

**Экология рюма *Eremophila alpestris flava* Gm.  
и пуночки *Plectrophenax nivalis* L.  
в Субарктике и Арктике – сравнительный аспект**

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

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

Статья поступила 25.06.2014

Принята к печати 10.10.2014

**АННОТАЦИЯ**

Обсуждаются особенности экологии, объединяющие пуночку и рюма настолько, что в полярных пустынях и арктических тундрах они становятся единственными представителями отряда *Passeriformes*. Северных пределов ареала у пуночек в условиях современного климата Арктики нет. Пределы проникновения на север рюмов определяются совокупностью биотопических, кормовых и температурных минимумов, позволяющих проникнуть в Арктику, но не освоить большую ее часть. Южные пределы распространения рюмов и пуночек, вероятно, определяются световым режимом региона – вне зоны полярного дня птицы не придут в состояние половой активности. Дополнительное требование пуночек к гнездовому ареалу – среднеиюльские температуры ниже 10 °С.

**Ключевые слова:** Арктика, рюм, пуночка, адаптации, ареал.

Пуночка или снежный подорожник является символом Арктики. Птицы гнездятся на всех арктических островах, в Гренландии, неоднократно предпринимали попытки гнездиться на дрейфующих близ Северного полюса полярных станциях [Успенский, 1969]. Несомненно, вид максимально адаптирован к весенне-летне-осенним условиям высоких широт. В “тени” пуночки находится рюм – субарктический подвид рогатого жаворонка, северная граница ареала которого проходит несколько южнее границы ареала пуночки, но севернее границ таких субарктов, как подорожник *Calcarius lapponica* L. и краснозобый конек *Anthus cervinus* Pall. В частно-

сти, рюм гнездится на северном острове Новой Земли при отсутствии там подорожника и краснозобого конька [Калякин, 1999]. Южные границы ареалов пуночки и рюма в Европе проходят близ широты Полярного круга, в Азии – несколько севернее, при наличии географических популяций подвидового ранга рогатого жаворонка – в горах южной Евразии [Дементьев, Гладков, 1954]. Возникает вопрос, какие черты экологии объединяют эти виды настолько, что в полярных пустынях и арктических тундрах они становятся единственными представителями отряда *Passeriformes* и в чем заключаются экологические отличия между видами, определя-

ющие современное положение границ гнездовых ареалов.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевой материал собран при изучении птиц Нижнего Приобья и полуострова Ямал в 1971–1982 гг. [Данилов и др., 1984] и при кратковременных посещениях некоторых районов Ямала в последующие годы. Сроки миграций получены при наблюдениях в г. Лабытнанги и на полевом стационаре Октябрьский (66°40' с. ш., 66°40' в. д.), расположенном в долине Нижней Оби в 5 км ниже г. Лабытнанги. Там же стояла большая конусная ловушка, которой отлавливали рюмов. Пуночки пролетали раньше, чем ставилась ловушка, но небольшое число удалось поймать тайником. Все пойманные птицы проходили единый комплекс прижизненной обработки: определяли вес, упитанность, длину крыла, пол, возраст. Часть птиц (4 самца, 1 самка рюма и 7 самцов пуночек) оставляли для содержания в большом вольере до начала октября. Все птицы осматривались, взвешивались еженедельно, в период линьки по методике Г. А. Носкова и Т. А. Рымкевич [1977] описывалось состояние оперения.

Слетки пуночек (2 выводка по 3 и 5 птенцов) взяты из гнезд, найденных на Среднем Ямале (70°30' с. ш., 68°40' в. д.). Птиц первого выводка с момента взятия содержали в фотопериодических условиях короткого дня (16С:8Т). Птиц второго выводка содержали при естественном фотопериоде Среднего Ямала – 24С:0Т. В середине июля птиц перевезли на стационар Октябрьский. С конца июля у выводка короткого дня светлую фазу суток сокращали на 30 мин каждые пять дней. В сентябре, по достижении фотопериода 12С:12Т, птиц перевели в вольер на естественный режим и выпустили по завершению линьки. Птиц группы естественного дня до второй декады августа содержали при круглосуточном освещении, затем светлую фазу сокращали на 30 мин каждые пять дней, имитируя фотопериод Среднего Ямала.

Анализ весьма растянутого процесса замены оперения требует его деления на ряд этапов – стадий. У воробьиных птиц при полной линьке обычно выделяют 11 стадий, где

стадий считают период от выпадения одного махового пера до выпадения следующего махового. При частичной линьке стадии выделяют по участию в ней птерилий. Постювенальную линьку пуночки удается разделить на семь стадий. Молодых рюмов передержать в неволе не удалось. Сведения по постювенальной линьке этого вида получены при осмотре птиц, отстрелянных на Среднем Ямале, и при осмотре тушек из коллекции Зоологического музея МГУ. Климатические характеристики региона взяты из литературы [Природа Ямала, 1995].

