентября соответственно. К этому времени весничек на участке отлова практически не было – ловили по одной особи и не ежедневно. Несомненно, северные молодые веснички включаются в миграцию ближе к концу предпоследней четвертой стадии линьки. Птицы, пойманные в долине Оби на последней (пятой) стадии и в новом оперении, являются мигрантами с севера. Исходя из дат отлова весничек на 5-й стадии или закончивших линьку, даты начала осенней миграции следующие: 18.08.1977 г.; 22.08.1978 г.; 22.08.1979 г.; 20.08.1980 г.; 18.08.1981 г., т.е. все годы, независимо от сроков вылета слетков из гнезд, отлет начинался в одни сроки. Близкими были даты отлова последней птицы, т.е. окончания отлета: 11.09.1975 г.; 12.09.1977 г.; 15.09.1978 г.; 12.09.1979 г.; 6.09.1980 г.

У весничек определение пола по окраске оперения невозможно, но самцы отличаются от самок более длинным крылом. Отличия найдены как у взрослых птиц, так и у молодых (Лапшин, 1998; Паевский, 2008). Для Куршской косы длина крыла молодых самцов 65–73 мм, в среднем $68,5 \pm 0,2$ мм, для молодых самок 59–67 мм, в среднем $63,2 \pm 0,3$ мм. Все веснички с длиной крыла более 67 мм – самцы, с длиной крыла менее 65 мм – самки. Зона трансгрессии – 65–67 мм (Паевский, 2008). В Приладожье зона трансгрессии 66–67,5 мм (Лапшин, 1998). В Нижнем Приобье к самцам (промеры 1977 г.) отнесены молодые веснички с длиной крыла 68–73 мм, в среднем $70,4 \pm 0,16$ ($n = 58$); к самкам 58–65 мм, в среднем $64,0 \pm 0,12$ ($n = 115$). В зону трансгрессии попадают птицы с длиной крыла 66 и 67 мм (18,6%). По этому критерию во второй декаде августа в разные годы доля самок колебалась от 40 до 49%; в третьей декаде августа–начале сентября в отловах

преобладали длиннокрылые птицы, отнесенные к самцам, т.е. молодые самцы отлетают несколько позднее молодых самок.

Несмотря на незначительную изменчивость сроков осенней миграции весничек в разные годы, у этих птиц выявлена связь начала и окончания отлета со сроками вылупления: чем раньше начинается сезон вылупления, тем раньше начинается и заканчивается миграция. Для периода 1977–1982 гг. корреляции дат вылупления и отлета следующие: начало вылупления / начало отлета $r = 0,56 \pm 0,5$ (не достоверно); начало вылупления / конец отлета $r = 0,82 \pm 0,4$ (достоверно при $P \leq 0,05$); окончание вылупления / начало отлета $r = 0,62 \pm 0,54$ (не достоверно); окончание вылупления / окончание отлета $r = 0,9 \pm 0,26$ (достоверно при $P \leq 0,05$). Отлет весничек начинается через 31–40 дней после вылупления, заканчивается через 60–68 дней, в среднем, через 64,5 дней (Рыжановский, 1997).

Установить сроки отлета взрослых птиц труднее, чем отлета молодых, т.к. в отловах они малочисленны. За годы работы мы поймали 5 закончивших линьку весничек: 3 в конце августа, 2 в начале сентября. Они начинали депонировать жир, т.е. явно участвовали в миграции. Птиц, заканчивающих линьку, с полностью отросшими первостепенными маховыми и рулевыми, но с растущими второстепенными маховыми т.е. способными к активному полету, поймано 47. Все они в дальнейшем не встречены, т.е. включились в миграцию. Если принять дату отлова таких птиц за начало отлета, то это – 24.8.1976; 10.8.1977; 30.8.1978; 10.8.1980; 7.8.1981; 29.8.1982; 14.8.1983. Отлов последних в сезон, весничек на завершающих этапах линьки, приходился на конец августа–начало сентября. Во второй декаде сентября взрослых птиц уже не ловили. Поскольку самцы начинали линьку раньше самок, то раньше заканчивали и раньше начинали миграцию. Значительный разброс дат связан, вероятно, с тем, что среди рано заканчивающих линьку весничек были особи, утратившие кладку, поэтому начавшие и заканчивающие ее раньше. Основная дата отлета взрослых птиц из Нижнего Приобья – третья декада августа.

Веснички зимуют в Африке вероятно, в Восточной, т.к. окольцованный нами первогодок пойман на побережье Красного моря. О длительности осенней миграции и сроках прилета в район зимовки, очень приблизительно, можно судить по результатам содержания весничек в неволе. В состоянии миграционного ожирения молодые веснички ($n = 8$) находились 60–80 дней, в среднем $72,1 \pm 2,5$ дня; высокий вес тела (превышающий зимний вес) эти птицы имели 45–80 дней, в среднем $71,6 \pm 3,9$ дней. Ночное беспокойство у двух птиц продолжалось 100 и 120 дней. По этим расчетам в район зимовки веснички прилетают в ноябре, но некоторые – в конце октября. Упомянутый выше первогодок

зарегистрирован (подробности не известны) в середине декабря (15.12. 1977), т.е. уже прилетел. Отсюда, район зимовки популяции весничек севера Западной Сибири находится в Восточной Африке (Карри-Линдал, 1984).

FOR AUTHOR USE ONLY

15. ПИТАНИЕ

Весничка относится к видам, собирающих корм преимущественно на листовых породах деревьев. Только весной, до появления листьев на деревьях и кустарниках, значительную часть времени кормежки проводит на земле. Первые веснички на маршрутах по тающему снегу в лесу выпугивались почти исключительно из проталин вокруг стволов деревьев.

М.Г. Головатин (1992), изучавший питание веснички на Южном Ямале, отмечал, что весной кормящиеся веснички чаще всего отмечались в ивняковых зарослях по краю поймы, в вейниковых березняках по опушкам леса, где раньше всего появляется листва на деревьях и кустарниках. В начале лета весничка начинает посещать разреженные древостои, облесенные кустарниково-моховые заросли. На березах кормится реже, но более интенсивно использует для кормежки лиственницу и ель. Во второй половине лета больше всего пищи, личинок пилильщиков, появляется на ивах, где весничка проводит много времени, но посещает для сбора корма и ели. На Приполярном Урале, по данным М.Г. Головатина (1992), весной весничка придерживается открытых участков поймы, летом чаще кормится в лесных стациях: в березняках, в елово-березовом криволесье, в крупных массивах ивняка. Летом весничка чаще всего кормилась в высокорослых массивах пойменных лесов: в равновальном елово-березовом лесу и березовом лесу с примесью ели (Головатин, Шутов, 1985).

Весничка питается беспозвоночными в течение всего периода пребывания в гнездовом районе. В желудках 47 взрослых весничек, добытых в течение июня в среднем течении р. Порсяха (Южный Ямал), найдены остатки 1245 беспозвоночных, относящихся к 8 отрядам и 23 семействам. Наиболее многочисленными были представители жесткокрылых – более 300 экз. или 39.1%. Среди них доминировали *Notaris* sp. (Curculionidae, 24.9%). Следующими по значимости в питании отрядом оказались равнокрылые – 28%, в основном сем. Psyllidae (*Psylla* sp.) и Aphididae (*Euceraphis punctipennis*) – 18.2 и 5.4% соответственно. Восемь семейств отряда двукрылых составили 20%. Среди них более всего представителей сем. Chironomidae, Muscidae, Empididae. На долю перепончатокрылых приходилось 11.2% (взрослые наездники, имаго и личинки пилильщиков).

