

Институт биологии Карельского научного центра
Российской Академии Наук

На правах рукописи

ЛАПШИН
Николай Васильевич

**ГODOVЫЕ ЦИКЛЫ ДАЛЬНИХ
ТРАНСКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ МИГРАНТОВ НА
ПРИМЕРЕ ВОРОБЬИНЫХ ПТИЦ РОДА *Phylloscopus***

Специальность : 03.00.08 – зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
в виде научного доклада на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Петрозаводск - 2001

Научный консультант:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Зимин В.Б.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Паевский В.А.

доктор биологических наук, старший научный сотрудник,
Сыроечковский Е.В.

доктор биологических наук, доцент
Коросов А.В.

Ведущая организация:

Институт экологии растений и животных
Уральского Отделения Российской Академии Наук

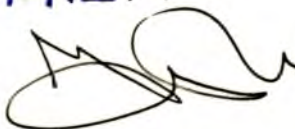
Защита состоится «22» *ноября* 2001 г. в 14 часов на заседании
диссертационного Совета Д 212.190.01 в Петрозаводском государст-
венном университете (185640, РК, Петрозаводск, пр. Ленина, 33)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета

Автореферат разослан «15» *октября* 2001 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

151412K

 С.Д. Узенбаев



ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение популяционно-экологических особенностей и всесторонний и подробный анализ основных параметров сезонных явлений годовых циклов птиц представляет большой научный и практический интерес, так как дает ключ к расшифровке механизмов приспособления видов и популяций к своеобразным, часто негативным для них, условиям среды. Исследования такого рода позволяют вскрывать и объяснять многие ранее неизвестные или слабоизученные биологические особенности птиц, в частности сокращение, частичное совмещение последовательных фаз годового цикла или их смещение во времени с переносом в зимовочную часть ареала, столь характерные для северных популяций ряда видов перелетных воробьиных птиц (Носков, Рымкевич, 1988; 2001; Рыжановский, 1997); стабилизацию сроков и цикличность размножения, прерывистое насиживание кладки, явление полигинии, отношение птиц к территории (филопатрия, дисперсия, консерватизм), особенности линьки и миграции и их энергетические аспекты, тип динамики численности т.д.

Перестройки в годовом цикле у перелетных птиц направлены на решение главного вопроса - своевременного ухода от неблагоприятных воздействий и перемещение в регионы с оптимальными для вида (популяции) условиями. Такова генеральная эволюционная стратегия птиц - не приспосабливаться к тому, что есть, а, благодаря исключительной подвижности, находить оптимальные условия для существования. В этой связи изменчивость сезонных явлений может рассматриваться ведущей и определяющей формой микроэволюционного процесса (Носков, 1989).

Самостоятельный интерес представляет изучение биологии видов, обитающих близ северных пределов распространения на максимальном удалении от мест зимовок, в своеобразных фотопериодических условиях (практически круглосуточное освещение летом), при коротком периоде благоприятном для жизни, более низкой гнездовой плотности (Зимин, 1988).

Изучение родственных видов, в частности восточно-европейских пеночек рода *Phylloscopus*, имеющих разную историю формирования населения в той или иной части ареала; разную численность, пути и протяженность миграции, места зимовок, а соответственно и различные сроки и продолжительность явлений годового цикла и т.д., делает их привлекательными для выяснения многих вопросов биологии, экологии, таксономии и зоогеографии. Полученные на этой основе результаты и

выводы в известном смысле могут служить моделью процессов, имеющих место у дальних трансконтинентальных мигрантов среди воробьиных птиц.

Цель и задачи исследования. Основная цель настоящего исследования - выявление адаптивных особенностей годовых циклов у дальних трансконтинентальных мигрирующих воробьиных птиц таежной зоны Северо-запада России, изобилующей специфическими чертами климата, ландшафта, распространения птиц и т.д.

Главной задачей было подробное сравнительное изучение явлений годового цикла, приуроченных к гнездовой части ареала, у группы перелетных воробьиных птиц р. *Phylloscopus*. Наиболее детально исследованы: предбрачный и брачный периоды, сроки и продуктивность размножения, возможность полициклии и полигинии гнездования, постовенальная и послебрачная линьки, сезонные миграции, степень связи с территорией у молодых и взрослых птиц путем массового кольцевания и ежегодного контроля гнездового населения птиц на обследуемых территориях при стационарных наблюдениях. Для выполнения этих задач были усовершенствованы ранее известные и разработаны новые методы индивидуального и массового отлова и мечения птиц в течение всего периода пребывания их в гнездовой области. В частности, применялись разнообразные автоматические ловушки для отлова у гнезд, «звуковая ловушка» для контроля и отлова птиц в предгнездовой период, на гнездовых участках и во время послегнездовых перемещений, системы цветного мечения кольцами и окрашиванием оперения стойкими красителями; методика содержания выводков всех гнездящихся у нас видов пеночек в экспериментальных условиях и т.д.

Научная новизна работы. Впервые подробно с применением объективных методов и на большом фактическом материале изучены сезонные явления годовых циклов у дальних трансконтинентальных мигрантов, относящихся к роду Пеночек (*Aves, Passeriformes*). Выявлены и обоснованы адаптивные черты годовых циклов у пяти представителей этого рода, обитающих симпатрично в таежной зоне Северо-запада России.

Собраны новые для науки сведения, характеризующие распространение, статус, сроки пребывания на исследуемой территории 8 видов пеночек: веснички *Phylloscopus trochilus*, теньковки *Ph. collybita*, трещотки *Ph. sibilatrix*, таловки *Ph. borealis*, зеленой *Ph. trochiloides*, зарнички *Ph. inornatus*, корольковой *Ph. proregulus* и бурой *Ph. fuscatus*. Путем стационарных наблюдений за регулярно гнездящимися у нас видами пеночек (весничкой, теньковкой, трещоткой и зеленой) подробно

изучен репродуктивный период, при этом основное внимание уделено выяснению сроков начала и окончания сезона откладки яиц на индивидуальном и популяционном уровнях, продолжительности гнездового периода, плотности их гнездового населения на пробных площадях, величины кладки и выводка, продуктивности на разных этапах гнездового цикла, характера роста и развития птенцов, цикличности гнездования, формы брачных отношений. (Лапшин, 1976; 1983; 1993; 1995; Лапшин, Лапшина, 1981). Впервые выявлена массовая полигиния у пеночек и определены этологические и экологические предпосылки этого явления, вскрыта его связь с продолжительностью сезона размножения (Лапшин, 1975; 1983).

Широкое применение методов отлова, прижизненного описания и индивидуального мечения с последующим наблюдением за маркированными особями и выводками, а также приемов выращивания и содержания выводков пеночек в уличных вольерах при естественном фотопериоде, позволило достаточно подробно проследить ранее недостаточно изученные процессы послебрачной и постювенальной линек у исследуемых видов (Лапшин, 1981; 1986; 1987; 1988; 1990а,б,в,г,д; Зимин, Лапшин, 1974; Лапшин, Рыжановский, 1988), сезонные миграции (Лапшин, 1978; 1981; 1987; 1991а,б; Лапшин, Большаков, Резвый, 1981), связь с территорией (Лапшин, 1970; 1978; 1981; Соколов, Лапшин, Резвый, 1986), многие поведенческие особенности (Лапшин 1978; 1979; 1983).

В процессе работы были усовершенствованы многие ранее применявшиеся или разработаны новые методы и приемы полевых исследований, в частности методы определения пола для видов, у которых отсутствует половой диморфизм (Лапшин, 1977; 1986б; 1998), использование «звуковой ловушки» при исследовании территориальных отношений (Лапшин, 1991), разнообразные приемы отлова и содержания пеночек и т.д.

Теоретическая и практическая ценность работы. Подробное изучение сезонных явлений годового цикла у гнездящихся видов позволило нам дополнить ранее высказываемые другими авторами, выдвинуть и обосновать новые положения об адаптации годовых циклов к условиям среды у дальних трансконтинентальных мигрантов, обитающих в таежной зоне Европы (Лапшин, 1979; 1982; 1986а; 1987; 1995; 1996; Lapshin, 1982; 1985).

Исследования пеночек проводились на фоне изучения годовых циклов ряда видов воробьиных птиц, поэтому высказываемые положения относительно адаптации годовых циклов во многом присущи и дру-

гим систематическим группам, то есть могут экстраполироваться значительно шире (Зимин, 1988; Зимин и др., 1986; 1988).

Изучаемые виды, прежде всего пеночка-весничка, являющиеся фоновыми в трансформированных человеком ландшафтах, могут служить индикаторами нежелательных для фауны последствий факторов естественного и антропогенного происхождения.

Широкое распространение пеночек в таежной зоне Европы, значительная численность во многих местообитаниях, высокая подвижность, дальние трансконтинентальные миграции и зимовка в местностях, изобилующих очагами инфекционными заболеваний (экваториальная и Южная Африка и Юго-восточная Азия), могут способствовать распространению арбовирусных заболеваний человека и животных. Результаты работ явятся интересными для системы санитарной службы, т.к. позволят оценить эпизоотологическое значение данной группы птиц.

Предложенные нами методы и критерии для определения пола и разработанные схемы линьки у исследованных видов птиц существенно ускоряют и конкретизируют процесс прижизненной обработки птиц в полевых условиях, используются другими орнитологами в нашей стране и за рубежом при массовом отлове и анализе половых особенностей сезонных явлений годового цикла.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на XVIII Международном орнитологическом конгрессе (Москва, 1982), на 2-й Международной научно-практической конференции «Экология и охрана окружающей среды» (Пермь, 1995), на Международной конференции «Крупные озера - Ладжское и Онежское» (Петрозаводск, 1996), на Международной конференции «Итоги изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (Казань, 2001), на Международной конференции «Биоразнообразие Европейского Севера» (Петрозаводск, 2001), на Международном симпозиуме «100 Years of Ornithological Research on the Courish Spit» (Рыбачий, 2001), на VII, VIII, IX, X Всесоюзных орнитологических конференциях (Киев, 1977; Кишинев, 1981; Ленинград, 1986; Минск, 1991), II Всесоюзной конференции по миграциям птиц (Алма-Ата, 1978), VI Всесоюзной зоогеографической конференции (Кишинев, 1975), VII и XI Всесоюзном симпозиуме «Биологические проблемы Севера» (Петрозаводск, 1976; Якутск, 1986), на VII, IX, X, XI, XII Прибалтийских орнитологических конференциях (Рига, 1970; Вильнюс, 1976; Рига, 1981; Таллин, 1983; Вильнюс, 1988), на V Всесоюзном и VI Международном созещаниях «Вид и его продуктивность в ареале» (Вильнюс, 1988; Санкт-Петербург, 1993), на общероссийском

совещании «Экосистемы Севера: структуры, адаптации, устойчивость» (Петрозаводск, 1982), на II Всесоюзной конференции молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии (Москва, 1975), на Всесоюзной конференции молодых ученых «Экология гнездования и методы ее изучения» (Самарканд, 1979), на юбилейных научных конференциях, посвященных 250-летию АН СССР (Петрозаводск, 1974) и 50-летию Карельского научного центра РАН (Петрозаводск, 1995), на Всесоюзной школе - семинаре молодых ученых по теоретической биологии (Петрозаводск, 1977), на экологической школе Института биологии КФ АН СССР (Петрозаводск, 1979), на заседании орнитологической секции Ленинградского общества естествоиспытателей (Ленинград, 1985), на научных семинарах Института биологии и лаборатории зоологии КНЦ РАН.

Публикации. Результаты диссертации отражены в 55 научных публикациях (из них 15, в том числе две монографии, написаны в соавторстве). Автором были написаны и представлены редакторам очерки по пеночке-весничке для многотомных монографий «Птицы России и сопредельных территорий» и «Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии» (объемом по 1п/л), а также очерки по линьке пеночек для переиздания монографии «Линька воробьиных птиц Северо-запада России» (под ред. Т.А.Рымкевич) на английском языке; сдана статья «Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) для публикации в Трудах Международной конференции «Итоги изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (Казань, 2001).

Благодарности. Работа не могла быть выполнена без помощи и участия значительного числа лиц, в разные годы работавших вместе с автором на Ладожских орнитологических станция (д. Гумбарицы и урочище Маячино), в лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН, Шокшинском (Прионежье) стационаре, во время экспедиций по Ладожскому озеру и в ряд районов Карелии и Ленинградской области: В.Б. Зимина, Г.А. Носкова, Т.И. Блюменталь, С.П. Резвого, Т.А. Рымкевич, И.Б. Савинич, А.В. Артемьева, Г.А. Афанасьевой, К.В. Большакова, А.Р. Гагинской, В.И. Голованя, А.И. Кукиша, Н.П. Иовченко, Л.В. Соколова, Ю.Г. Бояриновой, Л.В. Лапшиной, В.М. Музаева, В.В. Силецкого, Е.Н. Смирнов, О.П. Смирнов, Ф.С. Столбовой, Т.Ю. Хохловой, Е.В. Шутенко, М.В. Яковлевой, А.С. Гуцевича, Н.М. Кислякова, В.А. Ковалева, В.Н. Попельнюха, А.А. Архипова, Е.В. Иконниковой, С.В. Кузьмина,

И.А. Кузьмина и многих любителей птиц, посещавших наши научные стационары.

При определении насекомых большую помощь оказал А.М. Макаров, а при статистической обработке материалов и оформлении работы - В.А. Илюха и П.Н. Лапшин.

Постоянную поддержку и терпение я находил со стороны Л.В. Лапшиной.

Всем этим лицам, а также многим другим коллегам, с которыми пришлось вместе работать и общаться, автор искренне и глубоко признателен.

Район работ, материал и методика исследований

Материал для настоящей работы собирался в 1968-2001 гг. на территории Карелии, а также на севере Ленинградской обл. Основные полевые исследования проведены в 1968-1969 гг. на о-ве Селькямарьянсаари (восток Ладожского оз. 61° 46' с.ш. 30° 04' в.д.), 1973-1977 гг. в юго-западном Прионежье (Прионежский р-н Карелии, 61° 30' с.ш. 34° 53' в.д.), в 1978-2000 гг. в юго-восточном Приладожье (Олонецкий р-н, стационар "Маячино", 60° 46' с.ш., 32° 48' в.д.), в 1975 г. в северо-западной Карелии (дер. Лувозеро, Муезерского р-н, 64° 27' с.ш. 30° 38' в.д.) автором самостоятельно, а также в составе коллектива орнитологов лаборатории зоологии Института биологии Карельского научного центра РАН и кафедры зоологии позвоночных Ленинградского государственного университета. Кроме того, предпринимались непродолжительные (до 3 недель) экспедиционные поездки в Олонецкий, Суоярвский, Калевальский, Кемский и Пряжинский районы. Использованы также материалы отловов птиц большими стационарными ловушками «рыбачинского типа», установленными на юго-восточном побережье Ладожского озера (Лодейнопольский р-н Ленинградской области, д. Гумбарицы, 60° 41' с.ш., 32° 48' в.д.), в работе на которых автор принимал непосредственное участие в 1973-1978 и в отдельные периоды с 1968 г.

Основной акцент в работе был сделан на стационарных исследованиях с использованием ежегодного контроля местного населения, а также пролетных птиц изучаемых видов на пробных площадях.

Среди используемых нами методов ведущее место принадлежало по возможности полному контролю гнездового населения, отлову, индивидуальному мечению и прижизненному описанию птиц во все периоды пребывания вида в области гнездования и наблюдению за маркированными особями. Эти данные послужили основой для заключений,

касающихся особенностей биологии изучаемых видов в рассматриваемом регионе.

При решении конкретных задач применялись и другие методы:

- местных особей обычно выделяли путем повторного отлова или визуальной регистрацией индивидуально меченых особей.

- определение пола в природе производили по комплексу поведенческих реакций (пение, брачное поведение, специфические позы и т.д.); у птиц, отловленных в брачный период - по развитию наседного пятна у самок и клоакального выступа у самцов, а в другое время - по различиям в длине крыла и хвоста (Niemeyer, 1969; Лапшин, 1977; 1986; 1998). Разработанные нами критерии для определения пола у восточно-европейских пеночек опубликованы (Лапшин, 1998).

- идентификацию возраста осуществляли по описаниям, рекомендованным определителями (Svensson, 1970; 1984; Виноградова и др., 1976) с дополнениями автора, основанными на наблюдениях в природе.

- индивидуальное мечение в первые годы производили путем окрашивания различных участков оперения стойкими гистологическими красителями, а в дальнейшем - цветными пластиковыми кольцами собственного изготовления.

- абсолютные учеты численности в брачный период выполняли по комплексной методике (Зимин, 1976; Зимин, Лапшин, Анненков, 1976) на пробных площадях в 25 и 43 га. Суть ее заключалась в проведении регулярных количественных учетов, отыскании всех гнезд, выводков и гнездовых участков и их картировании. За гнездами и выводками велись систематические наблюдения.

- отлов птиц на гнездовых участках производили паутинными сетями, в том числе используя «звуковую ловушку», проигрывая на магнитофоне «Романтик 306» видовую песню или крики тревоги; иногда дополнительно демонстрировали чучело мохноногого сыча (Лапшин, 1991). Взрослых особей ловили на гнездах во время выкармливания птенцов автоматическими ловушками - «бойками». Все взрослые птицы и птенцы с 6-7-дневного возраста индивидуально маркировались. О послегнездовой жизни выводков судили на основании наблюдений за мечеными особями в природе или при содержании в уличных вольерах.

- стадии гнездового периода от занятия участка до распада выводка определяли прямыми наблюдениями или путем экстраполяции.

- рост и развитие птенцов со дня вылупления до вылета из гнезда, а в случае содержания выводка - до его распада, изучали по известным методикам (Шмальгаузен, 1935; Мальчевский, 1959; Ricklefs,

1968; Нейфельдт, 1970; Носков, Болотников, 1973). Кроме того, использованы многочисленные данные повторных отловов местных молодых особей.

- для вычисления выживаемости на разных стадиях гнездового периода использовали традиционную методику расчета, поскольку большинство гнезд от момента обнаружения до вылета птенцов из гнезда находилось под регулярным наблюдением, а индивидуальное мечение взрослых птиц и их птенцов позволяло следить и за послегнездовой жизнью выводка

- питание взрослых птиц изучали путем исследования содержимого желудков у погибших особей, а у птенцов - прижизненно, преимущественно на основании анализа экскрементов по методике Ю.А. Дурнева с соавторами. (1982).

- описание смены оперения у птиц осуществляли по методикам Г.А. Носкова и А.Р. Гагинской (1969, 1972). На основании полученных данных были выделены схемы стадий линьки для взрослых и молодых птиц пяти гнездящихся у нас видов пеночек (Лапшин, 1987; 1990а,б,в,г, д). Подробное описание состояния оперения выполняли более чем для 40 участков тела. После выделения стадий линьки при отлове отмечали лишь стадию и фиксировали какие-либо отклонения от нее, если таковые имели место. Особь, повторно отловленная в период линьки, как правило, подвергалась более подробному обследованию. В результате были получены сведения об индивидуальных сроках начала и окончания линьки, ее продолжительности, порядке, полноте и темпах смены оперения и зависимости этих показателей от сроков начала смены оперения или дат рождения и т.д.

