

УДК 591. 545:598.8

ГОДОВЫЕ ЦИКЛЫ ВОРОБЬЕОБРАЗНЫХ ПТИЦ (PASSERIFORMES) СЕВЕРА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ: АДАПТАЦИОННЫЙ АСПЕКТ

В.Н. Рыжановский

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Обзор результатов изучения автором годовых циклов сезонных явлений воробьиных птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал. Освоение видами всей Субарктики и юга Арктики или возникновение вида в Субарктике не ведет к редукции явлений и перестройке годового цикла. Не найдено преобразований структуры годовых циклов у видов, продвижение на север которых ограничено субарктическими тундрами. Группа видов, проникающих в Южную Субарктику из умеренных широт, отличается максимальным разнообразием структуры годовых циклов. Осваивая лесотундру, виды не выходят за пределы адаптаций к таежной зоне. Не изменилась структура годовых циклов ближних мигрантов, кочующих видов и видов, зимующих в Субарктике по сравнению с более южными популяциями этих видов. Но изменения, не затрагивающие местоположение явлений в годовом цикле, получили значительное распространение. Это совмещение явлений, способствующее сокращению периода от окончания весенней миграции до начала осенней миграции. С другой стороны, виды, связанные происхождением с Субарктикой, должны отличаться фотопериодической реакцией от широко распространенных и проникающих в Субарктику птиц. Экспериментальные и полевые исследования свидетельствуют, что это действительно так.

Ключевые слова: воробьиные птицы, годовые циклы, адаптации, Субарктика.

DOI: 10.26456/vtbio60

Введение. Фауну воробьиных птиц приполярных и полярных районов Западной Сибири образуют небольшое количество видов, связанных происхождением с Субарктикой и виды более южного происхождения, заселившие всю Субарктику, южную ее часть или проникающие в лесотундру и тундру в настоящее время. Процесс расширения ареала в северном направлении должен сопровождаться изменением сроков и продолжительности сезонных явлений годового цикла жизни, так как к северу сокращается длительность периода положительных температур, возрастает продолжительность полярного дня, у мигрантов возрастает длина миграционного пути.

Фотопериодическая реакция летне-осенней части годового цикла на сокращающийся день (Wolfson, 1965) в высоких широтах должна включаться в более поздние сроки, чем в умеренных (на севере Субарктики день начинает убывать во второй половине июля), но быстрое наступление осени требует скорейшего окончания линьки, формирования миграционного состояния и отлета.

Способы сокращения продолжительности пребывания перелетных видов в северо-таежных районах рассматривались В.Б. Зиминим (1988). Их много, конкретный вид использует часть: от радикальных (редукция некоторых явлений или перенос их на зимний период) до модифицирующих (частичное совмещение последовательных фаз годового цикла). Все это ведет к появлению различий в годовых циклах не только у близких видов, но даже у представителей разных популяций одного вида (Носков, Рымкевич, 1988). За годы изучения воробьиных птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал я собрал достаточно много сведений по срокам и продолжительности сезонных явлений и по особенностям контроля этих явлений. Часть данных опубликована. Целью настоящей статьи является обзор известных, частично выявленных автором, адаптаций сезонных явлений годовых циклов птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал к условиям Субарктики

Методика. Статья основана на результатах полевых наблюдений в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал; на материалах, полученных при прижизненной обработке птиц, пойманных паутиными сетями и ловушками (свыше 7000 особей разных видов), на результатах взвешиваний гонад птиц, которые были отстреляны в целях коллектирования или погибли при отловах; на результатах экспериментальных исследований, проведенных в окрестностях г. Лабытнанги на стационаре Октябрьский (66°30' с.ш. 66°25' в.д.) в летнее время, в лаборатории Экологического стационара УрО РАН (Лабытнанги) и Института экологии растений и животных УрО РАН (Екатеринбург) в зимнее время. Полевыми наблюдениями охвачена территория от широты пос. Усть-Войкар (65°40' с.ш.) в Приобье до широты фактории Тамбей (71°28' с.ш.) на Северном Ямале в период с 1971 по 1990 гг. Отловы птиц проводили в среднем течении р. Сось (67° с.ш.) в 1976–1978 гг., в долине Нижней Оби (стационар Октябрьский) в 1978–1990 гг. и 2002–2013 гг. Птиц отлавливали лучками на гнездах, паутиными сетями в кустах и по берегам водоемов, а в 1979–1988 гг. на берегу протоки Выл-Посл стояла большая ловушка «рыбачинского» типа, обращенная входом на юг весной, и на север во второй половине лета. Прижизненная обработка отловленных птиц предусматривала регистрацию веса, упитанности, пола, возраста, длины крыла.

