

Экология желтой трясогузки *Motacilla flava* L. в лесотундре Западной Сибири и факторы, ограничивающие расширение ее ареала в северном направлении

В. Н. РЫЖАНОВСКИЙ

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

АННОТАЦИЯ

На основе многолетнего изучения экологии желтой трясогузки в природе Нижнего Приобья и результатов экспериментальных исследований анализируются факторы, определяющие проникновение вида в тундры п-ова Ямал.

Ключевые слова: Субарктика, желтая трясогузка, экология, границы ареала.

В последней четверти XX в. на территории Западной Сибири отмечено расширение гнездовых ареалов ряда видов птиц в северном направлении [1]. Регистрируя гнездование новых видов в лесотундровой и тундровой зонах, мы, как правило, не беремся обсуждать экологические причины расширения их ареала, так как область устойчиво высокой плотности гнездования видов, позволяющей изучать их экологию, отделяют от новых границ, за редким исключением, многие десятки километров. Одним из таких исключений является желтая трясогузка – обычный вид в Приобской лесотундре до северных пределов редколесий, осваивающий в настоящее время кустарниковые тундры Южного Ямала. Задача данной работы – анализ имеющихся материалов по экологии вида в лесотундре для выявления адаптаций к расширению ареала и факторов, не позволяющих это делать.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на результатах полевых и экспериментальных исследований в Приобской лесотундре и на Южном Ямале. Основной район сбора материала – окрестности г. Лабьтнанги (66°40' с. ш., 66°40' в. д.), стационары Харп и Октябрьский. На первом стационаре, расположенном в котловине небольших озер, в 1971–1984 и 2002–2004 гг. картировали пары на территории 160–360 га (средняя, за все годы площадь 293 га), в 1971–1974 гг. на стационаре Харп проводили обычные полевые наблюдения в течение всего весенне-летне-осеннего периода, брали пробы корма у птенцов. В 1984 г. специально отыскивали гнезда для кольцевания птенцов и взрослых птиц, ловили их паутинными сетями по всему участку в послегнездовое время. Там же в 1987 и 1988 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 конусной ловушкой, ориентированной входом весной на юг, летом и осенью – на север. Кольцевали птиц в комплексе со стандартной прижизненной обработкой: определяли массу, упитанность в баллах, наличие наседного пятна и клоакального выступа, описывали состояния оперения по методике Г. А. Носкова и Т. А. Рымкевич [2]. В общей сложности описали оперение 44 взрослых и 168 молодых птиц, пойманных в июле и августе. При обработке описаний оперения линяющих птиц определяли стадии линьки. Процесс послелебачной линьки делили на 11 стадий по выпадению маховых перьев, постювенальной линьки – на 7 стадий по началу и окончанию линьки птерилий и их отделов.

Особенности регуляции постювенальной линьки изучали у птиц, выкормленных с 10–12-дневного возраста в условиях короткодневного, естественного и длиннодневного фоторежимов. Птиц первой группы 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 жили в вольере сначала при круглосуточном дне, затем (с середины июля) при дне, сокращающемся на 7–8 мин в сутки. Птиц третьей группы содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч: до середины июля птицы жили при круглосуточном освещении, позднее – при фотопериоде 22С : 2Т. До начала линьки птиц осматривали через день, позднее через 4–5 дней. Регистрировали возраст начала линьки, последовательность вступления в линьку птерилий и их отделов, длительность линьки, полноту линьки (количество сменившихся перьев).

Поскольку отличия в полноте наиболее выражены на крыловой птерилии, где регистрировали каждое сменившееся перо, провели количественное сравнение полноты линьки этой птерилии. Каждому сменившемуся перу присваивали 1 балл. В отделах, содержащих мелкие перья (верхние кроющие пропатагиальной складки, верхние и нижние кроющие кисти), при полной смене кроющих присваивалось 10 баллов, при час-

тичной – 5. Суммировали баллы одного крыла. Баллы рассчитывали для каждой особи, затем определяли средний и оценивали достоверность отличий от других групп при помощи непараметрического аналога дисперсионного анализа – метода Краскела – Уоллиса. Для сравнения двух выборок применяли также *t*-критерий Стьюдента. Различия считали достоверными при $P \leq 0,05$. Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительность линьки определяли по средним для каждой стадии линьки датам, используя формат линии тренда программы Microsoft® Excel 2002.

В процессе сбора материала применяли также метод учета со шнуром длиной 50 м между двумя учетчиками, которым выпугивали птиц (учеты на р. Ядаяходаяха, Южный Ямал). Некоторый материал собирали на регулярных экскурсиях. Интенсивность весеннего пролета мигрантов (определение желтых трясогузок в полете сложностей не представляет) оценивали в утренние часы, регистрируя пролет через 200-метровую полосу (100 м + 100 м от наблюдателя).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Северные границы ареала, биотопическое и пространственное распределение. В 1974–1975 гг. при обследовании значительных по площади территорий на широте пос. Мыс Каменный (68°30' с. ш.) – вокруг поселка, в нижнем течении р. Нурмаяха, в среднем течении р. Юрибей – желтые трясогузки не встречены как в период прилета, так и в гнездовое время. В 1976 г. в верховьях притока р. Ядаяходаяха – р. Порсяха (67°30' с. ш.) трясогузок видели только весной, в гнездовое время на учетной площадке и на маршрутах они не встречены. В нижнем течении Ядаяходаяха, южнее Порсяхи (по широте) на 30 км, желтые трясогузки были весьма обычны, поэтому мы [3] предположили, что северная граница распространения проходит по широте озер Ярато (68° с. ш.). В 1997 г. в верховьях р. Юрибей (68°20' с. ш.) этих птиц не наблюдали [4], но в 2004 и 2005 гг. трясогузки там встречены [5]. Несколько южнее, в нижнем течении р. Еркутаяха (68°12' с. ш.), впадающей в Байдарацкую губу, они встре-

чаются регулярно [6], как и непосредственно в Приобской лесотундре. В Средней Сибири граница ареала смещается до 70° с. ш. в устье Енисея, до 72° с. ш. у пос. Хатанга [7]. На территории плато Путорана трясогузки встречаются вплоть до 71° с. ш. [8].