Птенцов веснички кормили более мягким кормом, без участия жесткокрылых. В июле на стационаре Хадьта от птенцов получено 164 пробы корма, содержащих 961 экз. беспозвоночных. Доминировали представители отрядов двукрылых (70.2%), равнокрылых (15.3%) и перепончатокрылых (6.7%). Среди двукрылых преобладали Chironomidae –

44,7%, Syrphidae (имаго и личинки р. *Syrphus*) – 17,5% и Culicidae (*Aedes* sp.) – 18,0%. Из равнокрылых в пробах птенцового корма встречались почти исключительно тли *Euceraphis* – 15,1%/ Перепончатокрылые представлены малочисленно, в основном личинками и имаго *Tenthredo* sp. и *Nematus* sp. Для Южного Ямала М.Г. Головатин (1992) отмечал преобладание в рационе активно летающих форм дендро-хортобионтов и дендробионты.

На стационаре Кожим питание птенцов веснички методом шейных лигатур, изучали М.Г. Головатин и В.А. Колбин (1986). От птенцов получено 1449 объектов питания 41 семейства (табл.1).

Таблица 46. Состав корма птенцов веснички на Приполярном Урале, %. (Из Головатин, Колбин, 1986)

Систематическая группа	Численность	Биомасса	Систематическая группа	Численность	Биомасса
Aranei			Lepidoptera		
Lycosidae	0.07	0.03	Hepialidae	0.21	0.04
Araneidae	1.17	1.18	Noctuidae	2.15	7.97
Thomisidae	0.28	0.26	Geometridae	0.55	1.40
Clubionidae	0.41	0.22	Tortricidae	0.62	1.30
Linyphiidae	0.07	0.01	Hymenoptera		
Opiliones	0.55	0.80	Tenthredinidae	22.64	37.99
Ephemeroptera	3.24	1.70	Ichneumonidae	0.14	0.04
Plecoptera	1.52	0.86	Diptera		
Homoptera			Tipulidae	0.14	0.62
Cicadellidae	9.87	2.91	Limoniidae	2.69	0.73
Callaphididae	25.19	1.38	Culicidae	0.28	0.03
Aphididae	0.07	0.01	Chironomidae	0.55	0.11
Hemiptera			Cecidomyiidae	0.14	0.03
Miridae	0.62	0.13	Bibionidae	0.14	0.12
Coleoptera			Rhagionidae	10.84	23.89
Staphylinidae	0.07	0.01	Tabanidae	1.59	5.59
Cantharidae	1.73		Empididae	3.04	1.47
Chrysomelidae	1.17	0.78	Syrphidae	3.18	2.84

Curculionidae	0.83	0.33	Muscidae	2.35	1.17
Neuroptera			Thereviidae	0.14	0.17
Trichoptera			Molluscae	1.86	0.47
Limnophilidae	1.73	2.65			

В нашем районе Субарктики помимо веснички в близких по составу и структуре местообитаниях гнездятся варакушка, таловка, теньковка, зарничка, овсянка-крошка. Птицы незначительно отличаются по питанию, легко переходя с одних кормов на другие в зависимости от обилия и доступности пищевых объектов. Сосуществование северных насекомоядных видов обеспечивается разделением по местам сбора корма – весничка собирает его в открытых стациях чаще, чем другие виды (Головатин, 1992).

FOR AUTHOR USE ONLY

16. ЗАКЛЮЧЕНИЕ: АДАПТИВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭКОЛОГИИ РУССКОЙ ВЕСНИЧКИ В СУБАРКТИКЕ

Н.Н. Данилов (1966) выделял следующие направления адаптаций птиц к условиям Субарктики и Арктики. 1. Внутривидовая дифференциация с формированием субарктических подвидов и популяций. 2. Многообразие стратегий освоения северных территорий, от четкой мозаичности до эвритопности. 3. Способность к отложению жира в не миграционный период. 4. Повышение пороговых величин чувствительности к освещенности. 5. Сокращение длительности инкубации, ускорение роста, снижение гнездовой смертности. 5. Сокращение длительности основных сезонных явлений весенне-летне-осеннего периода: прилета, гнездования, линьки, отлета. 6. Повышение резистентности к низким температурам среды, в том числе за счет увеличения размеров и приспособительного поведения. Все направления, в разной мере, но распространяются на весничку.

Субарктического подвида веснички нет, но северная часть ареалов русской (*Ph. t. acredula*) и якутской (*Ph. t. yakutensis*) весничек в настоящее время включает всю Субарктику, кроме северо-восточной оконечности Азии. Территории подвидов велики как в широтном, так и долготном протяжении, поэтому на их пространстве должны обитать по нескольку макропопуляций. В Западной Сибири не менее двух – трех: южно- и среднетаёжная, северотаёжная и тундровая популяции. В лесотундре последние две популяции, предположительно, обитают совместно – тундровые на плакоре, таежные – в пойме. За это свидетельствует многолетняя синхронность (с обратным знаком) колебаний плотности гнездования в пойме и на плакоре. Существует фактор, предположительно климатический, на который популяции реагируют противоположным образом. Вероятность существования тундровой популяции подтверждают результаты экспериментальных исследований В.К. Рябицева (1993) на «вакуум – площадках» в долине Хадытаяхи – освободившиеся гнездовые участки занимали самцы из леса, но не из тундры.

Тундровые веснички в субарктических тундрах распределены мозаично по пятнам ивняков и ерников, между которыми они отсутствуют. Область сплошного распространения начинается в лесотундре при совместном обитании популяций.

Анализ изменения плодовитости показал весьма ограниченные возможности в гомеостатической регуляции величины своей потенциальной плодовитости. Всякое явление саморегуляции предполагает наличие обратной связи между вектором, выводящим систему из равновесия и данной системой. Из всех рассмотренных ситуаций

наличие такой связи можно отметить лишь в сезонном и многогодичном изменении величины кладки. В обоих случаях максимально раннее размножение на фоне уменьшающейся в течение сезона гнездовой плодовитости можно рассматривать как внутренний адаптивный механизм, направленный на стабилизацию плодовитости в резко меняющихся условиях среды. Хотя регуляция численности у мелких насекомоядных птиц за счет изменения плодовитости маловероятна (Паевский, 1985), трудно предположить, чтобы в процессе эволюционного становления вида, такая возможность была упущена. Повсеместный прилет в начало размножения подавляющего числа воробьиных в максимально ранние фенологические сроки может говорить о таких эволюционно фиксированных, экологических предпосылках, направленных, наряду с достижением других целей и на интенсификацию плодовитости. Абсолютная величина результатов действия этого гомеостатического механизма регуляции плодовитости весничек достаточно велика. В целом, за все годы на Приполярном Урале разница в среднем размере полных кладок между первой и второй половиной сезона размножения составляла 23.8% от максимальных средних полных кладок, зарегистрированных у вида в первую пятидневку размножения. Различия в плодовитости в годы с ранним и поздним размножением не столь велики (10%), но сохраняют ту же направленность.

