

(*Tetrao urogallus*). – Бутурлинский сборник: Материалы VI Международных Бутурлинских чтений. Ижевск, ООО «Принт»: 227–233.

Суханова Н. С. 2021. Возрастные изменения в гистоструктуре костей конечностей домашних кур. – Аграрная наука Евро-Северо-Востока, 22 (2): 264–277.

**А. А. Уфимцева, Т. А. Рымкевич**

**МЕТОДИКА ОПИСАНИЯ ЛИНЬКИ ПТИЦ  
НА ЛАДОЖСКОЙ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ  
И ВОЗМОЖНОСТИ ЕЁ ПРИМЕНЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ  
ОСОБЕННОСТЕЙ СЕЗОННЫХ ЯВЛЕНИЙ  
ГОДОВОГО ЦИКЛА**

**Резюме**

Сравнительное изучение видовых и популяционных характеристик годового цикла птиц проводится на Ладожской орнитологической станции методом обследования кольцеуемых птиц более полувека. Особое внимание уделяется изучению линьки. Для регистрации линьки перьевого покрова на теле птицы разделён на участки, на каждом из которых оценивается доля перьев в одном из пяти состояний от старого до нового выросшего пера. Методика позволяет анализировать сроки, интенсивность и полноту линьки, однако её главное преимущество состоит в том, что методика позволяет изучать линьку любой полноты, в том числе протекающую без смены первостепенных маховых.

На основании изученной последовательности замены оперения разных участков выделены стадии линьки, благодаря чему собирается массовый материал о сроках линьки разных видов без значительных затрат времени. Применение методики дало возможность исследовать не только линьку, но и её взаимоотношение с другими явлениями годового цикла. В результате появилась уникальная возможность разделения ювенальной (дисперсии молодняка) и послелинничной (осенней) миграции первогодков по стадиям линьки.

**A. A. Ufimtceva, T. A. Rymkevich**

**THE METHOD OF MOULT REGISTRATION AT THE LADOGA  
ORNITHOLOGICAL STATION AND THE POSSIBILITIES  
OF ITS APPLICATION FOR THE STUDY OF EVENTS  
OF THE ANNUAL CYCLE OF BIRDS**

**Summary**

A comparative study of the species and population characteristics of the

annual cycle of birds has been carried out at the Ladoga Ornithological Station by the method of examination of ringed birds for more than half a century. Special attention is paid to the study of moult. To describe moult, the feather cover on the bird's body is divided into sections, on each section the proportion of feathers in one of five states from old to new grown feathers is estimated. The technique allows to analyze the intensity, timing and extent of moult, but its main advantage is that the technique allows to study moult of any extent including the one that proceeds without replacing primaries.

On the basis of the studied sequence of plumage replacement on different sections, the stages of molting are identified, thanks to which massive data on the timing of molting of different species was obtained without a significant investment of time. The application of the technique made it possible to study not only moult, but also its relationship with other events of annual cycle. As a result, we've got an unique opportunity to separate juvenile (dispersion of young birds) and postmoult (autumn) migration of first-year-old birds according to moulting stages.

Ладожская орнитологическая станция (ЛОС) – полевой исследовательский стационар, основными целями деятельности которого являются изучение популяционной экологии птиц и мониторинг состояния окружающей среды по численности и видовому составу миграционного потока. ЛОС располагается в Ленинградской области, на берегу Сви́рской губы Ладожского озера, на территории Нижне-Сви́рского заповедника. Это место является одним из пунктов высокой концентрации мигрирующих птиц – как обитающих в Приладожье, так и пролётных с отдалённых территорий. Долговременная программа изучения годового цикла сезонных явлений птиц (роста и развития, размножения, линек, миграций, зимовки) проводится на ЛОС с 1968 г. группой орнитологов, которой на протяжении почти полувека руководил проф. Г. А. Носков [Носков и др., 1981; Резвый и др., 1995; Уфимцева, Рымкевич, 2017]. Основными объектами исследования являются мелкие воробьиные птицы, которые отлавливаются для детального прижизненного исследования и индивидуального мечения металлическими кольцами. Всего за сезон отлавливают и описывают 7000–20000 особей около ста видов птиц.

При осмотре каждой отловленной особи особое внимание с самого начала уделяли состоянию оперения, что позволило разработать новую методику регистрации линьки птиц [Носков, Гагинская, 1972; Рымкевич и др., 1987] и получить уникальные данные не только о линьке, но и о годовом цикле сезонных явлений в целом.