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Пространственное и биотопическое распределение.** Южную границу ареалов рюма и пуночки на картах проводят по одним и тем же точкам [Флинт и др., 1968], параллельно южной границе кустарниковых тундр. В районе наших исследований (рис. 1) однократное гнездование рюма зарегистрировано на участке щебнистой тундры стационара Харп (предгорье Полярного Урала, 66°40' с. ш.). Непосредственно на восточном склоне Урала рюмы найдены в верхнем течении р. Лонготъеган (67° с. ш.) [Головатин, Пасхальный, 2005], на западном склоне Урала – в окрестностях ст. Сось (67° с. ш.) [Морозов, 2003], но не южнее. За пределы широты Полярного Круга ареал подвида нигде не выходит. Наиболее южная регистрация выводка пуночек на Приполярном Урале – склон горы Сабля (64°30' с. ш.) [Бойко, 1998]. Севернее встречаемость в горах возрастает; на склонах северной оконечности Полярного Урала, у выходов скал, пуночки повсеместны [Головатин, Пасхальный, 2005]. На равнине полуострова Ямал рюмы встречаются от южных субарктических тундр до арктических тундр северной оконечности Ямала и о-ва Белый. Пуночка в естественных условиях встречается в северной половине подзоны арктических тундр Ямала и на о-ве Белый, преимущественно у побережий [Пасхальный, 1985], а также в вахтовых поселках, строениях, кучах мусора. В южных субарктических тундрах это обитатель антропогенных элементов ландшафта севернее пос. Новый Порт (67°40' с. ш.). Северных преде-

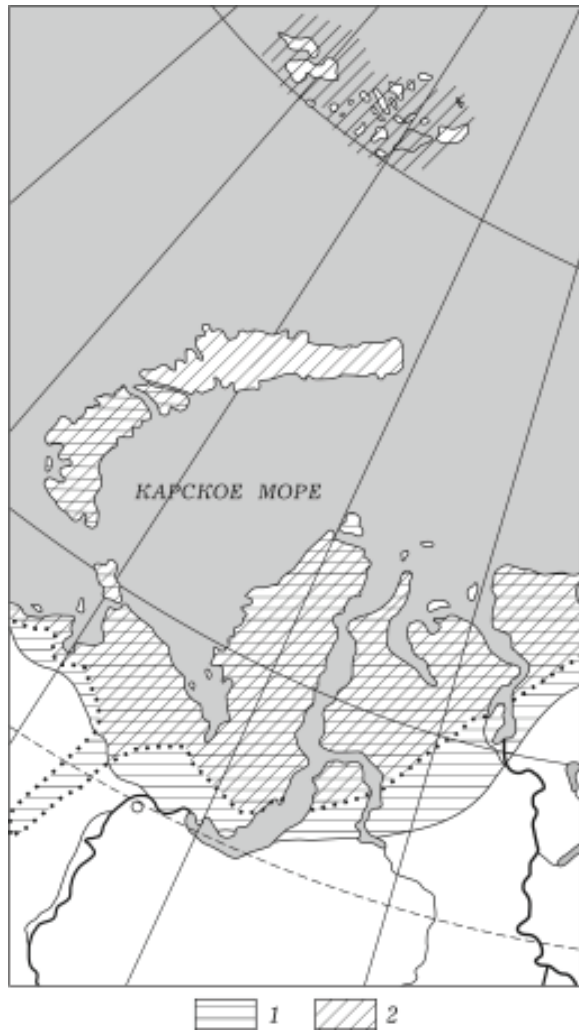


Рис. 1. Распространение рюма (1) и пуночки (2) в регионе

лов ареала у пуночки фактически нет, т. е. при наличии суши она гнездилась бы на Северном полюсе. Северные пределы ареала рюма в Азии – окончность материка, в Европе – острова до 74-й параллели (Новая Земля).

Рюмы избегают гнездиться в антропогенных ландшафтах, в естественных ландшафтах Ямала выбирают сухие участки с низкорослой растительностью на холмах плакора. На Полярном Урале рюмы встречаются в каменистых тундрах плоскогорий [Головатин, Пасхальный, 2005]. В арктических тундрах Ямала птицы могут гнездиться и в относительно влажных, но не сырых участках местности, также с низкой травой, на севере Югорского полуострова – на каменистых россыпях и в щелбиных тундрах [Успенский,

