

Экология лугового конька *Anthus pratensis* (Linnaeus, 1758) на северо-восточном пределе гнездового ареала

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ, В. К. РЯБИЦЕВ

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

Статья поступила 16.02.2015

Принята к печати 20.07.2015

АННОТАЦИЯ

Экологию лугового конька на протяжении многих лет изучали в природе в Нижнем Приобье и на полуострове Ямал. Экспериментальные исследования проводились в лабораторных условиях при естественной и различных вариантах искусственной длины светового дня. Анализируются факторы, влияющие на распространение вида на северо-восточном пределе ареала. Луговой конек широко распространен в таежной зоне, ему не потребовалось специальных приспособлений при освоении лесотундры и юга тундровой зоны. Но у вида нет адаптаций, позволяющих ему существовать на севере тундровой зоны. Текущие изменения климата определяют северную границу ареала. По-видимому, расселению вида на восток препятствий нет.

Ключевые слова: Субарктика, луговой конек, экология, границы ареала, фотопериод.

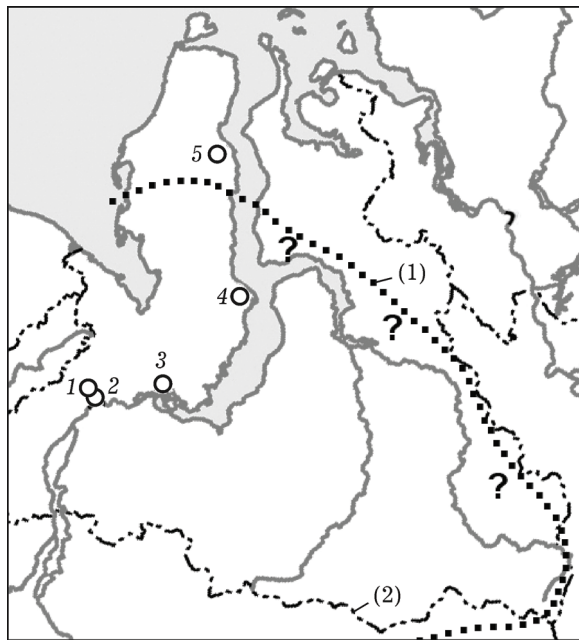
Со второй половины XX в. на территории Западной Сибири отмечается расширение гнездовых ареалов птиц – преимущественно в северном и западном направлениях. По данным М. Г. Головатина [2011], перечень таких птиц на начало текущего столетия составляет треть всей орнитофауны лесотундровой зоны Западной Сибири. Примеров расширения ареала в северо-восточном направлении на пространстве Западно-Сибирской равнины меньше, но они есть [Жуков, 2011]. К птицам этой группы относится луговой конек. Задачей настоящей статьи является анализ имеющихся материалов по экологии вида в лесотундре Нижнего Приобья и полуострова Ямал для выявления адаптаций, способствующих такому расширению ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на результатах полевых и экспериментальных исследований на территории севера Западной Сибири.

Полевые исследования. В 1971–2006 гг. мы работали в Нижнем Приобье, обследовали все доступные районы п-ова Ямал к югу от линии фактория Тамбей – полярная станция Харасавэй. В 2004 г. проводили исследования на северо-востоке Ханты-Мансийского округа к северо-востоку от г. Радужный, в 2006 г. – на Среднем Ямале у пос. Сеяха и в низовьях одноименной реки, в 2010 г. – в окрестностях Уренгоя и в междуречье рек Пур и Таз.

Основные районы сбора материала – полевые стационары Харп и Октябрьский (ок-



(1) граница ареала
(2) - - - - - административная граница

Рис. 1. Северо-восточная окраина гнездового ареала лугового конька. Знаки вопроса – места вероятного, но не доказанного гнездования. Многолетние стационары: 1 – Харп, 2 – Октябрьский, 3 – Хадыга, 4 – Хановэй, 5 – Яйбари

рестности г. Лабитнанги, на рис. 1 – № 1 и 2), фактория Хадыга (Южный Ямал, № 3) и стационар Хановэй (Средний Ямал, № 4). На стационаре Харп в 1971–1984 и 2002–2004 гг. картировали пары на территории 160–360 га, в 1971–1973 гг. проводили также обычные полевые наблюдения в течение всего весенне-летне-осеннего периода, изучали суточную активность, брали пробы корма у птенцов. В 1984 г. специально отыскивали гнезда для кольцевания птенцов и взрослых птиц, ловили их паутинными сетями по всему участку площадью 80–100 га в послегнездовое время. Там же в 1987, 1988 и 2008 гг. набирали птенцов для выкармливания и дальнейшего содержания при разных фотопериодических условиях. На стационаре Октябрьский в долине р. Обь с мая по сентябрь птиц ловили сетями и большой ловушкой, кольцевали их в комплексе со стандартной прижизненной обработкой, включая детальное описание состояния оперения [Носков, Рымкевич, 1977]. В общей сложности описано оперение 36 взрослых птиц и 101 молодой пти-

цы, пойманных в июле – августе. Процесс постювенальной линьки делили на семь стадий, послебрачной – на 11 стадий. Среднюю длительность линьки определяли по уравнению регрессии [Pimm, 1976].