Линька – это закономерный процесс замены покровов птицы. Обычно в годовом цикле видов имеется одна или две линьки, которые имеют определённое, неизменное положение в годовом цикле сезонных явлений, но календарные сроки, полнота замены перьевого покрова, темпы линьки могут варьировать и сильно отличаться у разных видов (рис. 1).

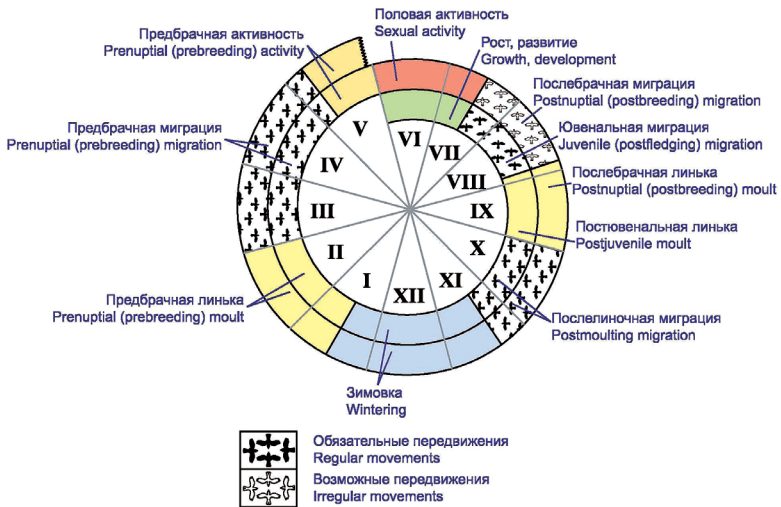


Рис. 1. Схема жизненного цикла птицы (из Носков и др., 2020)

Рассмотрим несколько вариантов линьки в годовом цикле.

а) В годовом цикле вида имеется только одна линька, которая протекает обычно в гнездовой части ареала. В таком случае у молодых птиц линька, как правило, частичная, а у взрослых – полная. Так, например, происходит у вьюрковых, синиц, врановых и многих других. Однако бывает полная линька и у молодых, и у взрослых птиц, например, у ополовника (*Aegithalos caudatus*), скворца (*Sturnus vulgaris*), просянки (*Emberiza calandra*).

б) В годовом цикле вида присутствует две линьки, одна из которых протекает в гнездовой части ареала или на путях к зимовке, другая – в зимовочной части ареала. При этом у первогодков первая (постювенальная) линька обычно частичная, а вторая (предбрачная) бывает как полной (например, жулан (*Lanius cristatus*) или дроздовидная камышовка (*Acrocephalus arundinaceus*)), так и частичной (серый сорокопуп

(*Lanius excubitor*), мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*) и др.). У взрослых птиц одна из двух линек обычно частичная, а другая – полная. Частичная предбрачная линия при полной послебрачной обнаружена у многих видов. Птиц с частичной послебрачной и полной предбрачной линькой значительно меньше. В их числе зелёная пеночка (*Phylloscopus trochiloides*) и садовая славка (*Sylvia borin*). Обе полные линьки в годовом цикле имеет пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*).

Методика регистрации линьки, разработанная на ЛОС, применена к детальному изучению как полных, так и частичных линек. При наиболее подробном описании состояния оперения, чему уделялось особое внимание в первые годы исследований, линька или её отсутствие регистрируется на всех участках птерилезиса. За основу была взята схема птерилезиса из работы Л. Мевальда, изучавшего линьку североамериканской ореховки (*Nucifraga columbiana*) [Mewaldt, 1958]. Перьево́й покров на теле птицы разделён на участки таким образом, чтобы глазомерной оценкой можно было легко оценить, какая доля перьев конкретного участка находится в каждом из пяти следующих состояний: старое перо, пенёк, маленькая кисточка, большая кисточка, новое выросшее перо [Рымкевич и др., 1987]. Самым подробным образом описывается крыловая птерилия – на ней выделено 26 участков (рис. 2). У полётных перьев фиксируется относительный размер каждого пера.