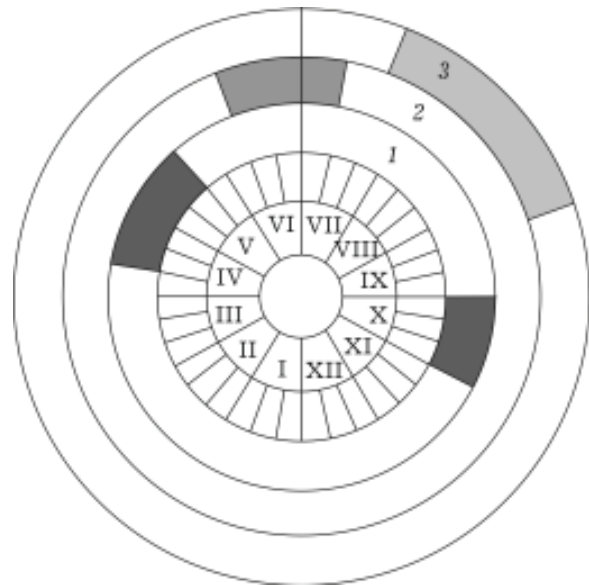


Рис. 2. Сроки весенней и осенней миграций (1), сроки размножения (2), сроки постовенальной и послебрачной линек (3) на Южном и Среднем Ямале у пуночки

1965]. Пуночки на Полярном Урале выбирают нагромождения камней по соседству с плоскими участками [Головатин, Пасхальный, 2005], в субарктических тундрах – только антропогенный ландшафт, в арктических тундрах – морские и речные обрывистые берега, кучи выброшенного плавника и мусора и антропогенный ландшафт, на арктических островах птицы предпочитают каменистые тундры. Таким образом, гнездовые биотопы видов перекрываются в горах, на побережьях и на островах. Для пуночки решающим фактором является наличие укрытий и ниш для гнезда, независимо от остальных компонентов ландшафта, для рюма важен именно ландшафт – высота растительности, сухой грунт, наличие обзора.

**Прилет и гнездование.** В Нижнее Приобье первые пуночки прилетали между 2.04 и 16.04, в среднем 8.04 ( $n = 9$ ). Ночные температуры в эти дни опускались до  $-23^{\circ}\text{C}$ , днем было несколько теплее. Средняя за первую декаду апреля температура составила  $-15,9 \pm 1,2^{\circ}\text{C}$  ( $n = 10$ ). Пролет длился до конца мая – начала июня (рис. 2). Первые стаи включали только самцов, последние – самок с небольшой долей самцов. Изменений сроков начала пролета за последние 40 лет не выявлено, в отличие от сроков пролета

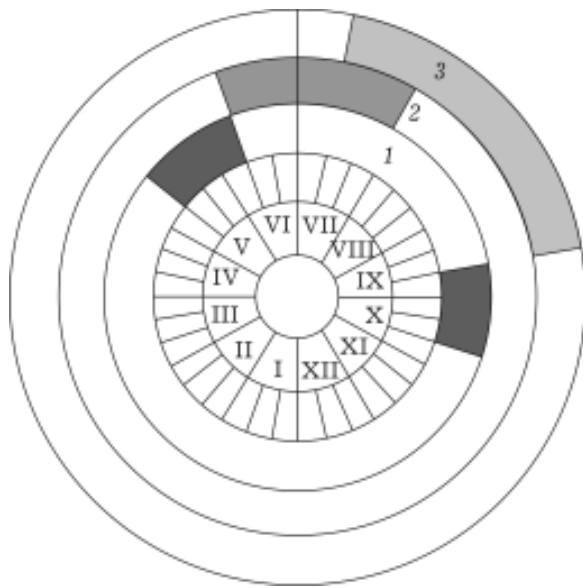


Рис. 3. Сроки весенней и осенней миграций (1), сроки размножения (2), сроки постювенальной и послебрачной линек (3) на Южном и Среднем Ямале у рюма

рюмов. В 1970-х – первой половине 1980-х гг. первые жаворонки встречены 01.05–29.05, средняя дата первой встречи – 13.05 ( $n = 11$ ), массовый пролет рюмов наблюдался до ледохода и интенсивного таяния снега на плакоре. К середине 1980-х гг. сроки начала миграции этого вида сместились с первой половины мая на вторую (рис. 3). В 1990-х гг. [Пасхальный, 2002] прилет этих жаворонков начинался 11.05–30.05, средняя дата – 22.05 ( $n = 13$ ). В настоящее время рюмы нередко летят над свободной ото льда рекой и лишенной снега тундрой. Среднесуточная температура в день первой регистрации рюмов в период 1978–1983 гг. составила  $-9\text{ }^{\circ}\text{C} \dots +3,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ , в среднем  $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$  ( $n = 5$ ).

Гнездовые участки на полярных станциях Среднего и Северного Ямала, по опросным сведениям, самцы пуночек занимали в апреле. Самки прилетали значительно позднее, в мае. В Восточной Гренландии прилет первых самцов и самок разделял месяц [Тинберген, 1970]. Мигрирующие стаи рюмов включали птиц обоего пола, некоторые пары, возможно, образуются на пролете быстро. У пуночек от образования пары до откладывания первого яйца проходят недели, у рюмов – дни.

