

УДК 591.545. 598.8

ПОСТЮВЕНАЛЬНАЯ ЛИНЬКА ЮРКА (*FRINGILLA MONTIFRINGILLA*, PASSERIFORMES, FRINGILLIDAE): ИССЛЕДОВАНИЕ В ЧЕТЫРЕХ ТОЧКАХ АРЕАЛА

© 2025 Т. А. Рымкевич^{a,*}, В. Н. Рыжановский^{b, **}, Е. В. Шутова^{c, ***}, Е. Г. Стрельников^{d, ****}

^aНижне-Свирский государственный природный заповедник, Лодейное поле, 187700 Россия

^bИнститут экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144 Россия

^cКандалакшский государственный природный заповедник, Кандалакша, 184042 Россия

^dЮганский государственный природный заповедник, Угут, 628458 Россия

* e-mail: tatianaryumkevich@mail.ru

** e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru

*** e-mail: shutovakand@gmail.com

**** e-mail: biostrele@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.06.2024

После доработки 02.12.2024

Принята к публикации 20.12.2024

Рассмотрена продолжительность линьки и ее отдельных этапов у молодых юрков, связь этих процессов с фотопериодом. Также проанализированы сроки и продолжительность сезонов линьки в разных точках ареала, выяснены факторы, определяющие эти показатели. Процесс линьки разделен на 7 стадий. Признаками стадий служат начало или окончание замены оперения на определенных участках перьевого покрова. Анализ результатов эксперимента выявил влияние фотопериодических условий на индивидуальную продолжительность линьки. При фотопериодах, соответствующих ранним срокам линьки, средняя ее продолжительность составила 62.0 сут, при условиях поздних сроков линьки – 52.3 сут. Показано, что продолжительность линьки уменьшается в результате уменьшения длительности ее начальных стадий. Данные повторных отловов в природе косвенно подтвердили результаты эксперимента. Обнаружена отрицательная связь между датой первой поимки и длительностью интервала между стадиями линьки 2 и 3, 3 и 4 у юрков, обследованных неоднократно. Сравнение продолжительности и сроков сезонов постювенальной линьки юрка в четырех точках ареала показало их большую географическую изменчивость. Продолжительность суммарного сезона увеличивается в ряду Нижнее Приобье (66°40' с.ш., 66°40' в.д.) – Прибеломорье (67°06' с.ш., 32°41' в.д.) – Среднее Приобье (59°58' с.ш., 74°22' в.д.) – Приладожье (60°41' с.ш., 32°57' в.д.) и составляет соответственно 39, 64, 92, 116 дней. Почти в том же порядке сроки этих сезонов достоверно сдвигаются от ранних к поздним. Медианными датами отлова линяющих птиц являются 24.08 в Нижнем Приобье, 28.08 в Прибеломорье, 1.09 в Приладожье и 10.09 в Среднем Приобье. При раннем начале сезона линьки в Приладожье (2.07) его окончание оказалось самым поздним (25.10), а продолжительность – в два раза больше продолжительности индивидуальной линьки. В Нижнем Приобье суммарный сезон линьки начался поздно (1.08), но закончился раньше, чем в остальных точках исследования (8.09), а его продолжительность была почти вдвое меньше индивидуальной длительности линьки. Анализ численности птиц с разными стадиями линьки и сопоставление сроков регистрации последовательных стадий в каждом месте исследований с длительностью межстадийных интервалов у линяющих особей позволили нам прийти к следующему выводу. В сезон постювенальной линьки в Нижнем Приобье обитают в основном местные юрки, у которых отмечаются начальные стадии смены оперения и которые улетают из этого субарктического района до начала интенсивной линьки. В исследованном районе Прибеломорья в сезон линьки преобладают птицы, появившиеся в результате послегнездовой (ювенальной) миграции. Здесь у них наблюдаются срединные стадии линьки. В Приладожье и Среднем Приобье регистрируются как местные птицы, так и юрки с удаленных территорий. Среди последних есть птицы, обитающие здесь во время срединных стадий, но преобладают особи, оперение которых находится на последних стадиях линьки и которые следуют транзитом во время осеннего пролета. Это и определяет большую продолжительность и более поздние сроки окончания сезонов линьки в Приладожье и Среднем Приобье.

Ключевые слова: продолжительность линьки, фотопериодический контроль, сезон линьки, географическая изменчивость

DOI: 10.31857/S0044513425020028, **EDN:** staozu

Перьевому покрову птиц необходимо периодическое обновление. Линька, во время которой происходит полная или частичная замена перьевого покрова, у большинства видов наступает один или два раза в году, обусловлена особым гормональным и физиологическим состоянием и занимает определенное место в годовом цикле сезонных явлений (Войткевич, 1962; Stresmann, Stresmann, 1966; Jenni, Winkler, 1994; Newton, 2009). Хотя линька, как размножение или миграция, требует больших энергетических затрат, она является наиболее пластичным процессом с точки зрения внутрисезонной и географической изменчивости. Изменения сроков и продолжительности линьки позволяют птицам подстраивать годовой цикл к местным условиям окружающей среды (Noskov et al., 1999). Несмотря на явный адаптивный характер изменчивости линьки, ее изучению уделяется гораздо меньше внимания, чем другим сезонным явлениям годового цикла, например репродуктивному периоду или периодам миграций. Особенно это касается линьки на первом году жизни.

У большинства воробыниных высоких и умеренных широт первая, постювенальная, линька молодых птиц частичная, без смены маховых перьев. Для регистрации частичной линьки нет общепринятой методики. Это в значительной степени объясняет относительно плохую изученность постювенальной линьки. Одним из способов регистрации частичной линьки является разделение ее на отдельные этапы – стадии линьки (Носков, Гагинская, 1972; Бурский, 2015). По методике Носкова и Гагинской, при частичной линьке ее стадии выделяются по времени вступления и выхода из нее отдельных участков оперения. Благодаря простоте методики, позволяющей при осмотре птицы быстро определить стадию процесса замены оперения, собран массовый материал по линьке воробыниных птиц в Приладожье (Рымкевич и др., 1990), в Нижнем и Среднем Приобье (Рыжановский, 1997; Стрельников, 2019), в Прибеломорье (Panov, 2011; Шутова, устное сообщение) и на других территориях. Накопленные многолетние данные дают возможность исследовать многие аспекты адаптивной изменчивости линьки у разных видов птиц, в том числе изменчивость ее сроков и продолжительности. Сопоставление этих данных с данными о миграционной подвижности во время линьки позволяет также ответить на вопрос: из местных или из птиц разных популяций формируется население вида в сезон линьки в той или иной точке ареала.

Объектом нашего исследования стала постювенальная линька юрка (*Fringilla montifringilla* Linnaeus 1758). Гнездовой ареал юрка простирается от Скандинавии до Камчатки, местами доходя на севере до 71-й, на юге до 52-й параллели. К настоящему



Рис. 1. Места исследований.

времени о постювенальной линьке юрка накоплены данные в четырех географически удаленных точках ареала (рис. 1). Из них стационар Октябрьский в Нижнем Приобье (СВ точка исследований) со стационаром Лувеньга в Прибеломорье (СЗ), как и стационар Нёгусыяхский в Среднем Приобье (ЮВ) с Ладожской орнитологической станцией (ЛОС) в Приладожье (ЮЗ), находятся на одной широте и удалены друг от друга на 1500 и 2200 км соответственно. В то же время точки СВ и ЮВ, а также СЗ и ЮЗ сходны по долготе и удалены друг от друга на расстояние порядка 700 км. Такое расположение районов исследования облегчает сравнение процессов линьки в природе для изучения пространственной изменчивости и особенностей сроков линьки на северном пределе ареала (на широте Полярного круга) по сравнению с более умеренными широтами. Результаты работы с юрком в низовьях р. Обь и фотопериодические эксперименты с первогодками этого вида частично опубликованы (Рыжановский, 1997, 2008, 2023). Показана зависимость процесса линьки нижнеобских юрков от фотопериодических условий содержания.

Основные задачи данного исследования – определить индивидуальную продолжительность смены оперения, в том числе отдельных этапов линьки, и связь этих показателей с фотопериодом; сроки и продолжительность сезонов линьки в разных точках гнездового ареала, а также факторы, влияющие на эти показатели.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе анализируются данные, полученные в природе и при лабораторном содержании птиц в разных фотопериодических условиях.

При обследовании оперения у линяющих птиц определяли стадию линьки как одну из восьми на стационаре Лувеньга и на ЛОС (Рымкевич и др.,

1990) и одну из семи на стационаре Октябрьский (Рыжановский, 2023). При выделении восьми стадий 1-я и 2-я из них соответствовали 1-й стадии при регистрации семи стадий. Последующие этапы имели, по существу, одни и те же признаки. Для удобства сопоставления данных, полученных в разных районах исследования, у птиц из Лувеньги и ЛОС две первые стадии были объединены в одну. На стационаре Нёгусьяхский линька оперения каждой особи была описана по методике, которая позволяла регистрировать доли старых, растущих перьев и новых перьев на каждом участке оперения (Рымкевич и др., 1987). По этим описаниям определялась одна из семи стадий.