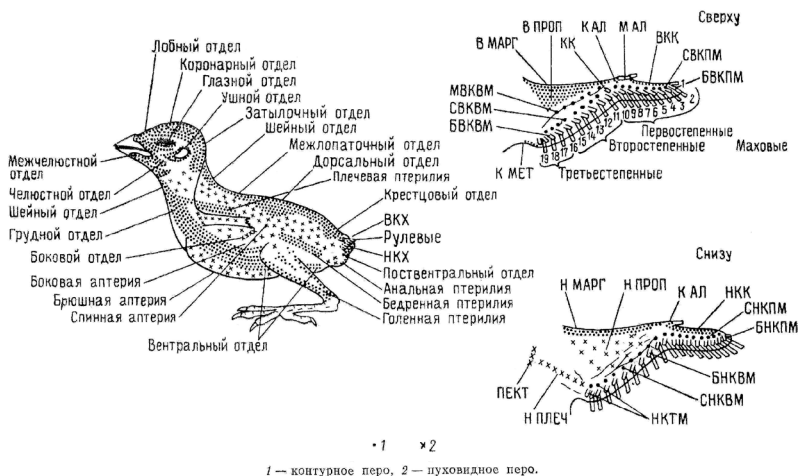


Рис. 2. Птерилезис воробьиной птицы (из Рымкевич и др., 1990)

Благодаря такому способу регистрации была изучена последовательность, точнее, временная сопряжённость линьки разных участков и составлены соответствующие схемы [Рымкевич и др., 1990]. На основе составленных схем «последовательностей» были выделены стадии линьки, обозначающиеся одной цифрой, и их признаки. Сейчас, когда этап изучения последовательности линьки у разных видов практически закончен, линька у основной массы отлавливаемых птиц регистрируется по стадиям, и это занимает при описании пойманной особи не более одной минуты. Главное преимущество такой методики по сравнению с другими состоит в том, что она позволяет изучать линьку любой полноты – как со сменой, так и без смены первостепенных маховых.

Большинство орнитологов, изучающих линьку, в последние десятилетия используют методику, основанную на регистрации состояния первостепенных маховых. Она была предложена Эшмолом [Ashmole, 1962] и стала популярной после работы Ньютона о линьке обыкновенного снегиря (*Pyrrhula pyrrhula*) [Newton, 1966]. Согласно этой методике, осматривают первостепенные маховые и каждому перу, в зависимости от состояния, присваивают балл от 0 (старое) до 5 (полностью выросшее новое). Баллы всех первостепенных маховых, кроме самого дистального, суммируют. Таким образом, общий показатель линьки, названный primary score, меняется от 0 до 45. Методика подкупает простотой, поскольку оценивать только первостепенные маховые легко, однако при этом из поля зрения исследователей практически полностью исчезает частичная линька, которая, как описано выше, свойственна почти всем молодым птицам, многим взрослым на местах зимовки и даже взрослым на местах гнездования. Так, по данным Л. Йенни и Р. Винклера, из 200 видов воробьиных птиц, гнездящихся в Европе, послебрачную линьку со сменой первостепенных маховых имеет 77 %, полную постювенальную – 12 %, полную предбрачную – 20 % [Jenni, Winkler, 2020].

Способ регистрации состояния оперения, разработанный на ЛОС, позволяет исследовать линьку любой полноты во всех аспектах: интенсивность линьки, полнота замены оперения, сроки прохождения разных этапов и изменчивость этих характеристик в пределах сезона, между годами и многие другие особенности этого процесса.

По образному выражению Георгия Александровича Носкова, линька – зеркало годового цикла. Многие проблемы, связанные с дефицитом времени в другие периоды годового цикла, «решаются» видом за счёт

линьки. Её сроки, темпы, продолжительность и место прохождения на пространстве ареала могут меняться в значительных пределах без перестройки последовательности сезонных явлений в годовом цикле [Newton, 1966; Носков, 1975, 1988; Рыжановский, 1997; Noskov et al., 1999].

К пониманию каких особенностей годового цикла птиц привело повышенное внимание орнитологов ЛОС к линьке помимо накопления фундаментальных знаний о данном процессе?

1. При содержании птиц в экспериментальных условиях стало возможным изучить закономерности фотопериодического контроля самой линьки и сопряжённых с ней репродуктивного и миграционного периодов, годового цикла в целом [Носков, 1977; Noskov et al., 1999; Носков, Рымкевич, 2010].