Состояние оперения описывали по известной методике (Носков, Рымкевич, 1977).

Экспериментальные исследования проводили на птицах, которые были взяты птенцами из гнезд в возрасте 10–12 сут и выкормлены с помощью взрослых птиц (родителей) или искусственно. Эти особи содержались при разных фотопериодических условиях до осени или до следующего лета. В экспериментах участвовали свыше 400 особей разных видов. Мы стремились сформировать три группы по 5–10 особей короткого, естественного и длинного дня для фотопериода широты Полярного круга. Птиц первой группы выкармливали и содержали при фотопериоде 16С : 8Т. С середины июля светлую фазу сокращали на 30 мин каждые 5 дней. В конце августа птицы этой группы жили при 12–13-часовом дне. Птицы второй группы жили в вольере при естественном освещении: сначала при круглосуточном дне, затем (с середины июля) при дне, сокращающемся на 7–8 мин в сутки. Птиц третьей группы содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч: до середины июля птицы жили при круглосуточном освещении, позднее – при фотопериоде 22С : 2Т. До начала линьки птиц осматривали через день, позднее – через 4–5 дней. Регистрировали возраст начала линьки, последовательность вступления в линьку птерилий и их отделов, длительность линьки, полноту линьки (число сменившихся перьев). В начале сентября птиц группы короткого дня выпускали в природу, большую часть остальных (4–8 птиц) переводили в зимнее помещение с окнами. Основное освещение обеспечивали электрические лампы, дополнительное – естественный свет из окон. Лампы горели с 8 до 17 ч в течение всей зимы. Световой режим 9С : 15Т в клетках устанавливался в середине октября, после сокращения продолжительности дня за окнами лаборатории до 9 ч и дальнейшего сокращения светлой фазы суток в природе до 4 ч в конце декабря. В январе продолжительность светового дня начал возрастать, в конце февраля она превысила 9 ч света, параллельно начиналось увеличение светлой фазы и в лаборатории. В середине мая птицы уже жили при фотопериоде 24С : 0Т и их выпускали в первой половине июня. В последние годы выкормленных первогодков в конце лета перевозили на Средний Урал. До начала ноября птицы жили при естественном сокращающемся дне, затем (ноябрь–февраль) при постоянном 11С : 13Т дне и с середины марта при естественном растущем дне Среднего Урала.

При обработке материалов применяли общепринятые методы статистики программы Statistica v. 6.0 (StatSoft Ink., 1984–2003). Для определения достоверности различий возраста начала линьки, полноты и темпов линьки применяли однофакторный дисперсионный анализ с последующим оцениванием попарных

различий методом Шеффе и *t*-критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $P \leq 0.05$ Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительность линек определяли по средним для каждой стадии линьки датам используя формат линейного тренда программы Microsoft® Excel 2002.

Результаты и обсуждение. Результаты изучения годовых циклов воробьиных Субарктики изложены в ряде публикаций (Рыжановский 1997; 2001; 2005, 2006; 2008 а, б; 2018). В целом, для птиц севера Западной Сибири характерны те же варианты структуры годового цикла, что для птиц более южных районов, независимо от степени освоения Субарктики (табл. 1). Годовые циклы воробьиных, проникающих в Западной Сибири на север до оконечности материка и на южные арктические острова: рогатого жаворонка (*Eremophila alpestris*), краснозобого конька (*Anthus cervinus*), белой трясогузки (*Motacilla alba*), каменки (*Oenanthe oenanthe*), подорожника (*Calcarius lapponica*) и пуночки (*Plectrophenax nivalis*) состоят из максимального набора сезонных явлений, т.е. освоение видом всей Субарктики и юга Арктики (белая трясогузка, каменка, рогатый жаворонок) или возникновение вида в Субарктике (краснозобый конек, подорожник, пуночка) не ведет к редукции явлений и перестройке годового цикла. Не найдено существенных преобразований структуры годовых циклов у перелетных видов, продвижение на север которых ограничено субарктическими тундрами, по сравнению с более южными популяциями этих видов. Группа видов, проникающих в Южную Субарктику из умеренных широт, отличается максимальным разнообразием структуры годовых циклов. Осваивая лесотундру, виды не выходят за пределы адаптаций к таежной зоне. Не претерпела изменений структура годовых циклов ближних мигрантов, кочующих видов и видов, зимующих в Субарктике по сравнению с более южными популяциями этих видов.

Но изменения, не затрагивающие местоположение явлений в годовом цикле, получили значительное распространение. Прежде всего, это совмещение явлений, способствующее сокращению периода от окончания весенней миграции до начала осенней миграции.

