

ПОДВИДОВЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИНЬКИ ПЕНОЧКИ-ТЕНЬКОВКИ (*PHYLLOSCOPUS COLLYBITA* L.) ИЗ ЕВРОПЫ И ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2017 г. В. Н. Рыжановский

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

e-mail: ryzhanovskiy@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 13.04.2016 г.

Сопоставляются показатели линьки теньковки номинативного (Центральная Европа) и восточно-европейского (Приладожье) подвидов с линькой сибирского подвида (Нижнее Приобье). Сроки начала постювенальной линьки у сибирских теньковок контролируются эндогенно при фотопериодическом контроле у теньковок номинативного и, возможно, восточно-европейского подвидов. Полнота линьки теньковок Центральной Европы не меньше, чем ладожских птиц, и больше, чем у приобских. Индивидуальная продолжительность линьки минимальна у птиц Приобья, максимальна – у птиц Центральной Европы; птицы Приладожья линяют “среднее” время. Отличия между птицами Приладожья и Приобья в послебрачной линьке проявляются в длительности и полноте. Сокращение полноты линьки в Приладожье характерно для половины осмотренных птиц, в Приобье – для некоторых. Меньшая продолжительность полной линьки приобских птиц (40 дней против 60 у приладожских) при большей долготе дня свидетельствует о более высоких темпах роста перьев. Предбрачная линька всех подвидов не отличается по полноте и срокам.

Ключевые слова: пеночка-теньковка, линька, сроки, полнота, фотопериодический контроль, эндогенный контроль

DOI: 10.7868/S0367059717030155

Согласно “Списку птиц Российской Федерации” [1], в нашей стране гнездятся три подвида теньковок: восточно-европейские (*Phylloscopus collybita abietinus*), сибирские (*Ph. c. tristis*) и кавказские (*Ph. c. caucasicus*). Западную Европу населяет номинативный подвид *Ph. c. collybita* [2, 3]. Восточные пределы распространения номинативного подвида не вполне ясны, но в Германии эта форма гнездится. Восточно-европейские теньковки населяют Скандинавию и часть Восточной Европы, сибирские обитают не только в пределах всей Сибири, но проникают в Европу. Граница между восточно-европейским и сибирским подвидами проходит западнее Урала, примерно от п-ова Канин до г. Оренбурга [4]. Эпизодически встречаются и, возможно, гнездятся в Свердловской области восточно-европейские теньковки [5], но на Полярном Урале, в Нижнем Приобье и на Ямале встречаются и отлавливаются только сибирские теньковки. Характерно, что восточно-европейские и сибирские теньковки как подвиды существуют не в виде орнитологических коллекций систематиков, что иногда бывает, а хорошо отличаются по песне в полевых условиях. Имеется полоса гибридизации [4], где встречаются особи с “гибридной” песней. В.А. Коровин [5] описал такую песню самца в Невьянском районе

Свердловской области (единственная регистрация при обычности сибирских теньковок). Птица исполняла “европейский односложный” и “сибирский двухсложный” варианты и комбинированный вариант при незначительном преобладании в нем сибирского типа.

В орнитологической литературе есть материалы по линьке теньковок номинативного [6, 7] и восточно-европейского подвидов [8] и выявлены некоторые отличия в процессе регенерации оперения между ними. Поскольку в нашем распоряжении имеются материалы по линьке сибирской теньковки, также отличающейся от предыдущих подвидов, в настоящей работе анализируется изменчивость линного процесса вида на пространстве ареала в целях выявления факторов, определяющих эти подвидовые отличия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пеночка-теньковка является немногочисленной повсеместно распространенной птицей Приобской лесотундры. В окрестностях г. Лабытнанги (66°40′ с.ш., 66°40′ в.д.), где птиц ловили паутинными сетями и ловушкой, теньковок отлавливали единично весной и в первой половине лета, но в августе–начале сентября в одни годы