На стационарах Хадыга и Хановэй проводили полевые наблюдения с упором на территориальные отношения и динамику гнездовой плотности. Отлов и кольцевание взрослых птиц осуществляли цветными кольцами, птенцов – стандартными номерными, отслеживали возврат окольцованных птиц в последующие годы.

Экспериментальные исследования. Особенности регуляции постювенальной линьки изучали у птиц, выкормленных с 10–12-дневного возраста в условиях короткодневного, естественного и длиннодневного фоторежимов. Птиц первой группы ($n = 10$) выкармливали и содержали при фотопериоде 16С : 8Т. С середины июля светлую фазу сокращали на 30 мин каждые 5 дней. В конце августа птицы этой группы жили при 12–13-часовом дне. Птицы второй группы ($n = 4$) жили в вольтере при естественном освещении широты Полярного круга. Птиц третьей группы ($n = 5$) содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч: до середины июля птицы жили при круглосуточном освещении, позднее – при фотопериоде 22С : 2Т. Регистрировали возраст начала линьки, последовательность вступления в линьку птерилий и их отделов, длительность линьки, полноту линьки. Часть первогодков ($n = 9$) оставили на зиму для содержания в клетках при фотопериодических условиях 10С : 14Т до февраля с последующим естественным увеличением дня за окнами лаборатории. Все расчеты статистической обработки выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Северные и восточные границы ареала. В начале XX в. луговой конек был найден гнездящимся у г. Салехард [Шухов, 1915], в середине века – на р. Щучья [Дунаева, Кучерук, 1941]. В 1974–1976 гг. гнездящиеся коньки встречены нами в районе пос. Мыс Каменный (68°30' с. ш., 73° в. д.), а севернее – в среднем течении р. Мордыяха (Цент-

ральный Ямал, 70°20' с. ш., 68°20' в. д.). Однако их не оказалось на 70-й широте на западном побережье у полярной станции Марре-Сале, на восточном побережье у пос. Сеяха и в 30 км от побережья, в среднем течении р. Ясавейяха [Данилов и др., 1984]. В 1988–1990 гг. луговые коньки продолжали встречаться в среднем течении р. Мордыяха [Мониторинг..., 1997], а в 2006 г. найдены гнездящимися в окрестностях пос. Сеяха [Рябицев, Примак, 2006]. На стационаре Яйбари (см. рис. 1, № 5, граница типичных и арктических тундр, 71°04' с. ш.) за 7 лет (1989–1995 гг.) луговые коньки не встречены ни разу. Восточнее Обской губы В. С. Жуковым [2013] луговой конек приводится для всего полуострова Тазовский. В августе 2006 г. молодые и взрослые коньки встречены севернее – на юге полуострова Гыданский, (р. Тотаяха, около 69°15' с. ш., 77° в. д.) [Локтионов, Савин, 2007], т. е. можно предполагать гнездование вида и в этом районе.

Восточную границу гнездования лугового конька на середину прошлого века проводили по долине р. Обь [Дементьев, 1954]; несколько позднее вид обнаружен в верховьях рек Казым и Надым [Гынгазов, Москвитин, 1965]. Л. Г. Вартапетов [1998] указал луговых коньков для плоскобугристых болот Обь-Пуровского междуречья. На Сибирских увалах в районе г. Ноябрьск луговой конек найден в 1990 г. [Виноградов и др., 1991], затем – в 1997 и 1998 гг. [Рябицев, 1998; Рябицев, Тарасов, 1998], в 2004 г. – в окрестностях г. Радужный [Рябицев и др., 2004], в 2010 г. – в районе левобережья нижнего течения р. Таз (79°23' в. д.) [Рябицев и др., 2010]. Как редкий гнездящийся вид луговой конек выявлен на правом притоке нижнего течения р. Таз – на р. Русской (около 67°20' с. ш., 82° в. д.) [Виноградов, 2002]. Это самая восточная известная на сегодня точка гнездования в зоне тундры. В северной тайге самая восточная точка, где в последние годы зарегистрированы встречи поющих самцов, и вид может быть отнесен к предположительно гнездящимся, находится в окрестностях р. Б. Ширта (около 85° в. д.) [Дмитриев, Низовцев, 2008]. В 2001 г. вид найден гнездящимся на территории заповедника Верхне-Тазовский [Головатин, 2001]. Исходя из приведенных данных, вырисовывается современная северо-восточная

окраина ареала лугового конька (см. рис. 1), но следует ожидать более северных и более восточных гнездовых находок.