- сезонные миграции изучали традиционными методами: визуальными наблюдениями, отловом птиц крупногабаритными ловушками и паутинными сетями на Ладожских (дер. Гумбарицы и ур. Маячино) и Шокшинском стационарах (Кумари, 1955; Белопольский, 1967; Большаков, 1970; 1977 а,б; Дольник, 1975). Дополнительно начало миграционной активности птиц исследовали экспериментально в клетках активности. Кроме того, были использованы материалы по весенней миграции в восточной части Финского залива, собранные К.В. Большаковым и С.П. Резвым и вошедшие в совместную публикацию (Лапшин, Резвый, Большаков, 1981).

- всех пойманных птиц подвергали прижизненному анализу по общепринятым в нашей стране методикам (Блюменталь, Дольник, 1962; Гагинская, Рымкевич, 1973; Дольник, 1975; Виноградова и др., 1976). При этом определяли видовую, половую и возрастную принадлежность;

дату, время и место отлова; состояние оперения (до линьки, перелинявшая или на той или иной стадии линьки), кожи и балл жирности. В брачный период отмечали стадию наследного пятна у самок и клоакального выступа у самцов; специальной линейкой с упором измеряли длину крыла и хвоста с точностью до 0,5 мм, взвешивали с точностью до 0,05 г и метили стандартным алюминиевым кольцом, а в случае необходимости - цветными пластиковыми кольцами в определенных комбинациях. В примечаниях фиксировали наличие травм, паразитов, заболеваний, отклонений от обычного хода смены оперения, в частности - невылинявшие перья и т.д.

- статистическая обработка полученных результатов осуществлялась общепринятыми методами (Ивантер, 1979; Ивантер, Коросов, 1992).

Исследовано более 1760 гнезд, в гнездовой сезон отловлено, прижизненно обработано и окольцовано 2050 взрослых особей и 6189 птенцов. Повторно в районе наблюдений проконтролировано 1624 взрослых и 1580 молодых птиц после вылета из гнезда. В периоды миграции проанализировано 4900 взрослых и более 31 тыс. птиц-сеголеток, а во время линьки - соответственно 1530 и 18850 особей.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Отличительной чертой исследуемого региона является большое число растений и животных, обитающих близ границ распространения. Так по одной из последних ревизий орнитофауны Карелии (Зимин, 1988), среди 258 видов птиц 107 (41,5%) находят здесь северный предел распространения. Целый ряд видов обитают в исследуемом регионе близ западных, восточных или южных границ распространения, причем процесс экспансии видов прослеживается и поныне. Численность многих видов, даже доминирующих, отличается значительными колебаниями, порой довольно резкими даже в смежные годы. В настоящее время в Карелии зарегистрировано 277 видов птиц, среди них 205 - точно гнездящиеся, статус 25 - уточняется, 31 - пролетные, а 22 - залетные («Орнитофауна Карелии», 1993, под ред. В.Б. Зимина). Из 90 видов гнездящихся в Карелии воробьиных, по меньшей мере, половина осуществляют регулярные дальние трансконтинентальные, а многие - и трансэкваториальные миграции. Виды рода Пеночек *Phylloscopus* являются, пожалуй, самыми характерными представителями этой группы мигрантов. Статус, распространение и численность исследуемых видов в регионе приведены нами в соответствующих видовых очерках указанной выше монографии.

Наиболее многочисленна и широко распространена в регионе **печочка-весничка** *Phylloscopus trochilus* (L.), относимая в зоогеографическом плане к гипоарктическому комплексу авиафауны, но с учетом важности ее биоценотической роли в современных экосистемах тайги она (а также белобровик и рябинник) выделены в особую фаунистическую подгруппу - приатлантических бореальных формаций и отнесены к таежному комплексу фауны. Оптимум гнездового ареала для нее - альпийский и субальпийский пояса, северная тайга и северо-таежное редколесье (Брунов, 1980; Сазонов, 1997). Тем не менее, гнездовой ареал вида простирается почти по всей лесной и лесотундровой зоне северной Палеарктики от островов Великобритании до Чукотки, а на зимовку все популяции вида улетают в Центральную и Южную Африку (Clancey, 1970; Moreau, 1972; Zink, 1973; К. Карри-Линдал, 1984), преодолевая расстояние от 7 до 12 тыс. км. В Карелии численность в различных местообитаниях колеблется от 5,9 - 9,6 пар/км² в спелых и приспевающих лесах до 84-176 пар/км² в лиственно-хвойных молодняках, а доля среди других видов в зависимости от биотопа составляет 1,2-24,8%, в среднем - 10,9% (Зимин, Ивантер, 1969; Ивантер, 1969; Сазонов, 1985 а, б; 1990, 1997; Зимин и др., 1993; Лапшин, 1995).

Пеночка-теньковка *Phylloscopus collybita* (Vieill.) также имеет широкое распространение в лесной зоне Евразии и отчасти - в Северной Африке, отнесена к комплексу лесной палеарктической фауны (оптимум ареала - южная тайга и нетаежные леса) и, по всей видимости, является выходцем из лесного пояса гор юга Палеарктики (Брунов, 1980). Гнездится на территории всей республики, северная граница проходит вне ее пределов по широте Лапландского заповедника, где вид отмечается не каждый год (Семенов Тянь-Шанский, Гилязов, 1991). Зимует в Африке севернее экватора, обычно между 30° и 40° с. ш., в северном Средиземноморье и возможно в юго-западной Азии (Ticehurst, 1938; Niethammer, 1938; Witherby et al., 1965; Zink, 1973). Численность во все типах леса убывает с севера на юг и составляет в Лоухском и Калевальском р-нах 0,2-3,8 пар/км², в средней части республики (заповедник «Кивач») - 4,9-13,0 пар/км², а на юге республики (Олонецкий р-н) - 6,7-28,0 пар/км² (Зимин, Ивантер, 1969; Сазонов, 1985 а, б; 1990, 1997; Волков и др., 1990, 1995; Зимин и др., 1993; Лапшин, 1995). В Карелии для вида характерны ежегодные, порой значительные, колебания и многолетние депрессии численности (Lapshin, 2000).

Пеночка-трешотка *Phylloscopus sibilatrix* (Bechst.) принадлежит к фаунистической группе видов средиземноморских и европейских широколиственных лесов. Зафиксирована в Карелии в конце XIX – на

чале XX столетия (Бианки, 1914) до 62 ° с.ш. Позднее, вследствие интенсивных рубок лесов и их трансформации, вид стали отмечать севернее, увеличилась частота встреч поющих самцов вплоть до широты г. Сегежи, а одиночные особи с 1961 г. залетали и в южные районы Мурманской обл., причем с 80-х годов - почти ежегодно (Коханов, 1987). В северо-западной Карелии (Муезерский р-н) одиночные поющие самцы отмечены в середине 70-х годов. С 80-х годов - считается гнездящимся в заповеднике «Костомукшский» и Национальном парке «Паанаярви» (Волков и др., 1995; Сазонов, 1997). Следует отметить, что при несомненном расширении видом гнездового ареала в северо-восточном направлении даже в южных районах республики размножаются далеко не все особи. Специальные наблюдения с применением отлова и индивидуального мечения показали, что численность поющих самцов по годам варьирует в очень широких пределах: от практически полного отсутствия до 60-70 особей/км² в наиболее благоприятных биотопах. В течение всего гнездового сезона происходят перемещения не размножающихся особей (прежде всего самцов) как между токовыми участками в пределах десятков или даже сотен метров (политерриториальность), так на более значительные расстояния (рис. 13). Плотность гнездового населения вида в смешанных приспевающих и зрелых насаждениях южной Карелии, вычисленная на основании абсолютных учетов, варьирует по годам от 2 до 36 пар/км² (Лапшин, 1995). Разовые учеты, выполненные другими авторами в разных точках Карелии (Сазонов, 1985, 1990, 1995, 1997), в силу приведенных выше особенностей поведения вида, по-видимому, не отражают истинной плотности гнездового населения т.к. дают значительный переучет. Вместе с тем, они могут быть использованы для сравнительного анализа, в частности для выяснения биотопической приуроченности. Эти данные доказывают также резкое снижение численности вида в северном направлении.

Пеночка-таловка *Phylloscopus borealis* (Blas.) относится к видам таежного комплекса с восточными связями. Оптимум ее ареала находится в северной тайге заенисейской Сибири и северо-восточной Азии, а также в субальпийском поясе гор северного побережья Охотского моря и Камчатки (Брунов, 1980). Статус вида в Северной Европе можно определить как немногочисленный и нерегулярно гнездящийся, причем Фенноскандия является западной границей распространения (Puljainen et al., 1990). Впервые в Карелии зарегистрирована В. Мевесом в 1876 г. на северном берегу Онежского озера (Нейфельдт, 1970). В начале века таловку неоднократно отмечали в Пудожском и южных районах республики (Бианки, 1916; Merikallio, 1921; Новиков, личные дневники). В

40-60-х годах, лишь на основании встреч взрослых птиц в гнездовой сезон вид относили к редким гнездящимся (Lehtonen, 1942; Марвин, 1947; Нейфельдт, 1958). 13 августа 1964 г. в заповеднике «Кивач» отмечен нераспавшийся выводок (Зимин, 1969). В 1973 и 1977 гг. мной найдены 2 гнезда в западном Прионежье, а в 1986 г. - в восточном Приладожье. В этих пунктах стационарных наблюдений практически ежегодно с середины июня отмечали по 1-7 поющих самцов. В 70-90-х годах поющие самцы встречены во многих других точках республики (Данилов и др., 1977; Сазонов, 1990; 1997; Зимин и др., 1993), но тревожащихся самок на гнездовых участках - лишь дважды: в Муезерском р-не в 1975 г. и в Лоухском р-не в 1997 г. (В.Б. Зимин, устное сообщение). По данным относительных учетов численность таловки варьирует в заповеднике «Кивач» от 0,1 пар/км² в сосняках до 2,5 пар/км² в ельниках, в Муезерском, Кемском и Лоухском р-нах в подходящих биотопах - от 0,3 до 1,5 пар/км². Как и у других видов на границе ареала, у таловки на Северо-западе Европы имеет место постоянное преобладание самцов, которые в большинстве своем остаются холостыми и ведут «бродячий» образ жизни в поисках самок. Зимует таловка в Юго-восточной Азии (Тайланд, Малайзия, Индонезия, Бирма, Филиппины), мигрируя туда из Фенноскандии через северную Сибирь, северо-восточный Китай (Hemmingsen, Guildal, 1968; Карри-Линдал, 1984).

Зеленая пеночка *Phylloscopus trochiloides* (Sundev.) - вид азиатского происхождения, относящийся к орнитофауне дальневосточных хвойно-широколиственных лесов (маньчжурская фауна) - имеет юго-восточные связи, принадлежит к южнотаежно-нетаежнолесной группе видов, причем изначально - обитатель субальпийского пояса гор южной Палеарктики (Штегман, 1938; Бутьев, 1980).

Северо-западную Европу - предел распространения в этом направлении, вид заселял в несколько этапов «путем нарастающих инвазий» (Мальчевский, Пукинский, 1983). Первый большой налет зеленых пеночек отмечен в конце 20-х и в 30-40-х годах XX столетия; затем интенсивная инвазия имела место в 50-х и 60-х годах (Koskimies, 1979; Tiainen, 1991). В пределах Олонецкой губернии зеленая пеночка известна с конца XIX столетия (Поляков, 1873).

В странах Центральной и Западной Европы (Польше, Латвии, Литве, Эстонии, Германии) гнездится очень редко. Более-менее регулярно выводит птенцов в южной части Финляндии (Tiainen, 1983; 1991), но гнездование установлено вплоть до г. Оулу (65° с.ш.) и Куусамо (66° с.ш.). В Швеции иногда размножается на о-вах Ботнического залива (Готланд и Эланд). С середины 70-х годов XX столетия нами установ-

лено регулярное гнездование ее в южной Карелии и на севере Ленинградской области. С.В. Сазонов (1997) отмечал поющих самцов на север до широты г. Костомукша, а В.Б. Зимин считает вид довольно обычным в окрестностях Паанаярви (устное сообщение). С конца 70-х годов зеленые пеночки встречаются в Кандалакшском заповеднике (Коханов, 1987).

Плотность гнездового населения зеленой пеночки в лесах Приладожья (преимущественно в средневозрастных и спелых елово-лиственных) в 1979-1994 гг. по данным абсолютных учетов варьировала в пределах 8-40, в среднем составляла 19,2 пар/км² (Лапшин, 1995; Lapshin, 2001); в ельниках средней Карелии (зап. «Кивач») в 1978-1991 численность ее изменялась от 0 до 12,2, в среднем составляла 2,2 пар/км² (Зимин и др, 1993). На основании относительных учетов, выполненных С.В. Сазоновым в южной Карелии, в молодых лесах вид встречается только в ельниках (4,8 пар/км²), в приспевающих и спелых сосняках численность составляет 0,7-5,5, а в ельниках - 1,8-2,4 пар/км².

Зеленая пеночка, также как и таловка из Северо-западной Европы и Скандинавии совершает дальние миграции через территорию Евразии к местам зимовок в Индию и страны Индокитайского полуострова, дважды в году преодолевая расстояния в 10-14 тыс. км (Карри-Линдал, 1984; Tiainen, 1991).

Наличие среди зеленых пеночек большого числа холостых бродячих самцов, значительные колебания численности, непостоянство сроков прилета и размножения, а также полная ежегодная замена гнездового населения за счет новых особей, свидетельствует о том, что в рассматриваемом регионе этот вид еще не закрепился окончательно.

Три последние вида - пеночка-зарничка *Phylloscopus inornatus* (Blyth), корольковая *Phylloscopus proregulus* (Pall.) и бурая пеночка (Blyth) в пределах Европы залетные виды, лишь первый из них изредка гнездится на западных склонах Уральского хребта и на южном Ямале (Дзанилов и др., 1984), основной же гнездовой ареал их - Северная и Центральная Азия (Степанян, 1990). Оптимум ареала этих пеночек - субальпийский пояс гор Сибири (Брунов, 1980). В европейских странах (в том числе и на севере России) эти пеночки появляются лишь в период осенней миграции. Под Петербургом зарничку стали отмечать с конца XIX века (Бихнер, 1884). В последние десятилетия, в связи с интенсификацией орнитологических исследований и массовым отловом птиц, зарничку регулярно, а корольковую пеночку периодически стали регистрировать в Скандинавских и Балтийских странах и в Западной Европе (Baker, 1977; Бауманис, Липсберг, 1981; Нос-

ков и др., 1981). Среди наиболее вероятных причин залета этих азиатских видов мы поддерживаем ранее высказанную синоптическую версию, т.е. о заносе к западу сибирских птиц характерными для этого периода года мощными антициклонами с востока (Howey, Bell, 1985; Шаповал, 1987). В юго-восточном Приладожье в сентябре-октябре 1968-2000 гг. паутинными сетями и крупногабаритными ловушками отловлено несколько десятков зарничек и корольковых пеночек. Все они были сеголетками без признаков дорастания оперения и линьки и имели значительные запасы подкожного жира. Летом 1978 г. там же отловлена одна взрослая особь бурой пеночки без признаков размножения (Носков и др., 1981).

1. РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД

1.1. Предгнездовый период

Материалы, анализируемые в этом разделе по *весничке* (*Ph. trochilus*), в сравнении с аналогичными данными Д. Мэя (May, 1949), полученными для Англии, опубликованы ранее (Лапшин, 1978). Предгнездовый период всех гнездящихся видов пеночек проходит в сжатые сроки. Поведение у самцов носит ярко выраженный демонстративный характер. В нем можно выделить 2 этапа: первый - до, второй - после появления самки на участке самца. Характер двигательной активности и пения самца на 1 этапе претерпевают ряд изменений, что позволяет выделить 3 стадии, свойственные всем исследованным видам, но имеющим некоторые индивидуальные вариации: 1) - появление самца на обследуемой территории (прилет вида), 2) становление токового участка, 3) стадия локального тока. Каждой стадии присущи: определенная частота пения, специфические позывы, позы и т.д. Сходная классификация весеннего поведения самцов *веснички* и *трещотки* приводится в литературе (May, 1949; Овчинникова, Фирсова, 1971). Отличительными особенностями предгнездового периода у представителей рода *Phylloscopus* в районе исследований, в сравнении с более южными или центральными частями ареала, являются более поздний прилет в гнездовую область (Приложение, табл.1) и сокращение интервала между прилетом птиц разного пола. Например, первые самцы *веснички* в Швейцарии появляются во 2-3-й декадах марта (Winkler, 1984), в Англии и Германии в конце марта, а самки - спустя 19-20 дней (May, 1949, Schönfeld, 1984); на Куршской косе (Payevsky, 2000) - 20 апреля (5.04 - 27.04). В условиях Приладожья самцы прилетают в среднем 30 апреля (22.04 - 8.05), а самки - 9 мая (29.04 - 19.05).

Данные кольцевания свидетельствуют о том, что среди первых прилетевших птиц есть и местные особи, хотя основная их часть прибывает в период массового пролета вида, т.е. спустя примерно две недели. Таким образом, разница в продолжительности предгнездового периода в разных частях ареала весьма существенна и составляет в сравнении с Англией и Германией около месяца. Это влечет за собой, по крайней мере, у веснички и теньковки, сокращение продолжительности первой фазы периода (до прилета самок), более «мирное» установление границ участков и выпадение из стереотипа поведения отдельных реакций, в частности, стадии товарищеских отношений - «companionship» и ухаживания кормлением, описанных рядом авторов. (May, 1949; Овчинникова, Фирсова, 1971; Овчинникова, 1973). Более мирный характер территориальных взаимоотношений, присущий птицам таежной зоны Северо-запада Европы, возможно, объясняется еще и тем, что здесь, в силу меньшей фрагментации и разобщенности пригодных для гнездования местообитаний, высокие плотности гнездового населения образуются реже. Такое, к примеру, наблюдали на Приполярном Урале, где на небольших по площади территориях, более пригодных для жизни пеночек (весничек и таловок), имели место высокие плотности гнездового населения, и на первых этапах становления индивидуальных территорий между соседними особями наблюдали довольно жесткие внутривидовые конфликты (Рябицев, 1993).

Отмечено, что на север птицы прилетают физиологически более готовыми к размножению: самцы имеют уже развитые гонады, в которых идет сперматогенез (Лапшин, 1978). Подобное отмечается и в более северных частях ареала - в низовья Оби птицы также прилетают с увеличенными гонадами (Данилов, 1967). Интенсивный рост гонад у рано пролетающих видов, вероятно, происходит на последних стадиях миграции, хотя известно (Marshall, 1961; Дольник, 1975), что у дальних мигрантов увеличение гонад начинается еще на зимовках, но, совмещаясь с миграцией, идет медленными темпами.

Образование пары у весничек занимает от 1-2 до 8-10 часов. В зависимости от фенологических условий года уже спустя 2-3 дня после образования пары самки могут приступить к поискам места для гнезда и гнездостроению.

Первые особи теньковок (*Ph. collybita*) прилетают в район исследований в юго-восточное Приладожье обычно раньше других пеночек, хотя в отдельные годы даты прилета у них практически не различаются (1979 г.: теньковка - 27, трещотка - 28, весничка - 29 апреля; 1986 г. соответственно - 23, 27, 24 апреля; 1989 г. - 23, 23, 26 апреля).