Для анализа индивидуальной продолжительности линьки использовали данные повторных отловов в природе и результаты фотопериодического эксперимента. Для последнего юрки были взяты из гнезд в окрестностях стационара Октябрьский. Из птенцов, выкормленных с 10–14-дневного возраста, были сформированы 3 группы, содержащиеся в разных фотопериодических условиях (рис. 2). Юрки гр. 1 (вылупление 28.06–15.07, $n = 7$), длиннодневных фотопериодов (ДФП), до середины июля жили при естественном освещении. Долгота дня без учета сумерек сократилась к этому времени до 22 ч. До конца августа птицы находились в этих условиях, после чего продолжительность дня была сокращена до 17 часов и далее сокращалась на 30 мин один раз каждые пять дней. К концу эксперимента долгота дня у гр. 1 составляла 15.5 ч. Гр. 2 (вылупление 5–13.07, $n = 4$) содержалась в вольере при естественном световом дне 66.5° с.ш. (ЕФП). Долгота дня за время эксперимента сократилась с 24 до 12 ч. После того как в начале 3-й декады августа долгота дня достигла 16 ч, она ежедневно уменьшалась в среднем на 7.3 мин. Гр. 3, короткодневных фотопериодов (КФП), была

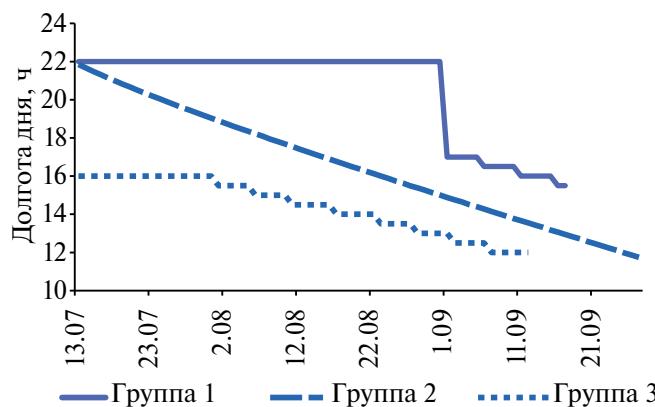


Рис. 2. Фотопериодические условия в трех экспериментальных группах.

сформирована в середине июля. Птицы этой группы (вылупление 27.06–4.07, $n = 7$) сразу были помещены в условия 16-часового дня и жили при этом ФП до начала августа. Далее долгота дня уменьшалась на 30 мин каждые 5 дней. Птицы всех трех групп содержались до 20 чисел сентября. У юрков в эксперименте, так же как у свободно живущих, регистрировали стадию линьки. Каждая особь была обследована во время линьки от 7 до 12 раз.

Для анализа длительности линьки и/или отдельных ее этапов как в природе, так и лабораторном эксперименте применили два методических приема. И у птиц, содержавшихся в лаборатории, и у тех птиц в природе, которые были обследованы во время линьки более двух раз, для определения индивидуальной длительности линьки и отдельной ее стадии использовали уравнение линейной регрессии (рис. 3). Подставляя в уравнение значения двух последовательных стадий, находили среднюю длительность отдельной стадии по разности календарных дат, соответствующих этим стадиям. Затем определяли общую длительность линьки, умножая найденное значение на общее количество стадий.

Регрессионный анализ не позволяет обнаружить различия в длительности разных этапов индивидуальной линьки, которые могут возникать при разных внешних условиях. Поэтому другим методическим приемом было использование межстадийного интервала линьки. Этот показатель дает возможность оценить длительность отдельных этапов линьки и выявить, за счет каких из них происходит изменение общей продолжительности смены оперения. За межстадийный интервал линьки мы принимали промежуток времени между регистраций двух ее смежных стадий. При неоднократных обследованиях линяющей птицы значение этого показателя варьирует от нуля до суммарной длительности двух стадий. При нормальном

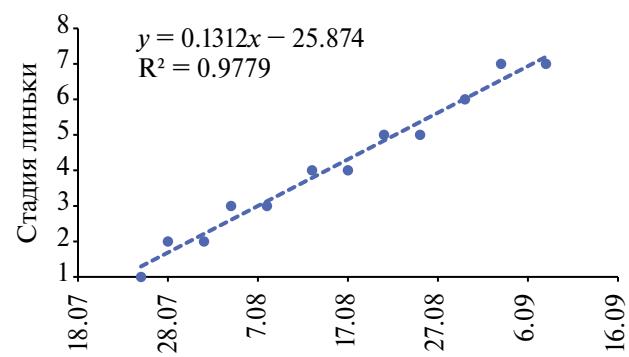


Рис. 3. Точечная диаграмма индивидуальной линьки с линейным трендом на примере одного из юрков экспериментальной группы короткодневных фото-периодов.

распределении в выборке среднее значение этого показателя будет интервалом между серединой одной стадии и серединой следующей за ней стадии. Сравнение межстадийных интервалов пар ст. 1 и 2, 2 и 3 и других пар смежных стадий использовали в эксперименте для сравнения длительности разных этапов линьки одной и той же группы и для сравнения длительности одного и того же этапа в разных группах. По природным данным с помощью межстадийного интервала анализировали связь между его длительностью и датой обследования первой из двух смежных стадий.

Под сезоном линьки понимали время, в течение которого в данном районе обитают линяющие птицы. Суммарным сезоном называли временной интервал, в течение которого линяющие птицы были зарегистрированы за все годы наблюдений. Кроме локально местных птиц, в исследуемом районе могут встречаться молодые юрки, приступившие к линьке и совершающие при этом послегнездовые перемещения (ювенальную миграцию), появившиеся и осевшие на время интенсивной смены оперения молодые особи, а также первогодки, завершающие линьку, но уже включившиеся в послепиночную миграцию к местам зимовки (терминология миграционных периодов по: Носков, 2016).

Термин “популяция” использовали применительно к птицам, появившимся на свет в одном и том же районе.

Статистический анализ данных выполняли в программе Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Индивидуальная продолжительность линьки. Длительность линьки и ее отдельной стадии, рассчитанные в трех экспериментальных группах по индивидуальным уравнениям линейной регрессии, представлены в табл. 1. В гр. 1 и 2 продолжительность линьки была статистически значимо большей, чем в гр. 3 ($p < 0.05$, t-тест). Птицы гр. 3 еще

в птенцовом возрасте были переведены на фотопериод (16С : 8Т), соответствующий самым поздним срокам рождения. Вместе с тем между гр. 1 и 2 значимых различий в продолжительности линьки не обнаружено ($p > 0.05$, t-тест). В гр. 1 линька проходила при сокращении дня с 24 до 15.5 ч, а в гр. 2 длина светового дня сокращалась с 24 до 12 ч.

Таким образом, общая длительность линьки была меньшей в экспериментальной группе 3. В этой группе фотопериодические условия имитировали условия, при которых у молодых юрков поздних выводков происходит смена оперения. Однако разница между средней длительностью линьки в этой группе, по сравнению с группами более длинного дня, составила лишь 10 сут, т.е. сокращение длительности всего процесса смены оперения не превышало 15%.

Для определения параметров линьки в природе по уравнению регрессии мы использовали только тех особей, которые были описаны во время линьки не менее 3 раз и коэффициент детерминации линейного уравнения, как и в эксперименте, был не меньше 0.9. Средняя продолжительность стадии составила 10.4 сут, а всей линьки – 72.9 сут (табл. 1). Различия в продолжительности линьки между природными и экспериментальными данными не были статистически значимыми (Манн–Уитни U-тест: $p > 0.05$). Вместе с тем большая величина стандартного отклонения свидетельствует о том, что при использовании уравнения линейной регрессии для оценки индивидуальной продолжительности линьки даже при наличии 3–5 повторных отловов возникает значительная случайная ошибка.