Плотность гнездования. В Западной Европе, где находится центральная часть ареала лугового конька, плотность гнездования в оптимальных биотопах превышает 100 пар/км² [Bengston, 1970; Dierschke, 1973]; в Восточной Европе плотность снижается до 10–90 пар/км² [Klima, Urbanek, 1958]. В лесотундре и тундрах Кольского полуострова [Кищинский, 1960] плотность достигает 20–30 пар/км². По данным М. Г. Головатина и С. П. Пасхального [2005], на восточном склоне Полярного Урала средняя плотность выше 10 пар/км² на контрольных площадках оказалась только в южной части (11,2 ± 0,4 пар/км²), севернее Полярного круга плотность была вдвое ниже (2,3 ± 0,2–5,1 ± 0,4 пар/км²). Подобный уровень плотности выявлен и на равнине, в Приобской лесотундре, как на юге (стационар Харп) ее – 8,03 ± 0,9 пар/км² (n = 18), так и на севере (фактория Хадыга) – 7,7 ± 2,1 пар/км² (n = 8). В тундровой зоне Ямала плотность постепенно снижается к северу. На стационаре Хановзй средняя за 12 лет плотность на контрольной площадке – 6,04 ± 0,72 пар/км². В районе пос. Бованенковский (70°30' с. ш.) средняя за три года плотность в разных биотопах колебалась от 0,4 до 3,6 пар/км² [Мониторинг..., 1997]. Количественные данные по плотности гнездования вида в северной тайге единичны: на верховых болотах Пуровского района 5–7 пар/км² [Емцев, Попов, 2009], 28 ос./км² – на плоскобугристых болотах Обь-Пуровского междуречья [Вартапетов, 1998].

Уровень колебаний плотности гнездования в районе, где птицы гнездятся не менее века (Нижнее Приобье) и на Среднем Ямале [Рябицев, 1993], где луговые коньки появились значительно позднее, одного порядка: 0,1–14,6 пар/км² и 1,25–10,0 пар/км² (рис. 2). Период высокой плотности в южной лесотундре (1971–1977 гг.) сменился периодом низкой плотности (1978–1984 гг.). В 1985 г. плотность вновь вернулась на высокий уровень. Возобновление учетов в 2002–2004 гг. выявило средний уровень плотности. Подобное происходило и на Среднем Ямале – период высокой плотности в 1983–1986 гг. сменялся периодом низкой в 1987–1991 гг.

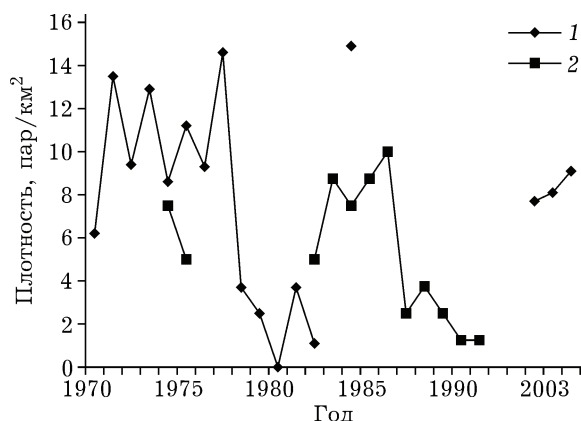


Рис. 2. Динамика плотности гнездования луговых коньков в Приобской лесотундре (1) и на Среднем Ямале (2)

Прилет и размножение. Для Нижнего Приобья периода 1970–1990 гг. средняя дата встречи первых луговых коньков – 25.05, наиболее ранняя дата – 03.05.1982 г., поздняя – 04.06.1978 г. В 2003 г. прилет начался 12.05, в 2004 г. – 22.05. Встреча первой птицы 03.05.1982 г. связана с исключительно ранней весной и интенсивным таянием снега с середины апреля, но массовый прилет начался в третьей декаде мая, после декады холодов. Температура воздуха в день встречи первой птицы составляла +0,2 °С...+11,4 °С, в среднем 3,0 °С ($n = 8$), в поздневесенние годы птицы прилетали с первой волной теплого воздуха. Массовый прилет в течение восьми разных лет продолжался 5–12 дней, один год – 18 дней, среднее значение $9,1 \pm 1,6$ дней. С. П. Пасхальный [2002] показал, что в Нижнее Приобье луговые коньки в 1986–2001 гг. начали прилетать достоверно раньше ($p \leq 0,05$), чем в предшествующие 15 лет. В большинстве лет наблюдений прилет начинался одновременно с проходом льда по Оби у г. Лабытнанги. Самцы и самки прилетали одновременно. При этом самцов больше ловилось в начале этого периода, самок – во второй его половине.

В лесотундру самцы прилетают с развитыми гонадами. У двух птиц из первой волны, отстрелянных 26.05 при массовом прилете после 06.06, вес более крупного семенника оказался 200 и 150 мг. У двух птиц, погибших в сетях во вторую пятитдневку с начала прилета, вес семенников составлял 300 и 350 мг; в последующую декаду погибшие

($n = 8$) самцы имели семенники весом 195–274 мг, в среднем $219,4 \pm 11,1$ мг. Поскольку на участке отлова, в пойме Оби, луговые коньки не гнездились, эти птицы являлись пролетными, но практически готовыми к гнездованию.

В период пролета через долину Нижней Оби часть птиц имела значительные жировые запасы: из 63 пойманных ловушкой луговых коньков жирность восьми (12,7 %) оценена баллом “много”, 21 (33,3 %) – “средне”, маложирных и тощих поймано 34 птицы (53,9 %). Поскольку наличие жировых запасов свидетельствует об участии особи в миграции, доля “много-” и “среднежирных” мигрантов (46,0 %) в северную лесотундру и субарктические тундры оказалась больше, чем у проникающих не далее юга субарктических тундр желтых трясогузок *Motacilla flava* (Linnaeus, 1758) – 32 %, но меньше, чем среди краснозобых коньков *Anthus cervinus* (Pallas, 1881) – 54 %, гнездящихся и в арктических тундрах [Рыжановский, 1997].