Первыми прилетают самцы. Наиболее ранняя дата прилета зарегистрирована 13 апреля 1983 г., а наиболее поздняя - 2 мая 1987 г., в среднем за 19 лет - 24 апреля. Это также позднее, чем указывается для Нидерландов - 1 марта и Германии: Вестфалия - 5 марта, Брауншвайг - 22 марта (Schönfeld, 1978), Рейнской области - 10-12 апреля (Mildenberger, 1940). В целом для Германии - по 10-летним наблюдениям первые самцы теньковок прилетают 24 марта (Bruns, Nocke, 1959). Интересно отметить, что примерно в эти же сроки (март-апрель) теньковки сибирского подвида в значительном количестве встречаются и отлавливаются на пролете за пределами гнездового ареала в Средней Азии и южном Казахстане (Иванов, 1940; Шнитников, 1949; Попов, 1959; Шимов, 1985; Яблонкевич, Большаков, Булок и др., 1985; Попов, Осташенко, 1987). На Куршской косе первые теньковки появляются 1-23, в среднем - 12 апреля (Паевский, 1994).

Трещотки (*Ph. sibilatrix*), как и два предыдущих вида, весной в Западной Европе оказываются значительно раньше, чем в нашем регионе. Так по многолетним наблюдениям (Aschenbrenner, 1966) в Вене (Австрия) вид появляется в среднем 12 апреля (3.04 - 23.04), в юго-западной Германии - 12 апреля (23.03 - 25.04), в Бонне - 15 апреля, в Геттингене - 19 апреля (15.04 - 24.04), в Целле - 23 апреля (14.04 - 6.05). Куршской косы (Паевский, 1994) птицы достигают в среднем 26 апреля (18.04 - 5.05).

Зеленые пеночки (*Ph. trochiloides*) южных частей гнездового ареала весной достигают довольно рано. Так, в предгорьях Заилийского Алатау их встречают в середине апреля, а в отдельные годы еще раньше, но собственно в гнездовых стациях в горах они появляются лишь 19-20 мая (Ковшарь, 1972). Такая же закономерность характерна для горного Зеравшана (Абдусаламов, 1964), Гиссаро-Каратегии (Попов, 1959), гор Таджикистана (Иванов, 1940), Прителецкой части Алтая (Шнитников, 1949; Ирисов и др., 1985), северо-западного Кавказа (Поливанов, Поливанова, 1986): в долинах и предгорьях птицы появляются в середине апреля - начале мая, где обитают около месяца, а в гнездовые стаии в горах (1700- 3000 м над у. м.) перемещаются лишь во 2-й половине - конце мая. В Европейской части России весной этот вид отмечается в следующие сроки: в устье Камы (Зацепина, 1978) - в среднем 14 мая (2-20 мая); в окрестностях Кирова (Плесский, 1957) - 23 мая; в южной Карелии (наши данные, Приложенние, табл. 1) - 21 мая (13 мая-3 июня). В Западной Европе и Скандинавии вид гнездится крайне нерегулярно и прилетает весной чаще всего в начале июня, реже - в конце мая (Tiainen, 1991). Таким образом, хотя сроки весеннего прилета зеле-

ных пеночек в разных частях гнездового ареала, находящихся на различном удалении от мест зимовок варьируют и порой существенно, тем не менее, собственно гнездовые станции птицы заселяют в одно и то же время - обычно в конце мая.

Для таловки (*Ph. borealis*) поздние сроки весеннего прилета в целом свойственны для всех частей гнездового ареала. На места гнездования в Японию (префектура Ногано) вид прилетает в начале - середине мая (Кэндзо, Киеси, 1969), в Читинской обл. (зап. отроги хребта Черского) одиночные особи отмечаются после 25 мая (Шкатулова, 1969), в южном Приморье (Кедровая падь) на пролете встречаются в период с 19 мая по 7 июня (Панов, 1973). В восточных (менее удаленных от мест зимовки) областях таловки появляются, тем не менее, довольно поздно: на Корякском нагорье - 10 - 20 июня (Кишинский, 1980), в разных частях Чукотки - 8 - 25 июня (Кречмар и др., 1978; Кишинский и др., 1983; Томкович, Сорокин, 1983); в среднем течение Анадыря - 26 мая - 11 июня, в среднем - 6 июня (Кречмар и др., 1991); в пределах с-в Якутии - 6 июня (Успенский, Приклонский, 1962); на Витимском плоскогорье - 2 - 6 июня (Измайлов, 1967); в северной тайге Западно-Сибирской равнины - 6 - 10 июня (Вартапетов, 1998; на плато Путоран - 13 июня (Морозов, 1984); на Южном Ямале - 12 - 20 июня, чаще 14 - 17 июня (Данилов и др., 1984); в Кировской обл. - 13 июня (Зацепина, 1978). В северной Финляндии, где вид также гнездится, первые самцы встречены во 2-3-й декадах июня, самое раннее - 14, обычно - 20-28 июня (Laine et al., 1960; Antikainen et al., 1963; Linkola, 1963; Lappi, 1968; Kaakinen, 1969). Приведенные данные свидетельствуют о том, что сроки весеннего прилета таловок, по сравнению с другими видами пеночек, во всех частях гнездового ареала очень поздние, довольно сжатые и мало варьируют по годам, например, на Северо-западе России - 11-29 июня, в среднем - 17 июня, но в 70% случаев они появлялись в период с 13 по 17 июня.

Различия между датами прилета птиц разного пола у теньковки, веснички и трещотки (африканские мигранты, имеющих относительно более короткий миграционный путь - из Приладожья до мест зимовок 6-7,5 тыс. км) составляют соответственно $11,7 \pm 2,0$; $8,9 \pm 1,8$; $7,8 \pm 1,3$ дней. У зеленой пеночки и таловки (мигранты из юго-восточной Азии, зимовки которых отстоят от Приладожья на 12-13 тыс. км), достигающих гнездовых станций в северо-западной части ареала гораздо позднее, разрыв между прилетом птиц разного пола невелик - $2,8 \pm 1,1$ и $4,5 \pm 1,5$ дней.

В целом, из-за сравнительно поздних сроков прилета и низкой плотности гнездового населения у пеночек, характерной для района исследований, пограничные конфликты, как правило, решаются «мирным путем». Стычки, погони и драки практически отсутствуют. В то же время, непосредственно у гнезда и в присутствии самки, самцы весьма агрессивны и преследуют даже особей других видов.

1.2. Продолжительность пребывания в гнездовой области

Период пребывания видов на исследуемой территории составляет для теньковки 147-189, в среднем – 171 дней; для местных весничек – 130-140, для вида в целом – 160 дней, для трешоток – 93-140, в среднем – 119 дней, для таловок и зеленых пеночек – максимально 60 - 89 дней. Трешотки, таловки и зеленые пеночки, обитающие близ северной границы ареала и не имеющие полной линьки в гнездовой области, практически сразу после завершения размножения окончательно покидают наш регион. Кроме того, у этих видов довольно значительная часть самцов, остающихся холостыми, в летние месяцы «бродяжничают» в поисках самки в пределах района исследований и, вероятно, покидают его окончательно в конце июля – августе. Осенняя миграция у них не выражена, т.к. приток мигрантов из более северных областей полностью отсутствует. Это особенность в годовом цикле присуща видам, обитающим близ северной границы гнездового ареала.

В качестве примера общей картины оставления района рождения птицами-первогодками приведены данные, полученные в восточном Приладожье для теньковки (Lapshin, 2000). В некоторых случаях такие сравнения сделаны по двум пунктам (Маячино, Гумбарицы), первый из которых является благоприятным преимущественно в гнездовой, а второй - и в послегнездовой периоды (Приложение, табл. 2). В каждой точке различия в сроках отлета у местных самцов и самок оказались недостоверными, хотя все же имеет место тенденция к более раннему отлету самок. В разных пунктах также не выявлено существенных различий по датам отлета в каждой половой группе, тем не менее, молодые особи раньше оставляют гнездовые станции (Маячино) и дольше задерживаются в более благоприятных (Гумбарицы) - различия достоверны при $P < 0,001$. Кроме того отмечена и более ранняя ($P < 0,001$) откочевка молодых птиц, окольцованных в гнездах (pull), непосредственно из района рождения, в сравнении с молодыми особями, помеченными в послегнездовой период (juv). Кольцеванием установлено (Лапшин, 1990 б), что часть птиц-первогодков приступают к летним пере-

мещения сразу же после распадаения выводков, еще до начала постювальной линьки в возрасте примерно 30 дней. Вероятно, такие перемещения - лишь биотопическое перераспределение и связаны с уходом из гнездовых стаций в более благоприятные на период линьки. Таким образом, полученные данные не дают оснований говорить о существенных половых различиях в сроках отлета у местных молодых теньковок, в то же время они свидетельствуют о зависимости сроков начала летних перемещений у птиц-первогодков от качества (пригодности на данный период) биотопа.

В целом период пребывания в гнездовой части ареала для наших пеночек оказывается на месяц и более короче, чем на юге ареала (Лапшин, 1976; 1995а) за счет более позднего прилета на место гнездования.

1.3. Плотность гнездового населения

В рассматриваемом регионе этот показатель у изучаемых видов существенно различается и значительно колеблется по годам. Во всех пунктах наблюдений и в большинстве биотопов доминировала весничка. Так на Ладожской орнитологической станции в оптимальных для нее мозаичных прибрежных местообитаниях плотность по данным абсолютных учетов составляла 180-320 пар/км², в глубине лесных массивов - снижалась до 20-40 пар/км² (Носков и др., 1981). На стационаре «Маячино», где в прибрежной зоне Ладожского оз. преобладают разреженные сосново-еловые боры и приручейные смешанные леса, чередующиеся со значительными по площади участками лиственно-хвойных молодняков, во все годы наблюдений весничка также доминировала среди всех пеночек (рис. 1; Приложение, табл. 3.). В то же время отчетливо видно существенное снижение плотности ее населения в последние годы и стабилизация на среднем уровне. Среди возможных причин резкого падения численности веснички в районе наших стационарных исследований в восточном Приладожье важнейшей, на наш взгляд, являются естественная сукцессия местообитаний. Взросление молодняков и переход их в стадию жердняков сказался как на видовом составе - стали резко сокращаться в численности и полностью исчезать виды полуткрытых стаций, так и на численности доминирующих видов, прежде всего на весничке. Другие виды пеночек - более «лесные», поэтому на них в меньшей степени повлияли естественные изменения местообитаний. Теньковка и зеленая пеночка предпочитают селиться во взрослых насаждениях, захламленных ветровалом, с подростом из молодых деревьев (теньковка), а также и мертвopoкpовных ельниках

(зеленая пеночка). У зеленой пеночки и трещотки численность и плотность гнездового населения в районе исследований и их годовые вариации в значительной степени определяет то, что они обитают в Карелии около границ гнездового ареала. Численность их в большей степени зависит от числа особей, оказавшихся тут в течение сезона, а плотность населения - числом брачных пар, загнездившихся на этой территории.

Плотность гнездового населения пеночек на Северо-западе России, прежде всего у видов, зимующих в Африке (они более изучены в этом отношении), часто во много раз уступает значениям, приводимым для южной и центральной и западной Европы. К примеру, для **теньковки** плотность гнездового населения равна: в буковых лесах 70-100 (Geisbühler, 1954), в смешанных – 90 (Zollinger, 1976), в вязово-буковых – 40-130 пар/км² (Clutz von Blotzheim, Bauer, 1991). В таежных лесах восточной части ареала вида, в том числе – в районе наших исследований этот показатель обычно не превышает 10-30 пар/км².

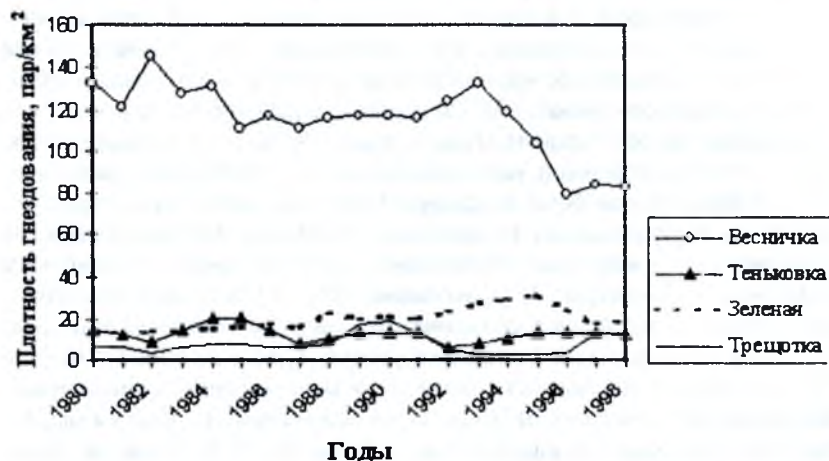


Рис. 1. Динамика численности гнездящихся видов пеночек р. *Phylloscopus* на стационаре "Маячино" в 1979-1999 гг. (данные выравнены методом скользящей средней)

У видов, обитающих на периферии ареала, помимо наличия пригодных для гнездования местообитаний, плотность гнездового насе-

ния в большей степени зависит от многих других факторов (Зимин, 1988), в частности, от: 1) уровня численности вида в основной части ареала, 2) вероятности встречи брачного партнера в условиях низкой численности в периферийных зонах, 3) метеорологических условий в период весенней миграции, позволяющих (или препятствующих) проникновению представителей этой группы видов (или одного из полов) в пограничные области гнездового ареала и др.

1.4. Сроки размножения

Межгодовые различия сроков начала размножения у пеночек, как и у других воробьиных птиц таежной зоны (Зимин, 1988), обусловлены главным образом резко выраженной сезонностью климата и связанной с этим необходимой кормовой базой для начала размножения (формирования половых продуктов, развития яйца и т.д.). В.Б. Зиминным был выполнен достаточно подробный анализ сроков размножения для многих видов воробьиных Северо-запада России и убедительно доказано, что широтные географические различия сроков начала размножения, хотя и объективно существуют, но проявляются неравномерно. Это лишнее подтвердило ранее высказанное мнение (Данилов, 1966) о том, что правило Гопкинса о запаздывании начала размножения на 3-4 суток на градус широты по мере продвижения на север, далеко не всегда имеет место и носит частный характер. Для самого массового вида пеночек – веснички, это показано и в наших публикациях (Лапшин, 1981; 1987). Так, в 1975 г., когда наблюдения за гнездованием были выполнены в трех точках, разобщенных по широте (Гумбарицы – 60° 41' с.ш., Педасельга – 61° 30' с.ш. и Лувозеро – 64° 27'), откладка яиц в них различалась очень незначительно, и началась соответственно 25, 26 и 29 мая. Тем не менее, при сравнении средних многолетних дат начала гнездования у большинства (75%) особей, полученных в разных точках, различия могут быть существенными (Приложение, табл. 4).

В Маячино за 22 сезона наблюдений самые ранние даты откладки яиц в разные годы отстояли на 18 дней (17 мая 1989 – 4 июня 1997). Существенно варьировали и средние даты гнездования в разные годы (рис. 2). В отдельные, исключительно неблагоприятные сезоны с холодной и затяжной весной, например, 1987 и 1997 гг., начало откладки яиц запаздывало на 8-9 суток по сравнению со средними многолетними (Приложение, табл. 5, А). Тем не менее, подавляющая часть самок (75%) откладывает яйца довольно дружно, в среднем в течение 14 дней (Приложение, табл. 5, D). Период, в течение которого подавляющая

часть (75%) самок начинает откладку яиц тем короче, чем позднее в году начинается размножение и наоборот ($r = -0,82$ при $P < 0,001$).

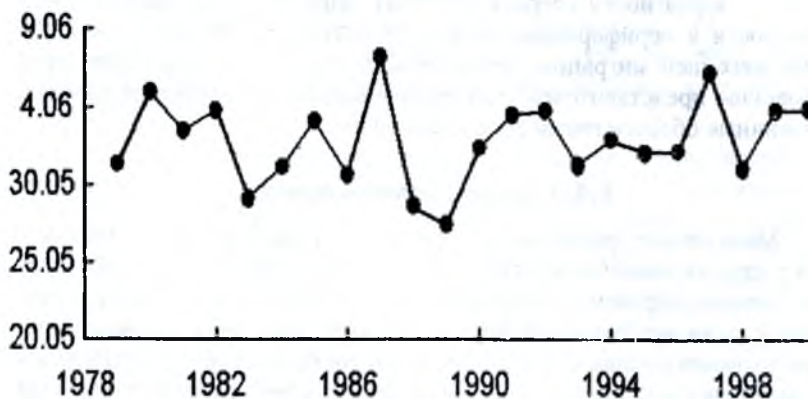


Рис. 2. Средняя дата откладки 1-го яйца пеночкой-весничкой на стационаре «Маячино» в разные годы

По оси ординат — даты

Даты окончания размножения (судя по датам откладки 1-го яйца в самых последних гнездах в году), иначе говоря - растянутость репродуктивного сезона, у всех видов обусловлена, в первую очередь, успешностью на всех стадиях гнездования (включая и гибель птенцов, уже покинувших гнездо) и, соответственно, частотой повторных кладок.

Сходные закономерности характерны и для теньковки, большая часть самок у которой (79%) приступает к откладке яиц 1-го цикла в последней пятидневке мая - 1-й декаде июня. Некоторое увеличение числа свежих кладок во 2-й половине июня обусловлено повторным (после разорения) размножением птиц. Июльские же кладки в основном принадлежат особям, гнездящимся второй раз после успешного 1-го цикла размножения. Таких самок по данным кольцевания ежегодно бывает до 50% (Lapshin, 2000).

На стационаре «Маячино» для веснички выполнено сравнение сроков начала гнездования в 10 различных биотопах, в последующем объединенных в две группы: «Лиственный-хвойные молодняки» и «Спелые и приспевающие леса с преобладанием сосны и ели». Для «Лиственный-хвойных молодняков», имеющих первостепенное значение для гнездования вида, средняя дата начала гнездования по результатам 10-летних наблюдений - 6 июня $\pm 0,78$, а для «Спелых и приспевающих

лесов с преобладанием сосны и ели» (соответственно, второстепенных гнездовых стаций) - 7 июня $\pm 1,13$ (различия недостоверны).

В целом для региона выяснены следующие крайние даты откладки яиц у пеночек: у теньковки – 12.05 – 18.07; у веснички – 17.05 – 14.07, у трещотки – 19.05 – 13.07, у зеленой пеночки – 30.05 – 12.07. В разные годы период откладки яиц продолжался: у теньковки 38-59 (в среднем 47 дней); у веснички – 22-52 (38); у трещотки – 22 – 43 (32); у зеленой пеночки – 11– 37 (22). Таким образом, виды, имеющие большую дальность миграции и позднее прилетающие на места гнездования (в данном случае зеленая пеночка), имеют и более короткий период откладки яиц.

Сравнение сроков размножения у пеночек в разных частях ареала (рис. 3), показало, что у веснички из западноевропейских популяций (Англия) откладка яиц начинается на месяц раньше, чем на северо-западе Европы и продолжается вдвое дольше (Лапшин, 1987). Аналогичные различия имеют место и у теньковки (рис. 4). Например, в Швейцарии и Германии первые кладки у этого вида появляются 10-21 апреля, а последние – 8 августа, т.е. период откладки яиц продолжается 110-120 дней (Clutz von Blotzheim, Bauer, 1991). В наших условиях откладка яиц происходит примерно на 25 дней позднее, чем в Швейцарии и Германии, на 15-20 дней позднее, чем в Польше и Литве; яйца откладываются самое позднее в течение 67 дней (Лапшин, 2000; Lapshin, 2000). Все авторы, изучавшие гнездование теньковки в Западной Европе, начиная с Зельбаха (Sehlbach, 1929) и Пренна (Prenn, 1936), сообщали о нормальных вторых кладках у этого вида. Более подробные исследования, выполненное М. Шенфельдом (Schönfeld, 1979) в Германии, показали, что там ежегодно 59-98% (в среднем 70%) самок теньковки выводят птенцов два раза в году. Несмотря на сравнительно короткий период благоприятных условий в Карелии, и здесь в отдельные годы до 50% особей, по крайней мере, в южных районах, также выводят птенцов дважды в сезон. Средние даты гнездования у трещотки в более южных частях гнездового ареала, например, в Польше в разные годы укладываются в промежутке между 15.05 и 22.05, в среднем 20.05 (Wesołowski, 1985), в то время как на Северо-западе России этот показатель для 75% особей соответствует 6.06, т.е. различия составляют более двух недель.