Важнейшее отличие между видами – расположение гнезда и само гнездо. Гнезда рю-

мов, найденные на Среднем Ямале ( $n = 38$ ), располагались в верховой тундре с сухим песчаным грунтом и редкой растительностью с южной стороны бугров или на южной части склона. Все гнезда достаточно мелкие (глубина лотка 3,2–5 см), с тонкой выстилкой из растительного пуха, со стенкой или редким навесом из травы или кустиков с северной стороны. В некоторых гнездах верхний край яиц был незначительно ниже края лотка, и самка фактически сидела над гнездом. Гнезда пуночек находились только в укрытии – в трубе, ящике, под досками, в нише берегового обрыва и под навесом крупных камней. Гнездо большое, с глубоким лотком (5–7 см) и выстилкой из мха, шерсти и перьев.

Несмотря на раннее занятие гнездовых участков, пуночки откладывали яйца в сроки, общие с другими воробьиными, в том числе и с рюмами, в некоторые годы – несколько раньше. На Северном Ямале яйцекладка в найденных гнездах пуночек и подорожников в 1974 г. начиналась между 17.06 и 22.06 (вычислено по возрасту птенцов). На Полярном Урале, южнее Полярного круга, слетки пуночки встречались после 10.07.2000, как и слетки других птиц, расчетная дата начала яйцекладки пуночек – 2–3 июня [Головатин, Пасхальный, 2005]; в пос. Бованенковский (Средний Ямал) автор наблюдал одновременно слетков подорожника, белой трясогузки, пуночки и рюма между 5.07–9.07.1990.

Из воробьиных Ямала рюмы имели минимальный размер кладки – из 2–5 яиц, в среднем  $4,12 \pm 0,06$  яйца ( $n = 98$ ). В гнездах пуночек находили 4–7 яиц, в среднем  $5,11 \pm 0,33$  ( $n = 9$ ). Отличия между видами достоверны при  $p \leq 0,05$ . Для сравнения, величина кладки подорожника в этом районе –  $5,03 \pm 0,10$  яйца ( $n = 56$ ), краснозобого конька –  $5,35 \pm 0,07$  яйца ( $n = 14$ ), что также достоверно больше, чем кладка рюма. Насиживать рюмы начинают со второго яйца при кладке в 3–4 яйца. Продолжительность насиживания от первого яйца до первого птенца 11–14, в среднем  $12,8 \pm 0,42$  сут ( $n = 7$ ); продолжительность нахождения птенцов в гнезде – 9–12, в среднем  $10,4 \pm 0,6$  сут ( $n = 9$ ). Суммарная продолжительность периода от первого яйца до ухода последнего птенца 21–24, в среднем  $22,3 \pm 0,48$  сут ( $n = 6$ ). Для северных воробьиных это наиболее короткий

период. У овсянки-крошки он составляет  $22,7 \pm 0,5$  сут, у подорожника –  $25,6 \pm 0,5$  сут, у веснички –  $30,4 \pm 0,4$  сут [Рыжановский, 2001].

Рюм – единственный из воробьиных птиц Субарктики вид, часть пар которого после выкармливания птенцов первого выводка строят новое гнездо и выкармливают второй выводок. Ненецкое название вида “сидницё” переводится как “гнездящийся дважды”. На Среднем Ямале из восьми окольцованных цветными кольцами пар повторно на своем участке гнездились две пары [Данилов и др., 1984]. В случае утраты первого гнезда птицы также гнездятся повторно на своем участке. После ухода слетков из гнезда выводки докармливались в течение декады, поэтому гнездовой сезон рюмов с учетом вторых кладок в субарктических тундрах Ямала продолжается более двух месяцев (65–75 сут) и заканчивается в середине августа. Гнездовой сезон пуночек продолжается менее двух месяцев (35–45 сут). Самки начинали насиживание с последнего яйца, некоторые раньше; инкубация длится 12–13 сут, в гнезде птенцы сидят 9–15 сут, чаще 12–13 сут [Рябицев, 2001]. Суммарная продолжительность периода от первого яйца до ухода последнего птенца – 27–33 сут.

**Линька.** В годовом цикле рюмов одна линька, постювенальная – у первогодков, послебрачная – у взрослых в области гнездования. В годовом цикле пуночки две линьки: постювенальная у молодых, послебрачная у взрослых в области гнездования, предбрачная у неполовозрелых и взрослых особей в области зимовки.