Для северных весничек характерно наличие небольших вечерних запасов подкожного жира в течение всего лета, что можно считать адаптацией к нерегулярным летним похолоданиям, особенно на севере тундровой зоны. Тундровые веснички, несомненно, более холодоустойчивы, чем таежные и лесотундровые. На широте пос. Тамбей безморозный период длится 51 день (с 30.06 по 21.08); период средней суточной температуры выше 5°C длится 44 дня (с 21.07 по 4.09; Природа Ямала, 1995). Отсюда, на Северном Ямале предгнездовой период веснички (конец июня), проходит при температуре, близкой к 0°C; насиживание и выкармливание при температуре близкой 5°C, и только послегнездовой период протекает при температурах, характерных для основной части ареала. С учетом небольших размеров, соответственно, повышенной теплоотдачи, поддержание положительного энергетического баланса для весничек возможно за счет длительной кормовой активности. В лесотундре период ночного покоя длится с 23 часов до 3-5 часов утра (наши данные); вероятно, в субарктических тундрах он короче.

Полярный день (фотопериод $24C : 0T$) на широте Полярного круга длится месяц, с 7.06 по 7.07, от прилета весничек до вылупления птенцов. В подзоне арктических тундр полярный день длится до середины августа, т.е. до начала миграции. Поэтому, летняя часть годового цикла на юге Субарктики частично, а на севере полностью должна выходить из под контроля фотопериодической реакции. У весничек с продвижением к

северу от Полярного круга снижается доля повторных кладок в связи с ранним регрессом гонад и развитием фоторефрактерности, сроки начала и темпы постовенальной линьки контролируются внутренним ритмом, что обеспечивает быстрое ее окончание при полярном дне.

Частичная послебрачная линька, возможно, имеет место у большинства или всех тундровых весничек; достаточно высокие темпы линьки сохраняются при круглосуточном дне и отвечают их ускорением на сокращение дня. Таким образом, северные веснички в состоянии реализовать явления летней части годового цикла даже в фотопериодических условиях Арктики, на что не способны веснички умеренных широт (они затянут окончание линьки и отлет); в умеренных широтах северным весничкам, вероятно, не хватит долготы дня для созревания гонад.

Певчие птицы северной тайги с целью преодоления дефицита времени весенне-летней части годового цикла реализуют ряд сокращений и совмещений отдельных фаз годового цикла (Зимин, 1988). В Субарктике они тем более имеют место, но не всегда. У веснички к северу сокращается длительность явлений предгнездового периода: прилета, созревания гонад, возможно, строительства гнезда, но освоение Субарктики не привело к сокращению периодов насиживания и выкармливания. В частности, у субарктика подорожника (*Calcarius lapponicus*) от первого яйца до последнего птенца проходит 25.6 ± 0.6 дней ($n = 6$), что достоверно ($P \leq 0.05$) меньше, чем у веснички. Основное сокращение осуществляется за счет послегнездового периода: первогодки рано уходят из гнездового района, линька совмещается с дорастанием юношеского оперения, относительно рано начинается (в 25 – 30-дневном возрасте), имеет незначительную полноту, продолжается менее месяца, совмещается с миграцией. Послебрачная линька не всегда полная и не совмещается с гнездованием. Возможно, у тундровых весничек частичная линька маховых имеет место у всех особей, поэтому длится около месяца, отлет совмещается с долиниванием кроющих туловища. Все это позволяет весничкам улететь из субарктических и арктических тундр в конце августа, до начала осенних холодов, сократив период пребывания популяции в гнездовом районе до 75 – 80 суток.

Проникновение в северную часть Субарктики энтомофага – веснички зависит от наличия там доступных объектов питания. Птенцов веснички выкармливают мелким мягким кормом – двукрылыми, личинками пилильщиков, тлями – видами, собираемыми преимущественно на кустарниках. По мере сокращения к северу площади, занятой кустарниками, из возможного рациона выпадают тли и личинки пилильщиков. К сбору из подстилки, с травы и кустарничков комаров, разных мух, как это делают бегающие птицы (подорожник, краснозобый конек) веснички не приспособлены.

По мере продвижения ивняков и ерников в северном направлении, туда проникает и весничка. Световой режим продвижению на север не препятствует. Потепление увеличивает продолжительность периода положительных температур, позволяя тем самым вместить в него летнюю часть явлений годового цикла

ЛИТЕРАТУРА

- Алекнонис А.В. Величина кладки лесных птиц Литвы // Экология птиц Лит. ССР. Вильнюс: 1977. С. 107 – 113.
- Анорова Н.С. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М.: изд. Моск. ун-та. 1976. вып. 12. С. 77 – 86.
- Ананин А.А., Ананина Т.Л. Влияние осеннего паводка на птиц, гнездящихся в пойме Средней Оби // 18 Межд. Орн. Конгр. М. Тез. докл. 1982. М. С. 121 – 122..
- Бардин А.В. Метод меченых особей в исследовании территориального поведения птиц (вопросы терминологии // Методики исслед. продуктивности и структуры видов птиц в пределах ареалов. Вильнюс: 1977. С. 49-55.
- Блюменталь Т.И., Дольник В.Р.. Оценка энергетических показателей птиц в полевых условиях // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1962. Вып. 4. С. 394- 407.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1985. 228 с.
- Борисевич Э.К. Рельеф и геологическое строение Урала // Прир. усл. и прир. ресурсы СССР. Урал и Приуралье. М. Наука. 1968. С. 19 – 81.
- Бородулин В.В. Поверхностные ручьи и реки. Озера. // Полуостров Ямал. Екатеринбург: Наука. 1995. С. 157 – 166.
- Вартапетов Л.Г. Птицы таежных междуречий Западной Сибири. Новосибирск: Наука. 1984. 240 с.
- Вартапетов Л.Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. 1998. 327 с.
- Вильбасте Х., Лайтвис А. Размер кладки большой синицы: роль плотности и полиморфизма в разных биотопах // Тез. докл. II Прибалт. орнит. Конф. Таллин. 1983. С. 70 – 71.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. Определитель пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: справочник. М.: Наука. 1976. 189 с.
- Гилязов А.С. Влияние летних похолоданий на успешность размножения воробьиных птиц Лапландского заповедника // Экология. 1981. № 4, С. 91 – 93.
- Гладков Н.А. Материалы по птицам окрестностей Воркуты (восток Большеземельской тундры) // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1962. Вып. 4. С. 15 – 25.