2. Информация о линьке позволяет более точно устанавливать пол и/или возраст особи. Например, в весенних отловах по контрасту среди кроющих крыла можно понять, находится ли в руках птица второго календарного года или старше [Рымкевич и др., 1990; Svensson, 1992; Jenni, Winkler, 2020].

3. На многих видах показано, что особи поздних выводков имеют меньшую полноту линьки и более высокие её темпы по сравнению с особями ранних выводков [Рымкевич и др., 1990; Rymkevich, Bojarinova, 1996; Noskov et al., 1999, 2018]. Информация о полноте линьки позволяет понять, как сроки рождения могут влиять на выживаемость птиц-первогодков. Сравнение показателя полноты замены БВКВМ в осенних отловах с тем же показателем в весенних отловах следующего года выявило худшую выживаемость птиц, родившихся в поздние сроки, которым свойственна линька минимальной полноты. То есть, в осенних отловах присутствуют молодые птицы с малой полнотой линьки (заменены 1–6 БВКВМ из 10), в то время как в весенних отловах они практически не встречаются, а основную массу птиц-второгодков составляют особи, успевшие заменить 7–9 перьев из 10 [Санамян, Рымкевич, 2018].

4. С использованием стадий линьки удаётся изучать видовые и популяционные особенности таких самостоятельных миграционных периодов годового цикла первогодков, как ювенальная и послелиночная миграции. Было показано, что ювенальная миграция, которая, как правило, приводит к расселению молодняка и биотопическому перераспределению, осуществляется перед линькой и во время её начальных стадий. Послелиночная, которую обычно называют осенней миграцией

и в результате которой птицы попадают на места зимовки, проходит на завершающих стадиях линьки и после её окончания. Таким образом, стадия линьки становится инструментом, который позволяет идентифицировать миграцию на индивидуальном уровне, чего нельзя сделать, ориентируясь на календарные сроки перемещений. Оказывается, что сроки этих миграционных сезонов частично перекрываются практически у всех видов [Носков и др., 2020]. Вследствие такого перекрывания при попытке рассматривать летне-осенние перемещения первогодков как одно явление и выбирать начало миграции согласно календарным срокам визуальных наблюдений, существует риск прийти к ошибочным выводам. Так, у зяблика (*Fringilla coelebs*), не используя данные о линьке и построив диаграммы численности молодых мигрирующих птиц в каждую из пятинедневок, можно получить два визуально выделяющихся «пика». Возможное толкование результата – разные популяции птиц имеют разные сроки пролёта. Но если использовать сведения о процессе линьки, можно убедиться в том, что сначала отлавливаются птицы, совершающие ювенальную миграцию (перед линькой или на начальных её стадиях), а затем – послелиночную (на завершающих стадиях линьки или после её окончания). Вместе с тем, их сроки частично перекрываются (рис. 3).

Большинство видов, в отличие от рассмотренного выше зяблика, не покажут ювенальную миграцию отдельным «пиком» на диаграмме. Например, полученные данные по снегирю свидетельствуют о том, что отсутствие разделения птиц в соответствии со стадией линьки ведёт к полной «потере» в полученных данных ювенальной миграции и неверном приравнивании термина «осенняя» миграция к термину «послелиночная» (рис. 4).

Идентификация миграционного периода у каждой отловленной особи необходима и при выяснении долговременных трендов изменения сроков миграций. Такие исследования начаты на ЛОС в последние годы. Исключив из анализа по состоянию оперения взрослых птиц, совершающих послебрачную миграцию, мы выявили достоверное смещение сроков осеннего пролёта (послелиночной миграции) садовых славок в Приладожье в сторону более ранних дат, а у взрослых пеночек-весничек – на более поздние сроки [Уфимцева и др., 2018].

Методику, разработанную на ЛОС, применяют на протяжении уже многих лет в своих исследованиях орнитологи, изучающие годовые циклы птиц Полярного Урала (В. Н. Рыжановский), Западной Сибири

