

УДК 591.545.598.8

ЭКОЛОГИЯ И ГОДОВЫЕ ЦИКЛЫ ОВСЯНКОВЫХ (EMBERIZIDAE, AVES) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ СИБИРИ КАК ОТРАЖЕНИЕ АДАПТАЦИЙ К УСЛОВИЯМ СУБАРКТИКИ И АРКТИКИ

© 2023 г. В. Н. Рыжановский*

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, 620144 Россия

*e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru; ryzhanovsky@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 03.07.2023 г.

После доработки 24.07.2023 г.

Принята к публикации 01.08.2023 г.

Сопоставлены особенности годовых циклов и экологии овсянковых птиц Нижнего Приобья и п-ова Ямал. Годовые циклы овсянковых, имеют много общего. Различия программ годового цикла проявляются, преимущественно, в послегнездовой период. Это различия в возрасте начала постювенальной линьки, в ее полноте, типе контроля линьки (фотопериодический или эндогенный), длительности линек, в степени совмещения послебрачной линьки с гнездованием, совмещения миграционного состояния и линьки.

Ключевые слова: Приобская лесотундра, Ямал, овсянковые, ареал, экология, размножение, линька, миграции

DOI: 10.31857/S0044513423100082, EDN: PUYNVH

Из обширного семейства Emberizidae в Северной Евразии гнездятся 25–27 видов. Большая часть, 22 вида, являются обитателями таежно-степной зоны. В более северном регионе, лесотундре и тундрах Субарктики, гнездятся 7 видов: камышовая овсянка (*Schoeniclus schoeniclus*), полярная овсянка (*Sch. pallasi*), овсянка-ремез (*Ocyris rusticus*), овсянка-крошка (*O. pusillus*), дубровник (*O. aureola*), подорожник (*Calcarius lapponicus*), пуночка (*Plectrophenax nivalis*). Из этих видов дубровник и овсянка-ремез только начинают проникать из умеренных широт в Субарктику, камышовая овсянка, полярная овсянка и овсянка-крошка, лапландский подорожник освоили Субарктику, подорожник проникает также в Арктику, а пуночка повсеместна на севере Субарктики, на юге Арктики и освоила полярные пустыни арктических островов. В силу такого распространения это очень интересная, для сравнительного изучения адаптаций к высоким широтам группа воробьеобразных птиц. На территории Северо-Западной Сибири гнездовая и послегнездовая экология северных овсянок достаточно изучена и описана в обзорных очерках региональных сводок (не приводятся) и в отдельных статьях, включая работы автора и коллег (Алексеева и др., 1992; Рыжановский, 1986, 1997, 2008; Рябицев, 1993; Рябицев, Рыжановский, 2022). Однако сравнительный анализ экологии и годовых циклов всей

этой группы не проводился. Такое исследование представляет несомненный интерес, т.к. виды овсянок высоких широт различаются сроками сезонных явлений, гнездовой экологией, летними и зимними ареалами и путями пролета. Задачей настоящей статьи является объединение собранных автором и коллегами по лаборатории ИЭРиЖ УрО РАН материалов по экологии овсянок Приобской лесотундры и полуострова Ямал для изучения адаптаций этой группы к условиям высоких широт при текущем глобальном изменении климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Статья основана на результатах полевых наблюдений на Полярном Урале, в Нижнем Приобье и на п-ове Ямал; на материалах, полученных при прижизненной обработке птиц, пойманных паутинными сетями и ловушками, на результатах экспериментальных исследований, проведенных в окрестностях г. Лабытнанги на стационаре Октябрьский (66°40' с.ш., 66°40' в.д.). Полевыми наблюдениями охвачена территория от долины р. Сось (66°50' с.ш., 66°30' с.ш.) в среднем ее течении, окрестностей г. Лабытнанги (66°35' с.ш., 66°40' с.ш.) Приобье до широты фактории Тамбей (71°28' с.ш.) на Северном Ямале в период с 1971 по 1990 гг. (рисунки). Отловы птиц проводили в