- Горчаковский П.Л., Троценко Г. В. Растительность стационара Харп // Биомасса и динамика растительного покрова в лесотундре. Труды ИЭРиЖ. АН СССР. 1974. Вып. 88. Свердловск. С. 49 – 59.
- Головатин М.Г. Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов. Екатеринбург: УрО РАН. 1992. 105 с.
- Головатин М. Принципы организации населения птиц северных широт. Взгляд в динамике. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH&Co. KG. Saarbrucken, Deutschland. 2011. 396 с.
- Головатин М.Г., Колбин В.А. Влияние трофических отношений на численность некоторых воробьиных в северной тайге Приполярного Урала // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск. 1986. С. 119 – 129.
- Головатин М.Г., Шутов С.В. Места гнездования и сбора корма веснички и таловки на Приполярном Урале // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. Свердловск. 1985. С. 14 – 16.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 2005. 564 с.
- Головатин. М.Г., Пасхальный С.П. Современное состояние орнитофауны долины р. Юрибей (Южный Ямал) и перспективы создания в бассейне реки природного парка // Научный вестник ЯНАО. Региональные аспекты исследований. Вып.8(60) Салехард. 2008. С. 81 – 102.
- Гришанов Г.В. Особенности гнездования черного дрозда в ландшафтах с различной степенью окультуренности на территории Калининградской области // Экология гнездования птиц и методы ее изучения: тез. докладов. Самарканд. 1979. С. 65 – 66.
- Гынгазов А.М., Миловидов С.П. Орнитофауна западносибирской равнины. Томск. Изд-во ТГУ. 1977. 352 с.
- Данилов Н.Н. Изменчивость птиц и миграции // Труды 2 Прибалт. Орнитол. конф. М. Изд-во АН СССР. 1957. С. 170 – 177.
- Данилов Н.Н. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике Т. 2. Птицы. // Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск. 1966. Вып. 56. 140 с.
- Данилов Н.Н. О возрастной структуре популяций // Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск. 1969. С. 72 – 84.
- Данилов Н.Н. Численность птиц в основных биотопах лесотундры Полярного Урала и особенности использования ими кормовых ресурсов // Продуктивность биоценозов Субарктики. Свердловск. 1970. С.131-135.

- Данилов Н.Н. Формирование пространственной структуры населения птиц // Экология, география и охрана птиц. Л. 1980. С. 113 – 120.
- Данилов Н.Н. Популяционная структура видов у птиц // Экология. 1983. № 3. С. 12 – 17.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука. 1984. 334 с.
- Долбик М.С. Ландшафтная структура орнитофауны Белоруссии. Минск. 1967. 308 с.
- Дольник В.Р. Миграционное состояние птиц. М.: Наука. 1975. 393 с.
- Жонголович И.Д. График моментов восхода и захода солнца // Климатический атлас СССР. М. 1960. Т.1. С. 180 – 181
- Зацепина Р.А. Систематический обзор воробьиных Волжско-Камского края. Семейство славковые // Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные. М.: Наука. 1978. 245 с.
- Зимин В.Б. Экология воробьиных птиц Северо-запада СССР. Л.: Наука. 1988. 184 с.
Зимин, 1978;
- Зубцовский Н.Е. Успешность размножения птиц в Ильменском заповеднике // Экология. 1981. № 2. С. 101 – 102.
- Иваницкий В.В. Влияние территориального поведения и климатических факторов на структуру популяции каменки-плясуньи в Бадхызе // 10 Прибалт. Орнитол. конф. : тез. докл. Рига. 1981. Т.2. С. 57 – 59.
- Ивантер Э.В. 1962. Птицы заповедника Кивач // Орнитология. М.: изд-во Моск. ун-та. вып. 5 С. 66 – 85.
- Илус П.Х. Явление полигинии у чибиса // Экология и охрана птиц. Тез. докл. 9 Всесоюзной орнитол. конф. Кишинев. 1981. С. 94.
- Калякин В.Н., Виноградов В.Г. Связь сроков весеннего прилета птиц с некоторыми датами основных показателей развития весны на Южном Ямале // Миграция и экология птиц Сибири: Тез. докл. орнитол. конф. Якутск. 1979. С. 24 – 29.
- Карри-Линдал К. Глобальный обзор миграций птиц. М.: Мир. 1984. 204 с..
- Ковшарь А.Ф. Особенности размножения птиц в субвысокогорье (на материале Passeriformes в Тянь-Шане). Алма-Ата. 1981. 260 с.
- Ковшарь А.Ф. Полициклия и гипсоморфный эффект в размножении горных птиц // Тез. докл. 18 Междунар. орнитоло. конгр. М.1982. С. 27 – 28.
- Кучерук В.В., Ковалевский Ю.С., Сурбанос А.Г. 1975. Изменения населения и фауны птиц Южного Ямала за последние 100 лет // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 80, 1: 52 – 64.
- Лапшин Н.В. 1975. К вопросу о полигинии у некоторых птиц Южной Карелии // Тез. докл. 2-я Всесоюзн. конф. по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М.: 168–169.

- Лапшин Н.В. Особенности биологии пеночки-веснички при обитании в высоких широтах // Адаптации жив. и раст. организмов в условиях высокоширотной среды. Петрозаводск. 1979. С. 1 – 37.
- Лапшин Н.В. Особенности территориального поведения веснички на Северо-Западе СССР // Экология и охрана птиц. Тез. докл. 8-й Всесоюз. орнитол. конф. Кишинев, 1981 а. С. 132.
- Лапшин Н.В. Соотношение циклов размножения и линьки у веснички на северо-западе РСФСР // 10-я Прибалт. орнитол. конф. Рига, 1981. Т. 1. С. 106-109.
- Лапшин Н.В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L) в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск: 1983. С. 34–41.
- Лапшин Н.В. Годовой цикл (размножение, линька и миграция) веснички *Phylloscopus trochilus acredula* и его адаптивные особенности в условиях таежного северо-запада РСФСР // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л.: 1987. С. 34-52.
- Лапшин Н.В. Послебрачная линька пеночки-веснички на северо-западе СССР // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1988. Вып. 23 С. 100-110.
- Лапшин Н.В. Пеночка-весничка - *Phylloscopus trochilus* (L.) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: 1990. С.114-120.
- Лапшин Н.В. Осенняя миграция молодых пеночек-весничек- *Phylloscopus trochilus* на Северо-Западе СССР // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. 1991. С.24-40.
- Лапшин Н.В. Определение пола у восточноевропейских пеночек рода *Phylloscopus* // Рус. орнит. журн. 1998. № 56. С.3 – 8.
- Леонович В.В., Успенский С.М. Особенности климата и жизнь птиц в Арктике // Экология позвоночных животных Крайнего Севера. Свердловск. 1965. С.141–48.
- Лобанов В.А. Доминирование птиц в биотопах Большеземельской тундры // Экология и охрана птиц : тез. докл. Кишинев. 1982. С. 42.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М. Иностр. лит-ра. 1957. 203 с.
- Ляндерс Л.С., Орлова Е.А., Сорокин М.Г. Структура населения птиц некоторых биотопов Верхневолжья // Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение, использование. Калинин. 1980. С. 81 – 87.
- Магомедова М.А., Морозова Л.М., Эктова С.Н. и др. Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс. 2006. 360 с.
- Мальчевский А.С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц // Зоол. журн. 1968. Т. 17. вып. 6. С. 833 – 943.

