

Годовые циклы славковых (Passeriformes, Sylviidae) Северо-Западной Сибири и особенности их изменений при потеплении Субарктики

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

*Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: ryzhanovskiy@ipae.uran.ru*

Статья поступила 21.09.2021

После доработки 05.10.2021

Принята к печати 07.10.2021

АННОТАЦИЯ

Сопоставлены особенности годовых циклов славковых Нижнего Приобья и п-ова Ямал при освоении высоких широт. Проникновение в Субарктику зарнички, зеленой пеночки и завирушки ограничено древесной растительностью, таловки – высокими ивняками речных долин Среднего Ямала. Весничка, теньковка и камышовка-барсучок населяют полосу субарктических тундр Ямала. Отмечено продвижение последних трех видов в северном направлении. Видов и подвидов славковых, связанных происхождением с Субарктикой, нет, но птицы переносят температуры, близкие к нулевой, позволяющие весничке и теньковке прилетать во второй половине мая – начале июня. Барсучок, таловка, зарничка более теплолюбивы, они прилетают в июне. Вероятное продвижение лесотундрово-тундровых ландшафтов к северу в условиях дальнейшего потепления повлечет за собой продвижение на север лесных и кустарниковых птиц, причем не только славковых, так как нет факторов, этому препятствующих.

Ключевые слова: Субарктика, славковые птицы, прилет, гнездование, линька, климат.

Годовой цикл воробьеобразных (Passeriformes) перелетных птиц-первогодков состоит из роста-развития, расселения молодняка, постювенальной линьки, осенней миграции, зимовки, предбрачной линьки, весенней миграции, предбрачной активности. У взрослых особей – из половой активности, послегнездовых перемещений, послебрачной линьки, осенней миграции, зимовки, предбрачной линьки, весенней миграции [Носков, Римкевич, 1988, 2010; Носков, 1989]. Последовательностью событий управляет эндогенная околородовая программа, обусловленная деятельностью гипоталамо-гипофизарного аппарата [Wolfson, 1965].

© Рыжановский В. Н., 2022

Программы годовых циклов отличаются у разных видов и групп птиц наличием или отсутствием тех или иных сезонных явлений, сроками, продолжительностью, приуроченностью к разным частям ареала [Носков, Римкевич, 1988, 2010]. При этом исследований, посвященных не отдельным сезонным явлениям, а всему годовому циклу, что требует объединения полевых наблюдений и работы с вольерными птицами, относительно мало. Годовые циклы птиц семейства Sylviidae, прежде всего пеночек, гнездящихся в субарктических районах Западной Сибири, длительное время изучал автор [Рыжановский, 1984, 1997, 2014, 2015, 2017а, б, 2018]. В работах

представлены основные параметры циклов отдельных видов, без сопоставления их внутри систематической группы. Анализ материалов по годовым циклам славковых Северо-Западной Сибири в целях выявления межвидовых различий и факторов, определяющих возможности дальнейшего освоения Субарктики в условиях текущего изменения климата, является задачей данной работы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Особенностью работы орнитологов Института экологии растений и животных УрО РАН в Приобской лесотундре и на п-ове Ямал было проведение исследований на многолетних и однолетних стационарах с картами учетных площадок, где регистрировали гнездящихся птиц, отыскивали гнезда, проводили постоянные наблюдения за ними, отлавливали и кольцевали, контролировали перемещения взрослых и молодых особей, изучали экологию и поведение. Все материалы исследований сводили в картотеки гнездовых карт, наблюдений, экспериментов, которые использованы для настоящей работы.

В лесотундре изучение птиц проведено в среднем течении р. Собь в 1976–1978 гг. (стационар Собь), на стационарах Харп, в 7 км к западу от г. Лабытнанги, в 1971–2006 гг., и Октябрьский, в долине Оби, в 5 км севернее Лабытнанги, с 1978 по 2015 г. На Среднем Ямале в бассейне р. Нурмаяха в 1974, 1975, 1982–1991 гг. находился стационар Хановэй, а на Северном Ямале, в бассейне р. Венуйево, в 1975, 1988–1993 гг. – стационар Яйбари [Рябцев, 1993]. На тундровых стационарах автор работал в 1974–1976 гг., на лесотундровых – постоянно. Основной материал по славковым собран в лесотундре.

Непременным условием наших исследований было применение методов отлова и мечения. Птиц отлавливали паутинными сетями и ловушками, в том числе большими конусными рыбачинского типа в 1979–1983 гг. При массовых отловах в лесотундре птиц метили стандартными кольцами, а слетков в гнездах – цветными кольцами для наблюдений за послегнездовыми перемещениями.