их ловили по 1–3 особи ежедневно, в другие – еженедельно. В общей сложности имеются протоколы описания оперения 129 молодых теньковок и 41 взрослой. Основные годы отлова теньковок – 1977–1982, единично птиц ловили в последующие годы, вплоть до 2013 г. Из гнезд в возрасте 11–12 дней были взяты и выкормлены “муравьиными яйцами” и “мучными червями” 7 птенцов одного выводка: 3 выкармливали и содержали до окончания линьки при короткодневном сокращающемся фотопериоде (16С : 8Т в середине июля с последующим сокращением дня на 30 мин каждые 5 дней до 12С : 12Т в начале сентября); 4 слетка жили при естественном фотопериоде широты Полярного круга (сокращающийся от 24С : 0Т в середине июля до 16С : 8Т в начале сентября). Вместе со слетками были взяты и содержались при естественном дне до окончания линьки две самки. Два взрослых самца были пойманы в середине августа и жили в вольере в течение 20 дней.

Для изучения предбрачной линьки 2 взрослых самца и 2 молодые птицы были пойманы в конце июля 2011 г., перевезены на Средний Урал, где жили до следующего лета при фотопериоде, сокращающемся от 17С : 8Т в начале августа до 12С : 12Т в конце сентября, при 11С : 13Т – с начала октября до конца ноября, при 14С : 10Т – с начала декабря до конца марта с последующим ростом естественной продолжительности дня за окнами помещения. В сентябре 2015 г. на Среднем Урале были пойманы 27 первогодков теньковки сибирского подвида, 4 из них передержаны в клетках до следующего лета. В начале октября светлую часть суток сократили до 11 ч (11С : 13Т). При таком режиме (предполагаемый фотопериод зимовки в Северной Индии и Пакистане [2]) теньковки жили до 15 февраля, затем день увеличили до 12С : 12Т, при котором птицы жили до начала естественного увеличения дня за окнами помещения в марте. В период линьки оперение птиц осматривали один раз в 5 дней, при ее отсутствии – один раз в декаду. Оперение описывали по методике Г.А. Носкова и Т.А. Рымкевич [9]. При каждом осмотре птиц взвешивали и регистрировали упитанность. Среднюю длительность линьки рассчитывали методом регрессионного анализа по датам отловов линяющих теньковок [10]. Для контроля за процессом линьки оперение окрашивали спиртовым раствором родана.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В годовом цикле теньковки отмечают две линьки: постювенальная – у молодых и послебрачная – у взрослых в области гнездования, предбрачная – у неполовозрелых и взрослых особей в области зимовки.

Линька номинативного подвида. Постювенальная линька частичная, значительной полноты (табл. 1): обновляются кроющие головы и туловища, на крыле 5–6 внутренних больших верхних кроющих второстепенных маховых, все средние и малые верхние кроющие маховых, у многих заменялись третьестепенные маховые и центральные рулевые перья [6]. У теньковок, выкормленных в условиях естественного освещения, постювенальная линька начиналась в 58–76 дней, в среднем – 68 ± 5.8 дня [6]; при фотопериоде 12С : 12Т они начинали замену оперения в возрасте 32–35 дней [7], т.е. сроки ее однозначно контролируются фотопериодом. Линьку птицы группы естественного фотопериода начинали через 2–4 недели после окончания роста дополнительной части юношеского оперения – этапа дорастания [10]. Возраст птиц в период дорастания – 25–40 дней. Длительность постювенальной линьки при естественном дне у этих птиц составляет 61 ± 8.9 дня [6], при коротком дне (12С : 12Т, постоянный фотопериод) линька длилась 40 дней, при длинном дне (18С : 6Т, постоянный фотопериод) – 80 дней [7]. Послебрачная линька взрослых птиц полная, начинается в конце июля–августе, длится 60–70 дней [6]. Предбрачная линька протекает в декабре–январе, причем она не полная – заменяются кроющие головы и туловища. У части птиц линька распространяется на третьестепенные маховые и центральные рулевые. Кроющие крыла в этой линьке не участвуют [3].