Постювенальная линька у рюма полная. Осмотр двух добытых на Среднем Ямале молодых птиц, а также осмотр оперения тушек молодых северных рюмов ( $n = 5$ ) из орнитологической коллекции Зоологического музея МГУ свидетельствует, что маховые перья у птиц северных популяций сменяются полностью; вероятно, полностью заменяется и контурное оперение, по крайней мере у птиц, линяющих в нормальные сроки. Возраст начала линьки не установлен, но сегодня, отстрелянный в районе пос. Сеяха 01.08 находился на четвертой стадии линьки (из 11 стадий). Исходя из сроков вылупления в этом районе, возраст птицы составил 30–

35 сут, т. е. линьку он начал в возрасте не старше 30 сут. Замена оперения у рюма в связи с большим объемом не может длиться меньше 45–55 сут. У птиц второго выводка (вылупление 20.07–30.07) при длительности линьки 40–45 сут для своевременного отлета начало линьки должно сдвигаться на возраст 25–30 сут. Вероятно, сроки начала и темпы этой линьки контролируются фотопериодом, т. е. чем короче день, тем раньше она начинается и быстрее заканчивается, что особенно важно для второго выводка. Линька особи балканского подвида рогатого жаворонка началась на 38 сут (26.07), длилась 80 сут, до 14.10.

Просмотр тушек взрослых северных рюмов из орнитологической коллекции Зоологического музея МГУ ( $n = 13$ ) и небольшое количество отстрелянных на Ямале птиц ( $n = 5$ ) указывают на начало послебрачной линьки с 10.07 по 10.08. Средняя вычисленная [Pimm, 1976] длительность линьки особи – 68 сут, начало – 2.07, конец – 7.09. У птиц, имеющих вторую кладку, линька должна совмещаться с выкармливанием птенцов. В вольере четырех рюмов содержали с весны. Два самца начали линьку во второй декаде июля, два – в третьей, и закончили ее в третьей декаде сентября, через 65–75 сут. Самка начала линьку 12.07, закончила через 68 сут, 18.09. Послебрачная линька особи балканского подвида началась 22.06, закончилась через 92 сут, 22.09.

Постювенальная линька пуночек частичная. В результате ее особь надевает смешанный первый зимний наряд, состоящий из юношеских маховых крыла, крылышка, рулевых и сменившихся в результате линьки части кроющих крыла, контурного оперения головы и туловища. В вольере при коротком дне все три птицы не заменили большие верхние кроющие второстепенных маховых, т. е. полнота линьки определяется фотопериодическими условиями. При естественном фотопериоде Среднего Ямала линька молодых птиц началась в возрасте 33–44 сут, в среднем  $37,4 \pm 2,1$  сут ( $n = 5$ ), в период 24.07–30.07. При фотопериоде 16С:8Т пуночки начали линьку в 29, 31, 32 сут, в среднем 30,7 сут. Несмотря на небольшую выборку, есть основания считать, что сроки начала линьки контролируются фотопериодом, так

как при коротком дне линька начиналась раньше. Темпы линьки также контролируются фотопериодом. В условиях освещения, приближенных к естественным Среднего Ямала, птицы заменили оперение за 48–51, в среднем  $49,4 \pm 0,6$  сут и закончили ее в период 10.09–15.09. При коротком дне линька продолжалась 37, 39, 40 сут, в среднем 38,7 сут, т. е. сокращающийся день стимулирует не только смещение сроков начала линьки на более ранние даты, но и более раннее ее окончание (24.08 – 30.08) за счет сокращения количества заменяемых перьев. Очень рано, на 5–6-й стадиях линьки (из семи стадий), птицы приобретали “средние” запасы жира. В начале октября в лесотундре из первых стаек пуночек добыты три молодые птицы. Две из них линьку закончили, одна находилась на последней стадии; в середине октября все шесть отстрелянных птиц были в новом пере. Период постювенальной линьки в популяции ямальских пуночек продолжается 2–2,5 месяца.

Послебрачная линька полная. В вольерах стационара Октябрьский пуночки ( $n = 7$ ) начали линьку между 12.07–25.07, средняя дата – 18.07. На Ямале линька самцов, видимо, начинается в третьей декаде июля, но часть птиц может начать ее во второй декаде. Возможно, некоторые самцы, как и другие северные овсянковые [Рыжановский, 1987], начинали замену оперения до вылета птенцов из гнезда; с докармливанием слетков линьку должны совмещать все самцы и часть самок, так как летнего времени для ее проведения остается мало. В Гренландии некоторые линяющие самцы кормили гнездовых птенцов и всегда совмещали линьку с докармливанием слетков; самки всегда начинали линьку после оставления птенцами гнезд [Parmelee, 1968].