Значительный объем экспериментальных работ выполнен на слетках, взятых из гнезд и выкормленных в неволе взрослыми птица-

ми или искусственно при разных фотопериодических условиях: короткого, естественного и длинного дня. Слетков первой группы после взятия из гнезда вместе со взрослыми птицами содержали при фотопериоде 16С : 8Т. С конца июля каждые 5 дней светлую фазу сокращали на 30 мин, в конце августа птицы находились уже при 12–13-часовом дне. Птицы группы естественного дня, как и птицы в природе, первую половину июля жили при круглосуточном дне, затем при сокращающемся на 7–8 мин/сут дне в уличных вольтерах. Птицы группы длинного дня содержались в помещении с большими окнами, где лампы выключались на два ночных часа или горели всю ночь. Фактически до середины июля птицы этой группы жили при круглосуточном освещении, затем при фотопериоде 22С : 2Т или 24С : 0Т. Описание состояния оперения проводили по методике Г. А. Носкова и Т. А. Рымкевич [1977], где приведена полная схема расположения птерилий и их отделов. Анализ весьма растянутого процесса замены оперения требует его деления на ряд стадий. У воробьиных птиц при полной линьке обычно выделяют 11 стадий, где стадией считают период от выпадения одного махового пера до выпадения следующего махового. Первые 9 стадий соответствуют замене первостепенных маховых, на 10-й и 11-й стадиях заменяются второстепенные маховые и завершается рост контурного оперения. При частичной линьке стадии выделяют по участию в ней различных птерилий [Гагинская, 1973]. Для оценки полноты линьки видов применяли балловую оценку. На одной стороне тела (линька протекает симметрично) выделены рулевые ($n = 6$) и маховые ($n = 19$) перья, 25 отделов кроющих перьев: головная, брюшная, спинная, плечевая, бедренная, хвостовая, крыловая птерилии. Замена каждого из рулевых и маховых перьев оценивалась в 1 балл, вся их линька – 25 баллов, всех кроющих перьев отдела – в 2 балла, полная линька кроющих головы, туловища, крыльев – 50 баллов, полная линька половины тела – 75 баллов. Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительности линек определяли по средним для каждой стадии линьки датам, используя формат линейного тренда Microsoft Excel 2002. При обработке количественных материалов использованы общепринятые ста-

тистические методы программ Statistica 6.0 (StatSoft Ink. 1984–2000). Источником сведений о среднесуточных температурах воздуха в мае–июле 1971–2015 гг. были данные по метеостанциям Салехард (66°31' с. ш., 66°36' в. д.) и Мыс Каменный (68°51' с. ш., 73°56' в. д.)

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для севера Нижнего Приобья и п-ова Ямал, от лесотундры до арктических тундр доказано гнездование следующих видов славковых: камышовка-барсучек (*Acrocephalus schoenobaenus*), славка-завирушка (*Sylvia curruca*), пеночки – весничка (*Phylloscopus trochilus*), теньковка (*Ph. collybita*), таловка (*Ph. borealis*), зарничка (*Ph. inornatus*), зеленая пеночка (*Ph. trochiloides*). Все виды имеют обширные гнездовые ареалы, вытянутые в широтном направлении. Проникновение в Субарктику зарнички, зеленой пеночки и завирушки ограничено негустой древесной растительностью, таловки – высокими ивняками речных долин широты пос. Мыс Каменный. Весничка, теньковка и камышовка-барсучок населяют полосу субарктических тундр Ямала. Отмечено продвижение последних трех видов в северном направлении. В 1974–1976 гг. мы [Данилов и др., 1984] нашли их гнездящимися до широты пос. Мыс Каменный (68°50' с. ш.), но севернее их не было. В 1988–1990 гг. эти славковые встречены гнездящимися в районе пос. Бованенково (70°30' с. ш.), в 2006 г. – в устье Сеяхи-Зеленой на той же широте [Мониторинг..., 1997; Рябицев, Примаков, 2006]. К настоящему времени возможно их продвижение за 71° с. ш. В. С. Жуков [2013] при анализе пределов распространения птиц в тундры Западной Сибири отмечал сходство северной границы ареала таловки с изотермой июня +3 °С, веснички и теньковки +6 °С июля, камышовки-барсучка + 7 °С июля по показателям Климатического атласа СССР [1960], т. е. климата 50-летней давности. Поскольку в настоящее время климат Сибири теплеет [Павлов, Гравис, 2000; Волков, Поздняков, 2021], к северу сдвигаются положительные изотермы летних месяцев, влияющие на границы распространения этих птиц.

На зиму все виды отлетают в приэкваториальные широты: веснички и камышовки-барсучки – в тропическую Африку [Птушенко,

1954; Керри-Линдал, 1984], славки-завирушки – в Африку или Южную Азию, сибирские теньковки (*Ph. c. tristis*) – в Южную Азию. Таловки, северные зарнички (*Ph. i. inornatus*) и западные зеленые пеночки (*Ph. t. viridanus*) зимуют в Юго-Восточной Азии, куда летят, огибая Гималаи с востока (таловка, зарничка) или с запада (зеленая пеночка) [Птушенко, 1954], преодолевая дистанцию в 6–8 тыс. км. Наиболее короткий миграционный путь положительно у теньковки и славки-завирушки, но от полярного круга это также не менее 5 тыс. км. Будучи насекомоядными, все виды прилетают в гнездовой район и отлетают из него в период положительных температур и активности беспозвоночных.