Продолжительность предгнездового периода от первой встреченной в сезон птицы до начала яйцекладки в лесотундре достигала 12–27 дней, в среднем за 7 лет – $18,7 \pm 2,1$ дней. Чем позднее начинался прилет, тем короче становился предгнездовой период. В Нижнем Приобье в 1971–1990 гг. первые яйца в контрольных гнездах появились между 07.06.1989 и 18.06.1971, средняя за 9 лет наблюдений дата начала яйцекладки – 14.06. На Среднем Ямале в 1974–1992 гг. наиболее ранняя дата начала сезона откладывания яиц – 13.06.1989 при начале кладки в Приобье – 08.06.1989. Наиболее поздняя дата начала кладки на Среднем Ямале – 19.06.1974 при начале сезона откладывания яиц в Приобье – 16.06.1974. Таким образом, при продвижении к северу наблюдается запаздывание сроков гнездования: 1–1,5 суток на 1° широты. По 20 гнездам, прослеженным в 1972 г. на стационаре Харп, начало яйцекладки растянулось на 12 дней, из которых 19 кладок начаты в первые 6 дней, т. е. размножение начинается очень дружно.

В полной кладке в Нижнем Приобье и на Южном Ямале оказалось $5,41 \pm 0,09$ яйца ($n = 101$): в 1 гнезде – 2 яйца, в 5 гнездах – по 3 яйца, по 4 – в 4 гнездах, по 5 – в

35 гнездах, по 6 – в 51 гнезде, по 7 – в 5 гнездах. Кладки, содержавшие 2–4 яйца, начинались в сроки, общие с более крупными кладками. На Среднем Ямале в кладке оказалось $5,88 \pm 0,06$ яйца ($n = 58$): по 5 яиц были в 13 гнездах, по 6 – в 39 гнездах, по 7 – в 6 гнездах. Отличия достоверны ($t = 4,7$, $p \leq 0,01$) в связи с отсутствием в выборке кладок с 2–4 яйцами. При этом величина кладок, которые можно отнести к повторным (поздние кладки), не была меньше ранних кладок. К юго-западу ареала этот показатель явно уменьшается: в Белоруссии в первой кладке оказалось 4,51 яйца [Федюшин, Долбик, 1967]; в Ленинградской обл. – 4,5 яйца ($n = 43$) в апреле – мае, 3,8 ($n = 10$) – в июне [Мальчевский, Пукинский, 1983]. Вероятно, уменьшение кладки имеет место не к юго-востоку, а к югу. В заповеднике Лапландский ($67^{\circ}49'$ с. ш.) полные июньские кладки содержали 4–7 яиц, в среднем $5,4 \pm 0,14$ [Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991], как и в лесотундре нашего района. Увеличение кладки лугового конька к северу в Западной Европе отмечал I. C. Coulson [1956].

Насиживание начинается с предпоследнего или последнего яйца. От последнего яйца до первого птенца в контрольных гнездах луговых коньков проходило 12–15 дней, в среднем $13,9 \pm 0,19$ ($n = 16$). В гнездах, находящихся под постоянным контролем, в 1971–1986 гг. вылупление начиналось между 30.06–12.07, средняя дата – 05.07 ($n = 16$). Этот процесс обычно растянут на 1–2 дня, средняя его длительность – $1,3 \pm 0,16$ дня ($n = 9$). В гнезде птенцы сидели 9–14 дней, в среднем – $10,9 \pm 0,4$ ($n = 16$). По результатам инструментальных измерений у двух гнезд [Рыжановский, 1987] на широте Полярного круга кормовая активность взрослых длилась 18 ч 30 мин – 19 ч 50 мин, в среднем 19 ч 12 мин, и 18 ч 30 мин – 20 ч 30 мин, в среднем 18 ч 48 мин, т. е. в условиях полярного дня луговые коньки ночной покой сохраняют. Даты оставления первых в сезон гнезд в лесотундре в разные годы: 09.07–21.07, в среднем – 16.07 ($n = 6$). Наиболее поздняя дата ухода слетков из гнезда – 25.07.1971. Общая длительность гнездового сезона на широте Полярного круга от первого в сезон яйца до ухода из контрольных гнезд последнего птенца в разные годы составила: 38–44 дня, в

среднем – $41,5 \pm 1,6$ ($n = 8$). На Среднем Ямале гнездовой сезон длился 43–50 дней, в среднем – 46,7 ($n = 3$). Наиболее поздняя дата ухода слетков – 02.08.1992 г.

Темпы роста птенцов лугового конька не отличались от темпов роста субаркта – краснозобого конька: нарастание массы тела до девятого дня происходило почти прямолинейно, затем рост замедлялся и прекращался к возрасту 16–18 сут.