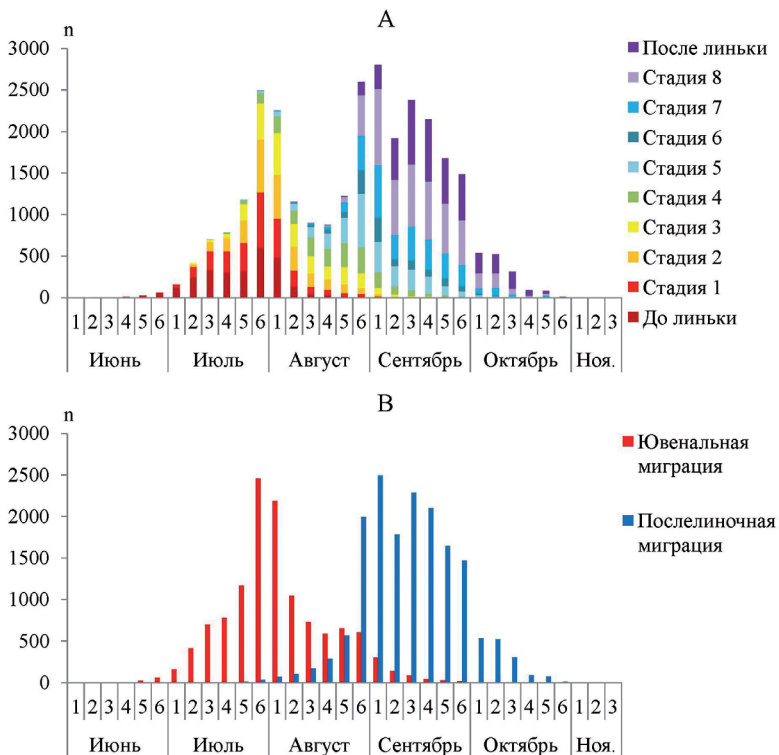


Рис. 3. Динамика миграций первогодков зяблика на юго-восточном берегу Ладожского озера в летне-осенний сезон. А – число птиц, пойманных на разных стадиях линьки в каждую из пятидневок сезона; В – число птиц, пойманных в ювенальную (состояние оперения «до линьки») и стадии линьки 1–4) и послелиночную миграции (состояние оперения «после линьки») и стадии линьки 5–8.). По: Носков и др., 2020

(Е. Г. Стрельников), Прибеломорья (И. Н. Панов). Созданы предпосылки для широкого сравнительного анализа особенностей годовых циклов птиц как адаптации к существованию вида на пространстве ареала. Нам представляется, что чем шире будет география таких исследований, тем интереснее будут получаемые результаты.

#### Литература

Носков Г. А. 1975. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*). – Зоологический журнал, 54 (3): 413–424.



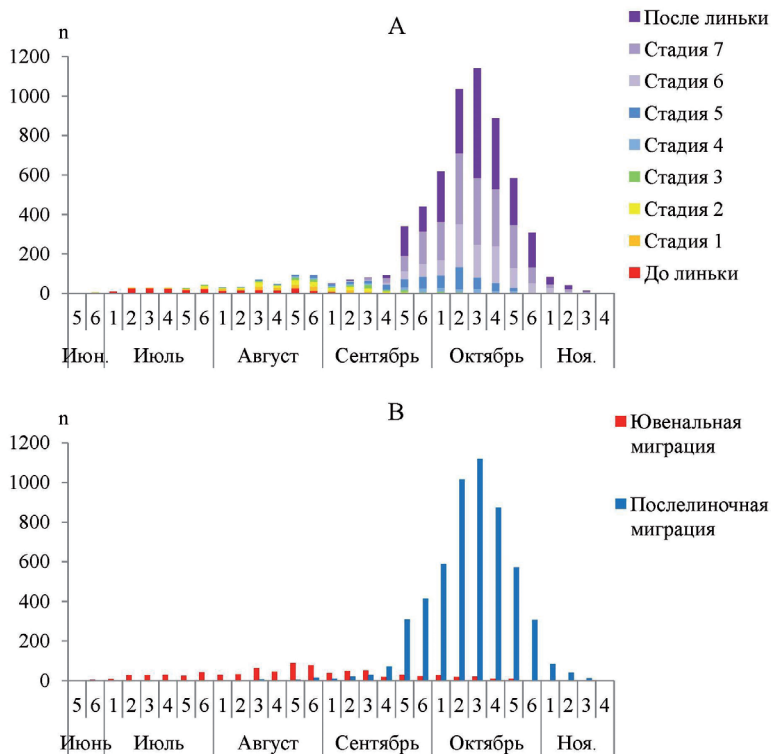


Рис. 4. Динамика миграций первогодков снегиря на юго-восточном берегу Ладожского озера в летне-осенний сезон. А – число птиц, пойманных на разных стадиях линьки в каждую из пятидневок сезона; В – число птиц, пойманных в ювенальную (состояние оперения «до линьки») и послелинничную миграции (состояние оперения «после линьки») и стадии линьки 5–7.). По: Носков и др., 2020

Носков Г. А. 1977. Линька зяблика (*Fringilla coelebs*). Фотопериодическая регуляция и место в годовом цикле. – Зоологический журнал, 56 (11): 1676–1686.