Весенняя миграция. Первыми на широту полярного круга, в южные пределы Субарктики, прилетают самцы весничек при освобождении от снега части территории. Прилет теньковок в лесотундру чаще начинался несколько позднее, чем у весничек, иногда одновременно (табл. 1). Оба вида в период с 1972 по 2015 г. сместили сроки начала прилета на более ранние даты – с конца мая на середину месяца, причем для теньковки тренд достоверен, для веснички близок к достоверности [Рыжановский, Гилев, 2020]. Таловки за тот же период сроки начала прилета не изменили. Это конец мая – первая половина июня, причем разрыв дат начала прилета таловки от веснички и теньковки возрос. Зеленые пеночки, появившиеся в Приобской лесотундре в последние десятилетия, прилетают одновременно с весничками и теньковками, первые весенние встречи приходятся на конец мая – начало июня [Пасхальный, Головатин, 2007]. Зарнички, камышовки-барсучки и славки-завирушки прилетают в первой – второй декадах июня, одновременно с таловками или даже позднее. В субарктические тундры Среднего Ямала, в район, расположенный на два широтных градуса севернее полярного круга, барсучки, веснички и теньковки прилетают в среднем на 9–11 дней позднее, что близко к фенологическому широтному градиенту Гопкинса – 4 сут/1° с. ш. [Шульц, 1981].

Колебания температуры воздуха влияют на сроки прилета птиц в Субарктику [Успенский, 1969]. Северные славковые начинают прилет при среднесуточных положительных температурах, но веснички в три разных

Сроки начала прилета славковых (Sylviidae) Северо-Западной Сибири и температура воздуха

Вид	Нижнее Приобье			Средний Ямал		
	Число, лет	Первые даты прилета/средняя дата	Температура первых дат прилета/средняя температура, °С	Число, лет	Первые даты прилета/средняя дата	Температура первых дат прилета/средняя температура, °С
Комышовка-барсучок	8	09.06–23.06 14.06	0,4–20,0 8,7	7	17.06–26.06 23.06	0,5–5,5 3,8
Весничка	32	18.05–09.06 26.05	–3,8–12,1 3,4	8	30.05–10.06 07.06	–1,6–2,8 0,8
Теньковка	17	22.05–15.06 02.06	–0,6–7,8 3,6	11	04.06–24.06 11.06	–0,6–3,7 1,7
Таловка	27	26.05–13.06 07.06	0,2–21,5 7,4	–	–	–
Зеленая пеночка	1	20.06	13,2	–	–	–
Зарничка	3	08.06–18.06 13.06	2,4–22,0 12,1	–	–	–
Славка-завирушка	4	29.05–18.06 11.06	–2,9–22,0 7,6	–	–	–

сезона, теньковки и славки-завирушки в один из сезонов начинали прилет при отрицательных среднесуточных температурах и положительных в вечерние часы. В этих случаях прилет начинался на начальных этапах поступления тепла в лесотундру. Первые встречи остальных видов приходятся только на время наступления положительных температур. В тундры Среднего Ямала веснички и теньковки один сезон (1974 г.) начинали прилет при отрицательной температуре, в другие годы (1982–1989 гг.) при положительных, но более низких, чем в Приобье, температурах (см. табл. 1).

Гнездование. Самцы весничек прилетают с развитыми, но не достигшими максимальных размеров семенниками. Экспериментально установлена необходимость их фотопериодической стимуляции полярным днем, поэтому предгнездовой период длится в среднем 20,9 сут ($n = 11$). Стимуляция необходима и теньковкам, предгнездовой период которых также длинный – 22,0 сут ($n = 3$). Но таловки прилетали в лесотундру готовыми к размножению и не нуждались в дополнительной стимуляции фотопериодом широты полярного круга [Рыжановский, 2001]. Поэтому предгнездовой период у них короткий – в среднем 12,7 сут ($n = 7$). Вероятно, не нуждаются в дополнительной стимуляции и остальные поздно

прилетающие в лесотундру (в среднем вторая декада июня) представители семейства – барсучки, славки-завирушки, зарнички и зеленые пеночки.

Даты начала откладывания яиц весничками в Нижнем Приобье между 10.06.1989 и 30.06.1975, средняя дата 19.06 ($n = 22$). На Среднем Ямале первые яйца были отложены между 15.06.1991 и 23.06.1988, средняя дата 20.06 ($n = 9$). В течение четырех сезонов яйцекладка на стационаре Хановэй началась одновременно с началом яйцекладки в эти годы на стационаре Октябрьский, несмотря на удаление по широте 260 км, что связано с сокращением к северу длительности предгнездового периода. Появление первых яиц в гнездах теньковок в Нижнем Приобье отмечали между 16.06.1973 и 1.07.1978, средняя дата 22.06 ($n = 8$). На Среднем Ямале наиболее ранняя дата начала сезона яйцекладки 19.06.1990, наиболее поздняя – 29.06.1992, средняя – 25.06 ($n = 8$). Температура воздуха в период начала яйцекладки всегда была положительной: в лесотундре – ближе к 10 °С, в кустарниковых тундрах – ближе к 5 °С. Таловки, зарнички, завирушки, барсучки при более позднем начале прилета начинали яйцекладку одновременно с весничками и теньковками при температуре выше 5 °С (табл. 2).