Кочевки и распадение выводков. В лесотундре взрослые коньки беспокоились на гнездовых участках до начала августа. Из 20 окольцованных в гнездах птенцов в районе гнездового участка поймано две птицы в возрасте 33 и 54 дней, т. е. после распадения выводков большинство молодых птиц включается в дисперсионный разлет, но часть долго остается в районе рождения. Период разлета длится около недели, окончание совпадает с началом линьки. В 1978 г. максимум отлова молодых птиц в пойме пришелся на конец августа – начало сентября, в 1980 г. – на начало августа, в другие годы птицы достаточно равномерно отлавливались весь август. Сетями максимальное число птиц поймано в 1978 г., минимальное – в 1980 г., ловушкой – в 1980 и 1982 гг. соответственно. Из 553 меченых молодых луговых коньков повторно поймано 55 птиц (9,9 %). Доля повторов снижается от начала августа к концу месяца. Средняя длительность пребывания повторно пойманной птицы на участке наблюдений в пойме составила – $6,7 \pm 0,6$ дня; в течение всех трех декад августа птицы находились на участке примерно одинаковое время.

Постювенальная линька частичная, не-большой полноты [Рыжановский, 1997]. Линяют кроющие головы и туловища, выросшие в гнезде, и часть кроющих крыла, где у всех осмотренных на средних этапах линьки птиц ($n = 95$) заменялись малые верхние кроющие второстепенных маховых, верхние и нижние кроющие кисти, кроющие крылышка, нижние кроющие третьестепенных маховых, средние нижние кроющие второстепенных маховых. У 15–30 % дополнительно линяли все или часть верхних и нижних кроющих пропатагиальной складки, часть верхних кроющих второстепенных маховых, отмечен случай замены одного махового пера крылышка.

Широтной изменчивости полноты постювенальной линьки, обусловленной разными фотопериодическими условиями, у луговых коньков не выявлено. У клеточных птиц при естественном дне широты Полярного круга линька кроющих имела такую же полноту, что и у птиц в природе, но у одной особи из шести сменились третьестепенные (17, 18, 19-е) маховые перья. Содержание 10 коньков при фоторежиме южной границы ареала (16С : 8Т в июле, сокращающийся в августе) выявило значительное сокращение полноты линьки у двух птиц – не заменялась часть, 20–30 %, кроющих птерилий туловища, но линька остальных восьми птиц не отличалась от группы естественного дня. При фотопериоде 22С : 2Т до начала сентября линька также почти не отличалась от группы естественного дня – у одной птицы из пяти перелиняли третьестепенные маховые; кроющие головы и туловища линяли так же, как в природе.

Птицы, окольцованные в гнездах и пойманные в природе в возрасте 22–30 дней, к линьке не приступали. Коньки, выкормленные и передержанные при естественном дне, начали линьку в возрасте 36–45 дней, в среднем в $38,0 \pm 1,4$ ($n = 6$). При коротком дне линька начиналась не раньше 27 дней (27–36, в среднем – $31,8 \pm 1,1$; $n = 8$), при длинном – не позднее 50 дней (45–50, в среднем – $46,7 \pm 1,0$; $n = 5$). Отличия в периоде начала линьки достоверны между всеми группами: короткодневной и естественного дня ($t = 4,04$, $p \leq 0,01$); естественного дня и длиннодневной ($t = 4,53$, $p \leq 0,01$); короткодневной и длиннодневной ($t = 10,1$, $p \leq 0,01$). Таким образом, сроки начала постювенальной линьки у луговых коньков контролируются фотопериодом, в отличие от других северных трясогузковых [Рыжановский, 1997]. Фотопериодическая реакция контролирует и темпы линьки. При коротком дне она длилась 35–45 дней, в среднем $39,7 \pm 1,2$ ($n = 8$), при естественном – 44–49 дней, в среднем $46,0 \pm 1,6$ ($n = 6$), при длинном – 58–62 дня, в среднем $59,5 \pm 0,5$ ($n = 6$). Отличия достоверны между группами короткодневной и естественного дня ($t = 3,15$, $p \leq 0,05$), естественного дня и длиннодневной ($t = 8,08$, $p \leq 0,01$), короткодневной и длиннодневной ($t = 15,2$, $p \leq 0,01$).

На стационаре Октябрьском не начинающих линьку птиц в 1979 г. отлавливали до 19.08, на первых стадиях линьки – с 09.08; в 1981 г. начинающие линьку птицы встречались всю первую половину августа. В 1979 г. линька, по данным регрессионного анализа, длилась 50 дней. Средняя дата начала линьки – 07.08, окончания – 25.09. Среди пойманных сетями коньков преобладали особи на 3–5-й стадиях, несколько птиц поймано в первой декаде сентября на предпоследней, шестой стадии линьки. Миграция, вероятно, начинается после завершения этого процесса, так как в третьей декаде сентября в окрестностях г. Лабытнанги регулярно появлялись стайки перелинявших коньков; в 1982 г. в последней пятидневке сентября поймано 7 птиц, из которых 3 заканчивали линьку, 4 были в новом оперении. Сезон постювенальной линьки в лесотундре длится 2 мес., в 2 раза дольше, чем у желтой трясогузки [Рыжановский, 2013].