Длительность межстадийных интервалов линьки у особи. Чтобы выяснить, сокращение каких этапов линьки приводит к уменьшению общей длительности линьки, провели сравнение разных этапов в пределах каждой группы. Для этого по разности дат регистрации смежных стадий мы определили длительность межстадийных интервалов в каждой экспериментальной группе. Сравнивали только

Таблица 1. Продолжительность (D) отдельной стадии и всей линьки юрков по индивидуальным уравнениям линейной регрессии в экспериментальных условиях и в природе (неоднократные поимки)

Выборка	<i>n</i>	Условия	<i>R</i> ²	D стадии / D линьки (сут)	
				M	SD
Эксперимент					
Гр. 1	7	ДФП	0.94–0.98	9.4 / 65.9	1.89 / 13.23
Гр. 2	4	ЕФП	0.96–0.98	8.9 / 62.0	1.13 / 7.92
Гр. 3	7	КФП	0.94–0.98	7.5 / 52.3	0.54 / 3.81
Обследованные в природе	25	ЕФП	0.90–1.00	10.4 / 72.9	4.39 / 30.78

Примечания. *n* – количество особей. Здесь и в табл. 2 ДФП – длиннодневные фотопериоды, КФП – короткодневные фотопериоды, ЕФП – фотопериоды с естественно изменяющейся длиной дня.

Таблица 2. Временные интервалы (сут) между датами регистрации двух последовательных стадий линьки юрков в экспериментальных условиях и в природе (неоднократные поимки)

Межстадийный интервал	Группа 1 – ДФП			Группа 2 – ЕФП			Группа 3 – КФП			Отловы в природе		
	<i>n</i>	<i>M</i>	SD	<i>n</i>	<i>M</i>	SD	<i>n</i>	<i>M</i>	SD	<i>n</i>	<i>M</i>	SD
1_2	17	9.3	4.07	14	8.5	5.03	11	3.9	2.12	22	7.3	3.44
2_3	14	9.4	4.45	11	11.5	5.80	17	6.8	2.36	87	9.1	4.90
3_4	16	9.3	4.67	10	12.8	4.73	23	8.6	3.45	152	10.7	5.36
4_5	13	9.0	3.14	5	–	–	22	8.5	3.29	13	8.6	6.24
5_6	5	–	–	4	–	–	13	7.9	2.92	1	–	–
6_7	0	–	–	3	–	–	11	7.5	3.36	0	–	–

Примечания. *n* – количество значений межстадийных интервалов. *M* и SD определены при *n* ≥ 10 .

те интервалы, у которых было не меньше 10 значений (табл. 2). По критерию Смирнова–Колмогорова распределения временных интервалов значимо не отличались от нормального. Сравнить между собой длительность всех межстадийных интервалов удалось только у гр. 3. Временной интервал между стадиями 1 и 2 (межстадийный интервал 1_2) в среднем составлял 3.9 сут и был достоверно меньше всех остальных интервалов ($p < 0.01$ и $p < 0.001$; *t*-тест). Различия между остальными интервалами не были статистически значимыми. Для гр. 1 и 2 мы располагали достаточным количеством данных не для всех интервалов: в гр. 1 из-за того, что к концу эксперимента линька еще не завершилась, а в гр. 2 из-за небольшого количества особей (табл. 2). В гр. 1 все четыре интервала, доступные для сравнения, были практически одинаковой длительности. В гр. 2 средние значения интервалов различались на 1–4 сут. Однако различия не были статистически значимыми (*t*-тест: $p > 0.05$).

Таким образом, при длиннодневных фотопериодах выделенные нами этапы линьки оказались равновеликими, при короткодневных фотопериодах начальный этап был короче всех остальных этапов.

При сравнении одних и тех же межстадийных интервалов разных групп ни для одного интервала не обнаружено значимых различий между гр. 1 и 2. У гр. 1, по сравнению с гр. 3, значимо большими были межстадийные интервалы 1_2 ($p < 0.001$, *t*-тест) и 2_3 ($p < 0.05$, *t*-тест), у гр. 2 по сравнению с гр. 3 – интервалы 1_2 ($p < 0.01$, *t*-тест), 2_3 ($p < 0.01$, *t*-тест) и 3_4 ($p < 0.01$, *t*-тест). Эти различия подтверждают, что фотопериодическая реакция на короткодневные фотопериоды сокращает длительность начальных этапов линьки, обусловливая этим уменьшение общей ее продолжительности.

Благодаря большому количеству повторных отловов на стационаре Лувенъга, мы получили возможность проверить результаты эксперимента наблюдениями в природе. Для определения длительности межстадийных интервалов использовали все

временные интервалы между датами регистрации смежных стадий, в т.ч. у птиц, отловленных только два раза во время линьки. Достаточное для анализа количество данных имелось только для первых четырех межстадийных интервалов, т.к. с интервалом 5_6 была поймана только одна птица и полностью отсутствовали отловы юрков с интервалом 6_7 (табл. 2). Минимальную длительность имел межстадийный интервал 1_2, максимальную – интервал 3_4. Эти интервалы статистически значимо отличались своей длительностью ($p = 0.007$, Манн–Уитни *U*-тест). Различия позволяют предполагать, что хотя бы у части линяющих в приполярье юрков фотопериодическая реакция сокращает длительность начального этапа линьки.

Располагая относительно большим количеством данных для межстадийных интервалов 2_3 и 3_4, мы обнаружили обратную связь между датой первого обследования в этих парах и длительностью интервала (рис. 4). Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между датой регистрации ст. 2 и интервалом 2_3 был равен -0.38 ($p < 0.05$), а между датой регистрации ст. 3 и интервалом 3_4 был равен -0.29 ($p < 0.01$). Это означает, что у птиц, линяющих в более поздние календарные сроки, сокращается длительность стадий первой половины линьки.

Таким образом, сравнение межстадийных интервалов в эксперименте позволило выявить сокращение продолжительности начальных стадий линьки у молодых юрков под влиянием короткодневных фотопериодов. Оно также показало, что без стимулирующего влияния таких фотопериодических условий, по крайней мере, стадии первой половины линьки имеют наибольшую и одинаковую длительность.

Анализ связи длительности межстадийных интервалов с датой первого обследования, выполненный по данным повторных отловов в природе, косвенно подтверждает фотопериодический контроль постювенальной линьки юрка. В дополнение к данным эксперимента он показал, что вся первая

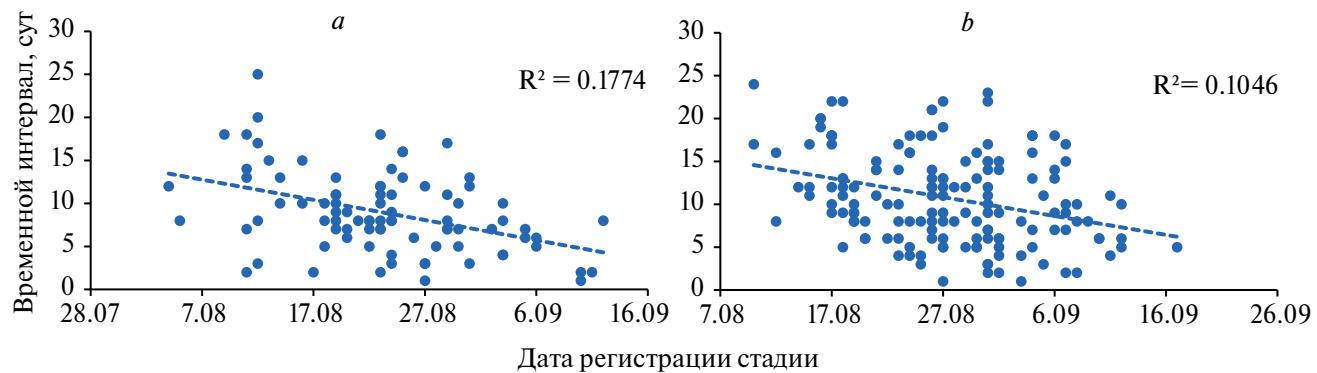


Рис. 4. Связь длительности временного интервала между регистрациями последовательных стадий линьки с датой первого из двух обследований, по данным повторных отловов на стационаре “Лувеньга”: *a* – стадии 2 и 3, *b* – стадии 3 и 4.

половина линьки находится под стимулирующим действием короткодневных фотoperиодов. Оно влечет за собой сокращение продолжительности всей линьки и ее окончание в более раннем возрасте.

Сезон линьки. В Нижнем Приобье молодые юрки отлавливались в небольшом числе. В 1977–1982 гг. было поймано всего 50 птиц. Из них 19 особей (43.7%) еще не приступили к линьке. Нелиняющие птицы были отловлены между 25.07 и 21.08. Доля линяющих юрков была незначительной до середины августа (рис. 5a). Линяющие птицы попадались в отловах между 1.08 и 8.09, на протяжении 39 дней. Медианной датой их поимок было 24.08. Заменяющие оперение птицы в основном находились на 1–4-й стадиях линьки. Юрков с 5-й и 6-й стадиями было крайне мало. Птицы с последней, 7-й стадией, как и перелинявшие, не отлавливались вовсе (рис. 6a). Юрки со ст. 1 были пойманы между 1.08 и 23.08, со ст. 2 – между 12.08 и 23.08, со ст. 3 – между 5.08 и 7.09, со ст. 4 – между 24.08 и 2.09, со ст. 5 – между 19.08 и 29.08, со ст. 6 – 8.09.