1. Совмещение весенней миграции с формированием пары, т.е. занятие гнездового участка парой, что в поздневесенние годы наблюдали у лугового и краснозобого коньков, юрка (*Fringilla montifringilla*), обыкновенной чечетки (*Acanthis flammea*). Такие случаи регистрировались единично, т.к. их сложно фиксировать, но, возможно, данное явление распространено достаточно широко (Рыжановский, 2008а). На подлете к гнездовому району самец занимает участок, находит самку, но с улучшением погоды пара,

вероятно, летит дальше, так как наблюдали исчезновение с участка обеих птиц. В.К. Рябицев (1993) для п-ва Ямал указывал, что чечетки, нередко прилетают в парах и в случае разорения гнезда хищником пара не распадается, но перелетает на значительное расстояние, где повторно гнездится.

2. Совмещение дорастания гнездового наряда с постювенальной линькой. Гнездовой наряд формируется в два этапа. Первая его часть вырастает в гнезде, вторая – после ухода из гнезда. Формирование второй части юношеских перьев обычно начинается в возрасте старше 10 – 12 суток, заканчивается к 30–35 суточному возрасту. У многих северных птиц линька может начаться в возрасте 18–20 суток и несколько старше, то есть дорастание и линька перекрываются (табл. 2).

3. Совмещение выкармливания птенцов с послебрачной линькой. Весьма обычное явление в умеренных широтах (Губин, Ковшарь, 1982), в таежной зоне (Зимин, 1988), горах (Verbek, 1973), в высоких широтах (Green, Summers, 1975). В Нижнем Приобье большинство воробьиных начинает линьку в конце июня–первой половине июля при вылуплении птенцов во второй половине июня. По этой причине процессы совмещаются. Самцы начинают линьку раньше самок, иногда до вылупления птенцов. В лесотундре в наибольшей мере это характерно для желтых трясогузок, но чаще самцы совмещают линьку с кормлением гнездовых птенцов, самки начинали линять при докармливании слетков. Совмещение практически отсутствует у лугового конька (*Anthus pratensis*), камышевой овсянки (*Emberiza schoeniclus*), подорожника, пуночки. Чем больше послебрачная линька совмещается с размножением, тем раньше вид включается в миграцию. Птицы, не имеющие послебрачной линьки – чечевица (*Carpodacus erythrinus*), береговушка (*Riparia riparia*) или с неполной линькой (таловка *Ph. borealis*) отлетают в числе первых в начале–середине августа.

4. Совмещение постювенальной линьки с миграцией также весьма характерно для северных видов и популяций (табл. 3). Только пуночки и луговые коньки начинают миграцию, закончив линьку. Не начинали раннюю миграцию птицы с полной постювенальной линькой – рогатый жаворонок и полевой воробей (*Passer montanus*), так как замена маховых вершины крыла снижает летные качества. Другие изученные виды отлетали из лесотундры в линном состоянии. Поскольку у таких птиц замена кроющих на летные качества крыла не влияет, сроки формирования миграционного состояния определяются внутренним ритмом. При отсутствии постювенальной линьки (таловка, чечевица) отлет начинается

наиболее рано, в середине августа, до окончания фенологического лета.

Таблица 1

Структура годовых циклов воробьиных птиц в зависимости от северных пределов ареала

Вид	1-й год жизни							2-й год жизни								
	Р Р	Р М	П Л	О М	З	Пр б Л	В М	П А	Б А	П К	Пб Л	О М	Ю З	Пр б Л	В М	Пб А
СЕВЕРНАЯ СУБАРКТИКА, ЮЖНАЯ АРКТИКА																
<i>Eremophila alpestris</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X
<i>Anthus cervinus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Motacilla alba</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Oenanthe oenanthe</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Calcarius lapponicus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Plectrophenax nivalis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X	X	X	X	X
ЮЖНАЯ СУБАРКТИКА																
<i>Anthus pratensis</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Motacilla flava</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Motacilla citreola</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Phylloscopus trochilus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Phylloscopus collybita</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Luscinia svecica</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Emberiza schoeniclus</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	?	X	X	X	X	X	X
<i>Emberiza pusilla</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Acanthis flammea</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Turdus pilaris</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Turdus iliacus</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
СЕВЕРНАЯ ТАЙГА / ЛЕСОТУНДРА																
<i>Lanius excubitor</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	+	X	X
<i>Corvus cornix</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Corvus corax</i>	X	X	X	-	-	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Bombicilla garrulus</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X
<i>Prunella montanella</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Sylvia curruca</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	X	X	X
<i>Phylloscopus borealis</i>	X	X	-	X	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Phylloscopus inornatus</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X
<i>Saxicola torquata</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Tarsiger cyanurus</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	-	X	X
<i>Fringilla montifringilla</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Carpodacus erythrinus</i>	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Pinicola enucleator</i>	X	X	X	X	X	-	-	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Pyrrhula pyrrhula</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X	X	-	X	X
<i>Passer montanus</i>	X	X	X	X	X	-	-	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Passer domesticus</i>	X	X	X	-	-	-	X	X	X	-	X	-	-	-	-	X
<i>Fringilla montifringilla</i>	X	X	X	X	X	-	X	X	X	?	X	X	X	-	X	X
<i>Carpodacus erythrinus</i>	X	X	-	X	X	-	X	X	X	-	X	X	X	X	X	X
<i>Pinicola enucleator</i>	X	X	X	X	X	-	-	X	X	?	X	X	X	-	X	X