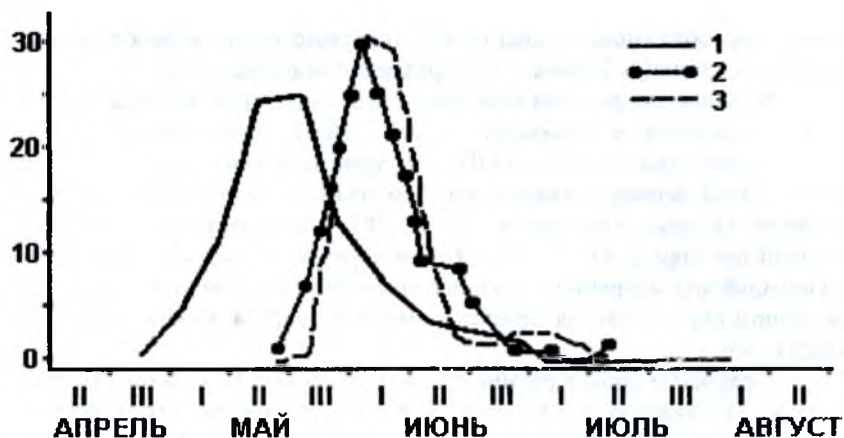


Рис. 3. Сроки откладки первого яйца пеночкой-весничкой в разных частях ареала (по Лапшин, 1987 с дополнениями)

1 - Англия (Cramp, 1955), 2 - Финляндия (Haartman, 1969), 3 - Северо-запад России (наши данные)



Рис. 4. Различия в датах начала кладки у пеночки-теньковки в разных точках ареала

1 и С - Карелия (наши данные); 2 и А - Литва (Aleksionis, 1984); 3 и В - Польша (Piotrowska, Wesolowski, 1989)

Сроки гнездования зеленой пеночки на Северо-западе России практически такие же, как в основной части ее ареала, например на Тянь-Шане (Ковшарь, Мальцева, 1978). Там, как и у нас, 88% самок приступает к откладке яиц в первые двадцать дней июня.

Таловка, прилетающая на места гнездования обычно в июне, везде приступает к откладке яиц позднее других пеночек, но более дружно. В среднем течении р. Анадырь известны кладки, начатые 17.06 (Кречмар и др., 1991), Л.А. Портенко (1939) для того же района приводит более поздние сроки. На южном Ямале, так же как в Карелии откладка яиц приходилась на последнюю декаду июня - первую пятнадцатую июля (Данилов и др., 1984; наши данные).

Для веснички удалось оценить индивидуальные вариации сроков начала размножения в разные годы и определить точный возраст, в котором откладывалось первое в жизни яйцо (Лапшин, 1987). У 16 самок прослежены сроки откладки 1-го яйца за 2 года, у 1 – за 3 и у 1 - за 4 года. В разные годы интервал между датами составил 1-18 в среднем 5 дней. Самка, гнездившаяся 3 года подряд на контрольной площади, откладывала 1-е яйцо в следующие друг за другом сезоны 31.05, 8.06 и 26.05, а гнездившаяся 4 года – 5.06, 31.05, 3.06, 21.05 (это соответствовало нормальным срокам для каждого года), т.е. различия у них составляли 3-15 дней. Точный возраст, в котором самки приступали к размножению (период между датами вылупления и откладки 1-го яйца) определен по 9 особям. Он внялся 344-355, в среднем 348 дням. В то же время, в 2001 г. самая ранняя кладка, начатая 20.05, принадлежала самке-первогодку, возраст которой равнялся 337 дням. Пеночкам, как и другим видам мелких воробьиных с короткой продолжительностью жизни большинства особей, вероятно, в меньшей степени, чем другим птицам, свойственны возрастные различия сроков начала размножения.

Несмотря на определенную растянутость репродуктивного периода у всех видов пеночек, обитающих на Северо-западе России, подавляющая часть самок (особи, впервые гнездящиеся в году) приступает к откладке яиц в довольно сжатые сроки (рис. 5). Самки, потерпевшие неудачу при первой попытке размножения, даже те, у которых погибают уже вылетевшие из гнезда птенцы, тем не менее, вновь стремятся оставить потомство: строят гнезд, откладывают яйца и выкармливают птенцов. Наипервейшая роль при повторном размножении (и втором у теньковки) принадлежит самке. Как правило, у повторных (вторых) гнезд самцы вообще отсутствуют или, вступив в активную стадию линьки, не участвуют в выкармливании птенцов. Способность самок на

протяжении длительного периода продуцировать оплодотворенные яйца, что реально возможно, в том числе, и благодаря сравнительно недавно открытому для воробьиных птиц так называемому механизму физиологической консервации спермы в организме матери (Bray et al., 1975; Birkhead, 1987 a, b), а также в одиночку успешно воспитывать выводок, является важной чертой, присущей многим видам птиц. Повторное размножение – явление очень распространенное и регулярно встречающееся среди птиц умеренной зоны Палеарктики. Оно, вероятно, не бесполезное, т.к. играет определенную роль в регуляции численности у исследованных видов и поддерживается естественным отбором. Стремление максимально реализовать свои репродуктивные возможности в течение сезона можно рассматривать как один из основных механизмов регуляции численности у мелких воробьиных птиц, индивидуальная жизнь которых сравнительно коротка, а вероятность оставить потомство в будущем сезоне весьма проблематична.

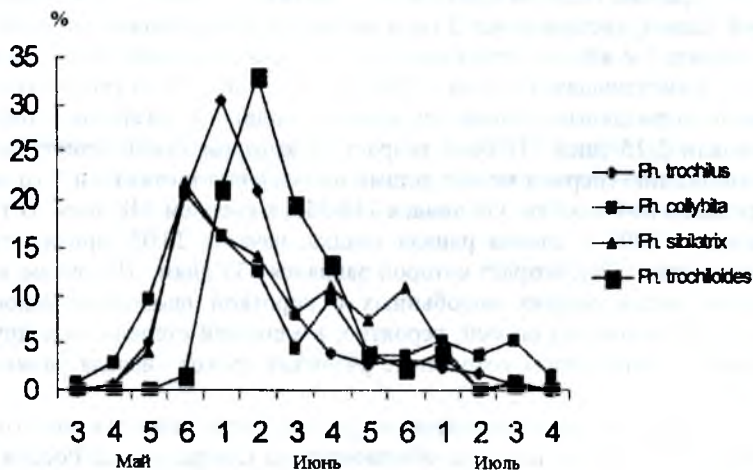


Рис. 5. Динамика откладки первого яйца пёночками в Карелии: весничка – 1204 гнезда; теньковка – 134 гнезда; трещотка – 147 гнезд; зеленая пёночка – 127 гнезд

1.5. Величина кладки и выводка

Число яиц в полной кладке у того или иного вида – величина довольно изменчивая. При этом, как правило, указывают на существова-

ние географической, годовой и сезонной изменчивости этого показателя. Как считает В.Б. Зимин (1988), подробно исследовавший его у воробьиных птиц Северо-запада России, ряд внешних и внутренних факторов, которые должны были бы влиять на величину кладки, при более детальном их анализе оказываются мало существенными. Среди них он называет: трофические, биотопические, плотность гнездования и возраст птиц. В то же время годовые и сезонные вариации имеют место всегда. Он делает вывод, что «...одни и те же самки в различных ситуациях продуцируют разное количество яиц. В каждом конкретном случае величина кладки является результатом сложного взаимодействия организма самки с целым комплексом внешних факторов, оказывающих и положительное, и отрицательное влияние на плодовитость птиц».

Данные по величине полной кладки и ее сезонной изменчивости у изучаемых видов представлены в Приложение, таблица 6.

Выявлена достоверная корреляция величины кладки со сроками начала размножения (рис. 6), $r = 0,55 \pm 0,19$ ($P < 0,001$).

Среди пеночек, гнездящихся в исследуемом регионе, только веснички предпочитают молодняки, но не избегают также зрелых и припевающих насаждений, находя там прогалины, просеки, полянки и другие более-менее разреженные участки Полуоткрытые станции, какими в таежной зоне в первую очередь являются молодняки и восстанавливающиеся леса, для этого вида являются оптимальными гнездовыми станциями.

Сравнение сроков начала гнездования в лиственно-хвойных молодняках стационара «Маячино» с одной стороны, и спелых и припевающих лесах с преобладанием сосны и ели - с другой, не выявило существенных различий. Средняя величина кладки ($n = 21$ год) для 75% размножающихся самок в «молодняках» была равна $6,33 \pm 0,04$, а во «взрослых насаждениях» - несколько выше $6,47 \pm 0,05$ ($P < 0,05$). В.Б. Зимин (1988), сравнивавший плодовитость у некоторых видов воробьиных птиц (в том числе и у веснички) в аналогичных местообитаниях в Приладожье и в Прионежье, существенные различия по этому показателю отметил лишь для большой синицы и несколько меньшие — для зарянки, предпочитающих селиться в старых лесонасаждениях.

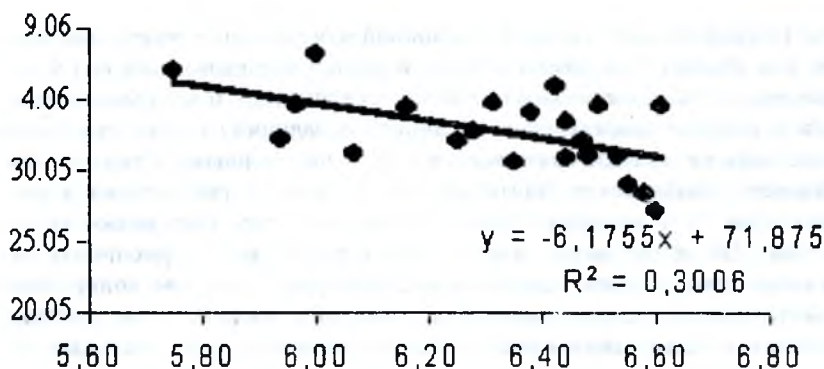


Рис. 6. Зависимость величины кладки от дат ее начала

По оси ординат – даты, по оси абсцисс – средняя величина кладки. Обе величины рассчитаны для 75% особей.

Для всех исследованных видов характерно достоверное уменьшение величины кладки в течение сезона, что демонстрируют уже опубликованные наши материалы (Лапшин, 1976; 1987; Lapshin, 2000).

У теньковки кладки, сделанные в мае - 1-й декаде июня (1-й цикл размножения), состоят из 4 - 6, в среднем $5,84 \pm 0,05$ яиц ($n = 94$), а июльские (2-й цикл размножения) - из 3 - 5, в среднем $4,52 \pm 0,11$ яиц ($n = 27$), различия достоверны при $P < 0,001$. Такие же закономерности отмечаются и для других изучаемых видов. Так, у - веснички, трещотки и зеленой пеночки кладки, начатые в мае - первой декаде июня (66-75% всех особей), составляют соответственно $6,30 \pm 0,03$ ($n=751$), $5,73 \pm 0,12$ ($n = 40$) и $6,02 \pm 0,06$ ($n=93$), а позднейюньские и июльские имеют достоверно меньшее ($P < 0,001$) число яиц - соответственно $4,53 \pm 0,09$ ($n=66$), $4,55 \pm 0,11$ ($n= 33$) и $4,77 \pm 0,17$ ($n=13$). Приведенные показатели свидетельствуют также о том, что у впервые приступивших к размножению в текущем году (и в нормальные сроки) особей веснички, по сравнению с другими изученными видами, самая большая величина кладки ($P < 0,001$), а у зеленой пеночки несколько больше, чем у теньковки и трещотки (соответственно $P < 0,02$ и $P < 0,03$).

Аналогичная закономерность, правда, на меньшем материале отмечается и в других частях Европы (Kuusisto, 1941; Cramp, 1955; Schönfeld, 1978, 1984; Wesołowski, 1985; Piotrowska, Wesołowski, 1989; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1991; Payevsky, 2000 и др.). Так, у теньковки в Швейцарии и Германии величина кладки максимальна в самом начале гнездования – во 2-3-й декадах апреля (соответственно в среднем $5,85$,

дожди, сопровождающиеся похолоданиями, также негативно сказываются на выживаемости птенцов. При этом редко гибнет весь выводок, обычно - лишь более слабые и отстающие в росте особи. Такие ситуации оказываются более губительными в конце периода размножения, так как, вероятно, родительский инстинкт у самок к этому времени выражен слабее, а самцы, начав активно линять, уже не участвуют в выкармливании выводка.

Сравнение результативности гнездования 4 видов пеночек, обитающих в Карелии, показывает, что выживаемость на стадии насиживания у теньковки ниже, чем у других видов, она более сходна с таковой у трешотки ($P < 0,01$) и достоверно меньше, чем у веснички и зеленой пеночки ($P < 0,001$). Вероятно, это происходит за счет большей доступности их гнезд для хищников и меньшей защищенности от влияния неблагоприятных климатических факторов. После вылупления птенцов гнезда пеночек в равной мере подвержены воздействию внешних факторов и вероятность сохранности их у теньковки такая же, как у веснички ($P < 0,3$) и трешотки ($P < 0,5$), но все же существенно уступает зеленой пеночке ($P < 0,001$), которая лучше других маскирует свое гнездо и ведет более скрытный образ жизни. Выживаемость за весь гнездовой сезон у теньковки такая же, как у трешотки ($P < 0,7$), но достоверно ниже, чем у веснички и зеленой пеночки ($P < 0,001$).

Результаты гнездования пеночек в таежной зоне Северо-запада России, более высоки, чем в Западной и Центральной Европе (Kuusisto, 1941; Geissbühler, 1954; Cramp, 1955; Schönfeld, 1978, 1984; Wesolowski, 1985; Piotrowska, Wesolowski, 1989; Glutz von Blotzheim, Bauer, 1991; Payevsky, 2000; и др.), на Южном Ямале (Данилов и др., 1984) и зеленой пеночки – на Тянь-Шане (Ковшарь, 1981). К примеру, для теньковки установлено, что в нашем регионе без потерь размножается 47,0% самок, а полностью гибнут гнезда у 19,7% особей при первом и у 19,0% - при втором циклах гнездования; частичная гибель в гнездах (включая неоплодотворенные яйца и гибель эмбрионов) отмечена соответственно для 28,9% и 33,3 % самок.

1.7. Питание

Питание птенцов изучали совместно со студентами А.А. Архиповым и Е.В. Иконниковой. Видовой состав кормовых объектов оценивали преимущественно на основании анализа экскрементов по методике Ю.А. Дурнева с соавторами (1982). В результате удалось оценить видовой состав кормовых объектов и встречаемость в питании гнездовых птенцов и взрослых птиц, а также произвести количествен-

ное сравнение спектров питания (рис. 7, 8). Кроме того, используя литературные источники, мы проследили и вариации спектров питания четырех видов пеночек в разных частях ареала.

Сравнение наших данных с ранее опубликованными (Kuusisto, 1941; Новиков, 1952; Образцов, Королькова, 1954; Торопанова, 1956; Божко, 1958; Нейфельдт, 1961; Glutz, 1962; Glutz, 1964; Птушенко, Иноземцев, 1968; Аверин, Ганя, 1970; Прокофьева, 1973; Ковшарь, Мальцева, 1978; Зацепина, 1978; Schönhofeld, 1978; Шутов и др., 1980; Price, 1981; Костин, 1983; Данилов и др., 1984; Поливанов, Поливанова, 1986; Бардин и др., 1991; Головатин, 1991) свидетельствует о значительном консерватизме пеночек при выборе кормов, как для собственного питания, так и для выкармливания птенцов. Основу пищевого рациона взрослых птиц составляют Насекомые *Insecta* (66,3% - 82,7%), преимущественно отрядов двукрылых, жесткокрылых, полужесткокрылых и равнокрылых, а также Паукообразные *Arachnoidea* (17,3-32,6%). Моллюски (*Gastropoda*) встречаются у взрослых птиц лишь однажды (1,1%). Птенцы выкармливаются представителями тех же систематических групп, но можно отметить, что взрослые птицы относительно чаще в пищу употребляют взрослых беспозвоночных, тогда как для птенцов обычно собирают гусениц.

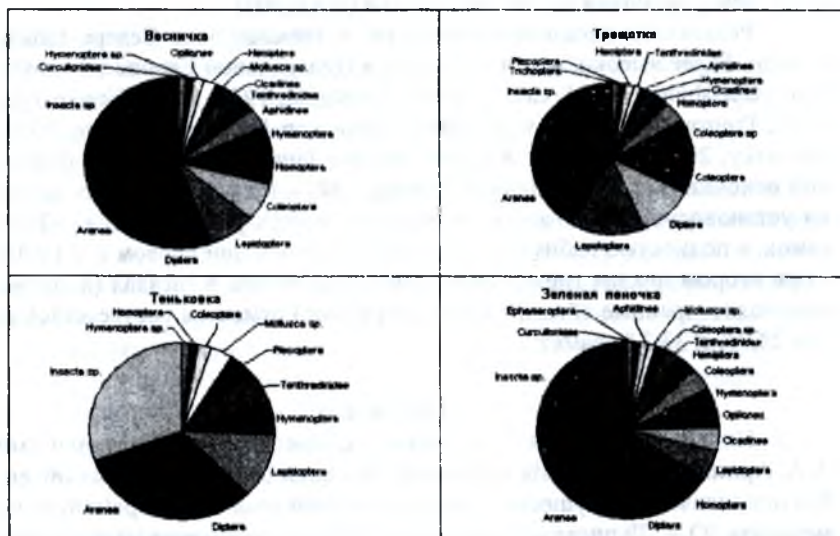


Рис. 7. Состав пищевых объектов гнездовых птенцов пеночек

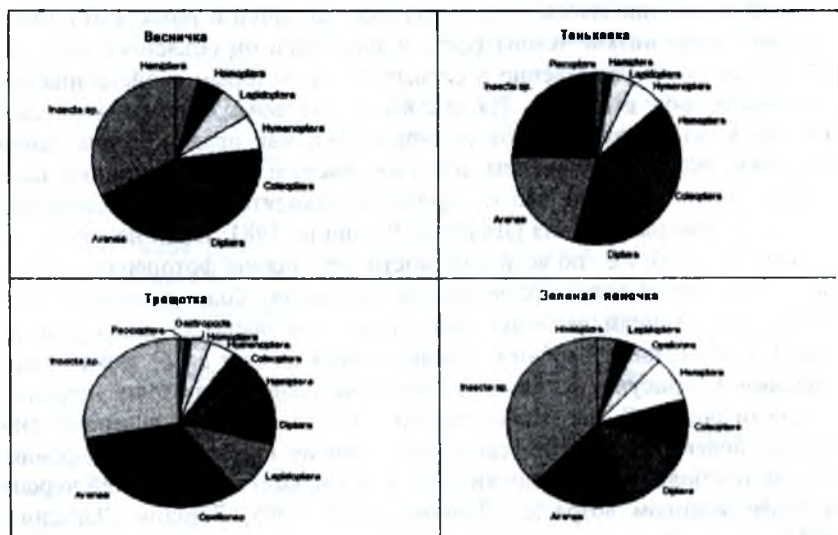


Рис. 8. Состав пищевых объектов взрослых пеночек

Растительные остатки обнаружены лишь однажды и только в желудках птенцов теньковки, погибших 15 августа 1978 г. во время затяжного похолодания: были идентифицированы хорошо сохранившиеся семена чины (*Lathyrus tuberosum*), герани (*Geranium dilektus*) и майника (*Majanthemum bifolium*). О наличии растительных остатков в желудках добытых теньковок сообщал Н.П. Дубинин (1953).