В лесотундре трясогузки гнездятся практически повсеместно, кроме высокой сухой тундры, но предпочтением пользуются территории, имеющие небольшие озера с соединяющими их ручьями, небольшие осоковые болота, отдельно стоящие лиственницы или их группы, при почти обязательном присутствии низкорослых кустарников. С. П. Пасхальный и М. Г. Головатин [9] включили желтую трясогузку в список всех выделенных ими типов местообитаний лесотундры. В долине нижней Оби трясогузки регулярно встречаются весной и во второй половине лета, но в гнездовое время на полянах лесной полосы склона коренного берега, поймы и надпойменных террас окрестностей стационара Октябрьский этих птиц не наблюдали. Избегают они и горных долин Полярного Урала.

Плотность гнездования и ее динамика. Плотность гнездящихся пар желтой трясогузки на границе ареала, в верхнем течении р. Юрибей, минимальная – $0,1$ пары/км² [5], в тундре нижнего течения р. Еркутаяха она возрастает до $0,5$ – $1,1$ пары/км² [6]. В редколесье нижнего течения р. Ядаяходаяха тря-

согузки гнездились с плотностью $3,1$ пары/км², в прибрежной кустарниковой тундре устья Ядаяходаяхи учтено $1,1$ пары/км²; в сырой травяно-моховой тундре побережья Обской губы – $5,4$ пар/км² (наши данные). В кустарниковой тундре среднего течения Хадытаяхи, на границе с пойменным лесом, в 1971–1979 гг. трясогузки гнездились с плотностью $2,3$ – $22,6$, в среднем $(12,5 \pm 2,3)$ пар/км² ($n = 9$) [3]. На территории стационара Харп объединенная по всем биотопам плотность гнездования $8,7$ – $21,8$ пар/км², средняя за 16 лет учетов – $(13,0 \pm 0,9)$ пар/км². Южнее, на границе с тайгой, трясогузок меньше не становится: $4,5$ – 25 пар/км² в окрестностях оз. Варчато ($66^\circ 10'$ с. ш.) [10]. Таким образом, в пределах Приобской лесотундры, от $65^\circ 30'$ до $67^\circ 30'$ с. ш., плотность находится на одном уровне (5 – 25 пар/км²), а в южной части кустарниковых тундр быстро снижается до нуля. Подобным образом в гнездовое время изменяется плотность на севере Средней Сибири: от 42 птиц/км² в лесотундре до 1 – 7 птиц/км² на юге подзоны кустарниковых тундр [7].

В лесотундре при почти повсеместном гнездовании на плакоре имеются типы местообитаний, где трясогузки гнездятся ежегодно с постоянно высокой плотностью; гнездятся с варьирующей плотностью (от почти полного отсутствия до высокой); эпизодически гнездятся с низкой плотностью. На рис. 1

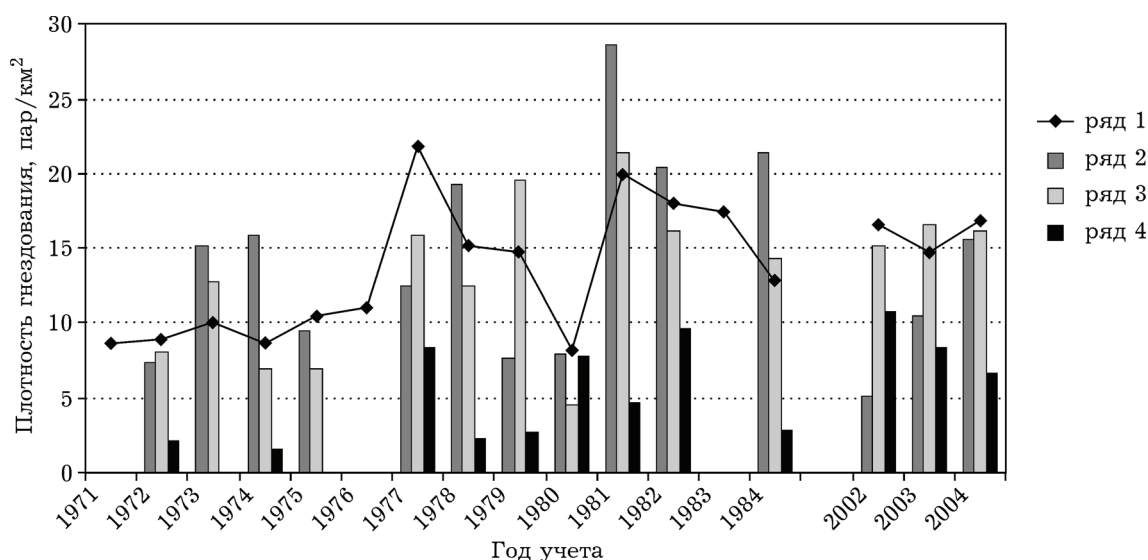


Рис. 1. Динамика гнездования пар желтой трясогузки на всей территории стационара Харп (ряд 1) и в ее частях: в лиственничном редколесье с озерами (ряд 2), на озерно-болотном участке (ряд 3) и на участке кустарниковых тундр (ряд 4)