- Мальчевский А.С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций птиц // Орнитология в СССР. Ашхабад. 1969. Т. 1. С. 111-124.
- Мальчевский А.С. К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц // Ориентация и территориальные связи птиц. Рига: Зинатне. 1973. С. 73 – 81.
- Мальчевский А.С. Отношение животных к территории как к фактору эволюции (на примере птиц) // Вестн. ЛГУ. 1974. № 3. С. 5 – 15.
- Мальчевский А.С. О путях и методах изучения популяционной структуры вида у птиц // Исслед. продуктивности вида в ареале. Вильнюс: Минтас. 1975. С. 77 – 86.
- Мальчевский А.С. Об эволюционном значении подвижности территориальных связей птиц в гнездовой области // Адаптивные особенности и эволюция птиц. М. Наука. 1977. С. 72 – 77.
- Михеев А.В. Послегнездовые кочевки птиц и их причины // Экология и миграции птиц Прибалтики. Рига: Зинатне. 1961. С.263-266.
- Михеев А.В. Роль факторов среды в формировании сезонных миграций птиц Восточной Палеарктики //Материалы по фауне и экологии животных. М. 1964. С. 3–278.
- Михеев А.В. Пространственная структура популяций у птиц // Зоол. журн. 1978. Т. 57, № 12. С. 85 – 94.
- Михельсон Х.А., Виксне Я.А. К вопросу об изучении территориальных связей популяций птиц // Ориентация и территориальные связи птиц. Рига: Зинатне. 1973. С. 85 – 94.
- Морозова Л.М., Магомедова М.А., Эктова С.Н. Структура растительного покрова и фитоценоотическое разнообразие // Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд. Уральск. ун-та. 2006. С. 148–204
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа // Под ред. Добринского Л.Н. Екатеринбург: Аэрокосмоэкология. 1997. 191 с.
- Музаев В.М. К биологии славки-завирушки (*Sylvia curruca* L) // Экология птиц Приладожья. Изд. ЛГУ. 1981. № 32. С. 130–144.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас. 1977. Ч. 1. С. 37–48.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Фотопериодический контроль сроков начала репродуктивного периода и послебрачной линьки у северной пеночки-веснички // Вестн. ЛГУ. 1983. №:1 С. 96–98.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // Докл. АН СССР. 1988. Т. 301. №2 С. 505 – 508

- Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П. и др. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Л.: Изд-во ЛГУ. 1981. С. 3 – 86.
- Павлов А.В., Гравис Г.Ф. Вечная мерзлота и современный климат // Природа. 2000 г. т. 4. С. 10 – 17.
- Паевский В.А. Популяционное распределение мигрирующих через Прибалтику зябликов // Сообщ. Прибалт. комисс. по изуч. миграций птиц. Таллин. 1967. № 4 С. 59–68.
- Паевский В.А. Изменение соотношения численности и успешности размножения в популяциях зяблика и пеночки-веснички на Куршской косе // 10 Прибалт. Орнитол. конф. Тез. докл. Рига. 1981. Т. 2. С. 156 – 158.
- Паевский В.А. Демография птиц. Л.: Наука, 1985. 265 с.
- Паевский В.А. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц Спб – М.: 2008. 235 с..
- Панов Е.Н. Поведение животных и экологическая структура популяций. М.: Наука. 1983. 424 с.
- Пасхальный С.П. Птицы антропогенных местообитаний полуострова Ямал и прилегающих территорий. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 166 с.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г. Весенний пролет птиц в низовьях Оби // Научный вестник ЯНАО. Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. Вып.6 (50) Салехард. 2007. С.: 23 – 56.
- Поливанов В.М. К вопросу о постоянстве местных гнездовых популяций у птиц // Труды 2 Прибалт. орнитол. конф. М. 1957. С. 239 – 253.
- Портенко Л.А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала / М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1937. 268 с.
- Пославский А.Н. Зональная изменчивость плодовитости некоторых широко распространенных видов птиц, населяющих северные пустыни Евразии // Тез. докл. 7-й Всесоюзн. орнитол. конф. Киев. 1977. т.1. С. 303–304.
- Природа Ямала. Екатеринбург: УИФ Наука. 1995. 407 с.
- Птушенко Е.С.. Род пеночка // Птицы Советского Союза. М.: Сов. Наука, 1954. Т. 6. С. 146-207.
- Равкин Ю.С. Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск: Наука. 1978. 287 с.
- Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск. Наука. 2005. 305 с.
- Раковская Э.М., Давыдова М.И. Физическая география России. Ч. 2. Азиатская часть, Кавказ, Урал. М.: Изд-во Владос. 2003. 304 с.

- Ребристая О.В. Сосудистые растения // Полуостров Ямал: растительный покров. Тюмень: Сити-пресс. 2006. С. 16 – 71.
- Рыжановский В.Н. Определение численности варакушки в послегнездовой период методом «мечение - повторный отлов» // Зоол. журн. 1984 а. Т. 63. № 4 С. 446 – 449.
- Рыжановский В.Н. Весенняя миграция пеночек – веснички и таловки на северном пределе ареала // Доклады Высшей школы. Биол. науки. 1984 б. N. 9. С. 46 – 51.
- Рыжановский В.Н. Связь послебрачной линьки с размножением и миграцией у воробьиных в Субарктике // Экология. 1987. N 3. С.31-36.
- Рыжановский В.Н. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. 2001. С. 3–22.
- Рыжановский В.Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральск. 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. Экология и годовой цикл овсянки-крошки *Emberiza pusilla* в Нижнем Приобье. 1. Предгнездовой и гнездовой периоды // Рус. орнитол. журн. 2011. №. 20 (708). С. 2347–2365.
- Рыжановский В.Н. Экология и годовой цикл жизни северной варакушки *Luscinia svecica svecica*. 1. Предгнездовой и гнездовой периоды // Рус. орнитол. журн. 2012. 21 (801). С. 2413-2429.
- Рыжановский В.Н. Адаптивные особенности экологии и годового цикла пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus L.*) на северном пределе сибирской части ареала // Известия РАН. Сер. биол. 2014. №6. С. 605 – 615.
- Рыжановский В.Н., Рябцев В.К., Малафеев Ю.М. Эффективность размножения воробьиных птиц на Южном Ямале и факторы, ее определяющие // Зоол. журн. 1974. Т. 53 № 2. С. 305–307
- Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Зависимость сроков прилета и яйцекладки птиц от географической широты на п-ове Ямал // Экологические и биоценологические связи перелетных птиц Западной Сибири». Новосибирск: 1981. С.185 – 192.
- Рыжановский В.Н., Пасхальный С.П. Динамика населения птиц Нижнего Приобья в связи с глобальным потеплением климата // Научный вестник. 2007. 6 (50) №. 2: С.58–74.
- Рыжановский В.Н., Богданов В.Д. Каталог позвоночных животных горно-равнинной страны Урал. Аннотированный список и региональное распределение. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH&Co. KG. Saarbrucken, Deutschland. 2018. 181 p.