Линька вольерных пуночек продолжалась 51–65, в среднем –  $57,8 \pm 2,0$  сут ( $n = 7$ ), что вдвое больше продолжительности линьки пуночек в Гренландии на  $72^\circ$  с. ш. – 28 сут [Green, Summers, 1975]. Обычно в вольере линька несколько затягивается, но двукратные различия в темпах линьки пуночек свидетельствуют, что ямальские птицы линяют действительно медленнее, чем гренландские. Начиная линьку в конце июля – начале августа, они заканчивали ее в середине

сентября, одновременно с молодыми птицами. При этом они не теряли способность летать, в отличие от птиц Гренландии. Через Нижнее Приобье взрослые птицы летят без следов линьки.

**Осенний пролет** рюмов в лесотундре протекает незаметно. Птицы летят над сухими участками плакора, избегают поселков. Единичные встречи стаяк приходится на период 18.09–15.10. Пуночки появляются в лесотундре после первых снегопадов, в третьей декаде сентября – начале октября. Основной период миграции – середина–конец октября. Средняя длительность миграционного периода в районе г. Лабытнанги – 23 сут, до конца октября – начала ноября [Пасхальный, Головатин, 2003].

**Питание.** В июне в желудках рюмов найдены семена осок, злаков, крестоцветных, ольхи, почки ивы, ягоды водяники и в небольшом числе стафилины, личинки хиромомид, ручейники, черви. В июле в желудках обнаружены только насекомые, в августе преобладали семена трав. Птенцов рюмы кормят только беспозвоночными с преобладанием комаров-долгоножек (50,4 %), личинок пилильщиков (25,0 %) и дождевых червей (7,1 %). Судя по спектру питания, корм для птенцов жаворонки отыскивали в пойменных кустарниках и на лугах. Пуночки летом носят птенцам разнообразных насекомых, весной и осенью питаются растительной пищей. По данным С. М. Успенского [1969], из северных воробьиных они наименее разборчивы в выборе кормов. Наряду с семенами растений пуночки собирают насекомых, их личинок, отбросы у жилья, ногохвосток с поверхности снежного покрова, мелких планктонных ракообразных, выплескиваемых на лед морской водой.

К объединяющим особенностям экологии видов относится, прежде всего, высокая устойчивость к низким температурам воздуха. Она поддерживается зимовкой в малоснежной континентальной зоне, где ночные температуры  $-20...-30^\circ\text{C}$  весьма обычны. Прилетающая весной на север Субарктики и в Арктику, пуночки и рюмы не выходят за пределы нижних лимитов. Устойчивость к низким температурам позволяет рюмам сохранять кладку и птенцов в относительно мелком гнезде с невысокими теплоизоляционными

качествами. Летнее повышение температуры в тундрах кратковременно; на Урале пуночки проникают на юг по высокогорьям (см. рис. 1), не спускаясь в предгорья, где есть необходимые биотопические условия, но, видимо, слишком тепло. Вероятно, рюмы должны лучше переносить летние температуры, так как другие подвиды обитают в низких широтах, но в Субарктике южнее изотермы июля 12 °С они не гнездятся. Область высокой плотности гнездования рюмов находится в пределах изотерм июля 5–10 °С, пуночек – 2–5 °С. В. С. Жуков [2013] выявил сходство южной границы ареала рюма с изотермой июля 10 °С.

Температурный порог, при котором начинают яйцекладку птицы Субарктики, обычно выше 0 °С. В лесотундре воробьиные, за исключением врановых, начинали откладывать яйца не ранее, чем через 4–5 сут после установления положительных среднесуточных температур [Рыжановский, 2001]. Возможно, в Арктике рюмам и пуночкам для стимуляции овогенеза достаточно температур, близких к 0 °С, или требуются дополнительные сигналы (готовность биотопа, достаток кормов).

Существенную роль в формировании фауны Субарктики играет продолжительность безморозного периода. Особенно это важно для насекомоядных видов, пищевые объекты которых активны с наступлением тепла, вымываются талой водой, поднимаются из подстилки. Для растительноядных рюма и пуночки беспозвоночные необходимы при выкармливании птенцов, от вылупления до перехода их на самостоятельное питание (20–25 сут). При одном выводке в сезон и растянутости начала вылупления на две недели безморозный период на северной границе ареала пуночки должен продолжаться минимум 35–40 сут. При выкармливании двух выводков у части рюмов период должен длиться до двух месяцев, но на о-ве Белый и на Новой Земле второго выводка, скорее всего, нет, поэтому безморозный период на северной границе ареала должен длиться также 35–40 сут. В Западной Сибири ареал рюма находится в пределах безморозного периода 70 сут (68° с. ш.) – 35 сут (75° с. ш.), что в субарктических тундрах позволяет выкормить два выводка, в арктических – один. На арк-

тических островах, где гнездятся только пуночки, безморозный период длится меньше месяца, семена растений должны появляться уже в рационе птенцов.