представлена динамика гнездования пар желтой трясогузки на всей территории стационара Харп и трех типах местообитаний, на которые она делится: в лиственничном редколесье с озерами (116 га), на озерно-болотном участке (116 га) и на участке кустарниковых тундр (132 га). С весьма высокой плотностью (5,1–28,6, в среднем $(13,7 \pm 1,7)$ пар/км²) трясогузки гнездились в редколесье. В озерно-болотной части стационара трясогузки также были весьма многочисленны (4,5–21,4, в среднем $(13,4 \pm 1,2)$ пар/км²). На тундровом участке в начале 70-х гг. трясогузки гнездились не ежегодно, с 1977 г. они занимали гнездовые участки регулярно, средняя за все годы плотность в тундре была $(4,8 \pm 0,8)$ пары/км², максимальная – 10,7 пар/км².

Особенностью вида является неравномерность пространственного распределения, парцеллярность [11]. В Приобской лесотундре на экскурсиях по однообразному ландшафту участки с высокой численностью трясогузок сменялись участками их полного отсутствия. Как правило, центром такой парцеллы является лиственница, высокий куст ольхи, ивы или карликовой березки на бугре.

Прилет и гнездование. Первые в сезон желтые трясогузки прилетают относительно поздно, позднее белых трясогузок (*Motacilla alba* L.), луговых (*Anthus pratensis* L.) и краснозобых (*A. cervinus* Pall.) коньков, но несколько раньше желтоголовых трясогузок (*M. citreola* Pall.) или одновременно с последними. Для окрестностей г. Лабытнанги наиболее ранняя дата первой регистрации – 17.05.1986, наиболее поздняя – 10.06.1972, средняя дата начала прилета – 2.06. Из 17 лет регистраций дважды прилет начинался в конце второй декады мая (17.05 и 19.05), в течение 5 лет – в третьей декаде мая, в течение 10 лет – в первой декаде июня. Интенсивность пролета низкая. В 1974 г. на стационаре Харп из 1006 воробьиных, пролетевших за 16 ч наблюдений (по 2 утренних часа), в 200-метровых створах в период интенсивной миграции желтых трясогузок было 28 (2,8 %). В 1979 г. через редколесье коренного берега Оби за 16 утренних часов пролетели 36 трясогузок из 415 учтенных воробьиных (8,7 %). В 1980 г. над поймой Оби за 20 утренних часов пролетела 21 трясогузка из 215 воробьиных (9,8 %).

Период прилета от регистрации первой птицы до прекращения их отлова конусной ловушкой и встреч групп обычно короткий, от 5 до 16 дней, в среднем $(9 \pm 1,7)$ дней ($n = 6$). Первыми прилетали самцы, самки появлялись вместе с основной массой самцов. Самцы преобладали в отловах – 34 : 24. Прилет начинался при положительных круглосуточных температурах воздуха – от 0,6 до 6,8 °С, в среднем $(3,4 \pm 1,2)$ °С ($n = 5$), интенсивный прилет наблюдался при температуре выше 10 °С. Часть из 37 пойманных сетями и ловушкой птиц в нашем районе миграцию не заканчивали, так как имели значительные запасы жира: упитанность трех птиц (8 %) оценена баллом “много”, девяти (24 %) – “среднежирные”. Остальные были тощие или маложирные, т. е. физиологических стимулов к дальнейшей миграции не имели. Для сравнения: среди пойманных весной луговых и краснозобых коньков, граница ареала которых проходит значительно севернее, “много” и “среднежирных” птиц было 45,9 и 54 % соответственно, но среди таловок (*Phylloscopus borealis* Blas.), не проникающих на Ямал дальше лесных островов, таких птиц было 26,6 %.

В лесотундру самцы желтых трясогузок прилетают с развитыми гонадами: у погибших в сетях или отстрелянных птиц в первую – вторую пятидневку прилета масса более крупного семенника составляла 95, 256, 310, 350 мг, в среднем 252,7 мг, причем максимальная была у особи, добытой в первый день массового прилета. От начала прилета до начала яйцекладки в ранних гнездах проходило от 8 до 21 дня, в среднем $13,7 \pm 2,1$ ($n = 6$). В годы с растянутой весной, когда от первой встречи до начала массового прилета проходило 1–2 нед., этот период мог длиться и дольше, но от начала прилета самок до начала яйцекладки в годы наблюдений всегда проходило 8–10 дней.

Все найденные гнезда ($n = 49$) располагались однообразно: сбоку кочки, под кустом низкой ивы, карликовой березки, багульника, пучком прошлогодней травы. Гнездо свито из стеблей осок и злаков, лоток выложен тонкими травинками, растительным пухом, иногда перьями, шерстью оленя, грызунов. Первые яйца в контрольных гнездах за 6 лет наблюдений отложены между 11.06. и 18.06.