В заключение этого раздела следует отметить, что все виды пеночек довольно быстро и легко переключаются на массовый вид корма, входящий в спектр их пищевых объектов, что, безусловно, очень важно для выживаемости птенцов, особенно при раннем и позднем гнездовании в условиях неустойчивости климата на севере России.

1.8. Рост и развитие птенцов

Рост и развитие птенцов пеночек изучали совместно со студентами Л.В. Лапшиной и С.В. Кузьминым. Прослежены изменения длины цевки, клюва, кисти, 5-го и 12-го первостепенных маховых, массы тела, а также последовательность формирования оперения. Данные по весничке ранее опубликованы (Лапшин, Лапшина; 1981). Установлено, что

по всем изученным параметрам птенцы теньковки развиваются медленнее. К такому же выводу пришел Ю. Тиайнен (Tiainen, 1978), изучавший изменение массы тела у птенцов веснички и теньковки в Финляндии. Более низкие темпы роста у теньковки он объясняет тем, что она живет преимущественно в еловых лесах, которым свойственна более низкая продуктивность. На наш взгляд, не менее важным является и то, что у теньковки выводок выкармливает, как правило, одна самка (Лапшин, 2000). Вместе с тем, изучение роста и развития птенцов всех видов пеночек выявило, что эти процессы находятся в тесной зависимости от сроков вылупления (Лапшин, Лапшина, 1981; наши неопубликованные данные), т.е., по всей видимости, от влияния фотопериода. Особи из поздних выводков развиваются достоверно более высокими темпами. Так, птенцам веснички, вылупившимся после 13 июля («поздние»), в сравнении с особями, появившимися на свет до 24 июня («нормальные»), присущи достоверно более высокие показатели удельной скорости роста (C_v , по Шмальгаузену, 1935), особенно в первые дни жизни, более раннее и интенсивное развитие ювенального оперения; начало постювенальной линьки (рис. 9) и пневматизация костей черепа в более молодом возрасте (Лапшин, 1987; 1995; Лапшин, Лапшина, 1981).

При растянутом репродуктивном периоде, характерном для пеночек на Северо-западе России, более высокие темпы роста и развития птенцов из поздних выводков имеют адаптивное значение, т.к. позволяют большинству особей своевременно приступить к линьке и начать осеннюю миграцию в оптимальные сроки.

2. ЛИНЬКА

Чрезвычайно важной фазой в годовом цикле перелетных птиц, оказывающем влияние на весь его ход, является линька. У пеночек в Северо-западной Европе наблюдаются почти все варианты смены оперения: от нормальной полной линьки - у взрослых и частичной - у молодых особей, частичной - у взрослых и молодых особей, до полного или почти полного ее отсутствия у молодых и частичной - у взрослых птиц (Лапшин, 1990а,б,в,г,д).

Более подробно это можно показать на примере веснички, имеющей среди наших пеночек наиболее полную линьку, и зеленой пеночки, для которой в гнездовой области характерно редуцированное обновление оперения или же полный перенос этой фазы годового цикла на постмиграционный период.

2.1. Постювенальная линька

У весничек постювенальная линька частичная. Она начинается в возрасте 24 - 32 ($27,1 \pm 0,3$; $n=42$) дней. Особи, вылупившиеся в обычные сроки (до 25 июня), приступают к замене оперения в 25 - 30-дневном возрасте ($27,3 \pm 0,3$; $n = 27$), а появившиеся на свет в поздние сроки (после 5 июля) - в 24 - 28-дневном возрасте ($25,8 \pm 0,4$; $n=9$). Начало линьки совпадает с формированием дополнительной, части юношеского оперения. У особей из ранних выводков это происходит на разных участках оперения в возрасте 15 - 25, из поздних - 11-15 суток. Аптерии у тех же групп птенцов зарастают пуховидными перьями, соответственно, с 26-28 и 11-13-дневного возраста. Перья, сформировавшиеся в послегнездовое время, не заменяются. Последовательность смены оперения и его темпы ранее нами подробно анализировались (Лапшин, 1990а). Для молодых птиц выделено 6 стадий линьки, позволяющих периодизировать весь процесс смены оперения.

В природе у птиц с точно известными датами вылупления разные стадии отмечены в следующем возрасте: I-я - 24-32 ($27,1 \pm 0,3$; $n = 42$) дня; II-я - 26-38 ($29,1 \pm 0,4$; $n = 27$); III-я - 28-41 ($33,2 \pm 0,3$; $n = 65$); IV-я - 33-50 ($40,0 \pm 0,5$; $n = 57$); V-я - 43-51 ($48,3 \pm 0,7$; $n = 14$); VI-я - 52-59 ($57,0 \pm 1,4$; $n = 4$) дней. У 6 птиц, содержавшихся в уличных вольерах, линька закончилась в 58—66-дневном возрасте ($61,5 \pm 1,7$) и длилась 28—36 ($31,2 \pm 2,2$) дней. Темпы линьки зависят от сроков появления птицы на свет (рис. 9). Так, у птенцов, вылупившихся до 25 июня, III-я стадия отмечена в 30 - 38-дневном возрасте ($35,3 \pm 0,01$; $n = 28$), в то время как у июльских - в 28 - 33-дневном ($33,0 \pm 0,8$; $n=9$). Различия достоверны при $P < 0,001$.

Местные молодые птицы начинают смену оперения в районе рождения, но, не завершив ее, в возрасте 26-60 ($37,7 \pm 0,7$; $n=185$) дней окончательно покидают его. При последнем в году отлове местные молодые птицы находились обычно на III-й (34,8%) и IV-й (44,6%), реже на II-й (9,8%), V-й (8,7%) или VI-й (2,2%) стадиях линьки. Из них подавляющая часть (97%) включается в осеннюю миграцию до конца первой декады августа. Суммарный сезон постювенальной линьки продолжается с начала первой декады июля до конца первой декады октября в течение 102 дней (рис. 10, А; и 17). Первая полностью перелинявшая особь отмечена 2 августа. Среди птиц, окольцованных в гнездовой период, перелинявших не обнаружено, но особи, заканчивающие замену оперения, отловлены во второй декаде августа.

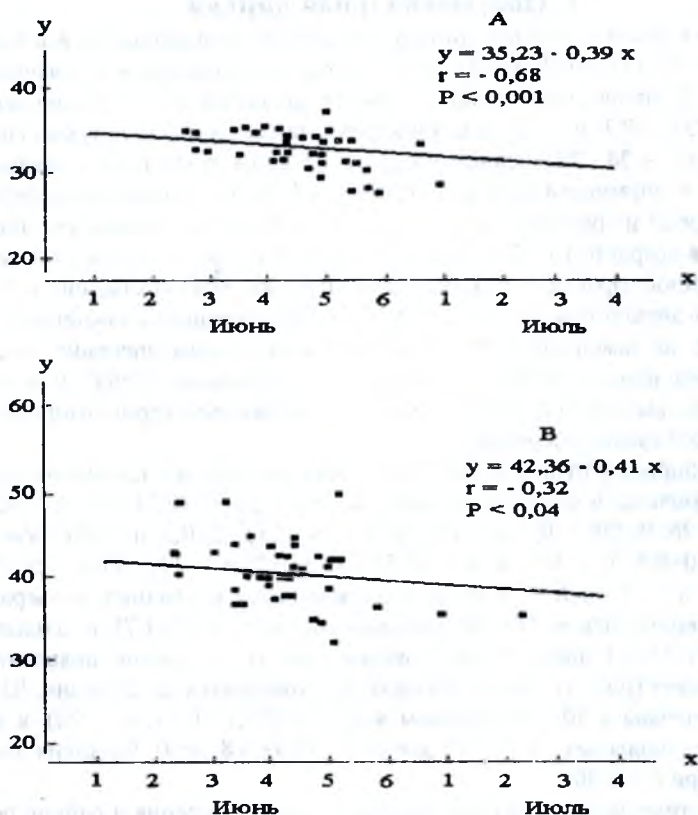


Рис. 9. Зависимость между возрастом (сутки) молодых весничек, в котором они достигают 3-й (А) и 4-й (Б) стадий линьки (Y), и датами их рождения (X)

Каждая точка – особь, достигшая 3-й (А) и 4-й (Б) стадий линьки, прямая линия – теоретическая линия регрессии

Продолжительность сезона линьки в разные годы варьирует значительно - от 80 до 90 дней. Она существенно превышает индивидуальную продолжительность линьки, что обусловлено в первую очередь довольно длительным репродуктивным периодом и пролетом линяющих птиц с других территорий на протяжении более 1,5 мес. Половых различий в возрасте начала и сроках линьки не обнаружено.

У зеленой пеночки на Северо-западе России постовенальная линька отсутствует, что подтверждено содержанием выводков в неволе

и отловами птиц в природе. Гнездовое оперение у слетков полностью дорастает к 20-дневному возрасту, кроме некоторых маховых и рулевых перьев, которые достигают дефинитивных параметров к 27-28-му дню. Дополнительная часть юношеской генерации перьев начинает формироваться в 13-18 дней и заканчивает ко времени распадаения выводков - к 30-35-дневному возрасту.

В послегнездовой период перья растут на тех же птерилиях, что и у других видов пеночек. С 33-34-дневного, а у поздних выводков с 29-дневного возраста, накапливаются значительные запасы подкожного жира и отмечается ночное миграционное беспокойство. Сеголетки из выводков, содержащиеся в уличных вольерах до 50-дневного возраста, так и не приступили к линьке. Молодые птицы из известных гнезд практически сразу же после приобретения самостоятельности исчезали из района наблюдений, обычно уже во второй половине июля — первой половине августа. Другие птицы в районе наблюдений не отмечались. Предположительно, линька птиц с Северо-запада, как и особей из других частей гнездового ареала, происходит уже после достижения ими мест зимовки, что подтверждается прямыми наблюдениями (Price, 1981).

2.2. Послебрачная линька

У веснички послебрачная линька полная. В юго-восточном Приладжье она регистрируется спустя 41-58 ($50,0 \pm 2,8$; $n=7$ лет) дней после прилета первых особей вида или, соответственно, у самцов и самок через 21-40 ($31,0 \pm 1,8$; $n=8$ лет) и 21-51 ($38,1 \pm 3,5$; $n=8$ лет) дней после появления первых в сезоне кладок. В исследуемом регионе 32,9% самцов и 7,1% самок (Приложение, табл.11) совмещают начальные стадии линьки с гнездованием (Лапшин, 1981б, 1986в, 1990а, с дополнениями). У самок это явление отмечено только при позднем размножении, а у 80% самцов - в нормальные его сроки. Вместе с тем большинство самок (86%), совмещающих начало линьки с размножением, приступает к ней в первой половине инкубационного периода, обычно сразу после завершения откладки яиц, а большинство самцов (75%) - во время выкармливания гнездовых птенцов. Для взрослых птиц выделено 11 стадий линьки. Последовательность смены оперения ранее нами подробно описана в соответствующих публикациях. Сроки и продолжительность послебрачной линьки веснички представлены на рисунках 10 Б и 18. Суммарный сезон послебрачной линьки занимает 113 дней: с 15 июня до 6 октября, т.е. до полного исчезновения вида из исследуемого региона.

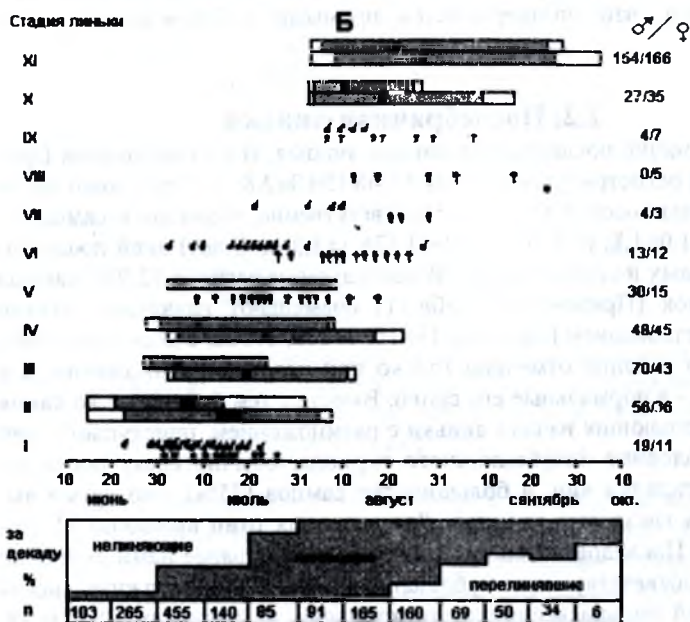
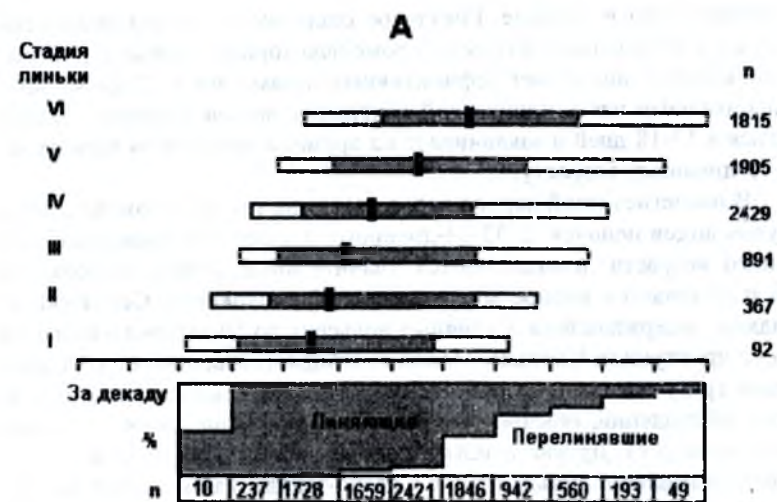


Рис. 10. Сезон постовенальной и послебрачной линек пеночки-веснички (из Лапшин, 1990 а)

шей степени, чем другие обследованные виды, совмещают смену оперения с размножением, а также с осенней миграцией, хотя при этом объем заменяющегося оперения бывает небольшим. Сезон послебрачной линьки на Северо-западе у зеленой пеночки, таловки и, в несколько меньшей степени – у трешотки, полностью формируется за счет местных птиц. У зеленой пеночки первые особи с начальными стадиями отмечены в конце июня (самец - 25 и самка - 30 июня). В I-II-й декадах июля количество линяющих птиц бывает максимальным (Приложение, табл. 12). Последние особи, не приступившие к замене оперения, отмечены для самцов 5, а для самок 18 июля. Птиц, полностью завершивших линьку, за все годы наблюдений не обнаружено. Лишь 9 и 11 августа отловлены две самки на последних этапах замены оперения.

Таким образом, наличие линьки на местах гнездования и ее полнота коррелируют со сроками пребывания вида в гнездовой области. Взрослые веснички и теньковки осуществляют полную, а первогодки – частичную замену оперения. Для всех возрастных групп трешоток на местах гнездования характерна частичная линька с заменой у части взрослых особей третьестепенных маховых и центральных рулевых перьев. У молодых зеленых пеночек и таловок лишь дорастает ювенальное оперение и, может быть, заменяется часть пуховидного пера, в частности на пропотагиальной складке крыла, а смена остального оперения переносится на постмиграционный период и проходит на зимовке. Взрослым же зеленым пеночкам и таловкам на Северо-западе России присуща лишь частичная линька. Ее объем в значительной мере зависит от сроков размножения конкретной особи: у птиц, прежде всего, повторно гнездящихся самок, кроме значительной части оперения туловища могут заменяться 1-3 третьестепенных маховые и центральные рулевые перья. Большая часть взрослых зеленых пеночек и таловок сразу после распада выводков (до конца августа) покидают исследуемый регион.

Самки весничек и теньковок более продолжительное время связаны с воспитанием потомства и начинают заменять оперение на 10-30 дней позднее самцов (Лапшин, 1988; 1990а,б). Вместе с тем, замена оперения у самок происходит более высокими темпами, они затрачивают на весь процесс линьки на 10 дней меньше времени, чем их партнеры. Кроме того, осенью у части из них на некоторых участках тела оперение (в том числе от 1 до 6 маховых перьев) вообще не заменяется. Неполная линька маховых характерна преимущественно для самок. Увеличение темпов линьки и сокращение ее объема наблюдается у всех особей, приступающих к ней в поздние сроки (независимо от пола и

возраста), что характерно и для других представителей воробьиных нашей орнитофауны («Линька воробьиных птиц Северо-запада СССР». Л. 1990, под ред. Т.А. Рымкевич).

Важной особенностью линьки пеночек, как впрочем, и ряда других воробьиных птиц, обитающих в условиях сравнительно короткого периода, благоприятного для жизни и выведения потомства, например, в условиях северных широт, является совмещение взрослыми особями первых ее стадий с гнездованием (Лапшин, 1986; 1988, 1990а,б,в,г,д; 1995). Компенсация дефицита времени у молодых пеночек с нормальными, а особенно с поздними сроками рождения осуществляется за счет того, что практически все они совмещают постовенальную линьку с послегнездовой дисперсией (миграцией расселения молодняка) и осенней миграцией (Лапшин, 1987; 1990а,б,в,г,д; 1991).

3. СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ

Все исследуемые виды – дальние трансконтинентальные, почти все – трансэкваториальные мигранты, зимующие в Северной, Центральной, Южной Африке (теньковка, грешотка и весничка) и в Юго-восточной Азии вплоть до Филиппин (таловка и зеленая пеночка). Период пребывания их на севере Европы существенно короче, чем у птиц из более южных популяций, при этом различия порой достигают 1 и более месяцев (Лапшин, 1991, 1995, 2000).

3.1. Весенняя миграция.

Отловами птиц и визуальными наблюдениями на территории Северо-запада России установлено, что весной первыми прилетают теньковки, хотя в отдельные годы даты прилета у африканских мигрантов (теньковки, веснички и грешотки), почти не различаются (Лапшин, Большаков, Резвый, 1981, Мальчевский, Пукинский, 1983, Лапшин, 2000; Lapshin, 2000). Мигранты из юго-восточной Азии (зеленая пеночка и таловка) на северо-запад России прилетают гораздо позднее, лишь во второй половине мая – июне. У всех видов первыми прилетают самцы, хотя разрыв между датами прилета птиц противоположного пола у видов – поздних мигрантов (зеленой пеночки и у таловки) существенно меньше по сравнению рано прилетающими видами (теньковки и веснички). Весной пик численности птиц разного пола довольно отчетливо разделены во времени у веснички (рис. 11) и теньковки (рис.12) и в меньшей степени – у грешотки (рис.13). По результатам визуальных наблюдений, выполненных К.В. Большаковым и С.П. Резвым под С.-Петербургом (Лапшин, Большаков, Резвый, 1981),

ночная миграция пеночек (преимущественно весничек), продолжается со 2-й пятидневки мая до середины июня с пиком численности во II-III декадах мая. По данным отлова ловушками местные птицы появляются среди первых особей вида, но основная их масса, например, у веснички прилетает до 15-20 мая. Окончание весенней миграции в разные годы варьирует довольно значительно. Так у веснички весенняя миграция обычно заканчивается в I-й декаде июня, но в отдельные годы ее окончание смещается на конец мая или середину июня.