Примечание. РР – рост-развитие; РМ – расселение молодняка; ПЛ – постовенальная линька; ПбЛ – послебрачная линька; ОМ – осенняя миграция; З – зимовка за пределами гнездового ареала; ПрбЛ – предбрачная линька; ВМ. – весенняя миграция; ПбА – предбрачная активность; БА – брачная (половая) активность; ПК – послегнездовые кочевки; ? – нет данных; X – явление характерно всем особям; + – явление характерно части особей; - – явление отсутствует.

Таблица 2

Совмещение периода дорастания юношеского наряда с постювенальной линькой, % от длительности линьки особи

Вид	n	%	Вид	N	%
<i>Parus cinctus</i>	13	40.0	<i>Emberiza pusilla</i>	24	28.2
<i>Motacilla flava</i>	19	39.9	<i>Turdus iliacus</i>	6	27.4
<i>Luscinia svecica</i>	29	38.5	<i>Motacilla alba</i>	22	26.0
<i>Phylloscopus trochilus</i>	40	37.0	<i>Fringilla montifringilla</i>	16	16.4
<i>Phylloscopus collybita</i>	7	34.2	<i>Anthus pratensis</i>	17	13.9
<i>Emberiza schoeniclus</i>	12	32.7	<i>Passer montanus</i>	5	0
<i>Calcarius lapponicus</i>	10	32.1	<i>Passer domesticus</i>	4	0

Таблица 3

Совмещение постювенальной линьки (+) и миграции (x)

Вид	N	Число стадий	Стадии линьки							
			1	2	3	4	5	6	7	
<i>Anthus pratensis</i> *	533	6	+	+	+	+	+	+	± x	x
<i>Anthus cervinus</i> **	419	6	+	+	+	± x	± X	± x	± x	x
<i>Motacilla flava</i> **	144	7	+	+	+	+	± X	± x	± x	± x
<i>Motacilla alba</i> **	204	7	+	+	+	+	± X	± x	± x	± x
<i>Prunella montanella</i> *	110	7	+	+	+	+	+	± x	± x	x
<i>Phylloscopus trochilus</i> **	1956	5	+	+	+	± x	± X	x	x	x
<i>Phylloscopus collybita</i> **	125	6	+	+	+	+	± X	± x	± x	x
<i>Saxicola torquata</i> **	12	7	+	+	+	± x	± X	± x	± X	± X
<i>Luscinia svecica</i> **	1230	7	+	+	+	± x	± X	± x	± x	± x
<i>Turdus pilaris</i> *	18	7	+	+	+	+	+	± x	± x	± x
<i>Turdus iliacus</i> **	161	7	+	+	+	+	± X	± x	± x	± x
<i>Fringilla montifringilla</i> **	52	7	+	+	+	± x	± X	± x	± x	± x
<i>Acanthis flammea</i> **	1305	7	+	+	± x	± x	± X	± x	± x	± x
<i>Calcarius lapponicus</i> *	25	7	+	+	+	+	+	+	+	± x

Примечание. * – мигрируют на конечных этапах линьки. ** – мигрируют на средних этапах линьки

Таблица 4

Продолжительность сезонных явлений у воробьеобразных птиц Нижнего Приобья, сутки. (Из Рыжановский, 2005)