Т а б л и ц а 2
Сроки начала яйцекладки и температура воздуха

Вид	Нижнее Приобье			Средний Ямал		
	Число лет	Первые даты начала яйцекладки/средняя дата	Температура первых дат яйцекладки/средняя температура, °С	Число лет	Первые даты начала яйцекладки/средняя дата	Температура первых дат яйцекладки/средняя температура, °С
Комышовка-барсучок	3	$\frac{22.06-28.06}{26.06}$	$\frac{8,0-20,0}{12,9}$	—	—	—
Весничка	15	$\frac{10.06-25.06}{18.06}$	$\frac{3,2-18,7}{9,9}$	9	$\frac{15.06-22.06}{19.06}$	$\frac{0,2-6,1}{1,9}$
Теньковка	8	$\frac{19.06-27.06}{23.06}$	$\frac{5,6-22,6}{13,4}$	8	$\frac{19.06-29.06}{23.06}$	$\frac{0,2-5,3}{3,6}$
Таловка	9	$\frac{19.06-27.06}{23.06}$	$\frac{5,6-22,6}{7,14}$	—	—	—
Зеленая пеночка	2	$\frac{21.06-03.07}{27.06}$	$\frac{9,6-12,9}{11,2}$	—	—	—
Зарничка	2	$\frac{19.06-29.06}{24.06}$	$\frac{10,0-12,7}{11,3}$	—	—	—

Насиживание у всех пеночек начинается с второго-третьего яйца при кладке из 5 яиц, с четвертого-пятого — при кладке из 6–7 яиц и продолжается от первого яйца до вылупления последнего птенца 16–22 сут, в среднем $20,2 \pm 0,28$ сут ($n = 25$), а от последнего яйца до вылупления первого птенца 10–14 сут, в среднем $11,5 \pm 0,4$ сут ($n = 22$). В гнезде птенцы находятся 12–15 сут, в среднем $14,4 \pm 0,12$ сут ($n = 18$). С середины кладки начинает насиживать зарничка, зеленая пеночка насиживает с последнего яйца [Птушенко, 1954]. Индивидуальная длительность периода от первого яйца до последнего птенца в контрольных гнездах составляла у весничек 28–32 сут, в среднем $29,6 \pm 0,4$ сут ($n = 16$), у теньковок 30–32 сут, в среднем $30,8 \pm 0,5$ сут ($n = 5$), у таловок 28–32 сут, в среднем $30 \pm 0,5$ сут ($n = 12$), у барсучков 31 сут, т. е. была у этих видов одинаковой.

В разные годы у весничек от первого в сезон яйца до вылета из контрольных гнезд последнего птенца в лесотундре проходило 44–59 сут, в среднем $50,8 \pm 2,4$ сут ($n = 6$), в кустарниковых тундрах — 37–50 сут, в среднем $40 \pm 2,5$ сут ($n = 5$). Этот период у теньковок в тундрах Среднего Ямала продолжался 31–40 сут, в среднем $34,8 \pm 1,6$ сут ($n = 6$), у таловок в лесотундре — 37 и 45 сут в два разных года. За исключением редких

случаев повторных кладок, вылет слетков северных славковых в Приобье и на Ямале начинается в третьей декаде июля при максимальных летних температурах [Орлова, 1962] и максимальной биомассе беспозвоночных [Ольшванг, 1992]

Послегнездовые кочевки. После ухода слетков из гнезд весничек, таловок и теньковок встречали и отлавливали в районе вылупления до возраста не старше 28–32 сут до 05–10.08; славки-завирушки держались в районе гнезда до 35-суточного возраста, возможно, и дольше, до начала третьей декады августа. Судя по отловам сетями и ловушкой активное перемещение по лесотундре молодых камышовок-барсучков начинается после 10.08 в связи с началом отлета.

В лесотундре отмечены два периода увеличения числа весничек в отловах. Первый связан с послегнездовыми кочевками молодых, второй — с началом движения молодых и взрослых пеночек в направлении зимовок. Выявлена положительная, но недостоверная корреляция числа пойманных птиц в первый период с плотностью гнездования весничек на участке, т. е. сначала мы ловили местных весничек (родившихся в районе отлова), затем в сети и ловушки начали попадаться птицы из более северных частей ареала. Из 1956 окольцованных в долине Оби первогодков

повторно пойманы 102 особи (5,2 %) [Рыжановский, 1997]. Через две недели после отлова первой молодой веснички отмечен период длительной остановки части птиц на участке (максимально на 15 сут, в среднем 12 сут). Возраст этих птиц, исходя из средних дат вылупления, 35–40 сут. Подобное небольшое увеличение 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, а останавливаются на одну–две недели на локальной территории.