среднем течении р. Сось в 1976–1978 гг., в долине Нижней Оби (стационар Октябрьский) в 1978–1990 гг. и 2002–2015 гг. Птиц отлавливали лучками на гнездах, паутинными сетями в кустах и по берегам водоемов, а в 1979–1988 гг. на берегу протока Выл-Посл стояла ловушка “рыбачинского” типа, обращенная входом на юг весной и на север во второй половине лета. Прижизненная обработка отловленных птиц предусматривала регистрацию веса, упитанности, пола, возраста, длины крыла, описание состояния оперения. На других стационарах проводили наблюдения, картирование пар, отыскивали гнезда.

Экспериментальные исследования проводили на птицах, которые были взяты птенцами из гнезд в возрасте 10–12 сут и выкормлены искусственно. Эти особи содержались при разных фотопериодических условиях до осени. В экспериментах участвовали слетки камышевой овсянки ($n = 12$), овсянки-крошки ($n = 24$), подорожника ($n = 10$), пуночки ($n = 8$). Первые три вида мы брали из гнезд в лесотундре, слетков пуночки взяли Среднем Ямале, в пос. Бованенковский. Мы стремились сформировать группы особей короткого, естественного и длинного дня для фотопериода широты Полярного круга. Птиц короткого дня 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 при естественном освещении: сначала при круглосуточном световом 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. Но для пуночек естественный фотопериод Среднего Ямала был 24С:0Т до середины августа, сокращали этот период позднее. Регистрировали возраст начала линьки, последовательность вступления в линьку птерилий и их отделов, длительность линьки, полноту линьки (число сменившихся перьев).

Описание состояния оперения проводили по методике Носкова и Рымкевич (1977), Рымкевич с соавторами (1990). Анализ весьма растянутого процесса замены оперения требует его деления на ряд этапов – стадий. У воробьиных птиц при полной линьке обычно выделяют 11 стадий, где стадией считают период от выпадения одного махового пера до выпадения следующего махового. Первые 9 стадий соответствуют замене первостепенных маховых, на 10 и 11-й стадиях заменяются второстепенные маховые и завершается рост контурного оперения. При частичной линьке стадии, не более 7, выделяли по участию в ней различных птерилий (Гагинская, 1973). Среднепопуляционные даты начала, окончания и длительности ли-

нок определяли по средним для каждой стадии линьки датам, используя формат линейного тренда Microsoft Excel 2002.

При обработке количественных материалов использованы общепринятые статистические методы программ Statistica 6.0 (StatSoft Ink. 1984–2000). Источником сведений о летних среднесуточных температурах были данные по метеостанциям Салехард (66°31′ с.ш., 66°36′ в.д.), Мыс Каменный (68°51′ с.ш., 73°56′ в.д.), о-в Белый (73°24′ с.ш., 72°30′ в.д.)

РЕЗУЛЬТАТЫ

Распространение и особенности миграций. В настоящее время область нерегулярного гнездования овсянки-ремеза и дубровника в Нижнем Приобье и на восточном склоне Полярного Урала заканчивается на широте Полярного круга или несколько севернее, в пределах лесотундры (Рябицев, Рыжановский, 2022). Эти таежные виды периодически встречаются в пойменных лесах долины Оби, в окрестностях г. Лабытнанги находятся гнезда или отлавливают молодых птиц (рис. 1). Северная граница ареала полярных овсянок проходит по тундрам Среднего Ямала (69° с.ш.), южная совпадает с северными границами первых двух видов. Камышовая овсянка и овсянка-крошка освоили п-ов Ямал до северного предела субарктических тундр, до 70° с.ш. В Западной Сибири ареалы подорожника и пуночки имеют общую конфигурацию. По горным тундрам Урала южные границы проходят в районе 64°–65° с.ш., по равнинам лесотундры по 66°–68° с.ш. Северные границы ареалов лапландского подорожника находятся на южных арктических островах, пуночки гнездятся на всех островах и предпринимали попытки гнездования на дрейфующих полярных станциях близ Северного полюса (Успенский, 1969).