Послебрачная линька полная и, в отличие от других северных трясогузковых [Рыжановский, 1997], не совмещается с размножением. У всех 12 птиц, пойманных у гнезд с 5–10-дневными птенцами, оперение не обновлялось. Среди пяти коньков, взятых со слетками и содержавшихся в клетках, регенерация оперения началась у одной пары: через 20 дней после вылупления птенцов у самки, через 22 дня – у самца; у второй пары – через 34 и 35 дней соответственно; самка, кормившая выводок, начала линьку через 36 дней после вылупления птенцов. В природе послебрачная линька у луговых коньков начиналась во второй половине июля – начале августа. Первый линяющий конек пойман 23.07, средняя вычисленная дата начала линьки – 27.07; в старом оперении птиц ловили до 05.08. Длительность линьки у первых начинающих ее коньков 45–50 дней. Самцы, передержанные с весны ($n = 4$) в вольере, линяли 56–65 дней, в среднем – 59 дней; самка, взятая с птенцами, полностью заменила оперение за 49 дней. Средняя дата окончания линьки в природе – 03.09, средняя длительность линьки по регрессии – 39 дней, длительность сезона послебрачной линьки – 60–70 дней. Интересно, что постювенальная линька при значи-

тельно меньшей полноте длится столько же, сколько послебрачная, и эти линьки длятся дольше, чем соответствующие линьки субарктов – краснозобого конька и подорожника.

Отлет. Начинается в конце августа, заканчивается в конце сентября. Наиболее поздние встречи в Нижнем Приобье – 21.09.1980, 28.09.1982, 25.09.1984. Одна стайка встречена по первому снегу. Среди коньков, пойманных в сентябре, доминировали тощие и маложирные птицы, доля среднежирных коньков в разные пятидневки сентября не превышала 2,7 %. У первогодков, передержанных в неволе до весны ($n = 9$), миграционное ожирение начиналось через 3–10 дней, в среднем – через 7,6 дня после окончания линьки, в возрасте 85–110 дней, в отличие от других северных трясогузковых, совмещающих долинивание с депонированием жира [Рыжановский, 1997].

Питание и трофические связи. В гнездовое время в лесотундре спектр питания таких видов, как луговой и краснозобый коньки, очень схож [Рыжановский, Ольшванг, 1974], так как корм они собирают одним способом – склевывают с травы, кустарничков и из подстилки в одних и тех же местообитаниях. Однако средний вес одного насекомого в пробах пищи птенцов луговых коньков вдвое выше, чем в пробах краснозобых коньков: $56,9 \pm 3,03$ мг против $28,8 \pm 1,04$ мг. Различия достоверны ($t = 8,8$, $p \leq 0,01$). Поскольку мелкие беспозвоночные в северных тундрах преобладают [Ольшванг, 1995], краснозобые коньки имеют определенное преимущество перед луговыми в обеспеченности кормом, в лесотундре такого преимущества нет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Н. Н. Данилов [1966] относил лугового конька к видам, освоившим южную Субарктику. В настоящее время в Западной Сибири вид осваивает северную Субарктику, и достаточно хорошо освоил “среднюю” Субарктику – подзону субарктических тундр Ямала и Тазовского полуострова. В. А. Юдкин [2009] при построении модели градиентного ареала лугового конька южную его границу соотносит с границами территорий с короткими летними ночами при максимальной имманентной

плотности в зонах белых и солнечных ночей Западной Европы. Автор справедливо отмечает, что продолжительный световой день высоких широт является одним из основных факторов, позволяющих успешно размножаться птицам в условиях короткого нестабильного лета. В лесотундре луговые коньки после захода солнца прекращали активность и начинали ее после восхода [Рыжановский, 1987]. Часы белой ночи они не использовали, успевая обеспечить выводок кормом за 19 ч дневной активности. Положительное влияние полярного дня состоит не столько в увеличении периода активности за счет возможности собирать корм для выводка все 24 ч, сколько в повышении продуктивности экосистем, что также отметил В. А. Юдкин [2009]. Круглосуточное прогревание водоемов энергией солнечных лучей обеспечивает ранний вылет двукрылых (свыше 50 % биомассы корма птиц); прогревание воздуха и круглосуточный фотосинтез стимулируют развитие листьев кустарников и кустарничков и, соответственно, листогрызущих насекомых (до 30 % биомассы корма).

Поскольку в лесотундру и южную тундру луговые коньки прилетают с развитыми гонадами в связи со стимуляцией “длинным” днем еще на подлете к Полярному кругу, они могут включиться в размножение там, особенно при поздней весне или возврате холодов, что на севере не является редкостью. Однако при ранних веснах, что случается все чаще, птицы продолжают миграцию и расширяют ареал к северу. Полярный день, вероятно, стимулирует увеличение плодовитости луговых коньков, так как большая кладка характерна и для коньков тундр Восточной Европы. Роль более продолжительного кормового дня в увеличении кладки сомнительна, хотя позволяет несколько быстрее развиваться птенцам. Выигрыш полутора – двух суток на фоне поздней и растянутой линьки вида ничтожен.