На стационаре Лувеньга в Прибеломорье линяющие юрки попадались в отловах с 28.07 по 29.09 – на протяжении 64 дней. Количество линяющих птиц, отловленных в конце июля и первой декаде августа, составило всего 3.0%, а в последней пятидневке сентября 2.1%. Пик численности линяющих птиц пришелся на последнюю пятидневку августа (рис. 5b). Медианная дата их отловов 28.08. Не начавшие линять птицы составили менее 1% среди отловленных. Их доля варьировалась по годам от 0 до 4.5%. Последние еще нелинившие особи в разные годы ловились между 31.07 и 28.08. Полностью перелинявших птиц было поймано лишь 2%. Их доля варьировалась по годам от 0 до 12.5%. Первые перелинявшие юрки появлялись в отловах между 22.08 и 19.09.

Среди линяющих юрков больше всего было птиц со ст. 4 (32%), а вместе со ст. 2 и ст. 3 они составили 75%. В это время у юрков идет обновление на большинстве участков первьевого покрова. Птицы, окольцованные на ст. 2–4, нередко отлавливались здесь же повторно. Из 7629 линяющих юрков 5% задержались на месте кольцевания не менее чем на 5 суток. Из них 76% было окольцовано в разгар линьки – со ст. 2 по ст. 4 включительно. Наименьшую долю в отловах составляли птицы со ст. 1, 5 и 6 (рис. 6b). Юрков со ст. 7 было больше, чем юрков с двумя предыдущими стадиями, но всего 11% из числа линяющих.

Сроки отлова линяющих юрков различались по годам. Медианная дата варьировалась в пределах 22 дней, от 19.08 до 9.09. Сроки сезонов линьки в 2010, 2011, 2020 и 2021 годах были самыми ранними. Эти годы достоверно отличались от 2009, 2013, 2015, 2016 (рис. 7; $p < 0.001$, Манн–Уитни U-тест).

В Прибеломорье сроки прохождения последовательных стадий линьки отличались друг от друга ($p < 0.01$, Манн–Уитни U-тест), за исключением ст. 5 и 6 ($p > 0.05$, Манн–Уитни U-тест). Интервал между медианами большинства из них не превышал 6 дней (табл. 3), а в среднем был равен 3.3 дня. Следовательно, он был значительно короче межстадийного интервала линьки у особи. Очевидно, в Лувеньге отлавливались не только местные линяющие птицы, но и существовал приток птиц с более продвинутой линькой, подлетающих сюда из других районов.

В Среднем Приобье линяющие молодые юрки зарегистрированы между 11.07 и 10.10 при том, что отлов на стационаре Нёгусыяхский начинался с первых чисел июля и в некоторые годы заканчивался в конце октября – начале ноября. Длительность суммарного сезона составила 92 дня. Пик численности линяющих птиц пришелся на 3-ю пятидневку сентября (рис. 5c), медианная

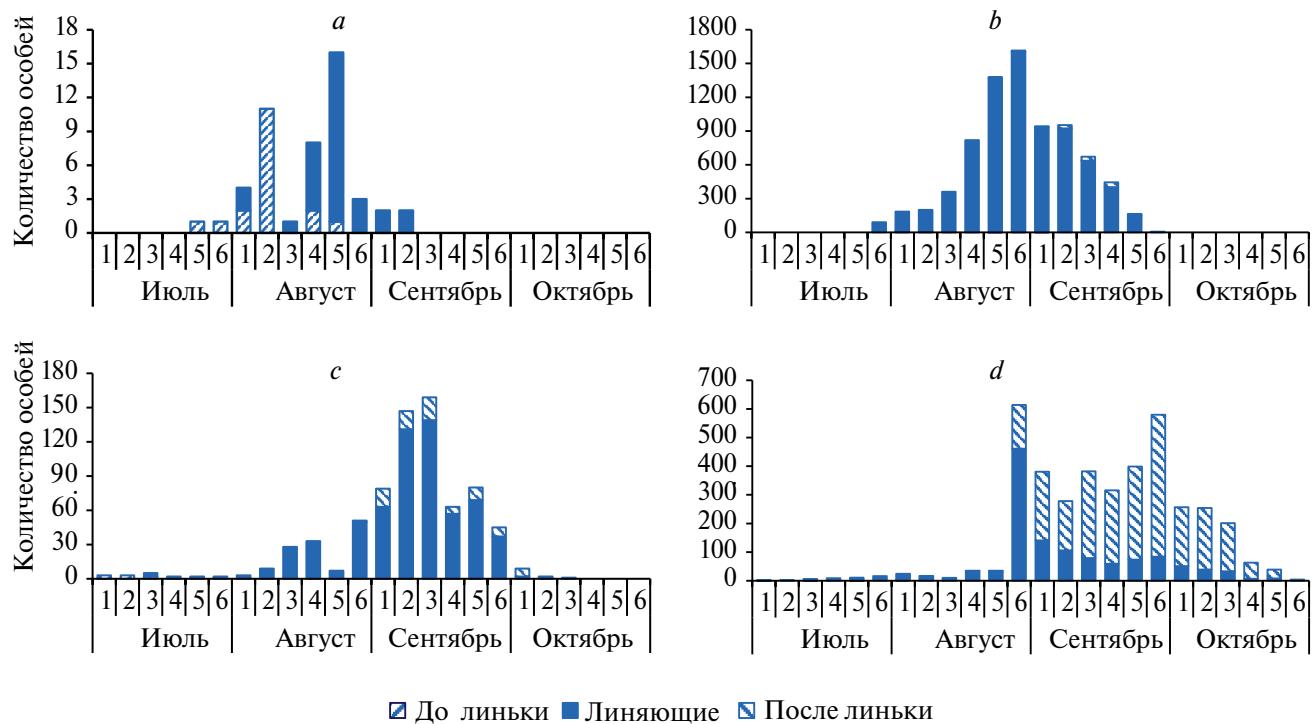


Рис. 5. Динамика численности юрков-первогодков в отловах по пятидневкам на разных территориях: *a* – Нижнее Приобье, *b* – Прибеломорье, *c* – Среднее Приобье, *d* – Приладожье.

дата суммарного сезона линьки – на 10.09. Поймано лишь 9 (1.2%) юрков, не приступивших к линьке. Все они были отловлены в течение июля. Полностью перелинявшие птицы составили 11.9%. Они регистрировались между 31.08 и 15.10. В отловах количество линяющих птиц постепенно возрастило от ст. 1 к ст. 4. Затем оно заметно уменьшилось от ст. 4 к ст. 5 и вновь стало увеличиваться к последней, 7-й стадии (рис. 6c). Среди линяющих юрков больше всего было птиц со ст. 7 (41.3%), а вместе со ст. 5 и 6 и перелинявшими, они составили 59% от всех пойманных. Юрки с начальными и срединными стадиями отлавливались до конца сентября. Птицы с последними тремя стадиями, вероятно уже включившиеся в послелиночную миграцию, ловились с середины августа. Статистически значимые различия в сроках выявлены лишь между стадиями 3 и 4, 4 и 5, 6 и 7 ($p < 0.05$, Манн–Уитни U-тест). Медианные даты регистрации последовательных стадий линьки представлены в табл. 3. Интервал между медианами ст. 3 и 4 оказался намного больше среднего межстадийного интервала этих стадий линьки у особи. Это позволяет предполагать, что юрки, пойманные на этих стадиях линьки, имеют разное происхождение.

На ЛОС отловы птиц ведутся ежедневно с весны по поздней осени. Первая линяющая птица в этот период была зарегистрирована 2.07,

последняя – 25.10. Длительность суммарного сезона составила 116 дней. Медианной датой было 1.09. Шесть не начавших линьку птиц было поймано между 1.07 и 4.08. Полностью перелинявшие юрки отлавливались с 20.08 (рис. 6d) и составили в отловах 67%. Наиболее поздняя поимка перелинявшей птицы пришлась на 29.10. Годы значительно различались между собой по количеству пойманных линяющих юрков, по первой и медианной дате отловов линяющих особей. Ежегодно на ЛОС отлавливали от 1 до 420 линяющих юрков. В годы, когда было поймано не менее 30 особей ($n = 9$), первый отлов варьировал между 10.07 и 29.08, медианская дата всех поимок – в пределах 30 дней, между 13.08 и 11.09. При этом сезоны линьки в 1989, 1994 и 1995 были достоверно более ранними, чем в 1991 и 2019 (рис. 8; $p < 0.001$, Манн–Уитни U-тест). Остальные различия между годами не были значимыми.