Осенью овсянки летят на юг (пуночки, подорожники, камышовые овсянки) и на юго-восток (овсянки-ремезы, дубровники, полярные овсянки и овсянки-крошки). Начинают отлет дубровники, заканчивают пуночки.

Биотопическое распределение. Виды предъявляют достаточно разные требования к окружающей среде. Овсянка-ремез в Средней Сибири обитает на полянах в глухой тайге, дубровник – на влажных закустаренных лугах и болотах (Рогачева, 1988). Такие ландшафты есть в долине Нижней Оби и севернее Полярного круга, но в настоящее время эти овсянки там гнездятся эпизодически.

Излюбленные места обитания камышовой овсянки в лесотундре – высокие, предпочтительно 1–2 м, разреженные ивняки на болотах в поймах рек, а также заросли ивняков по берегам озер,

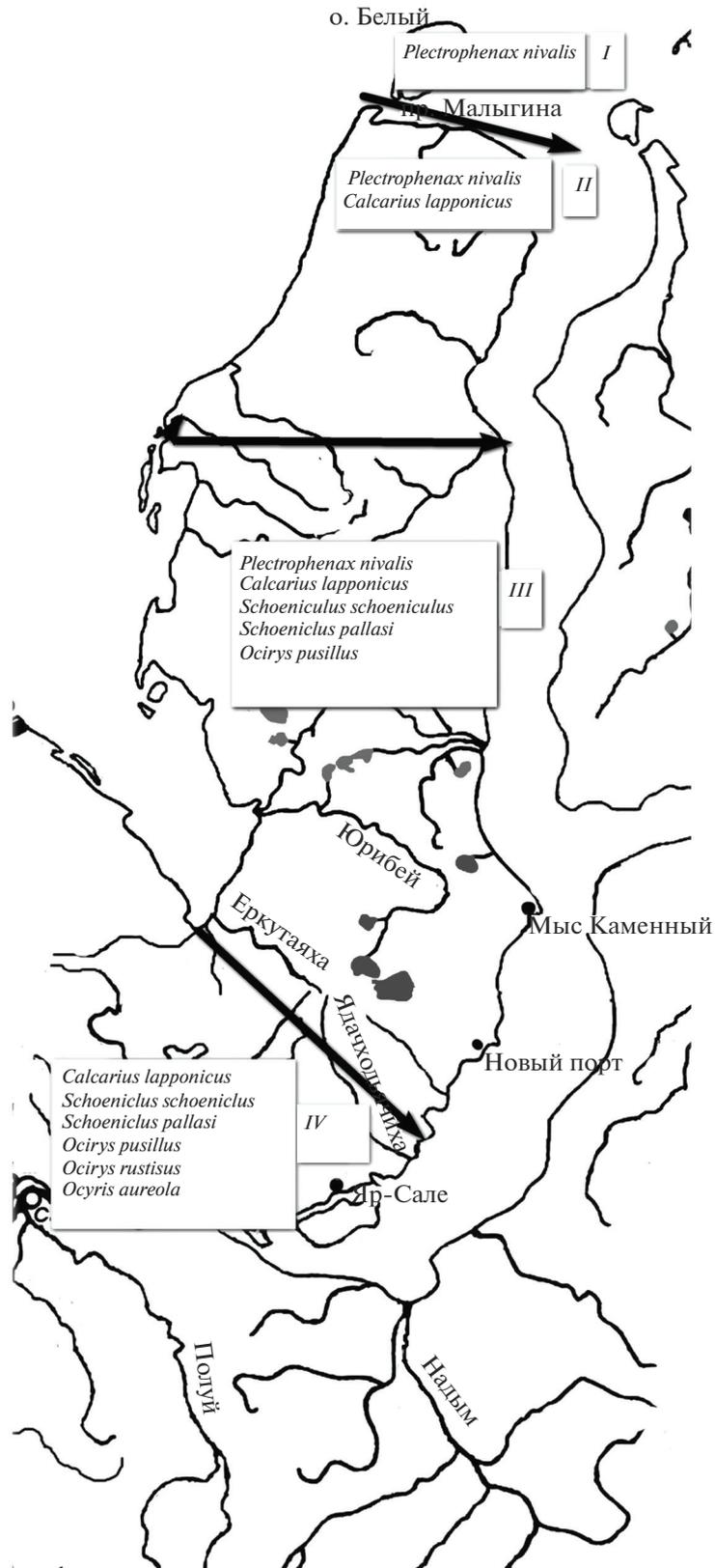


Рис. 1. Район исследований и видовой состав овсянковых птиц подзон п-ова Ямал: I – арктические острова, II – арктические тундры, III – субарктические тундры, IV – лесотундра и северная тайга.

стариц, речек, ручьев. Мы не встречали пар в пойменном парковом ольховнике и тем более в смешанном лесу с полянами. В пойме Оби гнезда находили в местах, которые в период половодья были покрыты водой. У некоторых пар в начале лета гнездовые территории представляли собой пространство полузатопленных кочек и кустов ив, освобождающееся от воды к концу насживания. В предгорьях Полярного Урала эти овсянки встречаются по берегам небольших ручьев при наличии высокорослых кустарников (Головатин, Пасхальный, 2005).

Характерный биотоп полярной овсянки – кустарниковая тундра с травяными болотами, сырыми лугами, пятнами ивняковых зарослей. В лесотундре пары регистрировались на участках, где чередуются редколесья с кочкарниковыми тундрами, озерами и болотами. Овсянки-крошки в лесотундре предпочитают лиственничные редколесья с густой порослью карликовой березки, в тундровой зоне выбирали высокие кустарники из ивы и карликовой березки по берегам озер, речек, ручьев. У северного предела распространения они населяют заросли