При отлове таловок регистрировали один четко выраженный пик численности через 7–11 сут после появления в сетях первых молодых птиц и несколько небольших пиков. Из 957 молодых птиц повторно пойманы 57 (5,9 %). Почти все они были окольцованы в первые дни отлова, т. е. являются местными; максимальная продолжительность нахождения такой птицы на участке 13 сут, средняя – $4,7 \pm 0,4$ сут. Максимальное количество птиц на участке наблюдений (в сетях) за все годы отмечали в первую декаду августа. К концу декады с участка исчезали таловки, меченные в гнездах, а число пойманных сетями птиц резко снижалось. Таловки, пойманные во второй декаде, на участке не останавливались (не отлавливались повторно), т. е. участвовали в миграции. К началу третьей декады отлавливались последние особи. У покинувших гнездовой район молодых птиц практически не остается времени на дисперсионный разлет. Его, видимо, заменяет дви-

жение в направлении мест зимовки. Теньковки, судя по редкости повторных отловов (1 особь из 99), активнее, чем веснички и таловки, перемещаются по району рождения, постепенно включаясь в миграцию.

Линька. В годовом цикле славковых Приобской лесотундры и Ямала имеют место постювенальная и послебрачная линьки очень разной полноты в гнездовом районе и полная или частичная предбрачная линька в зимовочной части ареала (табл. 3). Для барсучков Восточной Европы характерны мозаичная постювенальная и послебрачная линьки на местах вылупления и гнездования у небольшой части птиц, частичная постювенальная и полная послебрачная – у остальных в промежуточной части ареала [Федоров, 1990; Носков и др., 2020]. Мы не ловили линяющих молодых барсучков. В конце июля пойман самец, начинающий послебрачную линьку рулевых, в августе 2 самца из 17 имели небольшую линьку кроющих головы. Несомненно, значительная часть молодых барсучков или все отлетают в юношеском наряде, взрослые птицы – с небольшим числом новых перьев.

У весничек, теньковок, зарничек в процессе постювенальной линьки отмечена замена кроющих головной, брюшной, спинной, плечевой, бедренной, голенной и анальной птерилий. Минимальную полноту линьки в некоторые годы наблюдали у таловки, но обычно у таловок Восточной Европы и Западной Сибири постювенальной линьки нет совсем, но есть у таловок Средней и Восточной Сибири [Рыжановский, 1997, 2015]. У молодых славков-завирушек отмечено максимальное из се-

Т а б л и ц а 3

Максимальная и минимальная полнота линьки славковых из Нижнего Приобья (баллы, max – 75)

Вид	Линька		
	постювенальная	послебрачная	предбрачная
Комышовка-барсучок	0	0–75	40–75
Весничка	14–22	45–75	75
Теньковка	22–45	40–75	26–30
Таловка	0–6	18–36	75
Зеленая пеночка	0	18–36	75
Зарничка	12–20	75	14–18
Славка-завирушка	30–45	75	60–75

верных славков количество заменяемых перьев, не только кроющие птерилий туловища, но значительная часть кроющих крыла.

Послебрачная линька у таловки всегда частичная. Сокращение полноты замены маховых перьев в процессе предбрачной линьки регистрировали у трети осмотренных весничек, теньковок, завирушек; только полная линька отмечена у зарнички [Рыжановский, 2017a]. Зимняя предбрачная линька, судя по передержанным птицам и литературным данным [Птушенко, 1954], полная у всех видов, кроме зарничек, в нашей вольтере не заменивших все оперение крыльев. Западные зеленые пеночки (*Ph. trochiloides viridanus*) в европейской части России [Лапшин, 1990] и, по нашим данным, на Урале не имеют постювенальной линьки, отмечена неполная послебрачная линька и полная предбрачная, как и таловки.

В Нижнем Приобье начинающих постювенальную линьку весничек отлавливали в третьей декаде июля – первой декаде августа в возрасте 25–30 сут, в среднем $27,4 \pm 0,3$ сут ($n = 10$). По уравнениям регрессии линька длилась в разные годы 23–31 сут и заканчивалась в конце августа – начале сентября. Сезон постювенальной линьки весничек в разные годы продолжался 36–53 сут ($n = 4$). Линька теньковок начинается в возрасте 24–29 сут, в среднем в $25,7 \pm 0,2$ сут ($n = 6$). Средняя дата начала линьки приходилась на 03.08, линька длилась по уравнению регрессии 40 сут, до 13.09, сезон линьки длился 35 и 50 сут. Линяющих молодых таловок отлавливали только в 1977 г. в середине августа. Их минимальная по полноте линька продолжилась 5–15 сут. Двух линяющих зарничек поймали 30.07, еще двух – в начале сентября, линька длилась более 30 сут. Постювенальная линька славков-завирушек также наблюдалась в августе – начале сентября, длилась, исходя из значительной полноты, не менее 40 сут. Все первогодки включались в миграцию до окончания линьки, если таковая имеется.