В Приладожье среди линяющих юрков больше всего было птиц со ст. 7 (44%; рис. 6d), на ст. 2–4 приходится только 25% поимок, на ст. 5 и 6 примерно столько же – 27%. Только в 18 из 34 лет исследований регистрировались юрки со ст. 1 и 2, которые, несомненно, появились на свет в Приладожье. У пойманных на ЛОС юрков выявлены различия между сроками прохождения ст. 2 и 3, а также ст. 6 и 7 ($p < 0.001$, Манн–Уитни U-тест). Медианные даты отловов на разных этапах линьки представлены

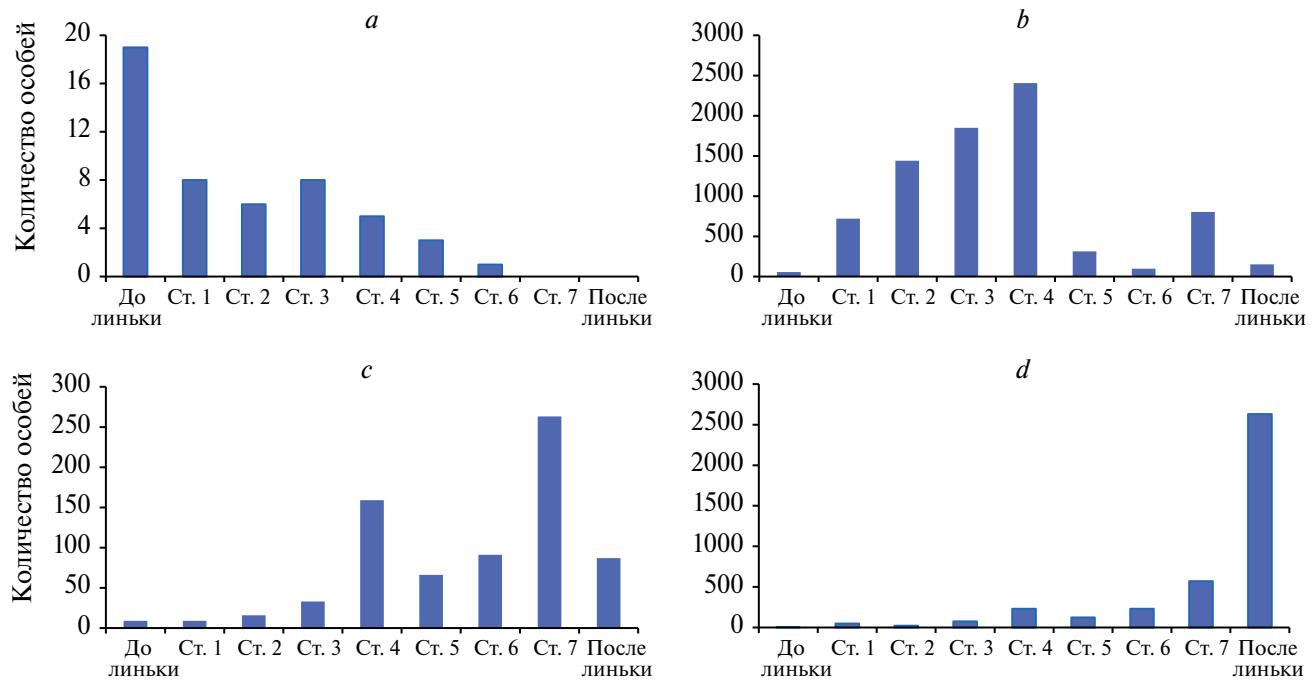


Рис. 6. Количество юрков-первогодков с разным состоянием оперения, отловленных на разных территориях: *a* – Нижнее Приобье, *b* – Прибеломорье, *c* – Среднее Приобье, *d* – Приладожье.

в табл. 3. Медианные даты стадий 1 и 2 совпадали. Разница в медианных датах последовательных стадий 3 и 4, 4 и 5, 5 и 6 не превышала 2 дней, т.е. была намного меньше средних межстадийных интервалов у особи. В то же время разница в медианных датах стадий 2 и 3, 6 и 7 была значительно больше межстадийных интервалов линьки у особи и составляла 29 и 12 дней соответственно. Все это свидетельствует о разном происхождении птиц, отлавливаемых в сезон линьки в Приладожье.

Сравнив между собой суммарные сезоны постювениальной линьки юрка в Нижнем Приобье

(СВ), Прибеломорье (СЗ), Среднем Приобье (ЮВ) и Приладожье (ЮЗ), мы получили следующие результаты. Сроки сезонов достоверно различались между всеми районами ($p < 0.001$, Манн–Уитни U-тест). Наиболее ранними они были в Нижнем Приобье ($Me = 24.08$), наиболее поздними в Приладожье ($Me = 1.09$) и Среднем Приобье ($Me = 10.09$). Прибеломорье ($Me = 28.08$) по срокам сезона линьки заняло промежуточное положение. Вместе с тем начало сезонов в Приладожье (2.07) и в Среднем Приобье (11.07) было значительно более ранним, чем в Прибеломорье (27.07) и в Нижнем Приобье (1.08).

Таблица 3. Сроки регистрации разных стадий линьки (Me) у юрков на разных территориях

Стадия линьки	Среднее Приобье		<i>p</i>	Прибеломорье		<i>p</i>	Приладожье	
	<i>n</i>	Me		<i>n</i>	Me		<i>n</i>	Me
1	7	26.07	0.012	720	20.08	0.000	49	31.07
2	16	13.08	0.000	1441	22.08	0.000	22	31.07
3	33	16.08	0.000	1850	27.08	0.880	76	29.08
4	159	4.09	0.828	2406	2.09	0.000	230	31.08
5	66	11.09	0.000	312	5.09	0.091	126	31.08
6	91	11.09	0.000	97	7.09	0.052	230	1.09
7	263	13.09	0.000	803	10.09	0.000	569	13.09

Примечания. *n* – количество особей. Значимость различий оценена по Манн–Уитни U-тесту. Статистически значимые различия выделены жирным шрифтом.

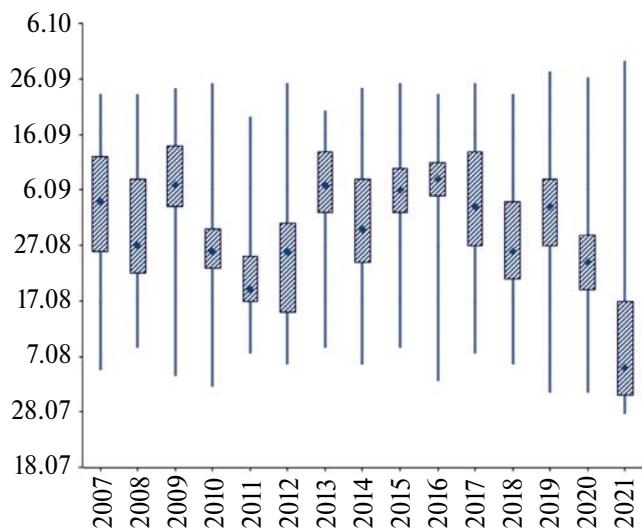


Рис. 7. Межгодовая изменчивость сроков сезона постювенальной линьки юрка в Прибеломорье. Здесь и на рис. 8 ромбом обозначена медиана, прямоугольником – интервал между 25 и 75%, линией – интервал между первой и последней датами.

Для выяснения, на каком этапе сезона линьки в Приладожье (ЮЗ) и Среднем Приобье (ЮВ), которые начинаются рано, становятся поздними, а поздние по срокам начала сезона в Прибеломорье (С3) и в Нижнем Приобье (СВ), напротив, становятся ранними, мы сравнили сроки каждой стадии линьки в разных районах наблюдений. Сезоны в Прибеломорье и Нижнем Приобье значительно не отличались сроками первых четырех стадий линьки. Из Нижнего Приобья молодые юрки исчезают после ст. 4. В результате сезон линьки здесь заканчивается в наиболее ранние сроки. На остальных территориях птицы регистрировались на всех 7 стадиях линьки. В Среднем Приобье при достоверно более ранних сроках первых трех стадий линьки, чем в Прибеломорье, сроки последующих этапов становились более поздними, начиная уже со ст. 5. В Приладожье также при более ранних сроках начальных этапов линьки смена оперения становилась более поздней, чем в Прибеломорье, только к последней стадии (табл. 3).