Линька восточно-европейского подвида. У теньковок Приладожья в процессе постювенальной линьки заменяются кроющие головы и туловища и часть кроющих крыла: все верхние кроющие второстепенных маховых, верхние кроющие пропатагиальной складки, кроющие крылышка, верхние и нижние кроющие кисти, большие нижние кроющие первостепенных маховых, средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие пропатагиальной складки. Отмечена также замена третьестепенных маховых и центральных рулевых у части птиц (см. табл. 1). Дорастание начинается в 25–30-дневном возрасте, заканчивается – в 40–45-дневном и совпадает с началом линьки. Сроки начала линьки у этих теньковок, вероятно, контролируются фотопериодом, так как у птиц первого цикла размножения (май–июнь) начало линьки отмечено через 39–40 дней после вылупления ($n = 3$), у птиц второго цикла размножения (июль) – через 32–34 дня ($n = 3$). У июньских птиц линька длилась 46–58 (51 ± 0.9) дней, у птиц из поздних выводков, по косвенным данным, – 36–46 дней. Отлет на места зимовки первогодки начинают на завершающих этапах линьки или полностью закончив ее [8].

По данным того же исследователя [8], послебрачная линька была полной у половины осмотренных особей. У остальных не заменялись внут-

Таблица 1. Полнота постювенальной (I), послебрачной (II), предбрачной (III) линек теньковок основных подвидов Северной Евразии: • — линяет у всех птиц, ◊ — линяет у части, ? — нет данных, пустая ячейка — не линяет

Птерилии, отделы птерилий	<i>Ph. c. collybitus</i>			<i>Ph. c. abietinus</i>			<i>Ph. c. tristis</i>		
	I [6]	II [6]	III [3]	I [8]	II [8]	III [3]	I	II	III
Головная	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Брюшная	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Спинная	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Плечевая	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Бедренная	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Голенная	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Анальная	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Рулевые	◊	•	◊	◊	•	◊		•	◊
ВКХ	•	•	•	•	•	•	•	•	•
НКХ	•	•	•	•	•	•	•	•	•
ПМ		•			•			•	
ВМ		◊			◊			◊	
ТМ	◊	•	◊	◊	•	◊		•	◊
БВКПМ		•			•			•	
СВКПМ		•			•			•	
БВКВМ	•	•		•	•		◊	•	
СВКВМ	•	•		•	•		◊	•	
МВКВМ	•	•		•	•		◊	◊	
ВК проп.	•	•		•	•		◊	•	
КК	•	•		•	•			•	
М. Ал.		•			•			•	
К. Ал.	•	•		•	•			•	
ВКК	•	•		•	•		◊	•	
НКК	•	•		•	•		◊	•	
БНКПМ	?	?			◊			◊	
СНКПМ	?	?			◊			◊	
БНКВМ	?	?			◊			◊	
СНКВМ	•	•		•	•		◊	•	
НКТМ	•	•		•	•		◊	•	
Аптерии	•	•		•	•		•	•	

Примечание. 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 маховых, БНКВМ — большие нижние кроющие второстепенных маховых, СНКВМ — средние нижние кроющие второстепенных маховых, НКТМ — нижние кроющие второстепенных маховых.

ренние второстепенные маховые и часть верхних и нижних кроющих крыла. Линька не совмещается с гнездованием и продолжается около 60 дней.

Предбрачная линька частичная, протекает в декабре—январе. В процессе ее заменяются кроющие головы и туловища, третьестепенные махо-

вые, их кроющие, центральные рулевые, иногда все рулевые перья [3].