Вид	Продолжительность гнездового сезона	Продолжительность послебрачной линьки особи / сезона линьки	Продолжительность постювенальной линьки особи / сезона линьки	Продолжительность сезона от прилета до отлета
	1	2	3	4
<i>Anthus pratensis</i>	<u>38-44</u> 41.5(4)	<u>38.5(1)</u> 60-70	<u>41.6(2)</u> 55-65	<u>100-113</u> 108.5(4)
<i>Anthus cervinus</i>	<u>36-43</u> 38.8(6)	<u>28.6</u> 45-50	<u>38.5(3)</u> 35-40	<u>104-115</u> 110.5(4)
<i>Motacilla Flava</i>	<u>35-43</u> 40.2(4)	<u>29.7(1)</u> 55-60	<u>43.1(1)</u> 25-35	<u>83-95</u> 87.7(3)
<i>Motacilla Alba</i>	<u>39-51</u> 43.8(5)	<u>42.9(1)</u> 60-70	<u>43.7(3)</u> 50-60	<u>114-139</u> 119.5(4)
<i>Philloscopus trochilus</i>	<u>44-59</u> 50.8(6)	<u>41.5(3)</u> 55-65	<u>28.0(3)</u> 35-55	<u>105-126</u> 117.7(4)
<i>Philloscopus collybita</i>	<u>43-55</u> 46.5(4)	<u>31.9(5)</u> 50-60	<u>32.5(2)</u> 35-50	<u>112-118</u> 115(2)
<i>Philloscopus borealis</i>	<u>35-41</u> 39.0(4)	<u>22.8(1)</u> 35-40	Нет линьки	<u>74-80</u> 76.2(4)
<i>Luscinia svecica</i>	<u>39-54</u> 48.2(5)	<u>38.7(3)</u> 55-65	<u>38.5(4)</u> 45-52	<u>108-115</u> 111(3)
<i>Turdus Pilaris</i>	<u>39-51</u> 40.7(4)	<u>45.1(1)</u> 75-95	<u>57.4(1)</u> 60-80	<u>120-132</u> 127(3)
<i>Turdus Iliacus</i>	<u>35-52</u> 40.7(4)	<u>48.4(1)</u> 70-80	<u>51.1(1)</u> 45-50	123(1)
<i>Fringilla montifringilla</i>	<u>39-61</u> 47.4(5)	<u>56.6(3)</u> 75-85	<u>39.9(1)</u> 40-50	<u>102-137</u> 112.2(4)
<i>Acanthis flammea</i>	<u>36-66</u> 52.7(4)	<u>46.6(5)</u> 70-100	<u>35-60(4)</u> 75-90	<u>125-155</u> 138(3)
<i>Carpodacus erythrinus</i>	<u>48(1)</u>	Нет линьки	Нет линьки	<u>90-95</u> 92(3)
<i>Emberiza schoeniclus</i>	<u>47(1)</u>	<u>46.2(1)</u> 60-70	<u>46.2(1)</u> 60-75	<u>104-138</u> 122.7(3)
<i>Emberiza pusilla</i>	<u>35-54</u> 41.8(8)	<u>42.5(5)</u> 55-67	<u>42.0(6)</u> 37-55	<u>98-133</u> 112(5)
<i>Calcarius lapponicus</i>	<u>37(1)</u>	<u>29.7(1)</u> 55-60	<u>41.3(1)</u> 40-50	<u>107-126</u> 119(4)

Примечание. 1. Числитель – крайние значения длительности периода от откладки первого в сезон яйца до вылета последнего птенца, знаменатель – средняя за ряд (*n*) лет. 2. Числитель – средняя длительность послебрачной линьки особи за ряд (*n*) лет, знаменатель – крайние значения длительности сезона послебрачной линьки в разные годы. 3. Числитель – средняя длительность постювенальной линьки особи за ряд (*n*) лет, знаменатель – крайние значения длительности сезона постювенальной линьки в разные годы. 4. Числитель – длительность периода от первой в сезон (весенней) регистрации вида до последней осенней регистрации, знаменатель – средняя за ряд (*n*) лет.

В высоких широтах периодически наблюдается также совмещение достраивания гнезда с началом яйцекладки. Значительная часть северных видов совмещает насиживание с откладыванием яиц. При близких темпах эмбриогенеза, 11–12 суток развития эмбриона, птенцы разных видов сидят в гнезде от 8 до 16 суток. В итоге из изученных нами северных воробьиных длительность гнездового периода, от первого яйца до вылета последнего птенца, была минимальной у овсянки-крошки (20–26 сут, в среднем 22.7 ± 0.5 сут, $n = 12$) максимальной – у веснички (28–32 сут, в среднем 30.4 ± 0.4 сут, $n = 13$). С учетом предыдущих совмещений и выпадения линек в результате их переноса в зимовочную часть ареала, минимальная продолжительность пребывания вида на широте Полярного круга характерна для дальних мигрантов – таловки и чечевицы, максимальная – для чечетки, серой вороны, мигрантов в умеренные широты (табл. 4).