Для сравнения сроков сезонов линьки одних и тех же лет были выбраны годы, в которые было отловлено не менее 30 линяющих птиц: 4 года для стационара Лувенъга и ЛОС, 3 года для ЛОС и стационара Нёгусъяхский. В 2007, 2010, 2019 гг. в Приладожье на ЛОС сроки были более поздними, чем в Прибеломорье на стационаре Лувенъга ($p < 0.001$, Манн–Уитни U-тест), отличаясь медианами на 19, 6 и 3 дня соответственно. В 2016 г. различия между медианами составили 1 день и не были статистически

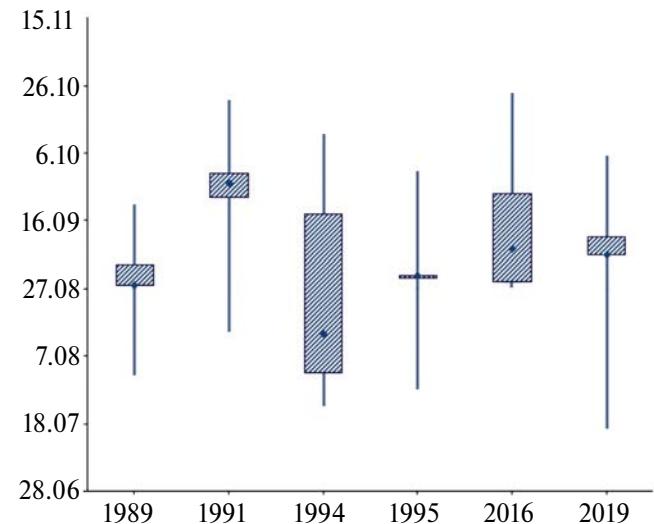


Рис. 8. Межгодовая изменчивость сроков сезона постювенальной линьки юрка в Приладожье (годы с числом пойманных линяющими птиц > 30).

значимыми. В Среднем Приобье на стационаре Нёгусъяхский сроки сезона линьки оказались более поздними, чем в Приладожье на ЛОС в 1989 и 1994 ($p < 0.001$, Манн–Уитни U-тест), отличаясь медианами на 11 и 35 дней соответственно. Однако в 1991 г. с тем же уровнем достоверности сезон линьки в Среднем Приобье был более ранним, чем в Приладожье, с разницей у медиан в 19 дней. Отчасти такой результат, несомненно, связан с различиями в прогрессе линьки пойманных птиц. Так, на ЛОС медианной стадией в 1991 г. была ст. 7, а в 1994 – ст. 3. Однако продвинутостью линьки в 1989 и 1991 гг., птицы, пойманные на ЛОС, не отличались от птиц, отловленных на стационаре Нёгусъяхский. Поэтому различия в сроках этих сезонов свидетельствует в пользу того, что птицы приступили к смене оперения в разные сроки и, очевидно, на разных территориях.

ОБСУЖДЕНИЕ

Продолжительность линьки и ее отдельных этапов у особи. Согласно результатам исследований, в том числе проведенным в 30-е годы прошлого столетия (Miyazaki, 1934; Ларионов, 1941; Носков, Силецкий, 1969; Gwinner et al., 1971), индивидуальная продолжительность осенней линьки у птиц при их содержании в разных экспериментальных условиях зависит от фотопериода – при коротких значениях светового дня продолжительность линьки сокращается. Адаптивное значение сокращения

продолжительности линьки птиц, начавших заменять оперение в поздние сроки, очевидно, так как позволяет таким особям мигрирующих видов вовремя приступить к отлету, а оседлых видов – подготовиться к зимовке. Анализ влияния фотопериода на постювенальную линьку, выполненный под руководством проф. Г.А. Носкова на 29 видах воробьиных птиц, продемонстрировал, что у птиц, населяющих умеренные широты, это влияние варьирует в больших пределах (Носков, 1977; Носков, Смирнов, 1986; Иовченко, Смирнов, 1987; Noskov et al., 1999, 2018; Филимонова, Стариков, 2006; Носков, Рымкевич, 2010; Савинич, 2015). Влияние минимально у дальних мигрантов, максимально у кочующих видов. Так, у перелетной садовой славки продолжительность линьки в среднем уменьшилась на 17 дней (30%) и у кочующего вида – чижка – сократилась в 2–3 раза. При этом было показано, что субарктические виды и популяции широко распространенных видов, населяющие Субарктику, в гораздо меньшей степени способны корректировать длительность линьки за счет фотопериодической реакции, поскольку этому препятствует длинный световой день на протяжении большей части послегнездового периода (Рыжановский, 1997, 2008, 2023). При большом числе доказательств фотопериодического контроля продолжительности линьки в экспериментальных условиях, свидетельств сокращения длительности линьки при более поздних календарных сроках и, соответственно, более коротком световом дне, по природным данным крайне мало.

Согласно данным, полученным нами в эксперименте, в группе короткодневных фотопериодов линька длилась достоверно меньше, чем в группе длиннодневных фотопериодов и группе естественного светового дня. Однако различия не превышали 10 сут (15%). Это подтвердило, что реакция на короткодневные фотопериоды сокращает продолжительность линьки у юрка, но, как и у многих обитателей Субарктики (Рыжановский, 1997), в относительно небольших пределах.

Используя межстадийный интервал (время между регистрацией одной стадии и регистрацией следующей за ней стадии), мы получили возможность сравнивать продолжительность последовательных этапов линьки как по экспериментальным, так и по природным данным. С помощью этого методического приема на основании экспериментальных данных удалось продемонстрировать, что при сокращении светового дня длительность линьки уменьшается за счет сокращения интервала, по крайней мере, между ст. 1 и 2, 2 и 3. По данным неоднократных обследований юрков в природе выявили достоверный тренд уменьшения интервала между ст. 2 и 3, 3 и 4 в зависимости от даты первого

из двух обследований. Таким образом, анализ данных, полученных в природе, показал, что продолжительность начальных этапов линьки зависит от календарных сроков их протекания и тем самым косвенно подтвердил наличие фотопериодического контроля продолжительности постювенальной линьки юрка. В свою очередь, это свидетельствует о существовании направленной индивидуальной изменчивости продолжительности линьки первогодков в сторону ее уменьшения при более поздних сроках начала.

Ранее, при изучении последовательности смены перьев во время постювенальной линьки у юрка было показано, что на протяжении первых четырех стадий в линьку продолжают вступать перья разных участков оперения, в том числе те, по которым определяется начало этих стадий (Рымкевич и др., 1990). Поэтому наблюдаемое сокращение продолжительности межстадийных интервалов свидетельствует о более дружном вхождении в линьку заменяющихся перьев. Синхронизация начала роста новых перьев для большинства видов является основным способом регуляции длительности линьки (там же).

Продолжительность и сроки сезонов линьки. Сравнение сезонов постювенальной линьки юрка в четырех точках ареала выявило целый ряд различий между ними. Продолжительность суммарного сезона увеличивается в ряду Нижнее Приобье (СВ в исследуемой части ареала) – Прибеломорье (С3) – Среднее Приобье (ЮВ) – Приладожье (ЮЗ). Она составила 39, 64, 92, 116 дней соответственно. Почти в том же порядке сроки этих сезонов достоверно сдвигаются от ранних к поздним. Медианными датами отлова линяющих птиц являются: 24.08 в Нижнем Приобье, 28.08 в Прибеломорье, 1.09 в Приладожье, 10.09 в Среднем Приобье. При раннем начале суммарного сезона линьки в Приладожье (2.07) его окончание оказалось самым поздним (25.10), а продолжительность – в два раза больше продолжительности индивидуальной линьки. В Нижнем Приобье, при позднем начале сезона (1.08), он заканчивается раньше, чем в остальных точках исследования (8.09), а его продолжительность почти вдвое меньше индивидуальной длительности линьки. Почему суммарный сезон в Нижнем Приобье значительно короче индивидуальной продолжительности? Почему при ранних сроках гнездования, которые наблюдаются в Приладожье или в Среднем Приобье, сроки сезонов линьки оказываются здесь самыми поздними? Ответить на эти вопросы удается только с учетом положения районов исследований в гнездовой части ареала, биотопических особенностей точек исследования, характера миграционного поведения

и соотношения численности птиц на разных стадиях линьки.

Во всех исследованных районах юрки гнездятся. В Прибеломорье и Среднем Приобье они достаточно многочисленны на гнездовании в лесных таежных биотопах. В Приладожье птицы этого вида встречаются на гнездовании в небольшом числе и, по-видимому, не ежегодно (Мальчевский, Пукинский, 1983; Носков и др., 2020). В Нижнем Приобье юрк также относительно малочислен в репродуктивный период, поскольку проникает в лесотундру и имеет высокую плотность гнездования только по облесенным долинам рек (Рыжановский, 2023). Линька молодых начинается в раннем возрасте (22–26 сут), когда птицы еще в выводке или приступают к кочевкам (Рыжановский, 1997, 2023) – первой в годовом цикле миграции, ювенальной. Поэтому птицы в начале линьки – это заведомо местные юрки.