средняя многолетняя дата начала откладывания яиц – 14.06. По 12 гнездам, прослеженным в 1984 г., начало откладывания яиц у трясогузок Нижнего Приобья растянулось на 12 дней, из которых 11 кладок начаты в 7 дней. Продолжительность сезона откладывания 12–20 дней, в среднем ($17,2 \pm 1,9$) дней ($n = 4$). В полной кладке в среднем ($5,06 \pm 0,11$) яйца: по 3 яйца было в двух гнездах (4,1 %), по 4 – в 10 (20,4 %), по 5 – в 21 (42,8 %), по 6 – в 15 (30,6 %), 7 – в одном гнезде (2,0 %). Самки начинали плотно насиживать с третьего яйца при кладке в 5–6 яиц ($n = 4$). В гнездах, бывших под постоянным контролем, в 1984–1986 гг. вылупление начиналось между 30.06–12.07, средняя дата – 5,07 ($n = 16$). Вылупление, как правило, растянуто на два дня, что соответствует насиживанию с середины кладки. От момента откладки последнего яйца до вылупления первого птенца проходило 11–12 дней, в среднем 11,3 ($n = 6$), в гнезде птенцы сидели 10–11 дней, в среднем ($10,2 \pm 0,2$) дней ($n = 6$). Даты оставления первых в сезон гнезд 7.07–16.07, в среднем – 11.07 ($n = 6$). Общая длительность гнездового сезона от откладки первого в сезон яйца до ухода из контрольных гнезд последнего птенца 35–43 дня, в среднем – $40,2 \pm 1,9$ ($n = 4$).

Кочевки и распадение выводков. Взрослые птицы уводят выводки с гнездовых участков через 5–6 дней после оставления птенцами гнезда. В 1984 г. среди 15 молодых трясогузок, пойманных на стационаре Харп в пери-

од распадаения выводков, не было ни одного из 52 слетков, окольцованных в гнездах, расположенных на этой территории, т. е. они уже ушли с нашего участка. Период интенсивного движения молодых желтых трясогузок по территории стационара Харп длился всего 5 дней: с 23 по 28 июля при возрасте слетков 15–18 дней. Наблюдения за выводками показали, что с этой территории они переместились на юго-запад в пойму небольшой реки, затем начали двигаться вниз по течению. В районе стационара Октябрьский трясогузки гнездятся на плакоре не ближе 500 м от участков отлова. В пойму Оби молодые птицы спускаются в конце июля – начале августа. Сроки их появления не связаны жестко со сроками становления слетков на крыло. В одни годы мы начинали отлавливать 20–25-дневных птиц, в другие – в возрасте старше 30 дней. Продолжительность нахождения первогодков в районе стационара отличалась по годам: в 1979 и 1980 гг. птиц отлавливали в течение 11–15 дней, в 1981 и 1982 гг. – в течение месяца. Основной период пребывания молодых трясогузок в пойме – конец второй – начало третьей декады августа (рис. 2). Из 144 окольцованных птиц повторно поймано 3 (2,1 %) – через 2, 12 и 14 дней. Низкая доля повторных отловов (у краснозобых и луговых коньков она превышает 10 %) свидетельствует о высокой подвижности молодых трясогузок в долине Оби.

Линька. В гнездовой части ареала у желтой трясогузки имеют место частичная пост-

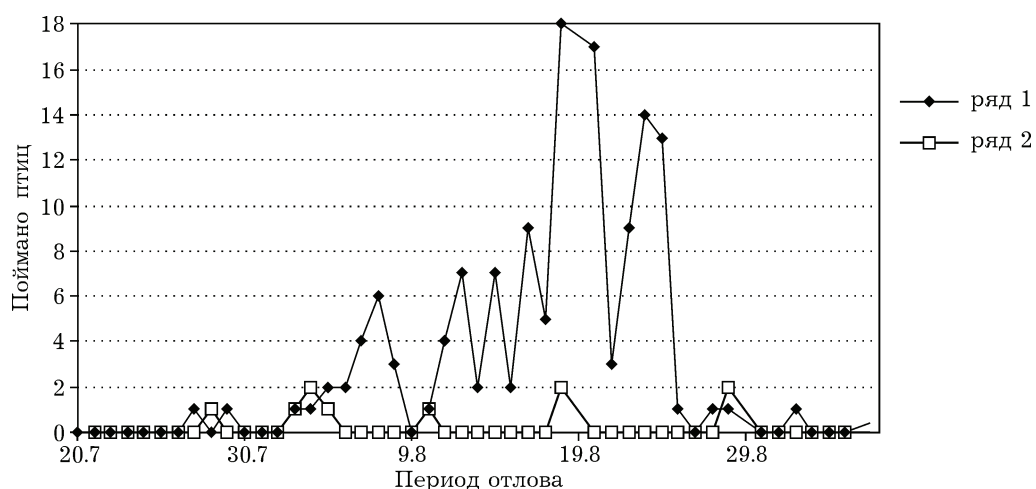


Рис. 2. Динамика отлова молодых (ряд 1) и взрослых (ряд 2) желтых трясогузок в долине нижней Оби в 1978–1982 гг.

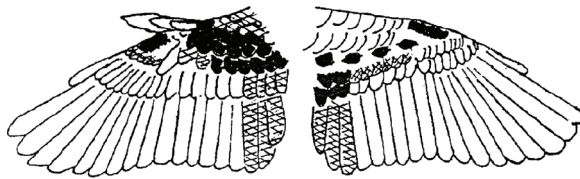


Рис. 3. Полнота постювенальной линьки крыла желтых трясогузок в Нижнем Приобье: слева верх крыла, справа – низ крыла. Обозначения: черный цвет – линяет у всех, заштриховано – линяет у части птиц, белый – не линяет

ювенальная и полная послебрачная линьки, а на местах зимовки – частичная предбрачная.