Для воробьеобразных птиц умеренных широт установлено влияние фотопериодических условий на весь годовой цикл сезонных явлений. Комплекс явлений зимне-весенней части цикла находится под контролем фотопериодической реакции на растущую длину дня, летне-осенней части – на убывающую длину дня. Северные перелетные птицы в процессе весенней миграции на подлете к Полярному кругу попадают в условия круглосуточного освещения. Сокращение длины дня после перехода от круглосуточного освещения к чередованию светлой и темной фаз суток в Субарктике начинается в середине – конце лета. На севере Субарктики часть птиц, главным образом насекомоядные виды, даже отлет начинают до наступления темных ночей. Таким образом, для птиц, годовой цикл которых контролируется фотопериодической реакцией, условия Заполярья весьма необычны. С другой стороны, виды, связанные происхождением с Субарктикой, должны отличаться фотопериодической реакцией от широко распространенных и проникающих в Субарктику птиц. Экспериментальные и полевые исследования свидетельствуют, что это действительно так.

У субарктов выше пороговые величины чувствительности гонад к освещенности. В отличие от проникающих в Субарктику видов, прилетающих в гнездовой район с полностью сформировавшимися семенниками, субарктам требуется дополнительная засветка 24-часовым днем. Необходимость засветки полярным днем определяет и южные пределы распространения субарктов рогатых жаворонков, краснозобых коньков, подорожников и пуночек. Вне зоны полярного дня птицы не придут в состояние половой активности. Горные тундры есть на Южном, Приполярном и Полярном Урале, но южный предел распространения этих субарктов – 64 параллель, северная часть тундр Приполярного Урала, зона белых ночей, где этих птиц немного. Область регулярного гнездования начинается севернее Полярного круга. Отмечу

также, что чем длиннее день, тем раньше развивается фоторефрактерность гонад. Поэтому в Субарктике редки не только вторые кладки, но и повторные.

События послегнездового периода (послегнездовые кочевки, линька, формирование миграционного состояния) на юге Субарктики протекают при медленно сокращающемся дне, на севере – при полярном дне. В умеренных широтах условия освещения влияют главным образом на линьку – на сроки начала, полноту и темпы постювенальной линьки, на полноту и темпы послебрачной линьки. Такой фотопериодический контроль позволяет синхронизировать ход линного процесса в популяции – поздно родившиеся слетки в условиях более короткого дня начинают линьку в более раннем возрасте, заменяют меньше перьев, раньше ее заканчивают. Кормившие поздних птенцов взрослые птицы имеют более высокие темпы линьки, могут сократить полноту, больше совместить ее с выкармливанием. Подобный контроль имеют часть видов, освоивших Субарктику – белые трясогузки из северной тайги и лесотундры, луговые коньки, белобровики, сероголовые гаички, чечетки, домовые и полевые воробьи. Фотопериодический контроль постювенальной линьки найден также у пуночек Среднего Ямала (табл. 5). Но большая часть изученных нами северных воробьиных имеет эндогенный контроль сроков начала линьки и темпов линьки на начальных её этапах. В возрасте 20–30 суток независимо от фотопериодических условий содержания начиналась линька желтых и желтоголовых трясогузок, краснозобых коньков, варакушек, рябинников, весничек, теньковок, тростниковых овсянок, юрков, подорожников. Даже на северном пределе ареалов эти виды начинают линьку не позднее конца июля.

В особенностях контроля сроков начала линьки принципиальных различий нет. По достижении определенного возраста птицы группы фотопериодического контроля начинают линьку при круглосуточном освещении, т.е. сроки начала регенерации оперения у них также находятся под эндогенным контролем, но птицы группы эндогенного контроля не имеют фазы фотопериодического контроля, а птицы первой группы имеют. Переход от одного типа регуляции к другому может происходить на популяционном уровне, так как есть виды, у которых в южных частях ареала сроки линьки зависят от освещения, а на севере – не зависят. Для Европы это желтая трясогузка, теньковка, рябинник, тростниковая овсянка (Рымкевич, 1990). В пределах Западной Сибири такой переход найден у белой трясогузки, что позволяет говорить о тундровой (ямальской) и бореальной (нижнеобской) популяциях вида (Рыжановский, 2002).

Таблица 5
 Возраст начала и длительность постювенальной линьки при
 экспериментальных фотопериодах у птиц Нижнего Приобья и Среднего
 Ямала

Вид	Фото период	Возраст, сутки						Длительность, сутки							
		20	25	30	35	40	45	30	35	40	45	50	55	60	65
<i>A. pratensis</i>	16с:8т*		x	x	x				x	x	x				
	22с:2т**					x	x						x	x	
<i>A. cervinus</i>	16с:8т	x	x					x	x						
	22с:2т	x								x	x				
<i>M. flava</i>	16с:8т	x	x						x	x					
	22с:2т	x	x										x	x	
<i>M. alba</i> Приобье	16с:8т		x	x					x	x					
	22с:2т				x	x	x						x	x	
<i>M. alba</i> , Ямал	24с:0т***		x	x							x	x			
<i>Ph. trochilus</i>	16с:8т	x	x	x				x							
	22с:2т	x	x	x	x				x	x					
<i>L. svecica</i>	16с:8т	x	x							x	x				
	22с:2т	x	x								x	x	x		
<i>T. pilaris</i>	16с:8т		x	x								x	x		
	22с:2т		x	x											x
<i>Fr.</i> <i>montifringilla</i>	16с:8т	x	x								x	x			
	22с:2т		x	x	x									x	x
<i>E. pusilla</i>	16с:8т	x	x						x	x					
	22с:2т	x	x								x	x			
<i>C. lapponicus</i>	16с:8т	x	x						x	x					
	22с:2т	x	x									x	X		
<i>Pt. nivalis</i> , Ямал	16с:8т		x	x					x	x					
	24с:0т				x	x	x					x	x		