Весной ритм миграционной активности, исследованный у самого массового мигранта - веснички, однопиковый: перемещения начинаются в среднем за 13 мин. до восхода солнца, достигают максимума через 2 (самцы) и 3 (самки) часа, затем их интенсивность снижается. Основной пролет происходит в первые 6-7 часов после начала утренней активности, за это время отлавливается 81-87% птиц. Визуальными наблюдениями установлено некоторое увеличение подвижности особей, подготавливающихся к ночному полету, за 1 час до и спустя 2 часа после захода солнца. Ритм дневной миграции в течение весны видоизменяется: в ходе полета начало дневных перемещений сдвигается на более раннее, а пик — на более позднее время относительно восхода солнца.

Обращает на себя внимание тот факт, что весной у веснички, теньковки и трещотки соотношение полов по данным отлова птиц стационарными ловушками достоверно отличается от 1:1 (во всех случаях $P < 0,001$). Для веснички (Лапшин и др., 1981) предполагалось, что отклонение от обычного соотношения полов во время весенней миграции происходит вследствие различия в характере перемещений птиц разного пола. Самки, мигрирующие в более поздние сроки, обычно при более благоприятных погодных условиях, чем самцы, используют преимущественно ночной ритм миграционной активности, причем сохраняют его непосредственно до района гнездования. Поэтому в стационарные ловушки, рассчитанные, прежде всего, для отлова дневных мигрантов, попадают в основном самцы.

Очевидно, та же причина обуславливает существенные различия в числе отлавливаемых самцов и самок у теньковки. Вместе с тем, у теньковки, но в большей степени у трещотки, обитающих на северо-западе России близ границ гнездового ареала, показатели численности самок, по сравнению с самцами, остаются более низкими в течение всего сезона.

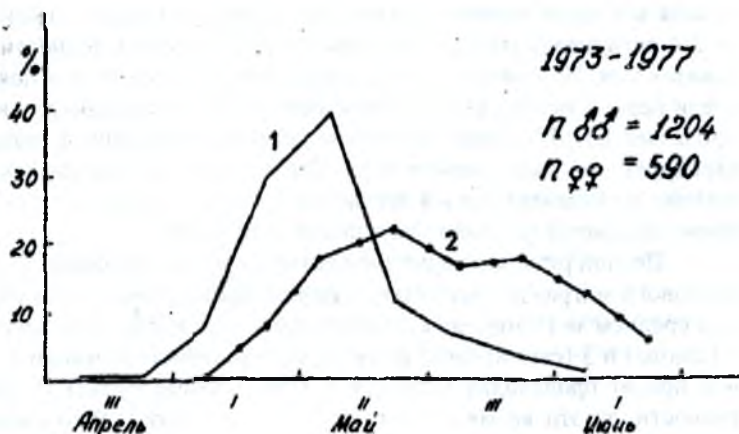


Рис. 11. Сроки и динамика весенней миграции взрослых весничек по данным отлова большими стационарными ловушками на Ладожском орнитологическом стационаре (из Лапшин, 1987)

1 – самцы, 2 – самки

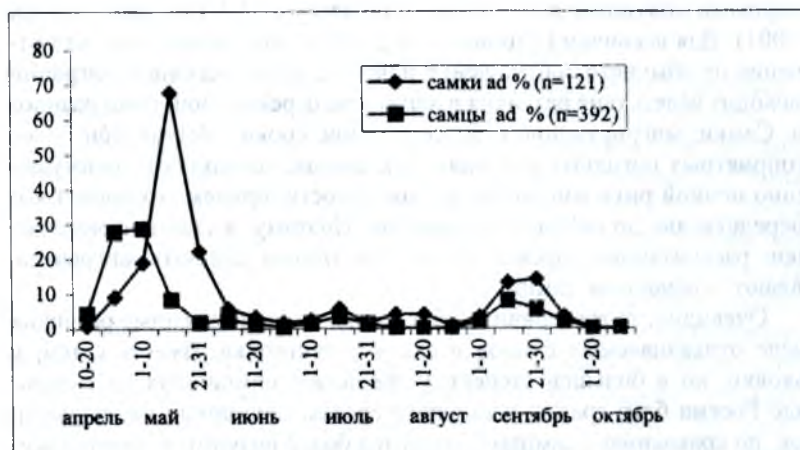


Рис. 12. Динамика перемещений взрослых теньювок на Ладожской орнитологической станции (по данным отлова большими стационарными ловушками)

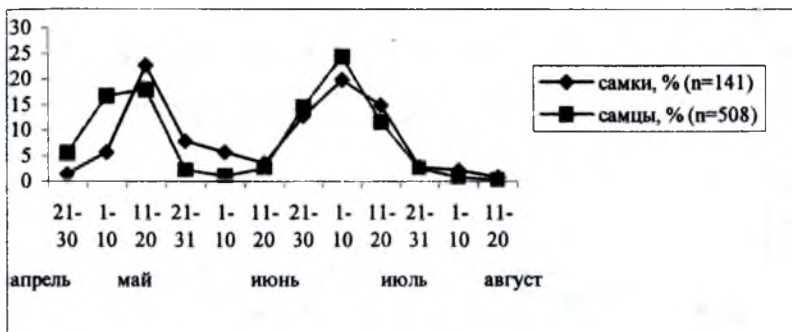


Рис. 13. Динамика перемещений взрослых трясохвостов на Ладужской орнитологической станции (по данным отлова большими стационарными ловушками)

3.2. Летне-осенняя миграция

Летне-осенние перемещения у всех изученных видов открывают сеголетки (рис. 14, 15, 16 А, 17, 18). Обычно это происходит в I декаде июля, сразу после распада выводка, еще до начала линьки или в самом ее начале. Подробнее осенняя миграция изучена у более многочисленных в этот период видов пеночек — веснички и теньковки.

Первый этап летне-осенней миграции у веснички заканчивается с наступлением линьки. После этого птицы некоторое время обитают локально.

Второй этап — окончательное исчезновение из района рождения большинства местных молодых птиц (рис. 16, А) — происходит в то время, когда они достигают возраста в среднем 38 дней (конец II декады июля — I декада августа). Птицы находятся во второй половине линьки (3 - 4-я стадии) и имеют незначительные жировые резервы. Перемещения начинаются одновременно у самцов и самок, имеют преимущественно южную направленность и осуществляются в светлое время суток с пиком в первые часы после восхода солнца.

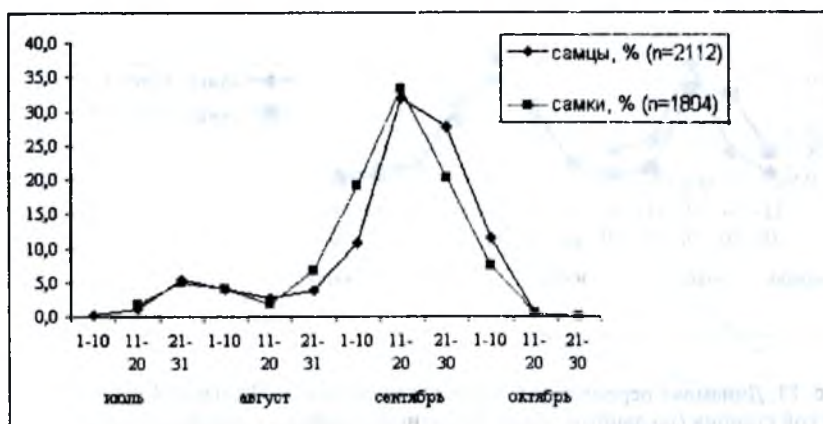


Рис. 14. Динамика летне-осенних перемещений первогодков тельковки на Ладожской орнитологической станции (по данным отлова большими стационарными ловушками)

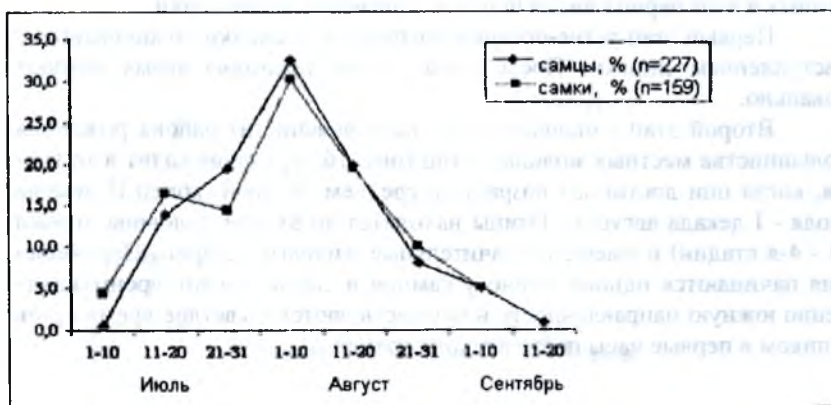


Рис. 15. Динамика летне-осенних перемещений первогодков трешотки на Ладожской орнитологической станции (по данным отлова большими стационарными ловушками)

В I-й декаде августа, после завершения линьки или на последних ее стадиях (11 - 12 стадии), в миграцию включаются взрослые птицы (рис. 16 Б, В). Большая часть местных первогодков отлетает до II декады августа (рис. 16, А), хотя незначительное количество их продолжает отлавливаться вплоть до 3-й пятидневки сентября (вероятно, птицы из поздних выводков). Практически все местные взрослые самцы отлетают в I - II-й, а самки - в I - III-й декадах августа (рис. 16, В). Пролет транзитных весничек идет с конца I-й декады этого месяца. Первоначально среди них встречается значительное количество особей, еще не закончивших линьку и передвигающихся в светлое время суток. В дальнейшем ночная и дневная фазы миграционной активности совмещаются и чередуются последовательно одна за другой. После ночи пролета следует утренняя «подвижка», которая фиксируется отловами на ловушке. Снижение численности птиц после нескольких дней пролета, вероятно, обусловлено тем, что они до следующего ночного броска не совершают дальних перемещений, держатся в эти дни на ограниченной территории и не попадают в ловушки.

Вероятно, по этой причине в отловах птиц крупногабаритными ловушками практически полностью отсутствуют упитанные особи с баллами жирности «средне» и «много» (рис. 19). У веснички летне-осенний пролет молодых птиц проходит тремя-четырьмя, а взрослых - двумя волнами. Первую волну составляют местные птицы, покидающие район размножения и рождения. В последующих волнах пролетают птицы из других мест. У трещотки и теньковки четко выраженная волнообразность пролета отсутствует. Кривая миграции у этих видов однопиковая с максимумом у трещотки в I-й декаде августа, т.е. волну миграции составляют только птицы, обитающие близ северного предела распространения, а у теньковки - во II-й декаде сентября. Точное происхождение последних определить не удастся, так как в более северных районах пеночек кольцуют крайне мало. Отсутствие в отловах особей из стран Скандинавии, где ежегодно метится значительное число птиц, свидетельствует о том, что трассы их пролета лежат западнее территорий, на которых проводились наши исследования. «Южная» направленность преобладает во все периоды летне-осенних перемещений. Скорость миграции на зимовку по 11 возвратам весничек, окольцованных на Ладужской орнитологической станции, составляет в среднем 65,8 (14 - 117) км/сутки (Лапшин, 1991 в). В августе-сентябре веснички и теньковки еще находятся на европейском континенте, но уже с конца сентября отмечаются в Африке близ Александрии и Каира.

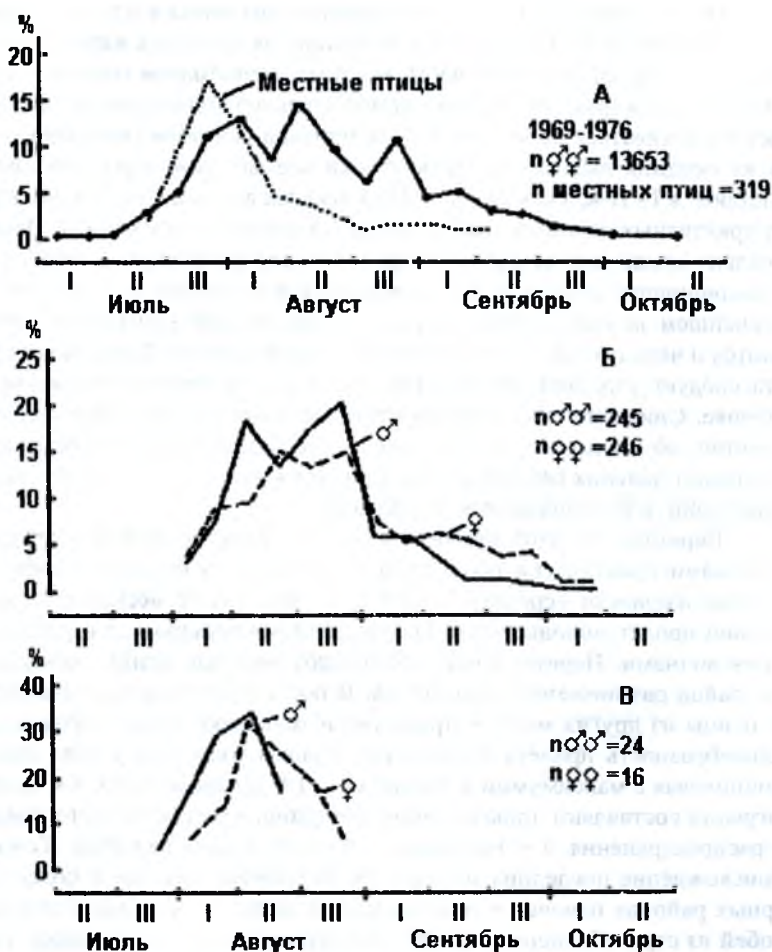


Рис.16. Сроки и динамика летне-осенней миграции весничек по результатам отлова большими стационарными ловушками на Ладужской орнитологической станции (из Лапшин, 1987)

А – соотношение сроков отлета местных особей со сроками миграции транзитных молодых весничек, Б – динамика миграции взрослых птиц, В – сроки отлета местных взрослых птиц по датам последней регистрации в году

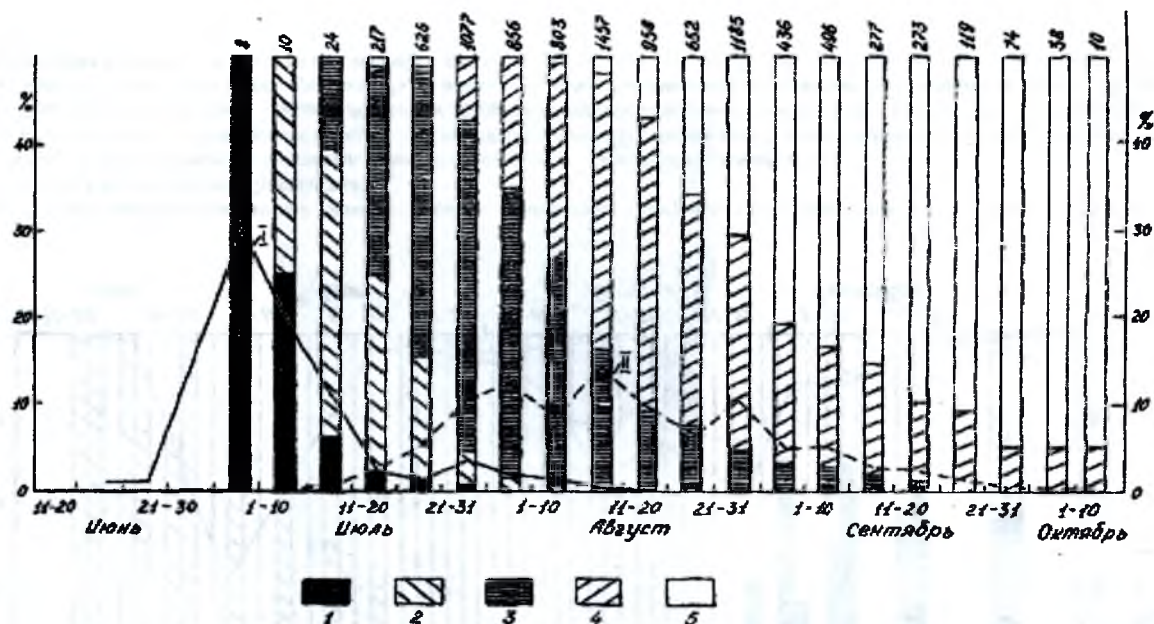


Рис. 17. Соотношение линьки у молодых весничек со сроками вылета птенцов из гнезд и миграцией по данным отлова стационарной ловушкой в юго-восточном Приладожье.

- динамика вылета птенцов из гнезд, II - динамика дневной миграции.

В каждом столбике представлено процентное соотношение особей, не приступивших к линьке (1), в начале смены оперения - 1-2 стадии (2), в середине линьки - 3-4 стадии (3), в конце линьки - 5-6 стадии (4), полностью перелинявших (5). Цифры над столбиками - количество просмотренных птиц. Слева по оси ординат - % гнезд с успешно вылетевшими птенцами. справа - % от общего числа отловленных птиц. по оси абсцисс - даты.

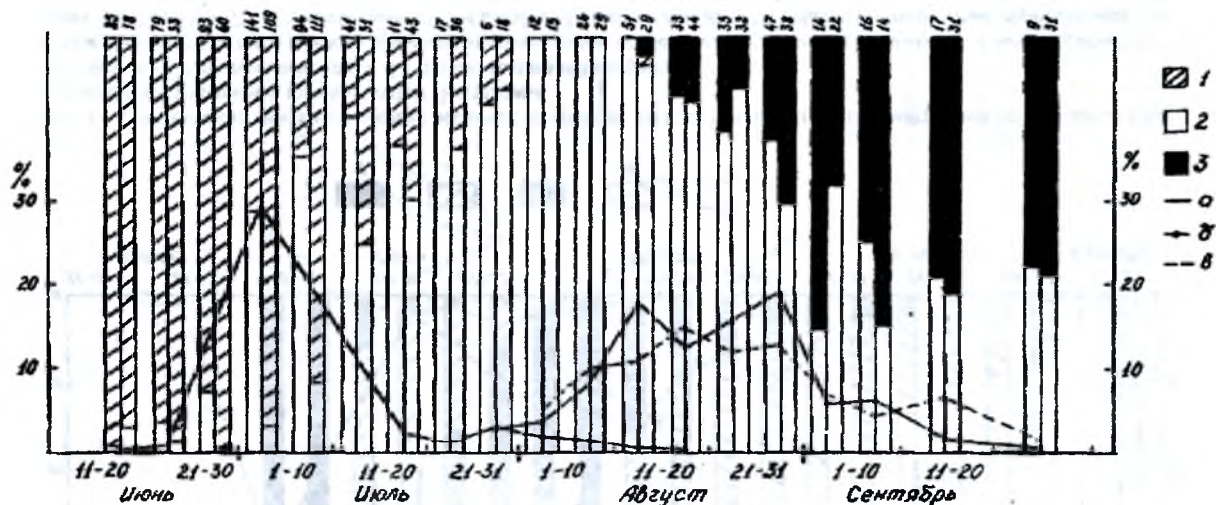


Рис. 18. Соотношение послебрачной линьки со сроками размножения и миграции у весничек, отловленных крупногабаритными ловушками в юго-восточном Приладожье.
 а – динамика вылета птенцов, б – динамика миграции самцов, в – динамика миграции самок.
 В каждом столбике – соотношение птиц, не приступивших к линьке (1), линяющих (2) и перелинявших (3) за одну пятидневку (%). Левая половина столбика – данные по самцам, правая – по самкам. Цифры над столбиками – количество обследованных особей каждого пола. Слева по оси ординат – % от общего числа гнезд, в которых размножение было успешным; справа – % от общего числа отловленных птиц, по оси абсцисс – даты.