Линька сибирского подвида. Постювенальная линька меньшей полноты, чем у предыдущих подвидов. У птиц, пойманных сетями и ловушкой, зарегистрирована замена кроющих тулови-

ща в обычной для мелких воробьиных полноте (перья, выросшие в гнезде). На крыле у некоторых птиц заменялись внутренние большие верхние кроющие второстепенных маховых, у большинства птиц — средние верхние кроющие второстепенных маховых, чаще внутренние, малые верхние кроющие второстепенных маховых заменялись также у некоторых птиц. У большинства птиц заменялись верхние и нижние кроющие пропатагиальной складки, верхние и нижние кроющие кисти, средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие третьестепенных маховых (см. табл. 1).

У 4 теньковок, выкормленных и содержавшихся в условиях естественного фотопериода, полнота линьки существенно не отличалась. Однако у 3 теньковок, выкормленных и передержанных при относительно коротком дне (16С : 8Т, сокращающийся день), она была значительно меньше. У всех птиц не заменялись верхние и нижние кроющие маховых, только у двух птиц заменилась часть верхних кроющих кисти, у одной — часть нижних кроющих кисти, у всех — часть верхних и нижних кроющих пропатагиальной складки. На туловище у всех птиц не заменились верхние и нижние кроющие хвоста, перья анальной птерилии, и только у одной теньковки заменились перья на голени. Полнота линьки на остальных птерилиях туловища была также меньше, чем при естественном фотопериоде гнездового района.

Дорастание юношеских перьев начинается в возрасте 15–17 дней, продолжается до 30–35-дневного возраста. Три меченые теньковки из не распавшегося выводка, пойманные в возрасте 23 дня, имели дорастающие перья по всему телу. Выкормленные при коротком дне 3 птицы начали линьку в возрасте 24–29 дней, в среднем 25.7 дня, при естественном дне 4 птицы начали линьку в возрасте 24–25 дней, в среднем 24.2 ± 0.2 . Несомненно, сроки начала линьки у сибирских теньковок контролируются эндогенно. Длительность процесса замены оперения у птиц группы короткого дня — 23–35 дней, в среднем 27.0 дней; у птиц группы естественного дня — 36–40 дней, в среднем 38.0 ± 0.9 дня.

Процесс линьки делили на 6 этапов-стадий. Начинающие линьку (на 1-й стадии) теньковки отлавливались в первой декаде августа, с 02.08 по 12.08, но в раннем 1977 г. одна птица была поймана 19 июля. Три, не начавшие линьку, слетка пойманы 8 августа. При вылуплении птенцов в первой декаде июля, расчетный возраст начала линьки в природе меньше 30 дней. Основной период линьки молодых северных теньковок — август (табл. 2). После 27.08 мы ловили птиц, закончивших линьку. По регрессии ($y = 0.144x - 5922.4$) средняя многолетняя дата начала линьки — 31 июля, окончания — 11 сентября, средняя дли-

тельность — 42 дня. Самая поздняя дата отлова заканчивающей линьку птицы — 18.09.1978 (фенологически поздний год), но основную массу птиц, заканчивающих линьку и в новом оперении, отлавливались в первой декаде сентября. Причем по сравнению с весничкой (*Ph. trochilus*; [12]) доля таких птиц среди теньковок, пойманных за вторую половину лета, значительна — 42.6%. Это дает основание считать, что молодые теньковки включаются в миграцию на последней стадии линьки или после ее окончания. Миграционное ожирение у клеточных птиц начиналось после окончания линьки (у веснички чаще — на последней стадии линьки). По этой причине их отлет из лесотундры поздно начинается и поздно заканчивается. Из Приобской лесотундры теньковки отлетают последними из сем. Sylviidae. У всех пойманных на Среднем Урале во второй–третьей декадах сентября 2015 г. теньковок отсутствовали следы линьки, были “средние” запасы жира и летели они последними.