Послебрачная линька самцов-весничек начиналась через 14–35 сут после вылупления птенцов в гнездах этих птиц, линька самок началась через 22–32 сут после вылупления. Средняя дата начала линьки самцов приходилась на 06–16.07; дата начала линьки самок – 15–30.07. Заканчивающих линьку весничек отлавливали после 06.08. Средняя длительность

линьки самцов по уравнениям регрессии 33–46 сут в разные годы ($n = 5$). Сезон послебрачной линьки весничек в Нижнем Приобье длился в разные годы 55–65 сут, до 03–10.09. Начинающих послебрачную линьку теньковок отлавливали в период с 20.07 по 07.08, средняя дата начала линьки – 27.07. Средняя дата окончания линьки теньковок 27.08, средняя длительность линьки 32 сут, длительность сезона линьки 50–60 сут. Линька таловок в Нижнем Приобье ежегодно начиналась в период с 10 по 15.07. Заканчивающих линьку взрослых таловок начинали отлавливать в конце первой – начале второй декады августа. Последняя регистрация таловки в свежем пере – 24.08. Линька особи, судя по повторным отловам, длится 20–25 сут, сезон линьки – не более 40 сут. Зарнички линяли с середины июля до конца августа, в неволе – с начала июля до середины августа. Линька особи длилась 40–45 сут, сезон линьки – 50–55 сут.

Барсучки из умеренных широт, возможно, и из Субарктики, останавливаются на линьку в промежуточной части ареала в зоне Средиземноморья [Pearson, 1972]. Поскольку эта линька имеет место при сокращающемся дне осени, она является постювенальной у молодых и послебрачной у взрослых. По окончании ее птицы возобновляют миграцию в область зимовки в Африке, где в начале весны снова должна быть линька, уже предбрачная, неясной полноты [Носков и др., 2020].

Роста продолжительности дня в низких широтах в феврале–марте достаточно для вступления в предбрачную линьку с последующей весенней миграцией и прилетом в лесотундру в конце мая – начале июня у всех видов. В лаборатории, при имитации фотопериодических условий 10–20° с. ш., где зимуют северные славковые, линьку весничек, теньковок, таловок, зарничек наблюдали с середины февраля – начала марта до середины – конца апреля. Полная предбрачная линька весничек, теньковок и таловок длилась 45–70 сут, частичная линька зарнички и завирушки – не менее 30 сут.

Осенняя миграция. В миграцию молодые веснички и теньковки включаются без видимых запасов жира. Исходя из сроков отлова весничек на завершающих этапах линьки даты начала осенней миграции не ранее

18.08, окончания – 11–17.09. С. П. Пасхальный и М. Г. Головатин [2018] в лесотундре встречали последних весничек между 03–19.09, средняя дата 12.09 ($n = 17$). Начало отлета взрослых весничек, заканчивающих линьку, – после 07.08, окончание отлета приходилось на конец августа – первую декаду сентября. На Среднем Ямале С. В. Шутов (личное сообщение) встречал на маршрутах весничек до 30.08.1988. Теньковки включаются в миграцию несколько позднее весничек. В вольерах беспокоились ночью с начала сентября. В лесотундре последние в сезон молодые птицы были пойманы или встречены 11.09.1975–21.09.2001; последняя взрослая теньковка поймана 10.09.1979 [Рыжановский, 1997; Пасхальный, Головатин, 2018]. На Среднем Ямале последняя теньковка встречена С. В. Шутовым 06.09.1988. Таловки начинали отлет из лесотундры 10.08.1977–16.08.1981, заканчивали не позднее 26.08.1978. По отловам сетями в 2014–2017 гг. прослежены те же даты. После 20.08 таловок не ловили. Последние отловы барсучков, зарничек и славков-завирушек в лесотундре приходится на первую декаду сентября при температуре воздуха не ниже 0 °С.

Суммарная продолжительность периода пребывания в гнездовом районе на широте полярного круга минимальна, не более 70–80 сут, у таловок и, вероятно, у зеленых пеночек, так как из Восточной Европы они отлетают одновременно с таловками [Лапшин, 1990]. Веснички, теньковки, славки-завирушки встречаются в лесотундре 100–120 сут, зарнички, барсучки – меньше 100 сут при средней длительности периода выше 0 °С, на широте Салехарда – 132 сут [Шиятов, Мазепа, 1995]. На Среднем Ямале с учетом начала прилета в первой декаде июня и отлета в третьей декаде августа этот сезон у весничек, теньковок и барсучков продолжался не более 90 сут при длительности периода положительных температур 116 сут.