Фоторежим второй половины лета с медленно сокращающимся днем при фотопериодическом контроле линьки у этого вида смещает ее начало в лесотундре на первую декаду августа, в северных субарктических тундрах – на вторую декаду. Несмотря на небольшую полноту постювенальной линьки,

длится она больше месяца даже в лесотундре – до середины сентября, а в северных тундрах, в связи с поздним началом и низкими темпами при более “длинном” дне, – до третьей декады сентября, в отдельные годы – до начала зимы. Взрослые коньки также не спешат начать линьку, так как отделяют ее от выкармливания. Поскольку темпы послебрачной линьки весьма высоки, поздний отлет, вероятно, связан еще и с поздними сроками формирования миграционного состояния, как и у первогодков. По этой причине отлет начинается позднее, чем у других насекомоядных птиц тундры. Из воробьиных птиц севера Субарктики подобной “неспешной” реакцией на приближение зимы обладает только пуночка *Plectrophenax nivalis* (Linnaeus, 1758) – субарктический зерноядный вид, отлетающий из тундровой зоны последним. Однако если пуночки адаптированы к поздней миграции зерноядностью и устойчивостью к отрицательным температурам, то поздний отлет луговых коньков – вынужденное явление. Из-за позднего окончания линьки и позднего миграционного состояния часть коньков, возможно, не успевает улететь с северного предела ареала и гибнет при снегопадах. Для успешного освоения северных тундр (мохово-лишайниковых и арктических) луговые коньки должны сменить фотопериодический контроль постювенальной линьки на эндогенный, совместить формирование миграционного состояния с последними этапами постювенальной линьки, совместить докармливание слетков с послебрачной линькой, сократить полностью послебрачную линьку у особей, задержавших ее начало. Все перечисленные преобразования осуществили западносибирские белые трясогузки *Motacilla alba dukhunensis* (Sykes, 1832) при освоении тундр Ямала и, скорее всего, всей Субарктики [Рыжановский, 2011].

Проникновению луговых коньков в таежно-тундровую часть Азии способствует отсутствие межвидовой территориальной конкуренции [Рябицев, 1993] и повышенная плодовитость в зоне солнечных ночей, создающая достаточно высокое обилие для движения на восток. В настоящее время северо-восточная оконечность ареала доходит до Обь-Енисейского водораздела, причем вся часть

ареала на территории Западной Сибири находится в зоне белых ночей. Вряд ли есть факторы, существенно препятствующие расширению ареала вида на восток, по крайней мере, по равнине до р. Енисей. И дальше, движению в Среднюю Сибирь с ее горным рельефом, также не должно быть препятствий, так как в горах Северного, Приполярного и Полярного Урала луговой конек – один из фоновых видов.

На севере Западной Сибири луговой конек ведет себя как “полулабильный” вид, на места гнездования возвращаются не все выжившие взрослые птицы (показатель возврата $26 \pm 9\%$), молодые, как и практически у всех видов, демонстрируют широкий разлет от мест рождения [Рябицев, 1993]. Следовательно, расширение ареала может происходить за счет как взрослых, так и молодых птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Луговой конек не имеет экологических адаптаций к условиям Субарктики, но весьма интенсивно ее осваивает, двигаясь по лесотундре и кустарниковой тундре на восток, чему способствует потепление климата в Западной Сибири. Продвижению в арктические тундры препятствует фотопериодический контроль начала постювенальной линьки и ее низкие темпы, разделение выкармливания птенцов и послебрачной линьки, медленное формирование миграционного состояния и, возможно, слишком мелкие беспозвоночные в арктических тундрах.

Авторы выражают благодарность С. В. Шутову, Н. С. Алексеевой, Ю. А. Тюлькину, Э. А. Поленцу за участие в экспедиционных исследованиях и совместные заботы о полевом быте.

ЛИТЕРАТУРА

- Вартапетов Л. Г. Птицы северной тайги Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1998. 327 с.
- Виноградов В. Г., Кривенко В. Г., Панфилов А. Д. Очаг тундровой орнитофауны в верхней части бассейна реки Пур // Мат-лы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск, 1991. Ч. 1. С. 52–53.
- Виноградов В. Г. Птицы бассейна реки Русской (Луцьяхи) и низовьев Таза // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2002. Вып. 7. С. 72–85.