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

Начинающих послебрачную линьку птеночек этого вида отлавливали в период с 20 июля по 7 августа, в старом наряде птицы попадали в сети до 31 июля (табл. 3). По уравнению регрессии ($y = 0.2462x - 10120$) средняя дата начала линьки — 24 июля. Среди птиц, первыми начавшими линьку, преобладали самцы, среди поздно вступивших в линьку — самки. Период вступления в линьку продолжается 25–30 дней. Две теньковки, заканчивающие смену наряда (на 11-й стадии), пойманы 19 и 20 августа. Средняя дата окончания линьки — 7 сентября, средняя длительность линьки — 45 дней, длительность сезона линьки — 50–60 дней. Вольере при естественном дне вместе с выводком содержали самца. Линьку он начал 4 августа и закончил через 39 дней: 11 сентября. Во время замены маховых вершины крыла и рулевых, на 7–9-й стадиях,

Таблица 2. Сроки отлова молодых теньковок в состоянии линьки по пятидневкам (I–VI)

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

Таблица 3. Сроки отлова взрослых теньковок в состоянии линьки по пятидневкам (I–VI)

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

птицы частично утрачивают способность летать. В миграцию они включаются на последних 10–11-й стадиях линьки. Теньковки, пойманные в новом наряде, явно участвовали в миграции (имели запасы жира).

Предбрачная линька у теньковок, родившихся или гнездившихся в Нижнем Приобье, в клетках началась в последней пятидневке декабря, через 3 недели после перевода с фотопериода 11С : 13Т на 14С : 10Т и закончилась в первых числах февраля. Птицы, пойманные в период осенней миграции на Среднем Урале, начали линьку в пер-

вых числах марта, через 2 недели после увеличения светлой фазы с 11С до 12С.

Полнота линьки у теньковок из Приобья и пойманных на Урале существенно не отличалась от линьки теньковок Восточной и Центральной Европы – у всех передержанных птиц заменилось контурное оперение головы и туловища. У двух северных первогодков заменились 17, 18, 19-е маховые и центральные рулевые, у 2 птиц, пойманных на Среднем Урале, заменились 18-е маховые и центральные рулевые. У остальных птиц перелиняли только голова и туловище. Продолжалась линька 30–35 дней, до конца марта.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У видов с перелетным типом активности, к которым относится теньковка, линька птиц одной географической популяции может отличаться от линьки другой сроками, темпами и объемом [9]. У птиц с большим ареалом по параметрам линьки можно выделять популяции [13, 14] и подвиды [15].

В Германии у экспериментальных птиц (*Ph. c. collybita*) линька начиналась через 28 ± 2.0 дня после окончания роста второй партии юношеских перьев, т.е. дорастания [6]. В Приладожье (*Ph. c. abietinus*) дорастание частично совмещалось с линькой: при начале линьки у раннего выводка в возрасте 39–40 дней дорастание начиналось в 25–30 дней, заканчивалось в 40–45 дней; у птиц из вторых выводков при начале линьки в возрасте 32–34 дня период дорастания совмещался с периодом линьки более чем на 50%. В Нижнем Приобье (*Ph. c. tristis*) дорастание начиналось в возрасте 15–18 дней, заканчивалось в 40–45 дней при начале линьки в возрасте 24–25 дней. Уровень совмещения близок со слетками из вторых выводков Приладожья, но в Приобье дорастание начинается еще до перехода слетков на самостоятельное питание. Вероятно, временная программа роста-развития сибирских теньковок отличается от программы европейских теньковок обоих подвидов. Совмещение дорастания с линькой повышает энергетическую нагрузку на организм за счет большего числа растущих перьев, но сдвигает окончание линьки и последующий отлет на более ранние даты, что важно в условиях Субарктики.