- Рымкевич Т.А., Рыжановский В.Н. Линька птиц на Полярном Урале // Орнитология. М.: Изд-во Моск. ун-та. 1987. № 22. С. 84 – 95.
- Рябцев В.К. Продуктивность и этологические механизмы регуляции плотности гнездования и численности птиц на Южном Ямале // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала. Свердловск: 1977. С.104–133.
- Рябцев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Ур. отд-ние. 1993. 296 с.
- Рябцев В.К., Головатин М.Г., Якименко В.В. Территориальность воробьиных в условиях весеннего половодья и экспериментального изъятия самцов // Экологические аспекты поведения животных. Свердловск. 1980. С. 49 – 60.
- Рябцев В.К., Шутов С.В. Ольшванг В.Н. Анализ конкурентных отношений пеночки-веснички и пеночки-таловки (с обсуждением специфики экосистем) // Экология. 1980. № 1. С. 83–92.
- Сдобников В.М. Распределение млекопитающих и птиц по типам местообитаний в Большеземельской тундре и на Ямале //Л.: Изд-во Главсеверморпути. 1937. 76 с.
- Соколов Л.В. Неравнозначная роль ранних и поздних выводков в поддержании популяции зяблика *Fringilla coelebs* на Куршской косе // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 2. С. 257 – 265.
- Соколов Л.В. Сроки образования связи с районом будущего гнездования у некоторых перелетных воробьиных птиц на Куршской косе // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 3. С. 395-401.
- Соколов Л.В. Территориальное поведение молодых птиц, запечатление территории //Методы изучения миграций птиц. М. 1977. С. 161-175.
- Соколов Л.В. Формирование территориальных связей у некоторых перелетных птиц на Куршской косе // Морфология, систематика и эволюция животных. Л. 1978. С. 33 – 34.
- Соколов Л.В. "Чувствительный" период в процессе формирования связи с территорией будущего гнездования у зяблика на Куршской косе //Зоол. журн. 1981 а. Т. 60, вып. 6. С. 887-894.
- Соколов Л.В. Филопатрия у перелетных птиц // 10-я Прибалт. орнитол. конф.: Тез. докл. Рига, Ч. 2. 1981 б .С. 188-190.
- Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц, Труды Зоол. ин-та АН СССР. Т. 230. Л. 1991: 232 с.

- Соколов Л.В., Лапшин Н.В., Резвый С.П. Территориальное поведение веснички на Куршской косе Балтийского моря и в юго-восточном Приладожье // Актуальные проблемы орнитологии. 1986. С. 190–206.
- Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т.2. Ч.1. Воробьинообразные. Киров. 2006. 447 с.
- Стахеев В.А. Фенологические аспекты весенней миграции и размножения перелетных воробьиных в Северо-Восточном Алтае // Экологические и биоценотические связи перелетных птиц Западной Сибири. Новосибирск. 1981. С. 166 – 176.
- Орлова В.В. Климат СССР. Вып. 4. Западная Сибирь. // Л.: Гидрометеиздат, 1962. 359 с.
- Фуфаев А.А. 1984. Предгнездовой период у воробьиных птиц Камского Предуралья. Гнездовая жизнь птиц. Пермь. 1984. С. 110–113.
- Хохлова Т.Ю. Фенология перелета и размножения птиц в условиях ранней весны 1975 г. // Экол. птиц и млекопитающих Сев.-Зап. СССР. Петрозаводск. 1976. С. 38 – 44.
- Хамерстром Ф., Бурки Ч., Хамерстром Ф. Влияние жертвы () на гнездование, полигинию и динамику популяции хищника () // 18 междунар. Орнитол. конгр. Тез. докл. М. 1983. С. 163.
- Шварц С.С. Популяционная структура биоценоза // Изв. АН СССР. Серия биол. 1971. №. 4. С. 475 – 488.
- Шутов С.В. Полигиния веснички и таловки на Приполярном Урале и ее роль в поддержании численности // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. Свердловск. 1986. 71– 77.
- Шутов С.В. Популяционная экология пеночки-веснички и пеночки-таловки в Южной Субарктике // Автореф. канд. биол. наук. Свердловск. 1988. 14 с.
- Шутов С.В. 1989. Территориальный консерватизм, дисперсия массовых видов воробьиных на Приполярном Урале и некоторые закономерности их широтных изменений // Экология. 1989. № 4. С. 69 – 74.
- Шутов С.В., Рябицев В.К., Рыжановский В.Н Ежегодное перераспределение пеночки-таловки и пеночки-веснички в северной части ареала // «Продуктивность видов в пределах ареала». Мат-лы 4-го Всесоюз. совещания. Вид и его продуктивность в ареале. Свердловск. 1984. Ч. 2. С. 89–90.
- Шураков А.И. Экологические аспекты изменчивости величины кладки некоторых колониальных птиц // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1979. С. 12–19.
- Успенский С.М. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц. М.: Мысль. 1969. 463 с.
- Целминьш А.Э. О прерывании линьки маховых у пеночки-веснички // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Л. 1986. Т. 2. С.312 – 313.

- Юргенсон П.Б. Возрастная структура популяций и динамика плодовитости животных // Зоол. журн. 1966. Т. 46. вып. 2. С. 161 – 171.
- Alatalo R.V., Lundberg A. Density-dependence in breeding success of the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) // J. Anim. Ecol. 1984. V. 53 № 3. P. 969 – 977.
- Arvidson B.E., Nilsson L. Loövsångarens, *Phylloscopus trochilus*, hackningsbiologi in svenska Lapland // Var fagelvarld 1983.V. 42. № 2. P. 81 - 88
- Askenmo C. Reproductive effort and return rate of male pied Flycatchers // Amer. Natur. 1979. V 114 N 2. P. 748 – 753.
- Askenmo C. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca* // Ardea. 1982. V. 70 N 2. P. 189 – 196.
- Balfour E., Cadburg C. Polygyny, specing, and sex ratio mong hen harries *Circus cyaneus* in Orkney, Scotland // Ornis scand. 1979. V.10 N. 1. P. 133 – 158.
- Berndt R., Winkel W. Die Gelegenngrosse des Trauerschnapper (*Ficedula hypoleuca*) in Beziehung zu Ort, Zeit, Biotop und alter Vogelwelt // J. Ornith. 1967. Bd.88. N. 4/5. P. 97 – 136.
- Berndt R, Winkel W. Gibdt es beim Trauerschnapper *Ficedula hypoleuca* eine Pragung auf den Biotop des Geburtsortsortes // J. Ornith. 1975. V. 115. N. 2. P. 195 – 201.
- Berndt R., Winkel W. 1979. Verfrachtungs-Experimente zur Frage der Geburtsortspragung beim Trauerschnapper (*Ficedula hypoleuca*) // J. Ornithol.1979. Bd. 120, S. 41-53.
- Blakley N.R. Successive polygyny in upland nesting Redwinged birds //Condor. 1976. V.78. N. 1. P. 129 – 133.
- Bevanger K. Proposal for a new classification of Norwegian communists // Biol. Conserv. 1977. V. 11. N. 1. P 17 – 25.
- Bryant D.N. Environmental influences on growth and survival nestling House Martins *Delchon urbica* // Ibis. 1978. N. 3. P. 271 – 273.
- Böhning-Gaese K, Halbe B.Lemoine N., Oberrath R. Factors influencing the clutch size, number of broods and annual fecundity of North American and European land birds // Evol. Ecol. Res. 2000. № 2. P. 823–839. .
- Caccamise D. Seasonal patterns of mortality in the ??-winged blackbirds // Condor. 1978. V. 80. N. 3. P. 290 – 304.
- Carrick R. Ecological significance of territory in the Australian magrpie, *Gimmornina tibices* // Proc. 13 th. Int. Ornithhol / Cjngr. 1963. V. 2. P. 740 – 753.
- Curio E. Geburtsortstreue und Lebenserwartung juniger Trauerschnapper (*Muscicapa h. hypoleuca* Pall.) // Vogelwelt. 1958. Bd. 79. S. 135 – 149.