В природе в процессе постювенальной линьки трясогузки заменяют контурное оперение туловища, сформированное в гнезде (центральные ряды птерилий), и часть кроющих крыла (рис. 3). Четыре птицы из шести, содержащихся в вольере при естественном световом режиме, также заменили трехстепенные маховые перья. Линьку рулевых не наблюдали. В экспериментальных условиях (см. таблицу) отмечено сокращение полноты линьки кроющих крыловой птерилии при более коротком, чем в лесотундре, световом дне, но при 22-часовом дне до конца августа (фотопериод северных пределов Субарктики, где этого вида уже нет) увеличения полноты линьки по сравнению с группой естественного дня не наблюдали, т. е. в лесотундре трясогузки имеют линьку максимальной полноты. Различия в полноте линьки между птицами групп коротко- и длиннодневного фотопериодов достоверны (критерий Манна – Уитни: $z = 2,766$, $p = 0,0056$; t -критерий = 5,9). Полнота линьки

группы естественного дня не отличалась от таковой группы длинного дня при достоверных отличиях от группы короткого дня ($z = 2,680$, $p = 0,0047$; t -критерий = 3,6).

У молодых трясогузок, пойманных в природе, судя по остаткам чехликов на маховых и рулевых перьях, линька начиналась в возрасте 23–28 дней. У птиц, взятых слетками из гнезд и выкормленных при разных фотопериодических условиях, линька начиналась в одном том же возрасте: при естественном дне в 24–26 дней, при коротком – в 20–25 дней, а при длинном – в 22–25 дней (см. таблицу). Темпы линьки этих групп на первых этапах (возраст вступления в линьку птерилий и отделов) практически равные, во второй половине наблюдали различия в возрасте выхода из линьки птерилий и отделов: при 22–24-часовом дне некоторые птицы линяли почти вдвое дольше, чем при коротком: 60 и 35 дней соответственно. Высокодостоверными были отличия в средней длительности линьки между группами коротко- и длиннодневного фоторежимов ($z = 2,928$, $p = 0,0032$; t -критерий = 16,1) и группы естественного фотопериода от коротко- и длиннодневной групп ($z = 2,716$, $p = 0,0049$; t -критерий = 4,6 и $z = 2,610$, $p = 0,0041$; t -критерий = 14,4) соответственно.

В пойме окрестностей пос. Октябрьский желтые трясогузки появлялись на третьей – шестой стадиях линьки (рис. 4). Уравнение линии тренда, рассчитанное по объединенным за 5 лет данным ($n = 168$), дает следующие средние даты: начало – 26 июля, конец – 29 августа, длительность – 35 дней. Последняя величина несколько меньше длительности линьки 5 птиц в вольере при есте-

Количественные показатели постювенальной линьки желтых трясогузок в экспериментальных условиях, $\text{lim}/(M \pm m) (n)$

Фоторежим содержания птиц	Полнота, баллы	Возраст начала		Длительность	
		д н и			
Короткодневный фотопериод	24–56	20–25	35–40		
	44,2 ± 3,6 (9)	22,9 ± 0,3 (9)	37,2 ± 0,9 (5)		
Естественный день	54–59	24 – 26	40–44		
	57,5 ± 1,2 (4)	24,2 ± 0,4 (5)	42,5 ± 0,7 (5)		
Длиннодневный фотопериод	51–58	22–25	56–60		
	56,1 ± 1,0 (7)	23,6 ± 0,3 (7)	58,6 ± 0,9 (5)		

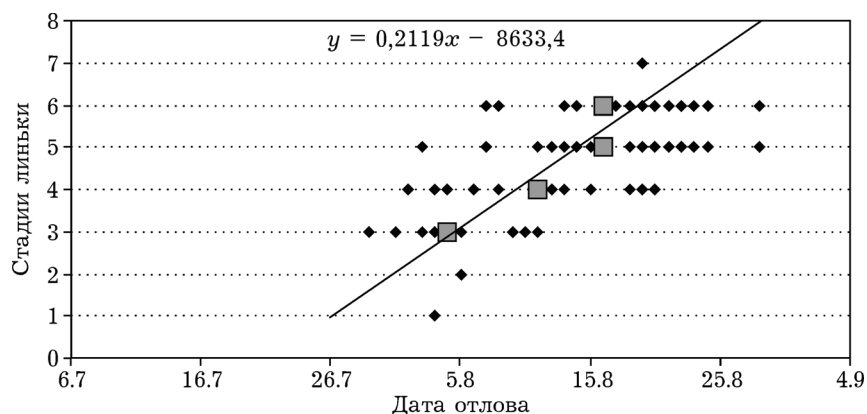


Рис. 4. Ход постовенальной линьки желтых трясогузок в Нижнем Приобье в 1978–1982 гг.: 0 – линька не началась, 8 – линька закончилась. Каждая точка означает стадию линьки одной или более птиц. Линия тренда проведена по средним датам отлова птиц на стадиях линьки

ственном фотопериоде (40–44 дня, в среднем 42,5 дня). Точные даты начала линьки в популяции не установлены, но поскольку возраст ее начала постоянный, то линька должна начаться через 20–25 дней после вылупления первых птиц, в третьей декаде июля. Последних линяющих трясогузок отлавливали между 20–25 августа. Все они были на 6-й стадии линьки, на 7-й стадии поймана одна особь. Сезон линьки первогодков в Нижнем Приобье длится 30–35 дней; линьку с миграцией совмещают все молодые птицы.

Послебрачная линька полная: заменяются все оперение и пух на аптериях. В лесотундре желтые трясогузки в большинстве своем совмещают линьку с размножением. Из де-

сяти самцов, кормивших 5–10-дневных птенцов, не линяли два, из десяти самок не начинали линьку восемь, причем у четырех самцов и одной самки начало линьки совпало с вылуплением птенцов – при возрасте птенцов в 5–7 дней птицы находились на 2-й (самка), 3 и 4-й стадиях (самцы) линьки. Из северных воробьиных это максимальный уровень совмещения [12].