ОБСУЖДЕНИЕ

Освоение Субарктики птицами умеренных широт связано как с естественным расширением ареалов, основанным на демографических процессах, так и с климатическими и ландшафтными изменениями. Расширение

ареала в направлении Арктики должно сопровождаться изменением сроков и продолжительности сезонных явлений годового цикла жизни птиц, так как к северу сокращается длительность периода положительных температур, возрастает продолжительность полярного дня, увеличивается влияние длины миграционного пути. Все это имеет место у северных славковых, но с некоторыми особенностями. Видов и подвидов славковых, связанных происхождением с Субарктикой, нет, но они переносят достаточно низкие температуры, близкие к нулю, позволяющие весничке и теньковке прилетать во второй половине мая – начале июня одновременно с коньками (*Anthus cervinus*, *A. pratensis*), трясогузками (*Motacilla flava*, *M. citreola*), мелкими дроздовыми (*Saxicola torquata*, *Tarsiger cyanurus*, *Luscinia svecica*) и овсянками (*Emberiza pusilla*, *Calcarius lapponicus*). Поздно прилетающие барсучки, таловки, зарнички более теплолюбивы. При этом веснички, теньковки, таловки и, возможно, другие виды в летний период имеют небольшие запасы жира, что можно рассматривать адаптацией к нерегулярным летним возвратам холодов.

В годы исследований в Нижнем Приобье отмечено постепенное повышение среднемесячной температуры воздуха. Тренды температуры в мае и июне с 1972 до 2015 г. приобрели положительные высокодостоверные значения, что повлияло не только на более ранние сроки прилета, но и на продвижение птиц к северу. Кустарниковые виды продвинулись на Северный Ямал, лесные увеличивали численность в пятнах пойменных лесов на Южном Ямале. Вероятное продвижение лесотундрово-тундровых ландшафтов к северу в условиях дальнейшего потепления повлечет за собой продвижение на север лесных и кустарниковых птиц, не только славковых, так как нет факторов, этому препятствующих. Потепление приведет к незначительному росту периода пребывания видов в районе гнездования за счет более раннего прилета. Сроки отлета, вероятно, существенно не изменятся. Фотопериодическая реакция летне-осенней части годового цикла на сокращающийся день во второй половине лета в высоких широтах должна включаться в более поздние сроки, чем в умеренных. Это связано с тем, что на севере Субарктики день начинает убывать толь-

ко во второй половине июля, но быстрое наступление осени требует от птиц скорейшего окончания линьки, формирования миграционного состояния и отлета.

Продвижение славковых к северу влечет за собой увеличение длины миграционного пути. На Ямале это менее двух широтных градусов – 200–220 км при общей длине пути 5000–7000 км. На годовые циклы такое увеличение влияет незначительно, в отличие от общей длины миграции. Максимально дальний мигрант – таловка в лесотундру прилетает позднее других пеночек, быстро приступает к гнездованию, имеет минимальный гнездовой сезон, рано отлетает в направлении зимовки, поскольку молодые птицы не линяют, а у взрослых линька частичная и рано заканчивается. Мигранты на относительно короткие расстояния (весничка и теньковка) прилетают раньше таловки, имеют затянутый предгнездовой и гнездовой периоды, продолжительную постювенальную линьку, поздний отлет. Отличия годовых циклов славки-завирушки, зарнички и зеленой пеночки, вероятно, также связаны с длиной миграционного пути на юго-восток. Камышовки-барсучки, как и веснички, летят в Африку, но, вероятно, дальше, так как позднее прилетают и раньше улетают.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Субарктике нет славковых, связанных с ней происхождением. Все освоившие высокие широты виды семейства *Sylviidae* начинают прилет при среднесуточных положительных температурах воздуха, отлет – до ночных отрицательных температур. Веснички и теньковки, прилетающие в лесотундру, нуждаются в фотостимуляции полярным днем, остальные виды прилетают готовыми к размножению. Сроки гнездования у всех видов общие – вторая половина июня – первая половина июля при среднесуточных температурах выше 5 °С. Послегнездовые кочевки имеют место при наличии линьки, при отсутствии ее переходят в миграцию. Линька каждого вида отличается местом в годовом цикле, сроками, полнотой, длительностью и прочими показателями. Наблюдаемое продвижение славковых к северу продолжится при смещении к северу тайги, лесотундры, кустарниковой тундры.