- Czarnecki Z. Studis nad znacowaniami populacjami ptacow gnezdaczych sic w witklinach badrzecznych // *Acta ornithol.* 1975. V. 15. N. 1. P. 1 – 79.
- Dawson D.G.; Dillks F.J.; Gase P.D.; McBerney J.G.; Wilson R. Seasonal differences in bird counts in forests near reefton South Islands, New Seeland // *Noternis*, 1978. V. 25. N. 4. P. 257 – 278.
- Emlen S.T., Oring L.W. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // *Scienci.* 1977. V. 197. N. 1. 215 – 233.
- Freer V.M. Factors affecting site tenacity in New York Bank // *Bird-Band/* 1979. V.50. N.4. P. 340 – 357.
- Fjildsa J. Forandringene i horsk fuglafauna I nyere tid // *Naturen.* 1968. Bd. 92. N. 3. P. 148 – 167.
- Gwinner E. Circannuale Periodic als Grundlage des jahreszeitlichen Funktionswandels bei Zugvogeln. Untersuchungen am Fitis (*Phylloscopus trochilus*) und Waldbaubsanger (*Ph. sibilatrix*) // *J.Ornithol.* 1968. Bd. 109. S. 70-95.
- Gwinner E. 1969. Untersuchung zur Jahresperiodik von Laubsangern. Entwicklung der Gefieders, der Gewichter und der Zugunruhe bei Jungvogeln 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 Laubsangern. 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.
- Haartman L. Clutch size in the Pied Flicatchers // *Proc. 15th Intern. Ornithol. Congr. Oxford, Edinburg.* 1967. P. 155 – 164.
- Haartman L. von. Nest-site and evolution of polygamy in European passerine birds // *Ornis fenn.* **46**. 1:1–12.
- Haftorn S. Energetics of incubation by the Golderest *Regulus Regulus* in relation to ambient air temperatures and geographical distribution of the species // *Ornis scand.* 1978. V.9. N.1. P. 22 – 30.
- Hansen D. 1981. Polygyny as an alternative to monogamy in two species of dippers: *Cinclus mexicanus* and *Cinclus pallasi* // *Misc. Rept Jamashina Inst. Ornithol.* V.13. N.3. P. 153 – 182.
- Haukioja E. 1971. Flightlessness in some moulting passerines in Northern Europa // *Ornis fennica.* V 48. N. 3-4: P. 101-116.
- Hartlev P.N. Apparent polygamy of the Willow-warbler // *Brit. Birds* 1934. V. 28. P. 78.
- Holcomb L.C., Twiest G. Growth rates and sex rates of red winged blackbirds nestling // *Wilson Bull.* 1970 V. 82. P. 294 – 303.

- Hötker H. 1982. Studies of Meadow pipit *Anthus pratensis*. Dispersal // Ring and Migr. V.4N.1. P. 45 – 50.
- Hötker H., Sudfeldt G. Untersuchungen zur Nistplatzwahl einer nordwestdeutschen Population des Wiesenpiepers (*Anthus pratensis*) // Vogelwelt. 1982. V. 103. N. 5. P. 178 – 187.
- Hussel D.J. Factors affecting clutch size in Arctic passerines // Ecol. Monogr. 1972. V. 42. N. 4. P. 317 – 364.
- Hinde R.A. The biological significance of the territories of birds // Ibis. 1956. V. 98. N. 3. P. 340 – 469.
- Hilden O., Jarvinen A., Lehtonen L., Soikkeli. Breeding success of Finnish birds in the bad summer of 1981. // Ornith. Fenn. 1982. V. 59. N. 1. P. 20 – 31.
- Jarvinen A. Geographical gradients of stability in European land bird communities // Oecologia. 1979. V. 38. N. 1. P. 31 – 69.
- Jehl J.R. Patterns of hatching success in subarctic birds // Ecology, 1971. V. 52. N. 1. P. 169–173.
- Kendeigh S.O. Territorial and mating behavior in the House ? // III. Biol. Monogr. 1941. V. 18. P. 1 - 120.
- Klomp N. Determination of clutch size in birds / A. review // Ardea. 1970. V.58. N. 1 – 2. P. 1 – 124.
- Kluijver H.M. 1951. The population ecology of the great tit, *Parus maior* L. // Ardea. Vol. 39. N. 1. P. 1 – 135.
- Kluijver H.M. 1971. Regulation of numbers in populations of Great Tits (*Parus m. major*) // Boer. P.J. Gradvel G.V. (Eds.). Dynamic of populations. Wagenwingen: Pudoc, P. 532 – 544.
- Koch N. 1975. Okologische Beziehungen zwischen den Vögeln und den ?otepen des Uetliberges und des Reppistales bei Zürich // Viert?jahresschr. Naturforsch, Ges. Zürich/ 1975/ V.120.N.4. P. 299 – 428.
- Krebs J.R. 1970. Regulation of numbers in Great Tit (*Aves*, *Passeriformes*) // J. Zool. Lond. V. 162. N. 3. P. 317 – 333.
- Krebs J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L // Ecology. Vol. 52. N. 1. P. 2 – 22.
- Kroodsma D. Marsh Wrenditions // Natur. Hist. 1983. V. 92. N. 9. P. 43 – 46. ;
- Lack D. 1946. Clutch and brood size in the Robin // *Brit. Birds*. 39: 98–109, 130–135.
- Laek D. The Natural Regulation of Animal Numbers. Oxford: Clarendon Press. 1954. 343 p.
- Lack D. Ecological adaptation for breeding in birds. London, Methuen. 1968. 409 p.