В пойме Оби взрослых желтых трясогузок отлавливали начиная с 12 июля уже на 3–4-й стадиях линьки (рис. 5). Птицы в старом оперении и на 1–2-й стадиях пойманы у гнезд при выкармливании птенцов. Поскольку начало линьки у части особей совпадает с вылуплением птенцов, вступление в линьку

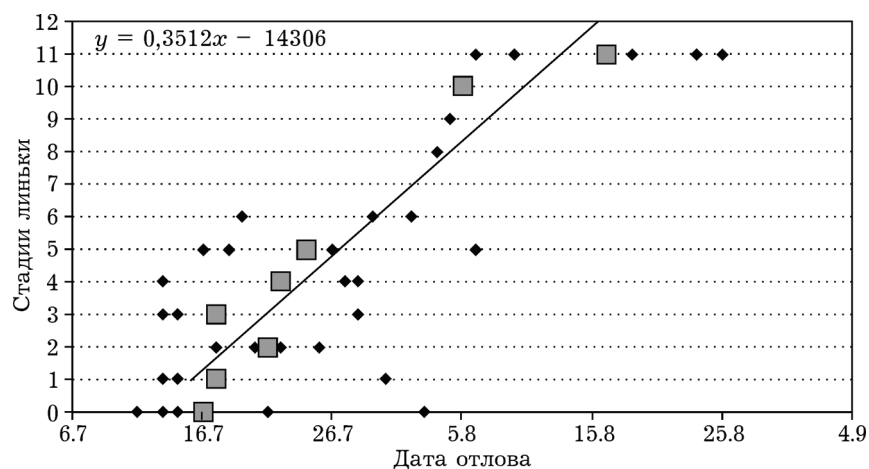


Рис. 5. Ход послебрачной линьки желтых трясогузок в Нижнем Приобье в 1978 – 1982 гг.: 0 – линька не началась, 12 – линька закончилась. Линия тренда проведена по средним датам отлова птиц на стадиях линьки. Каждая точка означает стадию линьки одной или более птиц

рано ее начинающих птиц – первая декада июля. Трясогузок без следов линьки отлавливали до 1 августа, т. е. вступление их в линьку растянуто на месяц. Первая заканчивающаяся линьку трясогузка на 11-й стадии поймана 8 августа, последняя – 2 сентября. Средняя, вычисленная по уравнению линии тренда дата начала линьки – 16 июля, окончания – 16 августа; средняя длительность линьки – 32 дня. Птицы, начинавшие линьку первыми, вероятно, заменяли оперение за 40–45 дней, последние – за 30–35 дней; длительность сезона линьки – 55–60 дней. Несмотря на высокие темпы линьки, птицы способность летать полностью не теряют, так как их отлавливали на всех стадиях, в том числе на 8–10-й, при замене маховых вершины крыла. В миграцию птицы включаются на последней 11-й стадии линьки, некоторые, возможно, на 10-й стадии; трясогузок, полностью закончивших линьку, мы не отлавливали.

Осенняя миграция. Из Нижнего Приобья и Южного Ямала желтые трясогузки полностью отлетают одними из первых видов воробьиных и не позднее конца августа. Пик численности молодых трясогузок в сетях и ловушке стационара Октябрьский между 19.08 и 25.08 (см. рис. 2) свидетельствует об интенсивной миграции в эти дни. В последней пятидневке августа трясогузки не только редко отлавливались, но и прекращали встречаться на экскурсиях: самая поздняя встреча желтой трясогузки на экскурсии по тундре – 27.08, последняя птица в ловушке в долине Оби оказалась 1.09. Все пойманные в конце августа молодые и взрослые птицы жировых резервов не имели, но миграционное направление и полет рано формируются и совмещаются с линькой. Из шести перелетанных в течение года молодых трясогузок совмещение последней стадии линьки с началом депонирования жира наблюдали у одной птицы в возрасте 51 дня, у других ожирение началось через 4–17 дней, в среднем – через 8,8 дня после окончания линьки, в возрасте 65–75 дней.

Питание. Состав корма отражает привязанность птиц к увлажненным биотопам: болотам, берегам ручьев и озер. По данным В. Н. Бойкова, передавшего автору материалы по 15 желудкам взрослых трясогузок, до-

бытых в течение июня, из остатков 97 беспозвоночных 23 (23,7 %) были типично водными – плавунцы (13), водолюбы (2), водомерки (2), поденки (4). Остальные собраны с поверхности суши: двукрылые, комары-долгоножки, перепончатокрылые. Велика была доля жуков, преимущественно жужелиц – 29,9 %. Были в желудках раковины мелких моллюсков. В порциях пищи птенцов ($n = 65$) среди остатков 213 членистоногих из водных форм были рачки-бокоплавцы (8 %). Присутствие остальных групп было типичным для лесотундры: хирономиды (43,2 %), кулициды (11,3 %), бабочки (10,3 %), комары-долгоножки (6,1 %), сирфиды (5,6 %), пауки (5,2 %) и прочие обитатели травянисто-кустарникового яруса.