Примечание. * Световой режим северной тайги в середине июля, сокращающийся на 7–8 мин/сут световой день в дальнейшем. ** - Световой режим лесотундры в середине июля, сокращающийся на 7-8 минут/сут световой день в дальнейшем. *** Световой режим северных субарктических тундр – полярный день до второй половины августа

Обратите внимание в таблице 5 на ранний возраст начала линьки при 24-часовом дне трясогузок Среднего Ямала (эндогенный контроль) и разный возраст при коротком и длинном дне у трясогузок Нижнего Приобья (фотопериодический контроль). Столь же разный возраст начала линьки при разной длине дня, то есть фотопериодический контроль сроков линьки, найден у трясогузок Среднего Урала. Эндогенно контролируется возраст начала линьки у пуночек Гренландии (*Green, Summers, 1975*) и при фотопериодическом контроле у пуночек со Среднего Ямала (Рыжаповский, 2015). Возможно, и на арктических российских островах гнездятся пуночки с эндогенным контролем начала линьки. Эндогенный контроль сроков линьки в условиях Субарктики адаптивен, так как независимо от длины дня

замена оперения начинается в одном и том же, как правило, весьма раннем возрасте, что способствует более ранним срокам завершения линьки и начала миграции. Не случайно он найден у рано отлетающих видов. Но поскольку он совмещает линьку с дорастанием гнездового наряда, то энергетически более затратный.

Темпы линьки определяют сроки ее окончания и начало активной миграции. Реакция линного процесса на длину дня у северных птиц весьма разнообразна. Экспериментально установлено (Рыжановский, 2008 б) белая трясогузка отвечала выраженным и достоверным изменением темпов на сокращение продолжительности дня, рябинник и тростниковая овсянка – на его увеличение. Желтая трясогузка, весничка, теньковка, овсянка-крошка, краснозобый конек отвечали изменением темпов линьки на изменение освещенности только во второй половине линного периода. Адекватная реакция темпов регенерации оперения на фотопериодические условия уже на первых ее этапах характерна для лугового конька, сероголовой гаички, юрка.

Сроки начала послебрачной линьки, вероятно, определяются весной. Полярный день на начало линьки не влияет и ограничено влияет на ее темпы. Для птиц умеренных широт показано, что в пределах определенных значений фотопериода (фотопериодического интервала), изменение темпов линьки адекватно изменению длины дня; за его пределами послебрачная линька может остановиться как при очень коротком дне, так и при очень длинном (Носков, Рымкевич, 2010). Птицы, проводящие линьку в высоких широтах, в большинстве своем не имеют верхнего предела продолжительности освещения в течение всего линного периода. Они в состоянии достаточно быстро закончить линьку и сформировать миграционное состояние при 24-часовом дне. Адаптация в виде эндогенного контроля позволяет значительному числу видов проникать на север настолько, насколько позволяют кормовые и климатические условия.

Заключение. Освоение видом всей Субарктики и юга Арктики или возникновение вида в Субарктике не ведет к редукации сезонных явлений и перестройке годового цикла. Не найдено преобразований структуры годовых циклов у видов, продвижение на север которых ограничено субарктическими тундрами. Группа видов, проникающих в Южную Субарктику из умеренных широт, отличается максимальным разнообразием структуры годовых циклов. Осваивая лесотундру, виды не выходят за пределы адаптаций к таежной зоне. Не изменилась структура годовых циклов ближних мигрантов, кочующих видов и видов, зимующих в Субарктике по сравнению с более южными популяциями этих видов. Но изменения, не затрагивающие местоположение явлений в годовом цикле, получили значительное

распространение. Это совмещение явлений, способствующее сокращению периода от окончания весенней миграции до начала осенней миграции. С другой стороны, виды, связанные происхождением с Субарктикой, должны отличаться фотопериодической реакцией от широко распространенных и проникающих в Субарктику птиц. Экспериментальные и полевые исследования свидетельствуют, что это действительно так.