- Lawn M.R. 1982. Pairing systems and site tenacity of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern England // *Ornis Scand.* 3: 193–199.
- Lawn M.R. Premigratory dispersal of juvenile Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern England // *Ring. and Migr.* 1984. Vol. 5, N 3. P. 125-131.
- Lindstedt S.L., Calder W.A. Body size and longevity in birds // *Condor.* 1976. C. 78. N. 1. P. 91 – 145.
- Loske K.H. Zum Umsiedlungsverhalten von Altvogeln bei der Rasch schwalbe (*Hirundo rustica*) // *J. Ornithol.* 1982. V. 123. N. 1. P. 1 – 106
- Lohrl H. 1959. Zur Frage des Zeitpunktes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnapper, *Ficedula albicollis* // *J. Ornithol.* Bd. 100, N 2. S. 132-140.
- Mason C.F. Breeding biology of the *Sylvia* warblers // *Bird. Study.* 1976. V. 23. N. 3. P. 213 – 232.
- Mead C.J., Watmough B.R. 1976. Suspended moult of Trans-Saharan migrants in Iberia // *Bird Study* V. 23 N 3. P. 187-197.
- Nice M. 1941. The role of territory in birds life // *Amer. Midl. Nat.* 1941 V. 26. P. 441 – 487.
- Nordestrom G. Boniteringsundersökning över hackfågelfauna inom de olika skogsområdena under en följd av fem somrar // *Ornis Fenn.* 1953. V. 30. N. 3. P. 56 - 67.
- Norman S.C. 1981. A study of post-juvenile moult in Willow Warblers // *Ring. Migr.* 37: 165-172.
- Norman S.C., Norman W. 1985. Autumn movements of Willow Warblers ringed in the British Isles // *Ring. and Migr.* 6: 7-18.
- Nolan V.J. An analysis of site fidelity in the Prairie Warbler (*Dendroica discolor*) // *Abstr. Inst. Ornithol. Congr.* 14. 1966. P. 90 – 91.
- Newton I. The breeding biology of the Chaffinch // *Bird Study*, 1964. vol. 11, N 1. P. 47 – 68.
- Orrel M., Ojanen M. 1979. Mortality rates of Great Tit *Parus major* in a northern population // *Ardea.* Vol. 67. N. 3-4. P. 130 - 133.
- Orell M., Ojanen M. 1983. Breeding success and population dynamics in a northern great tit *Parus major* population // *Ann. Zool. Fenn.* Vol. 20. N. 2. P. 77 – 98.
- Orians G.H. On the evolution of mating systems in birds and mammals // *Amer. Natur.* 1969. V. 103. N. 934. P. 589 - 603
- Orians G.H. 1978 On the evolution of mating systems in birds and mammals // *Readings Sociobiology.* San-Francisco. 1978. P. 115 – 132.
- Paz U. The significance of clutch-size in song birds (Passeriformes) // *Isr. J. Zool.* 1981. V. 30. N 1-2. P. 100 – 101.

- Pearson D.J. 1973. Moulting of some palearctic warblers wintering in Uganda // *Bird study*, 20, 1: 24-36.
- Perrins C.M. Population fluctuation and clutch size in the Great Tit *Parus major* // *J. Anim. Ecol.* 1965. V. 34. N.3. P. 601 – 647.
- Perrins C.M. The timing of birds breeding season // *Ibis*. 1970. V. 112. N. 2. P. 242 – 255.
- Perrins C.M., Mose P. Survival of young Great Tit in relation to age of female parent // *Ibis*. 1974. V.116. N. 2. P. 120 – 124.
- Pinkowski B. Nest site selection in eastern Bluebird // *Condor*. 1979. V. 81 N. 4. P. 435 – 436.
- Picman J. The adaptive value of polygyny in marsh-nesting red singed blackbirds; re-nesting ?, territory tenacity, and mate fidelity of females // *Can. J. Zool.*1981.V. 59. N. 12. P. 2284 – 2296.
- Praro S.R. Polygamy by willow warblers // *Brit. Birds*. 1982. V. 75. N. 9. P. 406 – 411.
- Redfern C.F. Lapwing nest sites chick mobility in relation to habitat // *Bird Study*. 1982. V. 29. N.3. P. 201 – 208.
- Reyer H.U. Soziale Strategien und ihre Evolution// *Naturwissenschaft* 1982. Bd. 35. N. 1. S. 6 – 17.
- Ricklefs R.E. An analysis of nesting mortality in birds // *Smith. Contr. Zool.* 1969. V. 9. P. 1 – 48.
- Ricklefs R.E. Geographical variation in clutch size among passerine birds: Ashmole's hypothesis // *Auk*. 1980. V. 97. N ? P. 38 – 41.
- Rov N. Breeding bird community structure and species diversity along an ecological gradient in deciduous forest in western Norway // *Ornis scand.* 1975. V.6. N. 1. P. 1-14.
- Selander R.K. Supplemental data on the sex ratio in nestling boat-tailed grackles // *Condor*. 1961. V. 63. P. 504 – 509.
- Starerbetz I. Comparative investigation into the reproduction ?aviour of monogamous, polygamous and unmated great bustard population in south-eastern Hungary // *Aquila*. 1980 N.1. P. 31 – 47.
- Snow D.W. 1967. A guide to molt in British Birds. B.T.O. Field guide. London: 1-30.
- Swann R.L., Baillie S.R. 1979. The suspension of moult by trans-Saharan migrants in Grete // *Bird Study*. V. 26 N 1 P. 55-58.
- Tiainen J. 1983. Population ecology of the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in southern Finland. Helsinki: 1-123.
- Verner J. Evolution of polygamy in the long-billed marsh ??? // *Evolution*. 1964. V. 18. P. 252 – 264.

- Verner J., Wilson M.F. The influence of habitats on mating Systems of North American passerines // *Ecology*. 1966. V. 47. N 1. P. 143 – 147.
- Williams L. 1952. Breeding behaviour of the Brewer blackbird // *Condor*. 1952. V. 54. P. 3 – 47.
- Williams G.C. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle // *Amer. Natur.* 1966. Vol. 100. P. 687–690.
- Wiley R. Social structure and individual ontogenes : problems description Mechanism and evolution // *Perspect. Ethology*. V. 4. New-York – London. 1981. P. 133 – 150.
- Williamson K. Batten L. Ecological implications of the common birds census // *Pol. Ecol. Stud. evolution // Perspect. Ethology*. N 4. New-York. London. 1981. P. 105 – 133.
- Wynne-Edwards V.S. The control of population-density through social behavior: a hypothesis // *Ibis*. 1959 V 101. N 3-4. H. 436-442.
- Wynne-Edwards V.S. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburg. London. 653 p.
- Wittenberger J.F. The ecological factors selecting for polygyny in altricial birds // *Amer. Natur.* , 1976. V. 110. N. 975. P. 779- 799.
- Wolfson A. 1965 . Light and endocrine events in birds; role of the dark period and circadian rhythms in the regulation of the gonadal cycle // *Archives d'anatomic microscopique et de morphologie experimentale*. V. 54. N 1, P. 579-600.
- Wilson H. The life history of the western magpie (*Gymnorhina dorsalis*) // *Emu*. 1946. V. 45. N. 2. P. 233-244/
- Zang H. Der Einfluss der Hohanlage auf Alterszusammensetzung und Brutbiologie bei Kohl und Blaumeise (*Parus major*, *P. caeruleus*) im Harz // *J. Ornithol*. 1982. Bd. 123. N. 2. S. 145 – 154.
- Zimmermann L.J. Nesting success of dickcissel (*Spiza Americana*) preferred and less-preferred habitats // *Auk*. 1982 V. 99. N.2. P. 292- 298

FOR AUTHOR USE ONLY

FOR AUTHOR USE ONLY

FOR AUTHOR USE ONLY

**More
Books!**



yes
I want morebooks!

Buy your books fast and straightforward online - at one of world's fastest growing online book stores! Environmentally sound due to Print-on-Demand technologies.

Buy your books online at
www.morebooks.shop

Покупайте Ваши книги быстро и без посредников он-лайн – в одном из самых быстрорастущих книжных он-лайн магазинов! окружающей среде благодаря технологии Печати-на-Заказ.

Покупайте Ваши книги на
www.morebooks.shop

KS OmniScriptum Publishing
Brivibas gatve 197
LV-1039 Riga, Latvia
Telefax: +371 686 20455

info@omniscryptum.com
www.omniscryptum.com

OMNIScriptum



FOR AUTHOR USE ONLY