Желтая трясогузка имеет гнездовой ареал, включающий почти всю Евразию, за исключением тундровой зоны. На севере Западной Сибири в настоящее время вид гнездится с очень низкой плотностью в южной части подзоны кустарниковых тундр, при этом во всей подзоне достаточно территорий, соответствующих биотопическим требованиям вида: лугов, травянистых болот, сырых берегов различных водоемов. В северной части Приобской лесотундры, в бассейне р. Хадытаяха, на участках кустарниковой тундры, граничащих с облесенной поймой, трясогузки в отдельные годы были не менее обычны, чем в лиственничном редколесье стационара Харп, но с каждым последующим километром продвижения на север птиц становится меньше, через 50–70 км они выпадают из списка гнездящихся. На Ямале это единственный вид насекомоядных воробьиных, не проникающих в кустарниковые тундры дальше трети ее ширины. Подобное наблюдается и в Средней Сибири, где зона высокой плотности также доходит до северных пределов лесотундры, при резком снижении численности на юге подзоны кустарниковых тундр [7], но происходит это на 2–3 широтных градуса севернее. Вероятно, отдельно стоящие деревья редколесий, высокие кустарники южной тундры привлекают птиц, прежде всего самцов, возможностью хорошего обзора местности; высокая плотность обусловлена склонностью птиц к образованию поселений, т. е. рядом с лиственницей занимает участок первый самец, к кото-

рому подтягиваются вновь прилетающие трясогузки. В настоящее время в связи с потеплением [1] должно наблюдаться продвижение лиственницы и ольхи на север, но этому препятствуют весьма многочисленные на Ямале оленеводы, вырубаящие подрост на топливо и, возможно, сами олени, затаптывающие и поедаящие подрост.

Причиной ограничения проникновения желтых трясогузок в кустарниковые тундры может быть недостаток корма. Действительно, биомасса беспозвоночных в южных тундрах ниже, видовой состав беднее, чем в лесотундре [13], но целый ряд насекомоядных видов плотность гнездования снижают или выпадают из фауны только в мохово-лишайниковых тундрах. Более того, в кустарниковых тундрах Ямала появляется новый вид – сибирский конек (*Anthus gustavi* Swinhoe), выбирающий для гнездования сырые тундры [6], т. е. беспозвоночных для насекомоядных воробьиных в южных тундрах достаточно даже для обогащения авифауны и должно хватить для нашего вида.

Жизнь в условиях Субарктики требует от осваивающих высокие широты насекомоядных птиц сокращения продолжительности пребывания популяции в гнездовом районе в связи с уменьшением по мере продвижения к северу периода положительных температур. На широте г. Салехарда (66,5° с. ш.) его средняя продолжительность 94 дня [14]. Для одного цикла гнездования желтой трясогузки этого достаточно: средняя продолжительность летнего сезона у желтых трясогузок Нижнего Приобья $96,2 \pm 1,4$ ($n = 11$) дней. Это один из наиболее коротких периодов пребывания популяции в гнездовом районе на широте Северного полярного круга. Из изученных нами видов более короткий сезон у таловки – 74–80 дней, равный – у чечевицы (*Carpodacus erythrinus* Pall.), 90–95 дней не имеющих постювенальной (оба вида) и послебрачной (чечевица) линек [15]. У видов с более длительным летним сезоном прилет наблюдается в конце мая – начале июня, как и у желтой трясогузки, но окончание отлета приходится уже на осень, на первую – вторую декады сентября. Отличия не очень значительные, но в отдельные годы за 10–15 дней сентября может пройти вся осень и выпасть первый снег, чего желтые трясогузки, рано

закончив отлет, избегают. Столь же ранний отлет наблюдается из лесотундры Средней Сибири: вторая – третья декады августа, крайняя дата – 29 августа, при более позднем, в первой половине июня, прилете [8]. Таким образом, продолжительность летнего сезона у желтых трясогузок в среднесибирской лесотундре – 70–80 дней.

У северных желтых трясогузок сокращение летнего сезона начинается с момента прилета в лесотундру: в отличие от большинства других воробьиных они появляются на гнездовых участках с полностью развитыми гонадами [16]. Возможно, часть пар образуется на подлете к гнездовому району, поэтому период токования очень короткий. Простота устройства гнезда (мелкая чаша) должна сокращать время на его строительство. Насиживание с середины кладки тоже несколько сокращает продолжительность инкубации, так как развитие эмбрионов зависит от температуры в гнезде. Короткий период нахождения птенцов в гнезде свидетельствует о высоких темпах роста-развития, что подтверждается быстрым распадением выводков и выбором при кочевках южного направления движения. Дальнейшее сокращение летнего сезона осуществляется за счет линек и формирования миграционного состояния. Сроки начала постювенальной линьки у нижнеобских трясогузок определяются эндогенно, как продолжение роста-развития, поэтому приходится на возраст 20–26 сут даже при круглосуточном дне. Несколько южнее, в Ленинградской области, сроки начала этой линьки, возможно, контролируются фотопериодом, ибо при естественном дне 60° с. ш. линька начинается в возрасте 25–30 дней [17]. Несомненно, фотопериодом контролируются сроки начала линьки в Западной Европе – 30–35 дней при естественном дне 50° с. ш. [18]. Отмечу, что эндогенный контроль сроков начала линьки характерен для многих воробьиных Субарктики при преобладании фотопериодического контроля у воробьиных умеренных широт [19]. Различия в типе контроля могут также быть между северными и южными популяциями одного вида [20]. Преимущество эндогенного контроля для северных популяций – постоянные и ранние сроки начала линьки независимо от долготы дня, т. е. продвижению желтых трясогузок на се-

вер, в широты с длительным полярным днем, с этой стороны ограничений нет.