Различия в возрасте начала постювенальной линьки при естественном фотопериоде у подвидов значительны, особенно между теньковками из Центральной Европы и Нижнего Приобья: первые начинают линьку в том возрасте, в котором вторые ее заканчивают. При этом основной период линьки на всех широтах одинаков: август–первая половина сентября. Возраст начала линьки у теньковок Нижнего Приобья, несомненно, контролируется эндогенно, так как при экспериментально коротком дне (16С : 8Т) птицы этой группы начинали линьку в том же возрасте, как и птицы группы естественного дня (21С : 3Т). Возраст начала линьки птиц Приладожья, вероятно, контролируется фотопериодом, так как у птиц из первых выводков она начиналась на неделю раньше, чем у птиц из вторых выводков [8]. По нашим расчетам, первые начинали линьку при долготе дня 18–19 ч, вторые – 15–16 ч. Этого оказалось достаточно для различий в возрасте начала линьки (материалов для определения достоверности недостаточно).

Фотопериодом контролируются сроки линьки теньковок из Центральной Европы, так как при 12-часовом (коротком) дне начинали линьку на месяц раньше, чем при 16-часовом естественном

световом режиме середины лета. Причем минимальный возраст начала линьки у обоих европейских подвидов равный – 32–35 дней, но максимальный разный: 39–40 дней – в Приладожье, 58–76 дней – в Германии, несмотря на более долгий день естественного фотопериода Приладожья, т.е. европейские подвиды отличаются реакцией на длину дня. Восточно-европейские теньковки при фотопериоде 70-й параллели (предел ареала, 24С : 0Т с учетом рефракции до конца июля) начнут линьку в первой половине августа, в возрасте не старше 40 дней. Западно-европейские теньковки при фотопериоде 70-й параллели должны начать линьку в возрасте 60–70 дней, в конце августа, что слишком поздно, поэтому в Скандинавии гнездятся *Ph. c. abietinus*, адаптированные к световому режиму приполярных широт.

Отличия в полноте линьки птиц Нижнего Приобья от птиц Приладожья и Центральной Европы относятся к крыловой птерилии. В Субарктике мы не ловили птиц с обычной для Приладожья и Германии полнотой (заменяющих все верхние кроющие второстепенных маховых), а также не встречены птицы, заменявшие третьестепенные маховые и центральные рулевые (см. табл. 1). С учетом фотопериодических условий районов (более долгий и медленнее сокращающийся день в Субарктике) соотношение полноты должно быть обратное, так как в экспериментах с птицами одного региона (сибирские теньковки) у группы короткого дня полнота была меньше. В пределах видового ареала связь зависимости полноты от фотопериода не работает в отличие от уровня подвидового ареала. Каждый подвид теньковки имеет свой фотопериодический интервал [16], в пределах которого полнота уменьшается при сокращении дня.

Индивидуальная продолжительность постювенальной линьки минимальна у птиц Приобья, максимальна – у птиц Центральной Европы, у птиц Приладожья – “среднее” время. С учетом большей полноты линьки у птиц Приладожья по сравнению с птицами Приобья большая ее продолжительность оправдана. Поскольку теньковки номинативного подвида на линьку затрачивают более 2 мес., полнота у них должна быть больше, чем у восточно-европейского подвида, что не выявлено, но возможно.

Отличий в послебрачной линьке между птицами номинативного и восточно-европейского подвидов не найдено. Сибирские теньковки отличаются от европейских птиц по длительности и полноте линьки. Как правило, чем больше линяет перьев, тем дольше длится линька особи. Послебрачная линька теньковки в максимальном варианте полная. Сокращение полноты отмечено в обоих районах, но в Приладожье оно касается половины осмотренных птиц [8], а в Приобье –

лишь некоторых. Как показано Г.А. Носковым и Т.А. Рымкевич [16], сокращение полноты происходит за пределами пороговых значений фотопериодических интервалов линьки. Поздно линяющие особи, например кормившие второй выводок, завершающие этапы линьки проводили при длине светового дня, меньшей нижнего порога фотопериодического интервала, и линька внутренних маховых останавливалась. Для теньковок Приладожья второй цикл гнездования весьма обычен, поэтому много птиц с частичной линькой. У птиц Приобья второй цикл отсутствует, поздно начинающих линьку среди них мало, поэтому невелика доля с такой линькой. К тому же на севере медленнее убывает день. В конце августа на 60° с.ш. день длится около 14 ч, на широте Полярного круга (65°60' с.ш.) — 15 ч. Возможно, последнего режима для полной линьки достаточно, первого — нет, т.е. фотопериодические интервалы у приладожских и приобских теньковок одинаковы. Меньшая продолжительность полной линьки приобских птиц (40 дней против 60 у приладожских) при большей долготе дня свидетельствует о более высоких темпах роста перьев сибирского подвида.