В Нижнем Приобье молодые юрки почти не отлавливаются в послегнездовое время, а те, что ловятся, имеют начальные и в меньшей степени срединные стадии линьки. Резкое сокращение численности молодых юрков в послегнездовое время в Субарктике и значительное ее увеличение в северо-таежной зоне указывают на то, что молодые этого вида, став самостоятельными, отлетают из лесотундры в северную тайгу (Рогачева и др., 1983; Рыжановский, 2023). Таким образом, сезон постювенальной линьки в Нижнем Приобье формируется за счет начальных стадий смены оперения юрков, родившихся в Нижнем Приобье. Это и обуславливает наиболее ранние сроки сезона и минимальную его продолжительность, несмотря на относительно поздние сроки гнездования взрослых.

В таежной зоне Прибеломорья в послегнездовое время юрки концентрируются вокруг небольших поселков, окруженных огородами, где, питаясь семенами сорных растений, они находят обильные источники корма. Здесь в отловах преобладают птицы со ст. 2–4. Концентрация таких птиц и большое число их повторных отловов свидетельствуют о том, что в этот район исследований молодые юрки прилетают в основном с других территорий и обитают здесь во время интенсивной смены оперения. Практически полное отсутствие птиц на ст. 5 и 6 указывает на то, что птицы на этом этапе линьки уже включаются в осеннюю миграцию. Явно пролетные юрки, с 7-й стадией линьки, составляют только десятую часть от линяющих. Сезон линьки в Прибеломорье формируют в основном птицы, появившиеся в результате ювенальной миграции и осевшие на линьку. Поэтому он более поздний, чем в Нижнем Приобье.

В Среднем Приобье в начале сезона отлавливались юрки либо из выводков, родившиеся вблизи стационара (без линьки и в начале линьки), либо только что ставшие самостоятельными (начало линьки). Их доля

среди всех пойманных птиц крайне мала. Количество птиц, включившихся в ювенальную миграцию, постепенно возрастает от ст. 2 к ст. 4. Полное отсутствие повторных отловов этих юрков, по-видимому, связано с тем, что лесные биотопы в таежной зоне мало пригодны для длительной остановки на время интенсивной линьки и птицы продолжают перемещаться. Во время осенней миграции (птицы со ст. 5–7) линяющих юрков вдвое больше, чем во время ювенальной миграции. Это и определяет поздние сроки сезона линьки в Среднем Приобье. Большая продолжительность сезона линьки, чем на двух предыдущих территориях, определяется наличием в отловах как линяющих местных птиц (ст. 1), так и пролетных с удаленными территорий (ст. 7).

В Приладожье юрки с началом линьки встречаются раньше, чем в остальных точках. Это вполне согласуется с более ранними приходом весны и началом гнездования вида. Поскольку в Приладожье юрки гнездятся в небольшом числе и не ежегодно, доля молодых птиц, пойманных в первой половине линьки, в отловах невелика. Во время осеннего пролета, напротив, когда наравне с перелинявшими летят птицы, почти закончившие смену оперения (ст. 7), юрки наиболее многочисленны, и это делает приладожский сезон постювенальной линьки наиболее поздним. Большая, чем в Среднем Приобье, продолжительность суммарного сезона линьки объясняется более ранним рождением молодых в отдельные годы.

Таким образом, сезон линьки в большинстве случаев формируют птицы, родившиеся в разных районах, в том числе местные, с начальными стадиями линьки, и пролетные, завершающие смену оперения. Остается открытым вопрос, кем являются птицы на срединных стадиях, которые отлавливаются как транзитные, закачивающие ювенальную миграцию, или как постоянные обитатели во время интенсивной смены перьевого покрова. Во всех точках исследований, кроме Нижнего Приобья, происходило увеличение количества линяющих птиц от ст. 2 к ст. 4. Отчасти это может быть связано с фотопериодическим контролем темпов линьки. Увеличение темпов линьки у птиц, родившихся позднее, приводит к большей синхронизации срединных и конечных стадий, по сравнению с начальными. Например, особи, приступившие в разные сроки к ст. 2, могут одновременно достичь ст. 4. Однако мы полагаем, что главной причиной наращивания в отловах количества птиц от ст. 2 к ст. 4 является приток птиц с разных территорий, различающихся сроками начала линьки. В пользу этого свидетельствует гораздо меньший интервал между медианами большинства последовательных стадий в сезоне линьки Прибеломорья (табл. 3), чем средняя длительность межстадийных интервалов этих же стадий индивидуальной линьки, выявленная там же по повторным отловам

(табл. 2). Подтверждением разного происхождения птиц со срединными стадиями линьки являются также гораздо большие интервалы между медианами ст. 2 и 3 в Приладожье, ст. 3 и 4 в Среднем Приобье (табл. 2, 3), чем межстадийные интервалы индивидуальной линьки.

Полученные нами данные по направленной внутрисезонной изменчивости индивидуальной продолжительности линьки и о неоднородной популяционной структуре населения птиц, которая может различаться в сезон линьки в разных точках ареала, несомненно, имеют практическое значение. В частности, методика Андерхилла и Чуккини (Underhill, Zucchini, 1988), которая становится все более популярной среди исследователей линьки, создана для определения индивидуальной продолжительности линьки, средней даты ее начала и изменчивости этой даты в популяции по совокупности разовых отловов линяющих птиц. Эта методика и ее расширенная модель (Boersch-Supan et al., 2024) основаны на допущениях, что для всех особей характерна одинаковая продолжительность линьки и что даты начала линьки имеют нормальное распределение. Ни то ни другое предположение не соответствует действительности в отношении постювенальной линьки. Продолжительность линьки сокращается у птиц, линяющих в поздние сроки, а распределение дат начала линьки вслед за распределением дат вылупления птенцов не будет нормальным, по крайней мере, у тех видов, у которых смена оперения, как у юрка, начинается в одном и том же возрасте. Но главное, на результат будет влиять состав линяющей группировки птиц. Предложенные модели предполагают однородную популяционную структуру вида в исследуемом районе. Как показали наши исследования, на одной территории могут линять птицы, появившиеся на свет в разных районах, которые имеют разные сроки линьки и встречаются на этой территории в разном количестве. Поэтому у мигрирующих видов, в том числе с кочующей формой миграционного поведения, к которым следует отнести и юрка, полученная в одном месте средняя дата начала постювенальной линьки, как правило, не является популяционной характеристикой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Реакция на короткодневные фотопериоды сокращает продолжительность постювенальной линьки у юрка, но в относительно небольших пределах. При сокращении светового дня длительность линьки уменьшается за счет сокращения начальных этапов линьки, о чем свидетельствуют данные фотопериодического эксперимента. Данные неоднократных отловов линяющих юрков в природе выявили сокращение длительности начальных этапов линьки при поздних календарных сроках смены оперения и тем

самым косвенно подтвердили наличие направленной адаптивной изменчивости индивидуальной продолжительности линьки юрка под влиянием фотопериодической реакции.

Сезон постювенальной линьки в Нижнем Приобье формируется преимущественно за счет особей с начальными стадиями смены оперения, которые родились в Нижнем Приобье. В сезон линьки в исследованном районе Прибеломорья в основном обитают птицы, переместившиеся сюда в результате ювенальной миграции для прохождения срединных стадий линьки. В Приладожье и Среднем Приобье присутствуют как местные птицы, только приступившие к линьке, так и птицы с удаленных территорий, которые обитают здесь при прохождении срединных стадий линьки или завершают смену оперения во время осеннего пролета. Присутствие в Приладожье и Среднем Приобье птиц как местных, так и с удаленных территорий делает сезоны линьки наиболее длительными, а преобладание особей, завершающих смену оперения, – наиболее поздними.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность всем коллегам и добровольным помощникам, которые принимали участие в сборе данных. Без их участия не могли бы быть получены многолетние непрерывные ряды данных, положенные в основу данного исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках госзаданий Института экологии растений и животных УрО РАН № 122021000096-7, заповедников “Нижне-Свирский” № 051-03-2024-136, “Кандалакшский” № 051-00006-24-03, “Юганский” № 051-00134-24-02.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Методы отлова, содержания птиц и протоколы фотопериодических экспериментов были одобрены Комиссией по биоэтике Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук (Протокол № 17 от 24.01.2025 г.).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы декларируют отсутствие конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурский О.В., 2015. Логистическая модель затрат организма в ходе послебрачной линьки птиц // Зоологический журнал. Т. 94. № 3. С. 544–599.
 Войткевич А.А., 1962. Перо птицы. М.: Изд-во Академии наук СССР. 288 с.