Сроки окончания постювенальной линьки зависят от длительности линьки, которая определяется ее полнотой. Поскольку при короткодневном режиме полнота меньше, линька заканчивается быстрее. В эксперименте при длинном дне и максимальном варианте полноты трясогузки заканчивали линьку во второй декаде сентября, при естественном фоторежиме линька заканчивалась в первой декаде сентября, и только в группе короткого дня она закончилась в конце августа. Поэтому для отлета в необходимые для популяции сроки линька обязательно должна быть совмещена с миграцией, что и наблюдается. Такое совмещение характерно для многих северных воробьиных [12], но обычно это не более трети линного процесса; желтые трясогузки могут совмещать половину и более процесса, что также не препятствует продвижению на север.

Совмещение с миграцией послебрачной линьки у воробьиных, заменяющих все маховые перья, в Субарктике минимально, так как при интенсивной линьке, характерной для многих северных воробьиных, частично утрачивается способность к полету [12]. Взрослые желтые трясогузки отлетают из нашего района в течение второй половины августа на последней, 11-й, стадии линьки – на одну – две недели раньше большинства других северных видов, что достигается не только весьма высокими темпами линьки, но и совмещением ее с выкармливанием птенцов. При вылуплении в первой декаде июля и раннем в связи с совмещением начале линьки 50–55-дневного периода для отлета последних трясогузок в конце августа более чем достаточно. Поэтому взрослые желтые трясогузки имеют время для замены оперения не только на Южном Ямале, но и на Среднем, на юге подзоны мохово-лишайниковых тундр (70° с. ш.), где их нет. На Таймыре на 70-й широте трясогузки гнездятся, но там уже лесотундра.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из высокой плотности гнездования желтых трясогузок в лесотундре Запад-

ной и Средней Сибири, низкой плотности на юге тундровой зоны, отсутствия явных ограничений распространению вида в тундры Ямала со стороны гнездовой экологии, периода положительных температур и достаточной обеспеченности пищей, можно сделать вывод, что основным препятствием продвижению птиц в тундры являются биотопические (этологические) требования вида. В Западной Сибири при продвижении к северу древовидной растительности, обеспечивающей формирование поселений птиц, сместятся и сами северные пределы их распространения. Но в Средней Сибири в современных климатических условиях велика ограничивающая роль периода положительных температур.

ЛИТЕРАТУРА

1. Головатин М. Г., Пасхальный С. П., Мазепа В. Г. Динамика орнитофауны севера Западной Сибири в связи с изменением климата // Многолетняя динамика численности птиц и млекопитающих в связи с глобальными изменениями климата. Казань: ЗАО “Новое знание”, 2002. С. 151–156.
2. Носков Г. А., Рымкевич Т. А. Методика изучения внутривидовой изменчивости у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. С. 37–48.
3. Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябцев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
4. Головатин М. Г. Материалы к орнитофауне верховьев Юрибея // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1998. С. 38–39.
5. Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Современное состояние орнитофауны долины р. Юрибей (Южный Ямал) и перспективы создания в бассейне реки природного парка // Научный вестник ЯНАО. Салехард, 2008. № 8 (60). С. 81–102.
6. Соколов В. А. Население птиц на юго-западном Ямале и его динамика: дис. канд. биол. наук. Екатеринбург, 2006. 176 с.
7. Рогачева Э. В. Птицы Средней Сибири. М.: Наука, 1988. 307 с.
8. Романов А. А. Птицы плато Путорана. М.: Россельхозакадемия, 1996. 296 с.
9. Пасхальный С. П., Головатин М. Г. Ландшафтно-зональная характеристика населения птиц полуострова Ямал. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2004. 78 с.
10. Головатин М. Г. Население птиц Лесного Урала // Научный вестник ЯНАО. 2002. № 10. С. 2–40.
11. Наумов Н. П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных // Поведение животных: Экологические и эволюционные аспекты. М., 1972. С. 37–39.

12. Рыжановский В. Н. Связь послебрачной линьки с размножением и миграцией у воробьиных в Субарктике // Экология. 1987. № 3. С. 31–36.
13. Ольшванг В. Н. Беспозвоночные животные // Природа Ямала. Екатеринбург: Наука, 1995. С. 325–337.
14. Орлова В. В. Климат СССР. Вып. 4. Западная Сибирь. Л.: Гидрометеиздат, 1962. 359 с.
15. Рыжановский В. Н. Сроки и продолжительность сезонных явлений годового цикла жизни воробьиных Субарктики на примере птиц Нижнего Приобья // Сиб. экол. журн. 2005. № 3. С. 475–487.
16. Рыжановский В. Н. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 2001. С. 3–22.
17. Кукиш А. И. Линька белой (*Motacilla alba*) и желтой (*M. flava*) трясогузок в Приладожье // Вестн. ЛГУ. 1974. № 15. С. 20–25.
18. Dittberner H., Dittberner W. Postjuvenile Teilmauser und postnuptiale Vollmauser mitteleuropaischer Schaftstelzen *Motacilla f. flava* // Mitt. Zool. Mus. Berlin. 1987. Bd. 63. S. 35–53.
19. Рыжановский В. Н. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург, 1997. 282 с.
20. Рыжановский В. Н. Доказательства существования и границы распространения на п-ве Ямал высокоширотной популяции белой трясогузки (*Motacilla alba* L.) // Экология. 2006. № 2. С. 134–139.

Ecology of Yellow Wagtail *Motacilla flava* L. in the Forest-Tundra of West Siberia and the Factors Limiting the Expansion of its Range to the North

V. N. RYZHANOVSKY

*Institute of Plant and Animal Ecology UrB RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: ryzhanovsky@i pae.uran.ru*

On the basis of long-term studies of the ecology of yellow wagtail in the nature of the Lower Ob region and the results of experimental research, the factors determining the penetration of the species into the tundra of Yamal peninsula are analyzed.

Key words: Subarctic, yellow wagtail, ecology, range borders.