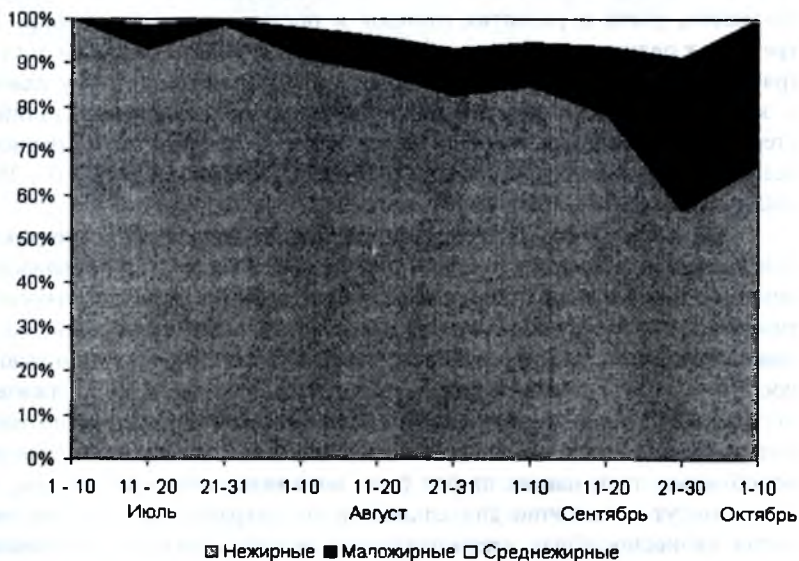
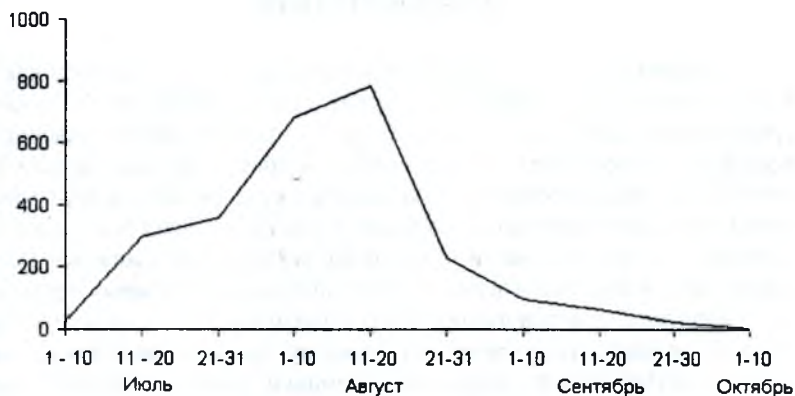


Рис. 19. Соотношение миграции и жирности у молодых весничек в летне-осенний период 1992 г

Вверху – динамика миграции по данным отлова крупногабаритными ловушками (Ладожский стационар). По оси ординат – число отловленных особей, по оси абсцисс даты

Внизу – процентное соотношение птиц разной жирности

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ собранных материалов убеждает, что у пеночек, как и у многих других воробьиных птиц наших широт, обитающих в условиях сравнительно короткого северного лета, для успешного завершения всех фаз годового цикла, приуроченных к гнездовой части ареала (размножения, линьки и миграции), выработался ряд особенностей годового цикла, имеющих адаптивное значение. Суть их сводится к следующему: во-первых, к сокращению и частичному совмещению смежных фаз годового цикла или значительному уменьшению межфазовых промежутков, например, синхронизации сроков размножения и линьки у большинства особей в популяции; регулярному, но не облигатному, совмещению частью особей гнездования и линьки, линьки и осенней миграции; во-вторых, к увеличению темпов некоторых стадий онтогенеза, в частности, роста и развития птенцов и постювенальной линьки; в-третьих, к редукции или переносу целых фаз годового цикла на постмиграционный период (постювенальная и послебрачная линька у таловки и зеленой пеночки); в-четвертых, к выпадению отдельных стадий из стереотипа поведения, как это имеет место в предбрачный период у веснички и теньковки (Лапшин, 1979, 1982, 1986, 1987, 1991б, 1995, 2000; Lapshin, 1982, 1985, 2000).

Основными стратегическими чертами биологии исследуемых видов являются, с одной сторон - стремление максимально реализовать репродуктивные возможности в условиях сравнительно короткого северного лета, чему способствует продолжительный сезон половой активности самцов, но прежде всего самок, которые могут в одиночку воспитать повторный или второй выводок. Следствием продолжительного периода половой активности самок является сравнительно растянутый период откладки яиц, известный для многих видов перелетных воробьиных птиц наших широт (это, возможно, обусловлено тем, что самки могут достаточно длительное время сохранять в своих половых путях жизнеспособные сперматозоиды; подобное явление установлено у ряда видов птиц); способность к повторному, а у теньковки - к бициклическому размножению. Вместе с факультативной полигинией, часто встречающейся у всех наших пеночек и ряда других воробьиных птиц, относительно большой кладкой и высоким уровнем выживаемости потомства в гнездовой период, выше перечисленные особенности обеспечивают поддержание стабильно высокого уровня видовой численности (весничка). С другой стороны - синхронизация индивидуальных годовых циклов у особей внутри популяции позволяет им дружно и в опти-

мальное время покинуть район размножения и рождения, освободив место для пролетных представителей вида. Это, вероятно, имеет глобальный биологический смысл, т.к. позволяет более рационально использовать условия среды обитания (кормовые, защитные, миграционные пути и т.д.). Синхронизация сроков линьки и осенней миграции имеет первостепенное значение, прежде всего, для птиц-первогодков, которые с этого времени становятся основным ядром и продуктивным резервом будущего гнездового населения, т.к. именно они играют ведущую роль в поддержании стабильной численности в гнездовой период у видов с короткой индивидуальной жизнью большинства особей, свойственной многим видам воробьиных птиц (Лапшин, 1982, 1983, 1987, 1995).

Сокращение и частичное совмещение последовательных фаз годового цикла и увеличение его напряженности могут рассматриваться как специфические особенности биологии видов, обитающих в условиях короткого периода, благоприятного для жизни.

ВЫВОДЫ

1. Средние плотности гнездового населения пеночек (пар/км²), определенные в оптимальных биотопах темнохвойной тайги следующие: теньковки - 12,6, веснички - 111,6, трешотки - 8,1, зеленой пеночки - 19,8, что существенно, порой в несколько раз, ниже, чем в основной части ареалов изучаемых видов.

2. Период пребывания видов на исследуемой территории значительно короче, чем в основной части ареала. Он составляет для африканских мигрантов (теньковки веснички и трешотки) в среднем 119-171 день, а для мигрантов из юго-восточной Азии (зеленой пеночки и таловки) - максимально 60- 89 дней.

3. Виды, обитающие близ северной границы ареала и не имеющие полной линьки в гнездовой области (трешотки, таловки и зеленые пеночки), сразу после завершения размножения окончательно покидают район гнездования. У них значительная часть самцов остается холостыми из-за отсутствия самок и в летние месяцы «бродяжничают» в поисках партнера для гнездования в пределах района исследований, покидая его в конце июля – в августе. Осенняя миграция у них не выражена, т.к. приток мигрантов из более северных областей полностью отсутствует. Эта особенность в годовом цикле присуща всем видам перелетных воробьиных птиц, обитающим на пределе гнездового ареала.

4. Весенняя миграция проходит поэтапно. Ее открывают в начале I-й декады апреля теньковки. Она продолжается в течение всего апреля и мая (веснички, трешотки, затем — зеленые пеночки); с I-й по III-ю декады июня идет пролет таловок, которые и завершают миграцию. В отдельные годы пролет «африканских мигрантов» затягивается до середины июня (поздняя весна 1974 года) или же полностью заканчивается уже в конце мая (ранняя весна 1975 года) и обычно составляет 34—40 дней.

5. Выявлена четкая закономерность: чем позднее прилетает вид в гнездовую область, тем меньше интервал между прилетом самцов и самок. Минимальный интервал между датами прилета птиц противоположного пола у зеленой пеночки — в среднем 2,8, максимальный у теньковки — в среднем 11,7 суток.

6. Предгнездовый период (от появления первых местных птиц до начала откладки яиц) у самцов веснички (близко к тому и у теньковки) составляет 18—24, в среднем 20 дней, а у самок — 5—15, в среднем 10 дней. У трешотки, а особенно у поздно прилетающих зеленой пеночки и таловки, промежуток времени между прилетом и началом гнездования в значительной степени определяется вероятностью встречи полов. Этот интервал бывает либо очень коротким, когда самцы и самки прилетают практически одновременно (зеленая пеночка и таловка), либо растягивается на неопределенное время (все три вида).

7. В исследуемом регионе период откладки яиц значительно короче, чем в основной части ареала. Так, у веснички он вдвое меньше, чем в Англии; у теньковки откладка яиц начинается на 25 дней позднее, чем в Швейцарии и Германии и на 15 дней, чем в Польше и Литве; у трешотки различия средних дат гнездования между Польшей и Карелией составляет более 2,5 недель. Крайние даты откладки яиц у пеночек в нашем регионе следующие: у теньковки — 12.05 — 18.07; у веснички — 17.05 — 14.07, у трешотки — 19.05 — 13.07, у зеленой пеночки — 30.05 — 12.07. В разные годы период откладки яиц продолжается: у теньковки 38-59, в среднем 47 дней; у веснички — 22-52, в среднем 38 дней; у трешотки — 22 — 43, в среднем 32 дня; у зеленой пеночки — 11— 37, в среднем 22 дня.

8. Соответственно датам откладки яиц, период выкармливания птенцов в гнездах пеночек значительно короче, чем в южных и юго-западных частях их ареалов. Он продолжается с конца 3-й декады мая до конца 3-й пятидневки августа, но у каждого вида имеют место годовые вариации его продолжительности.

9. Сравнимые материалы по периоду линьки для большинства видов пеночек из других частей ареала либо отсутствуют, либо весьма фрагментарны. Тем не менее, выяснено, что сезон линьки у молодых и взрослых особей веснички и теньковки, обитающих в таежной зоне Северо-запада России, короче, чем в юго-западных (Западная и Центральная Европа) и продолжительнее, чем в северо-восточных (Полярный Урал) частях ареала. В Приладожье линные молодые особи отмечаются с I-й (веснички) – 4-й (теньковки) пятидневок июля до конца I-й (веснички) – III-й (теньковки) декад октября (время полного исчезновения вида из региона). Местные веснички с точно известными датами вылупления, только что приступившие к смене оперения (1-я стадия), в разные годы отлавливаются в течение 12-56, в среднем - 28 дней, в период с 6.07 по 31.08. Линяющие взрослые птицы регистрируются с 3-й (веснички самцы и самки) пятидневок июня – середины II-й декады июля (теньковки) до конца сентября – I-й декады октября (время полного исчезновения этих видов из региона). Местные особи веснички (самцы и самки), только что приступившие к смене оперения (1—2-я стадия) отмечаются с 16.06, такие птицы среди самцов встречаются до I-й, а среди самок - до II-й декады августа. Период вступления в линьку у взрослых весничек растягивается на 55—65 дней.

10. Молодые веснички начинают перемещаться со 2-4-й, в некоторые годы - с I-й пятидневок июля, с пиками в I, II и III-й декадах августа. При этом основная масса местных особей покидает районы рождения в III -й декаде июля - I-й декаде августа. Миграция заканчивается в 3-й пятидневке октября. У молодых теньковок послегнездовые перемещения начинаются с I-й декады июля (птенцы 1-го выводка), пик миграции приходится на II-ю декаду сентября, последние особи отмечены в последней декаде октября. У взрослых птиц всех видов осенняя миграция (по данным отлова стационарными ловушками) выражена слабо. Миграция взрослых весничек начинается в I-й декаде августа, максимум численности - во II-й и III-й декадах августа, заканчивается пролет в I-й декаде октября. У теньковки наиболее интенсивное перемещение отмечается только во II-III-й декадах сентября. Взрослые трешотки и зеленые пеночки полностью исчезают из восточного Приладожья к концу II-й декады августа. Сколь-нибудь существенных различий в сроках миграции птиц разного пола ни у одного из видов не выявлено.

11. Для успешного завершения размножения, линьки и миграции в условиях сравнительно сурового и короткого северного лета годовые циклы у пеночек, как и у большинства дальних мигрантов таежной зоны северо-западной России, имеют ряд особенностей, имеющих адаптив-

ное значение. Это: сокращение и частичное совмещение смежных фаз годового цикла или значительное уменьшение межфазовых промежутков (например, синхронизации сроков размножения и линьки у большинства особей в популяции, совмещение гнездования и линьки, линьки и миграции); увеличение темпов некоторых стадий онтогенеза (рост и развитие птенцов, линька); редукция или перенос целых фаз годового цикла на постмиграционный период (постювенальная и послебрачная линька у таловки и зеленой пеночки); 4) выпадение отдельных стадий из стереотипа поведения.

12. Основными стратегическими чертами биологии изучаемых видов являются: а) стремление максимально реализовать репродуктивные возможности в условиях короткого северного лета (продолжительный период половой активности и, соответственно, растянутый период откладки яиц, способность к повторному, а у теньковки - бициклическому размножению, факультативная полигиния, высокая успешность гнездования), что важно для поддержания численности; в) синхронизация индивидуальных годовых циклов у особей внутри популяции. Синхронизация индивидуальных сроков линьки и миграции у молодых птиц позволяет им в оптимальное для вида время покинуть район рождения, освободив место для представителей пролетных популяций. Это, вероятно, имеет глубокий биологический смысл, так как позволяет более рационально использовать условия среды (кормовые, защитные, миграционные пути и т. д.). Сокращение и частичное совмещение последовательных фаз годового цикла и увеличение его напряженности могут рассматриваться как специфические особенности биологии видов, обитающих в условиях короткого периода, благоприятного для жизни.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Лапшин Н.В. 1970. К вопросу о степени постоянства населения птиц острова Селькьямарьянсаари (Ладожское озеро) // Материалы VII Прибалтийской орнитологической конференции. Рига. Кн. 1. С.47-50.

2. Лапшин Н.В. 1975. К вопросу о полигинии у некоторых воробьиных птиц южной Карелии // XI Всесоюзная конференция молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. Москва. С. 168-169.

3. Лапшин Н.В. 1976. Биология гнездования пеночки-веснички в южной Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 28-38.
4. Лапшин Н.В. 1977. К методике прижизненного определения пола у пеночки-веснички // VII Всесоюзная орнитологическая конференция. Киев. Кн. 1. С. 269-270.
5. Лапшин Н.В. 1978а. Поведение пеночки-веснички в предгнездовой период // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 32-39.
6. Лапшин Н.В. 1978б. Весенняя миграция пеночки-веснички на Северо-Западе РСФСР // Вторая Всесоюзная конференция по миграциям птиц. Алма-Ата. Кн. 2. С. 85-86.
7. Лапшин Н.В. 1979а. Особенности биологии пеночки-веснички при обитании в высоких широтах // Адаптации животных и растительных организмов к условиям внешней среды. Петрозаводск. С. 127-128.
8. Лапшин Н.В. 1979б. Вылет птенцов из гнезд и послегнездовая жизнь выводка у пеночки-веснички // Экология гнездования птиц и методы ее изучения. Материалы Всесоюзной конференции молодых ученых. Самарканд. С. 127-128.
9. Лапшин Н.В. 1981а. Особенности территориального поведения веснички на Северо-западе РСФСР // Экология и охрана птиц. Тезисы докладов VIII Всесоюзной орнитологической конференции. Кишинев. С. 132.
10. Лапшин Н.В. 1981б. Соотношение циклов размножения и линьки у веснички на Северо-западе РСФСР // Тезисы докладов X Прибалтийской орнитологической конференции. Рига. Том 1. Том. 2. С. 89-91.
11. Лапшин Н.В. 1982а. Адаптивные особенности годового цикла веснички в условиях таежного Северо-Запада РСФСР. // XVIII Международный орнитологический конгресс. Тезисы докладов. Москва. С. 187.
12. Lapshin N.V. 1982b. Adaptive features of annual cycle of Willow Warbler (*Phylloscopus trochilus*) under conditions of North-Western USSR tajga area // XVIII Congressus Internationalis Omitologicus. Abstracts of symposia and poster presentations. Moscow. P. 234.
13. Лапшин Н.В. 1983а. Материалы по размножению четырех видов пеночек на севере Ленинградской области и в южной Карелии //

Тезисы докладов XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллин. С. 126-128.

14. Лапшин Н.В. 1983б. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 34-41.

15. Lapshin N.V. 1985. Adaptive features in the Willow Warbler's annual cycle (*Phylloscopus trochilus*) in the conditions of North-Western USSR taiga area // Acta XVIII Congressus Internationalis Ornithologici. Moscow. V. 2. P. 1133.

16. Лапшин Н.В. 1986а. Адаптивные особенности биологии веснички в условиях таежного Северо-Запада РСФСР // Тезисы докладов XI Всесоюзного симпозиума "Биологические проблемы Севера". Териология, орнитология, охрана природы. Якутск. С. 105-106.

17. Лапшин Н.В. 1986б. Половая, возрастная и сезонная изменчивость длины крыла у теньковки // Изучение птиц в СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов 1-го съезда Всесоюзного орнитологического общества и IX Всесоюзной орнитологической конференции. Ленинград. Часть 2. С. 10-11.

18. Лапшин Н.В. 1986в. Соотношение циклов размножения и линьки у пеночек рода *Phylloscopus* в Карелии // Экология наземных позвоночных Северо-Запада РСФСР. Петрозаводск. С. 26-35.

19. Лапшин Н.В. 1987. Годовой цикл (размножение, линька и миграции веснички (*Phylloscopus trochilus acredula*) и его адаптивные особенности в условиях таежного северо-запада РСФСР // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Ленинград. С. 34-52. (Труды Зоологического института АН СССР. Том. 163).

20. Лапшин Н.В. 1988а. О проблемах изучения перелетных воробьиных птиц в пределах их ареалов (на примере пеночки-веснички) // Материалы V Всесоюзного совещания. "Вид и его продуктивность в ареале". Вильнюс. С. 105-107.

21. Лапшин Н.В. 1988б. Послебрачная линька пеночки-веснички на Северо-западе СССР // Орнитология. Москва. Вып. 23. С. 100-110.

22. Лапшин Н.В. 1990а. Пеночка-весничка - *Phylloscopus trochilus* // Там же. С. 114-124.