Носков Г. А. 1988. Закономерности адаптивных преобразований годового цикла сезонных явлений у птиц на пространстве ареала. – Материалы V Всесоюзного совещания «Вид и его продуктивность в ареале». Вильнюс: 110–111.

Носков Г. А., Гагинская А. Р. 1972. К методике описания состояния линьки у птиц. – Сообщения Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц, 7. Тарту: 154–163.

Носков Г. А., Зимин В. Б. и др. 1981. Птицы Ладожского орнитологического стационара и его окрестностей. – Экология птиц Приладожья (Труды Биологического НИИ ЛГУ, вып. 32). Л.: 3–86.

Носков Г. А., Рымкевич Т. А. 2010. Регуляция параметров годового цикла и ее роль в микроэволюционном процессе у птиц. – Успехи современной биологии, 130 (4): 346–359.

Носков Г. А., Лапшин Н. В., Рымкевич Т. А. и др. 2020. Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные. СПб., «Реноме»: 1–532.

Резвый С. П., Носков Г. А., Гагинская А. Р. и др. 1995. Атлас миграций птиц Ленинградской области по данным кольцевания (под ред. Г. А. Носкова, С. П. Резвого) (Труды СПБОЕ, т. 85, вып. 4). СПб.: 1–232.

Рыжановский В. Н. 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург, Изд-во Уральского университета: 1–282.

Рымкевич Т. А., Могильнер А. И., Носков Г. А., Яковлева Г. А. 1987. Новые показатели для характеристики линьки воробьиных птиц. – Зоологический журнал, 66 (3): 444–453.

Рымкевич Т. А., Г.А.Носков, И.Б. Савинич и др. 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. Изд-во Ленинградского университета: 1–304.

Санамян О. Г., Рымкевич Т. А. 2018. Использование показателя полноты линьки для выяснения сроков рождения и выживаемости первогодков у воробьиных птиц. – Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь: 296–297.

Уфимцева А. А., Рымкевич Т. А. 2017. Ладожская орнитологическая станция – что это такое? – Сохранение природной среды и особо охраняемые природные территории (К 100-летию мониторинга экосистем Петергофа и его окрестностей). Материалы XI Молодежной экологической Школы-конференции с международным участием в усадьбе «Сергиевка», Старый Петергоф, 23–24 ноября 2017 г. СПб., Изд-во ВВМ: 47–57.

Уфимцева А. А. и др. 2018. Изменения сроков миграции четырёх видов воробьиных птиц по данным мониторинга в двух точках Европейского континента. – Первый Всероссийский орнитологический конгресс (г. Тверь, Россия, 29 января – 4 февраля 2018 г.). Тезисы докладов. Тверь: 329–330.

Ashmole N. P. 1962. The Black Noddy *Anous tenuirostris* on Ascension Island. Part I. General Biology. – Ibis, Vol. 103: 235–273.

Mewaldt L. R. 1958. Pterylography, natural and experimentally induced molt Clark's Nutcracker. – Condor, Vol. 60: 165–187.

Jenni L., Winkler R. 2020. Molt and Ageing of European Passerines. 2<sup>nd</sup> edition. Helm/ Bloomsbury, London: 1–323.

Newton I. 1966. The moult of the Bullfinch *Pyrrhula pyrrhula*. – Ibis, Vol. 108: 41–67.

Noskov G. A. et al. 1999. Intraspecific variation of moult: adaptive significance and way of its realization. – Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg: BirdLife South Africa: 544–563.

Noskov G. A. et al. 2018. Postjuvenile moult in the Common Crossbill (*Loxia curvirostra curvirostra*): photoperiodic regulation and its role in synchronization of the annual cycle. – Biology Bulletin, Vol. 45, No. 7: 718–731.

Rymkevich T. A., Bojarinova J. G. 1996. Variation in the extent of postjuvenile moult in the Great Tit near Lake Ladoga (Russia). – Bird Study. Vol. 43: 47–59.

Svensson L. Identification Guide to European Passerines. – Stockholm, 1992. – 368 p.