Характерная особенность высоких широт – летний полярный день. Северные перелетные птицы с растущей длиной дня сталкиваются на зимовках и во время весенней миграции. Но уже на подлете к Полярному кругу они попадают в условия постоянного 24-часового дня. Сокращение длины дня в Субарктике начинается значительно позднее, чем в умеренных широтах, в середине – конце лета, а в Арктике – поздней осенью.

В весенне-осенней части годового цикла северных птиц имеют место две критические, зависимые от длины дня точки: период формирования гонад и период линек. Пуночкам для полного созревания гонад, исходя из фотопериода крайней южной точки гнездования на Приполярном Урале, необходимо короткое пребывание (экспозиция) при фотопериоде 24С:0Т (имеет место только в период летнего солнцестояния), поэтому гнездование должно начинаться в конце июня. Действительно, Г. В. Бойко [1998] на хр. Сабля (самая южная точка гнездования), встретил несколько взрослых со слетками 03.08, т. е. яйцекладку эти птицы начали после летнего солнцестояния. Севернее Полярного круга, где полярный день начинается в первой декаде мая, регистрации выводков приходятся на первую-вторую декады июля [Головатин, Пасхальный, 2005], т. е. птицы прошли экспозицию задолго до летнего солнцестояния. На арктических островах, где полярный день длится почти полгода, фотопериод раннему началу яйцекладки не препятствует, но отсутствуют внешние условия гнездования: погодные, кормовые, биотопические. Рюмам для созревания гонад необходимо более долгое пребывание при круглосуточном освещении. Весной птицы летят над лесотундрой при фотопериоде 24С:0Т до южной границы ареала в тундровой зоне, где гонады достигают полного созревания. Период от появления особи в зоне полярного дня до прилета на гнездовой участок в кустарниковых тундрах в связи с медленной миграцией по лесотундре продолжается несколько дней, до арктических тундр рюмы летят 5–10 сут (исходя из дат прилета на Север-

ный Ямал). Вероятная длительность экспозиции 24-часовым днем для начала половой активности – 3–5 сут.

Линька пуночек на Полярном Урале начинается и протекает при сокращающемся дне, в северной Субарктике и Арктике – при неизменном 24-часовом дне. Фотопериодический контроль сроков и темпов постювенальной линьки адаптивен к световым условиям Полярного Урала, где в августе день интенсивно сокращается, но в северной и основной частях ареала фотопериодический контроль не работает, т. е. в подобной реакции необходимости нет. Возраст и темпы линьки при полярном дне контролируются эндогенно, но у молодых из повторных кладок и их родителей с наступлением темных ночей включается фотопериодическая реакция. В Арктике в связи с необходимостью отлета в конце сентября – первой половине октября, но до начала темных ночей в середине октября линька должна протекать ускоренными эндогенно контролируемыми темпами. В связи с этим интересна 28-суточная продолжительность послебрачной линьки у пуночек в Гренландии. G. Green и R. Summers [1975] при обсуждении темпов линьки предполагали, что к северу они возрастают, так как в Гренландии, в отличие от Исландии, пуночки утрачивают способность летать в связи с бурной линькой маховых, что “указывает на дальнейшее приспособление к более короткому сезону в более высоких широтах”. Линька рюмов в разных фотопериодических условиях не изучалась, но, вероятно, в южных тундрах сроки и темпы линек контролируются сокращающимся днем, а в условиях долгого полярного дня (в северных субарктических и арктических тундрах) сроки и темпы контролируются эндогенно. Только в этом случае рюмы на 75-й параллели (предел ареала на Новой Земле) в состоянии закончить полную линьку и улететь на зимовку в середине – конце сентября.

Экологические различия между видами относятся к гнездовому периоду. Приобретая устойчивость к низким летним температурам и адаптацию к световому режиму, рюмы не изменили требований к гнездовому биотопу, не начали строить теплые и укрытые от ветров гнезда, но за кормом для птенцов научились летать в пойму, отыскивать дожде-

вых червей, личинок и имаго типулид, личинок пилильщиков, т. е. отдают предпочтение крупным беспозвоночным. Расширению их ареала за счет арктических островов препятствует весь комплекс условий Арктики – отсутствие пригодных для гнездования биотопов, отсутствие необходимого количества и массы крупных беспозвоночных, короткий период положительных температур. Пуночки отличаются гнездованием в укрытиях и большим гнездом, что защищает кладку и выводок от низких температур, широким спектром кормовых биотопов, от помоек до морских берегов, и составом и величиной беспозвоночных – от ногохвосток до жуков и морских рачков. Гнездование пуночек на всех арктических островах свидетельствует, что в настоящее время ограничивающих факторов для вида нет.