23. Лапшин Н.В. 1990б. Пеночка-теньковка - *Phylloscopus collybita* // Там же. С. 124-128.

24. Лапшин Н.В. 1990в. Пеночка-трещотка - *Phylloscopus sibilatrix* // Там же. С. 128-133.

25. Лапшин Н.В. 1990г. Пеночка-таловка - *Phylloscopus borealis* // Там же. С. 133-135.
26. Лапшин Н.В. 1990д. Зеленая пеночка - *Phylloscopus trochiloides* // Там же. С. 135-137.
27. Лапшин Н.В. 1991а. Опыт использования "звуковой ловушки" при исследовании пеночек в южной Карелии // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции. Минск. Часть 2, кн. 2. С. 20-21.
28. Лапшин Н.В. 1991б. Осенняя миграция молодых пеночек-весничек *Phylloscopus trochilus* (L.) на северо-западе РСФСР // Экология наземных позвоночных. Петрозаводск. С. 24-40.
29. Лапшин Н.В. 1991в. Сезонные миграции пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) в европейской части СССР по данным кольцевания // Результаты кольцевания и мечения птиц: 1985. Москва. С. 42-57.
30. Лапшин Н.В. 1993. Продуктивность пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) в Карелии // Материалы VI Международного Совещания "Вид и его продуктивность в ареале". Санкт-Петербург. С. 106-107.
31. Лапшин Н.В. 1995а. Адаптивные особенности годовых циклов славковых птиц в условиях таежного северо-запада России (на примере р. *Phylloscopus*) // Экосистемы севера: структура, адаптации, устойчивость. Материалы общероссийского совещания. Москва. С. 193-203.
32. Лапшин Н.В. 1995в. Результаты гнездования четырех видов пеночек р. *Phylloscopus* в Карелии // Экология и охрана окружающей среды. Тезисы докладов 2-й Международной научно-практической конференции. Пермь. Часть IV. С. 98-99.
33. Лапшин Н.В. 1996а. Восточное Приладожье, как местообитание воробьиных птиц (на примере р. *Phylloscopus*) // Крупные озера Европы Ладожское и Онежское. Тезисы докладов Международной конференции. Петрозаводск. С. 145-146.
34. Лапшин Н.В. 1996в. Экология пеночек Карелии (годовые циклы, демография, адаптации) // 50 лет Карельскому научному центру Российской академии наук. Юбилейная научная конференция. Тезисы докладов. Петрозаводск. С. 53-55.
35. Лапшин Н.В. 1998. Определение пола у восточноевропейских пеночек рода *Phylloscopus* // Русский орнитологический журнал. Экспресс выпуск № 56. С. 3-8.

36. Лапшин Н.В. 2000а. Биология теньковки *Phylloscopus collybita* в Карелии // Русский орнитологический журнал. Экспресс-выпуск № 90. С. 3-27.

37. Lapshin N. V. 2000b. Biology of the Chiffchaff *Phylloscopus collybita* in the taiga zone of north-western Russia // *Avian Ecol. Behav.* 4, P. 1-30.

38. Лапшин Н.В. 2001а. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Материалы международной конфер. (XI Орнитологическая конфер.). Казань. Изд-во «Матбугат йорты»: 360-362.

39. Лапшин Н.В. 2001б. Особенности освоения островов Ладожского озера воробьиными птицами. Материалы Международной конфер. «Биоразнообразие Европейского Севера» (на русском и английском языках). Петрозаводск: 95-96, 268.

40. Lapshin N.V. 2001c. Ecology of the Greenish Warbler *Phylloscopus trochilus* (Sund.) in Karelia // *Avian Ecol. Behav.* 6, P. 70-71.

41. Лапшин Н.В., Большаков К.В., Резвый С.П. 1981. Весенняя миграция пеночки-веснички *Phylloscopus trochilus* L. Экология птиц Приладожья. Ленинград, С. 86-100 (Труды Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета, № 33).

42. Лапшин Н.В., Лапшина Л.В. 1981. Постэмбриональный рост и развитие веснички на Северо-западе РСФСР // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск. С. 38-49.

43. Лапшин Н.В., Рыжановский В.Н. 1988. Сроки и полнота послебрачной и постювенальной линек у пеночки-веснички в северной части ареала // Материалы V Всесоюзного совещания "Вид и его продуктивность в ареале". Вильнюс. С. 107-108).

44. Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. 1986. Адаптивные особенности годовых циклов воробьиных птиц в северо-западных зонах ареала // Изучение птиц в СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов 1-го съезда Всесоюзного орнитологического общества и IX Всесоюзной орнитологической конференции. Ленинград. Часть 1. С. 242-243.

45. Зимин В.Б., Артемьев А.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю. 1988. Адаптивные особенности годовых циклов птиц, обитающих у северных границ ареала // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера. Владивосток. С.60-67, 207-208.

46. Зимин В.Б., Лапшин Н.В. 1974. Совмещение сроков размножения и линьки у некоторых воробьиных птиц южной Карелии // Научная конференция биологов Карелии, посвященная 250-летию АН СССР. Петрозаводск. С. 21-23.

47. Зимин В.Б., Лапшин Н.В. 1975. Экологические русла расселения некоторых птиц в южной Карелии // Актуальные вопросы зоогеографии. Кишинев. С. 95-96.

48. Зимин В.Б., Лапшин Н.В. 1976. Результаты отлова и мечения птиц в гнездовой период // Материалы IX Прибалтийской орнитологической конференции. Вильнюс. С. 96-102.

49. Зимин В.Б., Лапшин Н.В. 1994. Кольцевание птиц в Карелии // Петрозаводск. С. 6-37.

50. Зимин В.Б., Лапшин Н.В., Артемьев А.В. 1983. Эффективность различных методов контроля возвратов птиц на место кольцевания // Тезисы докладов XI Прибалтийской орнитологической конференции. Таллинн. С.91-95.

51. Зимин В.Б., Сазонов С.В., Лапшин Н.В., Хохлова Т.Ю., Артемьев А.В., Анненков В.Г., Яковлева М.В. 1993. Орнитофауна Карелии. // Петрозаводск. 220 с.

52. Носков Г.А., Зимин В.Б., Резвый С.П., Рымкевич Т.А., Лапшин Н.В., Головань В.И. 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей // Экология птиц Приладожья. Ленинград, С. 3-86 (Труды Биологического научно-исследовательского института Ленинградского университета, № 33).

53. Одинцова Н.П., Лапшин Н.В., Силецкий В.В. 1981. Некоторые сравнительные этапы миграции пеночки-веснички на Куршской косе и побережье Ладожского озера // Тезисы докладов X Прибалтийской орнитологической конференции. Рига. Том 1. С.160-163.

54. Соколов Л.В., Лапшин Н.В., Резвый С.П. 1986. Территориальное поведение веснички на Куршской косе Балтийского моря и в юго-восточном Приладожье // Актуальные проблемы орнитологии. Москва. С. 190-206.

55. Zimin V.B., Lapshin N.V. 1997. History and results of bird ringing in Republic Karelia (Russia) // The Ring. № 19. P.193-196.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1

Сроки прилета пеночек в Карелию

Показатели	<i>Ph. collybita</i>		<i>Ph. trochilus</i>		<i>Ph. sibilatrix</i>		<i>Ph. trochiloides</i>		<i>Ph. borealis</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
n	19	15	22	15	21	16	16	5	26	2
M	24.апр	06.май	30.апр	09.май	05.май	12.май	21.май	29.май	17.июн	23.июн
δ	5,9	7,1	4,3	4,5	7,9	6,9	5,8	8,0	4,0	0
m	1,4	1,8	0,9	1,2	1,7	1,7	1,4	3,6	0,8	0
min	13.апр	27.апр	22.апр	29.апр	23.апр	27.апр	13.май	20.май	11.июн	
max	03.май	19.май	08.май	19.май	20.май	20.май	03.июн	06.июн	29.июн	

Таблица 2

Сроки оставления района рождения местными молодыми теньковками (по дате последней регистрации).*

Пол, возраст	Место отлова								
	Гумбарницы			Маячино			В целом		
	Lim	M $\pm$ m	n	Lim	M $\pm$ m	n	Lim	M $\pm$ m	n
самцы juv	24.07-8.10	8 $\pm$ 2,5 сент.	65	5.08-6.10	3 $\pm$ 3,0 сент.	33	24.07-8.10	6 $\pm$ 2,0 сен.	98
самки juv	31.07-3.10	3 $\pm$ 3,1 сент.	38	17.08-20.09	29 $\pm$ 3,2 авг.	14	31.07-3.10	1 $\pm$ 2,4 авг.	56
pull	-	-	-	-	-	-	22.07-17.09	16 $\pm$ 3,0 авг.	31
самцы pull+juv	24.07-8.10	6 $\pm$ 2,4 сент.	71	24.07-6.10	31 $\pm$ 2,8 авг.	41	24.07-8.10	4 $\pm$ 1,9 сент.	112
самки pull+juv	31.07-3.10	2 $\pm$ 2,8 сент.	42	22.07-20.09	17 $\pm$ 3,3 авг.	27	22.07-3.10	27 $\pm$ 2,3 авг.	71

* Местными птицами считались: 1) птенцы, окольцованные в гнездах, 2) молодые птицы с еще не полностью доросшими маховыми перьями, 3) молодые особи, помеченные в районе исследований и давшие возврат в последующие годы, 4) молодые птицы, отловленные на месте кольцевания в том же году через 5 и более дней. Среди особей 3 и 4 групп, возможно, присутствует некоторое число иммигрантов.

Таблица 3

Плотность гнездования пеночек р. *Phylloscopus* на стационаре "Маячино" за 1979-2000 гг., пар/км²

Показатели	<i>Ph. collybita</i>	<i>Ph. trochilus</i>	<i>Ph. sibilatrix</i>	<i>Ph. trochiloides</i>
М	12,6	111,6	8,1	19,8
m	1,4	5,4	1,2	2,4
б	6,5	24,9	8,8	11,1
CV	51,9	22,3	109,5	55,9
max	28	176	32	56
min	4	64	0	8

Таблица 4

Характеристика сроков начала размножение пеночки-веснички в разных точках, разобщенных по широте *

Показатели	Гумбарницы 60° 41' с.ш	Маячино 60° 46'	Педасельга 61° 30' с.ш.	Северо-Запад России
Период, в течение которого приступают к откладке яиц 75% особей	23 мая – 9 июня	17 мая – 9 июня	25 мая – 10 июня	17 мая – 10 июня
Лет наблюдений	6	22	6	37
Число гнезд	84	497	178	831
М	2 июня	1 июня	3 июня	2 июня
δ	4,04	4,39	4,39	4,70
m	0,44	0,20	0,37	0,16
Cv	12,38	13,55	14,76	14,19

* Примечания: данные рассчитаны для 75% размножающихся пар – это практически все особи данной гнездовой группировки, приступающие к выведению птенцов первый раз в текущем году.

Различия средних дат начала гнездования между Гумбарницами и Педасельгой недостоверны, а между Маячино и Педасельгой, Маячино и Гумбарницами достоверны соответственно при $P < 0,001$ и $P < 0,05$.

Таблица 5

Характеристика сезона гнездования веснички в Маячино за 1979-2000 гг.: А - дата начала размножения (по датам откладки 1-го яйца в самых ранних гнездах); В - даты окончания размножения (по датам откладки 1-го яйца в самых последних гнездах); С - средняя дата начала размножения для 75% особей (С); период (в сутках), в течение которого приступают к размножению 75% особей (D).

Показатели	А	В	С	D
М	27 мая	03 июля	01 июня	14
δ	4,31	7,15	4,39	5,13
m	0,92	1,56	0,20	1,09
Cv	16,25	11,12	13,55	36,85
min	17 мая 1989 г.	21 июня 1982 г.	17 мая	6 (1997 г.)
max	04 июня 1997 г.	14 июля 1999 г.	9 июня	24 (1989 г.)

Таблица 6

Величина полной кладки у четырех видов пеночек рода *Phylloscopus* на Северо-западе России и ее сезонная изменчивость

Период откладки яиц	<i>Ph. collybita</i>		<i>Ph. trochilus</i>		<i>Ph. trochiloides</i>		<i>Ph. sibilatrix</i>	
	n	M $\pm$ m	n	M $\pm$ m	n	M $\pm$ m	n	M $\pm$ m
16-20.05	13	6.00 $\pm$ 0.00	2	7.00 $\pm$ 0.00	-	-	1	7.00 $\pm$ 0.00
21-25.05	19	5.84 $\pm$ 0.12	33	6.67 $\pm$ 0.08	-	-	6	6.00 $\pm$ 0.00
26-31.05	30	5.67 $\pm$ 0.11	224	6.48 $\pm$ 0.05	2	6.50 $\pm$ 0.71	29	5.90 $\pm$ 0.10
1-5.06	23	5.96 $\pm$ 0.04	323	6.24 $\pm$ 0.04	25	6.16 $\pm$ 0.09	20	5.70 $\pm$ 0.18
6-10.06	9	5.89 $\pm$ 0.11	204	6.04 $\pm$ 0.05	41	5.93 $\pm$ 0.06	22	5.73 $\pm$ 0.15
11-15.06	7	5.86 $\pm$ 0.14	84	5.76 $\pm$ 0.09	21	5.76 $\pm$ 0.12	10	5.40 $\pm$ 0.22
16-20.06	9	5.33 $\pm$ 0.17	38	5.37 $\pm$ 0.14	19	5.63 $\pm$ 0.11	14	4.93 $\pm$ 0.16
21-30.06	14	4.50 $\pm$ 0.17	64	4.89 $\pm$ 0.10	6	5.17 $\pm$ 0.17	24	4.58 $\pm$ 0.15
1-10.07	15	4.73 $\pm$ 0.12	26	4.62 $\pm$ 0.21	5	4.40 $\pm$ 0.24	9	4.67 $\pm$ 0.24
11-20.07	12	4.25 $\pm$ 0.18	6	4.57 $\pm$ 0.38	1	4.00 $\pm$ 0.00	1	4.00 $\pm$ 0.00
В целом	151	5.45 $\pm$ 0.06	1005	6.05 $\pm$ 0.03	120	5.79 $\pm$ 0.06	136	5.39 $\pm$ 0.07

Таблица 7

Величина выводка у веснички в юго-восточном Приладожье
(1979-1995 гг.) и его сезонная изменчивость*

Период	Величина выводка										Успеш- ных гнезд	M± m
	0	1	2	3	4	5	6	7	8			
16.05 – 25.05	2					3	9	10			22	6,32±0,15
26.05 – 31.05	20	2	2	1	3	12	37	29	1		87	5,91±0,14
01.06 – 05.06	18	8	4	10	9	25	72	35			163	5,42±0,12
06.06 – 10.06	12	1	4	3	9	8	36	11			72	5,38±0,17
11.06 – 15.06	7		1	1	5	6	10				23	5,00±0,24
16.06 – 20.06	1		1	2	5	5	8				21	4,81±0,26
21.06 - 20.07	10		1	5	9	4	2				21	4,05±0,22
В целом	70	11	13	22	40	63	174	85	1		409	5,44±0,07

* Примечания: в расчетах величины выводка не использованы гнезда, где произошло полное разорение

Таблица 8

Величина выводка у четырех видов пеночек рода *Phylloscopus* в юго-восточном Приладожье (1978-1999 гг.) *

Величина выводка										Успешных гнезд	М	m
0	1	2	3	4	5	6	7	8				
<i>Phylloscopus trochilus</i>												
105	13	25	28	54	100	236	121	2	579	5,43	0,06	
<i>Phylloscopus collybita</i>												
26	1	3	12	19	28	36			99	4,80	0,12	
<i>Phylloscopus sibilatrix</i>												
27	2	5	12	20	32	31	2		104	4,69	0,13	
<i>Phylloscopus trochiloides</i>												
16		1	3	7	30	59	6		106	5,57	0,09	

Таблица 9

Успешность размножения четырех видов пеночек рода *Phylloscopus* в
Приладожье

Показатели	<i>Ph. trochilus</i>	<i>Ph. collybita</i>	<i>Ph. sibilatrix</i>	<i>Ph. trochiloides</i>
Число исследованных гнезд	635	114	131	124
Число исследованных яиц	3906	622	712	710
Число вылупившихся птенцов	3656	549	657	678
Выживаемость в период насиживания, %	93,60±0,39	88,26±1,29	92,27±1,00	95,49±0,78
Число птенцов, покинувших гнездо	2958	432	500	592
Выживаемость в период выкармливания, %	80,91±0,65	78,69±1,75	76,10±2,77	87,32±1,28
Общая успешность гнездования, %	75,72±0,69	69,45±1,85	70,23±1,71	83,38±1,40

Таблица 10

**Причины гибели яиц и птенцов у четырех видов пеночек
рода *Phylloscopus* Приладожье**

Причины гибели	Количество погибших: яиц (птенцов), %			
	Весничка	Теньковка	Трешотка	Зеленая пеночка
Гибель яиц				
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	4,0	3,0	3,9	2,2
Раздавлены	0,4	0,6	0,6	0,1
Погибла самка	0,2		0,6	
Выкатилось из гнезда	0,7			0,4
Брошено после откладки в гнездо яйца кукушкой	0,1	1,8	1,1	
Брошено вследствие неудачно построенного гнезда		1,0		
Брошено вследствие беспокойства	0,3	1,9	1,5	
Разорено <i>Corvidae</i>		1,8		
Разорено <i>Sciurus vulgaris</i>		0,8		
Разорено прочими животными	0,5	0,8		1,8
ВСЕГО	6,2	11,7	7,7	4,5
Гибель птенцов				
Разорено гадюкой <i>Vipera berus</i>	8,8	9,8	7,0	1,0
Разорено <i>Mustellidae</i>	0,5	1,1		1,5
Разорено прочими хищниками	7,1	2,7	12,0	5,9
Погибли вследствие паразитирования личинок мух	0,2			0,6
Погибла самка	0,7	2,9	1,7	0,7
Погибли вследствие отставания в росте	1,6	4,7	3,2	2,1
Погибли вследствие разрушения основы для гнезда	0,2			
				0,9
ВСЕГО	19,1	21,2	23,9	12,7

Расчет гибели яиц и птенцов произведен от числа яиц, приведенных в таблице
10

Таблица 11

Состояние оперения взрослых пеночек, отловленных у гнезд

Вид	Самцы			Самки		
	Всего	Линяющие		Всего	Линяющие	
		Абс.	%		Абс.	%
Весничка	624	205	32,9	934	66	7,1
Теньковка	19	0	0	96	3	3,1
Трещотка	85	12	14,1	104	1	1,0
Таловка	3	3	100	3	2	66,7
Зеленая	65	42	64,6	105	51	48,6

Таблица 12

Состояние оперения у взрослых зеленых пеночек, обследовано особей
(из Лапшин, 1990д, с дополнениями)

Состояние оперения	Июнь	Июль			Август		Всего
	III	I	II	III	I	II	
С а м ц ы							
До линьки	6	17	-	-	-	-	23
Начало линьки	6	22	4	-	-	-	32
Середина линьки	-	2	3	2	1	1	9
После линьки	-	-	-	-	-	1*	1
С а м к и							
До линьки	17	33	4	-	-	-	54
Начало линьки	3	26	12	2	-	-	43
Середина линьки	-	-	-	4	-	1	5
Конец линьки					1	1	2
После линьки	-	-	-	-	-	1*	1

*Птицы, прошедшие линьку в неволе при естественном для юго-восточного Приладожья фотопериоде.