ЛИТЕРАТУРА

- Волков С. В., Поздняков В. И. Влияние погодных условий на сроки прилета и репродуктивные показатели розовой чайки (*Rhodostethia rosea*) в дельте реки Лены (Якутия) // Зоол. журн. 2021. Т. 100, № 1. С. 57–67.
- Гагинская А. Р. Методические указания к сбору и обработке материала главы “Линька” // Материалы V заседания межсекц. рабочей группы по пробл. “Исследование продуктивности видов в пределах ареала”. Вильнюс: Моклас, 1973. С. 87–92.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 338 с.
- Жуков В. С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжск. экол. журн. 2013. № 1. С. 16–28.
- Керри-Линдал К. Птицы над сушей и морем. М.: Мысль, 1984. 205 с.
- Климатический атлас СССР / отв. ред. Ф. Ф. Давитая. М., 1960. Т. 1. 181 с.
- Лапшин Н. В. Зеленая пеночка – *Phylloscopus trochiloides* (Sund.) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. С. 135–136.
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа / под ред. Л. Н. Добринского. Екатеринбург: Изд-во УРЦ “Аэрокосмоэкология”, 1997. 191 с.
- Носков Г. А. Закономерности адаптивных преобразований годового цикла у птиц: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1989. 37 с.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Моклас, 1977. С. 37–48.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. О закономерностях изменчивости годового цикла сезонных явлений на пространстве ареала // Место вида среди биологических систем. Вильнюс: Моклас, 1988. С. 45–70.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи соврем. биологии. 2010. Т. 130, № 4. С. 346–359.
- Носков Г. А., Лапшин Н. В., Рымкевич Т. А. Камышовка-барсучок или барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*) // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные. СПб.: Реноме, 2020. С. 150–155.
- Ольшванг В. Н. Структура и динамика населения насекомых Южного Ямала. Екатеринбург: Наука, 1992. 103 с.
- Орлова В. В. Климат СССР. Вып. 4. Западная Сибирь. Л.: Гидрометеиздат, 1962. 359 с.
- Павлов А. В., Гравис Г. Ф. Вечная мерзлота и современный климат // Природа. 2000. № 4. С. 10–17.
- Пасхальный С. П., Головатин М. Г. Весенний пролет птиц в низовьях Оби // Науч. вестн. ЯНАО. Экосистемы Субарктики: структура, динамика, проблемы охраны. 2007. Вып. 6 (50). С. 23–56.
- Пасхальный С. П., Головатин М. Г. Характеристика завершающих этапов осенней миграции воробьиных птиц *Passeriformes* в низовьях Оби // Рус. орнитол. журн. 2018. Т. 27, № 1681. С. 5041–5062.
- Птушенко Е. С. Семейство Славковые *Sylviidae* // Птицы Советского союза / под общ. ред. Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова. М.: Сов. наука, 1954. Т. VI. С. 146–330.

- Рыжановский В. Н. Весенняя миграция пеночек – веснички и таловки на северном пределе ареала // Докл. Высшей школы. Биол. науки. 1984. № 9. С. 46–51.
- Рыжановский В. Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 282 с.
- Рыжановский В. Н. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных птиц Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 2001. С. 3–22.
- 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. 605–615.
- Рыжановский В. Н. Годовой цикл линек пеночки-таловки (*Phylloscopus borealis* Blasius, 1858) из Северо-Западной Сибири и его географическая изменчивость // Экология. 2015. № 6. С. 460–465.
- Рыжановский В. Н. Полнота сезонных линек воробьиных птиц (Aves, Passeriformes) Северо-Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2017а. № 5. С. 583–594.
- Рыжановский В. Н. Подвидовые особенности линьки пеночки-теньковки (*Phylloscopus collybita* L.) из Европы и Западной Сибири // Экология. 2017б. № 3. С. 216–222.
- Рыжановский В. Н. Особенности годового цикла и экологии пеночки-таловки *Phylloscopus borealis* Blas. из Северо-Западной Сибири при сопоставлении с пеночкой-весничкой *Ph. trochilus* L. // Изв. РАН. Сер. биол. 2018. № 4. С. 409–417.
- Рыжановский В. Н., Гилев А. В. Об иерархии факторов, определяющих сроки начала прилета воробьеобразных птиц (Passeriformes) в Приобскую лесотундру // Зоол. журн. 2020. Т. 98, № 12. С. 436–449.
- Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1993. 296 с.
- Рябицев В. К., Примаков И. В. К фауне птиц Среднего Ямала // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2006. Вып. 11. С. 184–191.
- Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах на примере птиц. М.: Мысль, 1969. 463 с.
- Федоров В. А. Барсучок – *Acrocephalus schoenobaenus* (L.) // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. С. 86–88.
- Шиятов С. Г., Мазепа В. С. Климат // Природа Ямала. Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1995. С. 32–68.
- Шульц Г. Э. Общая фенология. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 188 с.
- Pearson D. J. The wintering and migration of Palearctic passerines at Kampala, southern Uganda // Ibis. 1972. Vol. 20. P. 24–36.
- Wolfson A. Light and endocrine events in birds: role of the dark period and circadian rhythms in the regulation of the gonadal cycle // Arch. Anat. Microscop. Exp. 1965. N 1. P. 579–600.

Annual cycles of warblers (Passeriformes, Sylviidae) North-Western Siberia and features of their transformations during Subarctic warming

V. N. RYZHANOVSKIY

*Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: ryzhanovsky@ipae.uran.ru*

The annual cycles of the Northwestern Siberian warblers are analyzed in order to identify the features that determine the possibilities of further development of the Subarctic in the conditions of current climate change. The penetration of *Phylloscopus inornatus*, *Ph. trochiloides* and *Sylvia curruca* into the Subarctic is limited by woody vegetation, *Ph. borealis* – by high willows of the river valleys of the Middle Yamal. *Ph. trochilus*, *Ph. collybita* and *Acrocephalus schoenobaenus* inhabit the strip of subarctic tundra of Yamal. The last three species are moving in a northerly direction. The probable advance of forest-tundra-tundra landscapes to the north under conditions of further warming will entail the northward movement of forest and shrub birds, not only warblers, since there are no factors preventing this.

Key words: Subarctic, warblers, arrival, nesting, molting, climate.