Предбрачная линька имеет равную полноту и протекает в общие сроки у всех трех подвигов. По сравнению с мигрантами в Африку (весничка) и Юго-Восточную Азию (таловка *Ph. borealis*), имеющих полную предбрачную линьку, образ жизни теньковки, видимо, не требует обновления рулевых и маховых дважды в год у всех трех подвигов.

Таким образом, подвидовые отличия годового цикла линьки теньковки проявляются прежде всего в разной реакции на фотопериодические условия гнездового ареала подвида. Возможно также влияние длины миграционного пути: при большей его протяженности у сибирских северных теньковок по сравнению с европейскими меньше полнота постювенальной линьки и продолжительность линьки, более ранний возраст ее начала, связанные с необходимостью относительно раннего отлета.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН (проект № 12-П-4-1043).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Коблик Е.Ф., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации М.: КМК, 2006. 279 с.
2. Дементьев Г.П., Гладков Н.С. (ред.) Птицы Советского Союза. Т. VI. М.: Наука, 1954. 793 с.
3. Gramp S., Brooks D.J. (eds.) Handbook of the Birds of Europe the Middle East and North Africa. The Birds of the Western Palearctic. V. 6. Oxford; New York, 1992. P. 612–638.
4. Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2001. 605 с.
5. Коровин В.А. О встречах восточно-европейской теньковки на Среднем Урале // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2004. С. 105–106.
6. Gwinner E. Untersuchung zur Jahresperiodik von Laubsängern. Entwicklung der Gefieders, der Gewichter und der Zugunruhe bei Jungvögeln der Arten *Phylloscopus: Ph. trochilus*, *Ph. sibilatrix* und *Ph. collybita* // J. Ornithol. 1969. Bd 110. № 1. S. 1–21.
7. Gwinner E., Berthold P., Klein H. Untersuchung zur Jahresperiodik von Laubsängern. Einfluss der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita* // J. Ornithol. 1971. Bd 112. № 3. S. 253–265.
8. Лапшин Н.В. Пеночка-теньковка — *Phylloscopus collybita* (Vieill.) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. С. 28–33.
9. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. Ч. 1. С. 37–48.
10. Pimm S.L. Estimation of the duration of bird moult // Condor. 1976. V. 78. № 4. P. 550.
11. Рымкевич Т.А. Оперение воробьиной птицы. Последовательность его формирования и обновления // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. С. 14–20.
12. Рыжановский В.Н. Адаптивные особенности экологии и годового цикла пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* L.) на северном пределе сибирской части ареала // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 6. С. 1–11.
13. Носков Г.А. К вопросу о эколого-физиологической целостности вида у птиц // Исследование продуктивности вида в пределах ареала. Вильнюс, 1975. С. 106–117.
14. Рыжановский В.Н. Фотопериод Субарктики как фактор дифференциации популяций у воробьиных птиц // Современные проблемы биологической эволюции: Мат-лы конф. к 100-летию Государственного Дарвиновского музея. М., 2007. С. 90–91.
15. Stresemann E., Stresemann V. Winterquartier und Mauser der Dorngrasmücke, *Sylvia communis* // J. Ornithol. 1968. Bd 109. № 3. S. 303–314.
16. Носков Г.А., Рымкевич Т.А. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи совр. биол. 2010. Т. 130. № 4. С. 346–359.