Наименьшая среди северных воробьиных величина кладки у рюмов, весьма высокая смертность яиц и птенцов, вероятно, компенсируются второй кладкой у части пар, так как по плотности гнездования в тундрах Среднего Ямала вид устойчиво занимает третье место среди воробьиных [Рябицев, 1993], и количество мигрирующих весной заметно не меняется. Гнездование пуночек в укрытиях и большая кладка при высокой успешности размножения должны обеспечивать рост популяции, что на пролете также не наблюдается. Возможно, у пуночек высока смертность после ухода слетков из гнезд, а также в период миграций и зимовки.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Южные пределы распространения рюмов и пуночек, вероятно, определяются световым режимом региона – вне зоны полярного дня птицы не придут в состояние половой активности. Дополнительные требования пуночек – биотоп с укрытиями и среднеиюльские температуры ниже 10 °С. Северных пределов ареала у пуночек в условиях современного климата Арктики фактически нет. Пределы проникновения на север рюмов определяются совокупностью биотопических, кормовых и температурных минимумов, позволяющих проникнуть в Арктику, но не освоить большую ее часть. Эндогенный контроль сроков и темпов линьки обеспечивает обоим видам ее осуществление в условиях полярного дня и



своевременный отлет, гипотетически, даже с Северного полюса.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бойко Г. В. К фауне птиц южной части Приполярного Урала и северной части Северного Урала // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1998. С. 45–46.
- Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 564 с.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
- Дементьев Г. П., Гладков П. А. Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1945. Т. V. 803 с.
- Жуков В. С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжск. экол. журн. 2013. № 1. С. 16–28.
- Калякин В. Н. Птицы Новоземельского региона и Земли Франца-Иосифа // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1999. С. 109–136.
- Морозов В.В. К орнитофауне Полярного Урала // Рус. орнитол. журн. 2003. Т. 12, № 212. С. 143–269.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс: Мокслас, 1977. Ч. 1. С. 37–48.
- Пасхальный С. П. К фауне куликов и воробьиных арктической тундры Ямала // Распределение и численность наземных позвоночных п-ова Ямал. Свердловск, 1985. С. 34–38.
- Пасхальный С. П. Сроки прилета некоторых видов птиц в низовья Оби в 1970 г. // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальным изменением климата. Казань: Изд-во “Новое знание”, 2002. С. 151–156.
- Пасхальный С. П., Головатин М. Г. Осенняя миграция и ночной пролет пуночки *Plectrophenax nivalis* в низовьях Оби // Рус. орнитол. журн. 2003. № 230. С. 795–799.
- Природа Ямала / под ред. Л. Н. Добринского. Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. 435 с.
- Рыжановский В. Н. Связь послебрачной линьки с размножением и миграцией у воробьиных в Субарктике // Экология. 1987. № 4. С. 60–64.
- Рыжановский В. Н. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь: Изд-во Пермск. гос. пед. ин-та, 2001. С. 3–22.
- Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1993. 296 с.
- Рябицев В.К. Птицы Урала, Приуралья и Западной Сибири. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 605 с.
- Тинберген Н. Осы, птицы, люди. М.: Мир, 1970. 332 с.
- Успенский С. М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач // Экология позвоночных животных Крайнего Севера: тр. ин-та биологии. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 65–102.
- Успенский С. М. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц. М.: Мысль, 1969. 459 с.
- Флинт В. Е., Бёме Р. Л., Костин Ю. В., Кузнецов А. А. Птицы СССР. М.: Мысль, 1968. 637 с.
- Green G. H., Summers R. W. Snow Bunting moult in Northeast Greenland // Bird Study. 1975. Vol. 22, N 1. P. 9–17.
- Parmelee D. F. Life Histories of North American Cardinals, Buntings, Sparrows and Allies. New York, 1968. Vol. 3. P. 1652–1674.
- Pimm S. L. Estimation of the duration of bird moult // Condor. 1976. Vol. 78, N 4. P. 550.

## Comparative Ecology of the Horned Lark (*Eremophila alpestris flava* Gm.) and the Snow Bunting (*Plectrophenax nivalis* L.) in the Subarctic and Arctic Zones

V. N. RYZHANOVSKY

*Institute of Plant and Animal Ecology  
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202  
E-mail: ryzhanovskiy@ecology.uran.ru*

The ecological features of snow buntings and horned lark were discussed. Their ecology has so much in common that they become the only representatives of the *Passeriformes* order in polar deserts and arctic tundra. Under the climate conditions of the Arctic there is no northern range limit for snow buntings. The northern range limit of the horned lark is determined by biotopic factors, food supply and temperature; these factors don't allow the horned lark to occupy a considerably large part of the Arctic zone. Southern limits of distribution of horned larks and snow buntings are probably determined by the light regime in the region – outside the polar day zone the birds do not come into a state of breeding. An additional requirement of snow buntings to their breeding area is the mean July temperatures below 10 °C.

**Key words:** Arctic, horned lark, snow bunting, adaptation, habitat.