- Головатин М. Г. К орнитофауне Верхне-Тазовского заповедника // Там же. 2001. Вып. 6. С. 58–64.
- Головатин М. Г. Принципы организации населения птиц северных широт. Взгляд в динамике. LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH&Co. KG. Saarbrücken, Deutschland, 2011. 396 с.
- Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2005. 564 с.
- Гынгазов А. М., Москвитин С. С. О распространении некоторых птиц в таежной зоне Западной Сибири // Орнитология, 1965. Вып. 7. С. 71–74.
- Данилов Н. Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Свердловск, 1966. Т. 2: Птицы. 140 с.
- Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 332 с.
- Дементьев Г. П. Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука, 1954. Т. 5. 802 с.
- Дмитриев А. Е., Низовцев Д. С. К орнитофауне бассейна реки Большая Ширта // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2008. Вып. 13. С. 32–43.
- Дунаева Т. Н., Кучерук В. В. Материалы по экологии наземных позвоночных тундры Южного Ямала // Мат-лы к познанию фауны и флоры СССР. Н.С. Отд. зоол. 1941. Вып. 4 (19). С. 5–80.
- Емцев А. А., Попов С. В. Орнитологические находки в среднем течении реки Харампур // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2009. Вып. 14. С. 33–44.
- Жуков В. С. Распределение гнездящихся птиц в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2011. № 1 (13). С. 75–86.
- Жуков В. С. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжский экол. журн. 2013. № 1. С. 16–28.
- Кищинский А. А. К фауне и экологии птиц Териберского нагорья Мурманской области // Тр. Кандакшского гос. заповедника. 1960. Вып. 2. С. 15–60.
- Локтионов Е. Ю., Савин А. С. О птицах реки Тотояха (Гыданский полуостров) // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 2007. Вып. 12. С. 182–188.
- Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. Т. 2. 504 с.
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа / под ред. Л. Н. Добринского. Екатеринбург: Аэрокосмоэкология, 1997. 191 с.
- Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. Ч. 1. 37–48.
- Ольшванг В. Н. Беспозвоночные животные // Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 325–337.
- Пасхальный С. П. Сроки прилета некоторых видов птиц в низовья Оби в 1970–2002 гг. // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальным изменением климата: мат-лы Междунар. симп. Казань: ЗАО “Новое знание”, 2002. С. 151–156.
- Рыжановский В. Н. К сравнительной экологии лугового и краснозобого коньков. Особенности ритма насиживания // Мат-лы по фауне Субарктики и Западной Сибири. Свердловск, 1987. С. 3–13.
- Рыжановский В. Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 1997. 288 с.
- Рыжановский В. Н. Географическая изменчивость линек белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*. Постуვენальная линька // Рус. орнитол. журн. 2011. № 700. С. 2135–2155.
- Рыжановский В. Н. Географическая изменчивость линек белой трясогузки *Motacilla alba dukhunensis*. Предбрачная и послепредбрачная линьки // Там же. 2011. № 703. С. 2211–2230.
- Рыжановский В. Н. Экология желтой трясогузки *Motacilla flava* L. в лесотундре Западной Сибири и факторы, ограничивающие расширение ее ареала в северном направлении // Сиб. экол. журн. 2013. № 3. С. 399–400.
- Рыжановский В. Н., Ольшванг В. Н. Питание птенцов лугового и краснозобого коньков в условиях Субарктики // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск. 1974. С. 162–166.
- Рябицев В. К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал. отд-ние, 1993. 296 с.
- Рябицев В. К. К орнитофауне верховьев Пяку-Пура и окрестностей // Мат-лы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. 1998. Вып. 3. С. 160–165.
- Рябицев В. К., Сесин А. В., Емцев А. А. К фауне Сибирских увалов // Там же. 2004. Вып. 9. С. 124–145.
- Рябицев В. К., Примаков И. В. К фауне птиц Среднего Ямала // Там же. 2006. Вып. 11. С. 184–190.
- Рябицев В. К., Рябицев В. К., Емцев А. А., Сесин А. В. Птицы окрестностей Уренгоя и междуречья низовьев рек Пур и Таз // Там же. 2010. Вып. 15. С. 134–159.
- Рябицев В. К., Тарасов В. В. Птицы верховьев реки Айкаган // Там же. 1998. Вып. 3. С. 165–172.
- Семенов-Тянь-Шанский О. И., Гилязов А. С. Птицы Лапландии. М.: Наука, 1991. 287 с.
- Федюшин А. В., Долбик М. С. Птицы Белоруссии. Минск, 1967. 380 с.
- Шухов И. Н. Птицы Обдорского края // Ежегодн. зоол. музея Импер. Академии наук, 1915. Т. 20. С. 167–238.
- Юдкин В. А. Экологические аспекты географии птиц Северной Евразии. Новосибирск: Наука, 2009. 415 с.
- Bengston S. A. Densities of Passerine Bird Communities in Iceland // Bird Study. 1970. Vol. 17, N 3. P. 247–259.
- Coulson I. C. Mortality and Egg Production of the Meadow Pipit with special Reference to Altitude // Bird study. 1956. Vol. 3, N 2. P. 315–320.
- Dierschke F. Die Sommervogelbestände nordwestdeutsch Kiefernforsten // Vogelwelt. 1973. Vol. 94, N 6. S. 201–225.

Ecology of the Meadow Pipit *Anthus pratensis* L. on the North-Eastern Limit of the Breeding Area

V. N. RYZHANOVSKIY, V. K. RYABITSEV

*Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS
620144, Yekaterinburg, 8 Marta str., 202*

E-mail: ryzhanovskiy@yandex.ru, riabits@yandex.ru

The ecology of the meadow pipit was studied in nature in the Lower Ob region and on the Yamal Peninsula. Laboratory investigations were carried out under natural and artificial photoperiods. The factors affecting the distribution of the species in the north-eastern limit of its range were analyzed. The meadow pipit is wide-spread in the taiga zone and it does not need any special adaptations for the conditions of forest-tundra and southern tundra. But the species is not adapted to the north tundra environment. Current climate changes define the northern border of its range. The species has no obvious obstacles to spreading to the east.

Key words: Subarctic, meadow pipit, ecology, range borders, photoperiod.