Список литературы

- Губин В.М., Ковшарь А.Ф. 1982. О совмещении линьки и размножения у воробьиных птиц // 18-я Междунар. орнитол. конф. (Тез. докл. и стенд. сообщений). М. С. 101-102
- Зимин В.Б. 1988. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Рыжановский В.Н. 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета. 288 с.
- Рыжановский В.Н. 2001. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 3-22.
- Рыжановский В.Н. 2002. Доказательства существования и границы распространения на п-ве Ямал высокоширотной популяции белой трясогузки (*Motacilla alba*) // Экология. № 2. С. 87-89.
- Рыжановский В.Н. 2005. Сроки и продолжительность основных сезонных явлений в годовом цикле жизни воробьиных Субарктики на примере птиц Нижнего Приобья // Сибирский экол. журн. № 3. С. 475-487.
- Рыжановский В.Н. 2006. Особенности структуры годовых циклов воробьиных птиц севера Западной Сибири // Русский орнитол. журн. № 325 С. 675-682.
- Рыжановский В.Н. 2008а. О попытках гнездования некоторых видов вьюрковых на путях весенней миграции // Русский орнитол. журн. № 418. С.731-733
- Рыжановский В.Н. 2008б. Роль фотопериодических условий в жизни воробьиных птиц высоких широт // Зоологический журнал, 2008, т. 87, № 6. С. 732–747.
- Рыжановский В.Н. 2014. Годовой цикл сроков, полноты и фотопериодических интервалов линьки северной варакушки (*Luscinia svecica svecica* L.) // Зоологический журнал. Т. 93. № 11. С. 1340-1344.
- Рыжановский В.Н. 2015. Экология рюма (*Eremophila alpestris flava* Gm.) и пуночки (*Plectrophenax nivalis* L.) в Субарктике и Арктике – сравнительный аспект // Сибирский экол. журн. № 3. С. 379-387.
- Рыжановский В.Н. 2018. Годовые циклы трясогузковых (Passeriformes, Motacillidae) северо-западной Сибири: сравнительный аспект // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 559-571.
- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А. 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 304 с.

- Носков Г.А.* 1989. Закономерности адаптивных преобразований годового цикла у птиц // Автореф. дисс. соиск. уч. ст. доктора биол. наук. Л. 37 с.
- Носков Г.А. Рымкевич Т.А.* 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Изд-во Моклас. Ч. 1. С. 37-48.
- Носков Г.А. Рымкевич Т.А.* 1988. О закономерностях адаптивных преобразований годового цикла птиц // Докл. АН СССР. Т. 301. №2. С. 505–508
- Носков Г.А. Рымкевич Т.А.* 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи современной биологии. Т. 130. № 4. С. 346-359.
- Green G.H. Summers R.W.* 1975. Snow Bunting moult in Northeast Greenland // Bird Study. V. 22, № 1. P. 9–17.
- Verbeek N.* 1973. Pterylosis and timing of moult of the Water Pipit // Condor. V. 75. P. 287-292.
- 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. № 1. P. 579-600.

ANNUAL CYCLES OF PASSERIFORMES IN THE NORTH OF WESTERN SIBERIA: THE ADAPTIVE ASPECT

V.N. Ryzhanovkiy

Institute of Plant and Animal Ecology, Ekaterinburg

The results of the study of annual cycles of seasonal phenomena of passerine birds from the Lower Ob and Yamal Peninsula are provided. The population by species of the entire subarctic and southern Arctic, or the emergence of a species in the subarctic, does lead neither to the reduction of phenomena nor to the restructuring of the annual cycle. No transformations were found in the structure of annual cycles in species whose northward movement is limited to subarctic tundras. The group of species penetrating into the South Subarctic from temperate latitudes is distinguished by the maximum diversity of the structure of annual cycles. Mastering the forest tundra, the species do not go beyond the limits of adaptation to the taiga zone. The structure of annual cycles of short migrants, nomadic species and species wintering in the Subarctic compared with more southern populations of these species does not change. However, the changes that do not affect the location of the phenomena in the annual cycle are widely spread. This is a combination of phenomena that contributes to the reduction of the period from the end of the spring migration to the beginning of the autumn migration. Species linked by the origin to the Subarctic should be distinguished by a photoperiodic response from birds that are widespread and penetrate the Subarctic. Experimental and field studies show the truth of this hypothesis.

Keywords: *passerine birds, annual cycles, adaptations, Subarctic.*

Об авторе

РЫЖАНОВСКИЙ Вячеслав Николаевич – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института экологии растений и животных УрО РАН, 620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, e-mail: Ryzhanovsky@ecology.uran.ru.

Рыжановский В.Н. Годовые циклы воробьинообразных птиц (*Passeriformes*) Севера Западной Сибири: адаптационный аспект // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 1(53). С. 188-202.