- Иовченко Н.П., Смирнов Е.Н., 1987. Постювенальная линька чижка и особенности ее фотопериодической регуляции // Исследования по фауне и экологии птиц Палеарктики. Л. С. 16–33. [Труды Зоол. ин-та АН СССР, 163].
- Ларионов В.Ф., 1941. Сокращение периода линьки птиц путем резкого изменения длительности дня // Доклады АН СССР. Т. 33. № 3. С. 227–229.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б., 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. Т. 2. 500 с.
- Носков Г.А., 1977. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*). Фотопериодическая регуляция и место в годовом цикле // Зоологический журнал. Т. 56. № 11. С. 1676–1686.
- Носков Г.А., 2016. Используемая терминология // Миграции птиц Северо-Запада России. Неворобынья. СПб.: Изд-во АНО ЛА Профессионал. С. 16–19.
- Носков Г.А., Гагинская А.Р., 1972. К методике описания состояния линьки у птиц // Сообщ. Прибалт. комиссии по изуч. мигр. птиц. № 7. Тарту. С. 154–163.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц // Успехи современной биологии. Т. 130. № 4. С. 346–359.
- Носков Г.А., Силецкий В.В., 1969. О фотопериодической регуляции сроков ювенильной линьки у некоторых воробынных птиц // Орнитология в СССР. Ч. 2. Ашхабад. С. 456–459.
- Носков Г.А., Смирнов Е.Н., 1986. Некоторые особенности фотопериодического контроля и полноты постювенальной линьки обыкновенной чечётки // Актуальные проблемы орнитологии. М. С. 69–75.
- Носков Г.А., Гагинская А.Р., Панов И.Н., Рымкевич Т.А., 2020. Вьюрок, или юрок *Fringilla montifringilla* // Миграции птиц Северо-Запада России. Воробынья. СПб.: Изд-во АНО ЛА Профессионал. С. 376–381.
- Рогачева Э.В., Равкин Е.С., Сыроечковский Е.Е., Кузнецов Е.А., 1983. Фауна и население птиц енисейской лесотундры // Животный мир енисейской лесотундры и природная зональность. М.: Наука. С. 14–47.
- Рыжановский В.Н., 1997. Экология послегнездового периода жизни воробынных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та. 282 с.
- Рыжановский В.Н., 2008. Роль фотопериодических условий в жизни воробынных птиц высоких широт // Зоологический журнал. Т. 87. № 6. С. 732–747.
- Рыжановский В.Н., 2023. Экология вьюрков *Fringilla montifringilla* L. на севере западной Сибири // Известия РАН. Сер. Биологическая. № 6. С. 706–715.
- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А. и др., 1990. Линька воробынных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во ЛГУ. 302 с.
- Рымкевич Т.А., Могильнер А.И., Носков Г.А., Яковлева Г.А., 1987. Новые показатели для характеристики линьки воробынных птиц // Зоологический журнал. Т. 66. № 3. С. 444–453.
- Савинич И.Б., 2015. Формирование оперения зарянки *Erythacus rubecula* на первом году жизни и фотопериодическая регуляция постювенальной линьки // Русский орнитологический журнал. Т. 24. № 1195. С. 3489–3494 [первое издание 1984].
- Стрельников Е.Г., 2019. Линька воробынных как инструмент орнитологического мониторинга // Вестник ТвГУ. Серия “Биология и экология”. № 1(53). С. 218–232.
- Филимонова Н.С., Стариков Д.А., 2006. Фотопериодический контроль формирования дополнительных участков юношеского оперения и постювенальной линьки лесного конька *Anthus trivialis* (L.) // Орнитологические исследования в Северной Евразии. Тез. XII Международной орнитол. конф. Северной Евразии 31 января – 5 февраля. Ставрополь. С. 533–534.
- Boersch-Supan P.H., Hanmer H.J., Robinson R.A., 2024. Extended molt phenology models improve inferences about molt duration and timing // Ornithology. V. 141. 44 p.
- Gwinner E., Berthold P., Klein H., 1971. Untersuchungen zur Jahresperiodik von Laubsängern. II. Einfluß der Tageslichtdauer auf die Entwicklung des Gefieders, des Gewichts und der Zugunruhe bei *Phylloscopus trochilus* und *Ph. collybita* // Journal für Ornithologie. Bd. 112. S. 253–265.
- Jenni L., Winkler R., 1994. Moult and Ageing of European Passerines. Academic Press. 225 p.
- Miyazaki H., 1934. On the relation of the daily period to the sexual maturity and to the moulting of *Zosterops palpebrosa japonica* // Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Biol. Ser. № 9. P. 183–203.
- Newton I., 2009. Moult and plumage // Ringing and migration. V. 24. P. 220–226.
- Noskov G.A., Rymkovich T.A., Iovchenko N.P., 1999. Intraspecific variation of moult: adaptive significance and way of its realization // Proceedings of the 22nd International Ornith. Congress, August 1999, Durban, South Africa, Johannesburg. P. 544–563.
- Noskov G.A., Rymkovich T.A., Smirnov E.N., 2018. Postjuvenile Moult in the Common Crossbill (*Loxia curvirostra curvirostra*): Photoperiodic Regulation and Its Role in Synchronization of the Annual Cycle // Biology Bulletin. V. 45. № 7. P. 718–731.
- Panov I.N., 2011. Overlap between moult and autumn migration in passerines in northern taiga zone of Eastern Fennoscandia // Avian Ecol. Behav. V. 19. P. 33–64.
- Stresemann E., Stresemann V., 1966. Die Mauser der Vögel // Journal für Ornithologie. 107 s.
- Underhill L.G., Zucchini W., 1988. A model for avian primary moult // Ibis. V. 130. № 3. P. 358–372.

POST-JUVENILE MOULT OF THE BRAMBLING (*FRINGILLA MONTIFRINGILLA*, PASSERIFORMES, FRINGILLIDAE): A STUDY AT FOUR PLACES OF THE SPECIES RANGE

T. A. Rymkevich^{1,*}, V. N. Ryzhanovsky^{2,***}, E. V. Shutova^{3,***},
E. G. Strelnikov^{4,****}

¹*Nizhne-Svirsky State Nature Reserve, Lodeynoye Pole, 187700 Russia*

²*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia*

³*Kandalaksha State Nature Reserve, Kandalaksha, 184042 Russia*

⁴*Yugan State Nature Reserve, Ugut, 628458 Russia*

* e-mail: tatianarymkevich@mail.ru

** e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru

*** e-mail: shutovakand@gmail.com

**** e-mail: biostrele@rambler.ru

The duration of the moult and its different stages in young Bramblings, their variability under the influence of photoperiodic conditions are considered. The timing and duration of moult seasons in different places of the diastributiiion area are also investigated, and their determining factors clarified. The moult process is divided into 7 stages. The signs of the stages are the beginning or end of feather replacement in the selected tracts of the feather coat. An analysis of the experimental data revealed the influence of photoperiodic conditions on the duration of the moult of an individual. Under photoperiods corresponding to early moult timing, moult duration averaged 62.0 days, vs 52.3 days under the conditions of late moult timing. The moult duration is shown to drop as a result of a decrease in the duration of the beginning stages. Data derived from repeated catches in nature confirmed the results of the experiment. A negative relationship was found between the timing of the capture of Bramblings and the duration of their intervals between stages 2 and 3, 3 and 4. A comparison of the duration and timing of the seasons of post-juvenile moult at four different places of the distribution area showed their great geographic variability. The duration of the season is increased in the following sequence: the Lower Ob region (66°40' N, 66°40' E), the White Sea region (67°06' N, 32°41' E), the Middle Ob region (59°58' N, 74°22' E), and the Ladoga region (60°41' N, 32°57' E), amounting to 39, 64, 92, 116 days, respectively. In almost the same sequence, the dates of these seasons reliably shift from early to late. The median catch dates for moulting birds are 24.08 in the Lower Ob region, 28.08 in the White Sea region, 1.09 in the Ladoga region, and 10.09 in the Middle Ob region. At the early start of the moult season in the Ladoga region (2.07), its end turned out to be one of the latest (25.10), and the duration is twice as long as that of an individual moult. In the Lower Ob, at the late start of the season (1.08), it ends earlier than at other locations of the study area (8.09), and its duration is almost half as long as the moult of an individual. An analysis of the number of birds with different stages and a comparison of the timing of registration of successive stages at each research location with the duration of interstage intervals in moulting individuals has allowed us to come to the following conclusion. During the post-juvenile moult season, the Lower Ob region is inhabited mainly by local Bramblings with the beginning moult stages. They fly away from this subarctic area before the inset of intense feather replacement. In the study area of the White Sea region, the moult season is dominated by birds that appeared as a result of post-fledging (juvenile) migration. They have middle moult stages. In the Ladoga and Middle Ob regions, both local birds and Bramblings from remote territories are recorded. Among the latter, there are birds that live during middle moult stages, but individuals with the last moult stages, which follow in transit during the autumn passage, predominate. This determines the longer duration and the later dates of the moult seasons in the Ladoga and Middle Ob regions.

Keywords: moult duration, photoperiodic control, moult season, geographic variability