кустарников и кустарнички в поймах рек и ручьев. Лапландские подорожники в лесотундре предпочитают участки крупнобугристой тундры и травяно-моховые, заболоченные, с пятнами низких ерников вне лиственничных редколесий. В тундровой зоне гнездятся повсюду, за исключением оврагов, крутых склонов холмов, сырых болот и кустарниковых зарослей. Пуночки на Полярном Урале пуночки выбирают нагромождения камней по соседству с плоскими участками (Головатин, Пасхальный, 2005); в субарктических тундрах – антропогенный ландшафт и береговые обрывы с нишами; в арктических тундрах – морские и речные обрывистые берега, кучи выброшенного плавника и мусора; на арктических островах предпочитают каменные тундры.

Уровень численности. Виды, распространение которых в субарктической части Западной Сибири ограничено северной лесотундрой (дубровник и овсянка-ремез), на широте Полярного круга малочисленны, но постепенно их встречаемость растет. Полярные овсянки на стационаре Харп в разные годы и не регулярно гнездились с плотностью 0.3–2.4 пар/км². Для предгорий Полярного Урала Головатин и Пасхальный (2005) приводят плотность 0.3–0.6 пар/км². На стационаре Хановэй в пойменной части участка 1.6 км² по одной паре полярных овсянок гнездились в 1984, 1987 и 1993 гг. – 0.6 пар/км².

Плотность гнездования овсянок-крошек в лесотундре может достигать 150 пар/км², но обычно она ниже. На учетной площадке стационара Октябрьский в течение 5 лет (1978–1982) овсянка-крошка была на первом месте по обилию (114–150 пар/км², в среднем 129 ± 6.9). В 2002–

2004 гг. плотность гнездования снизилась до 31.6–55.2 пар/км². До 100 пар/км² было несколько севернее, в пойменном лесу р. Хадытаяха (Рябицев, 1993). К северу, с выпадением древесной растительности из речных долин плотность гнездования снижается до 1.9–13.7 пар/км² на стационаре Хановэй (Рябицев, 1993) и возрастает до 24.4–36.2 пар/км² в районе пос. Бованенково (Мониторинг ..., 1997). Подобное распределение с максимумами численности на северной границе ареала и в центре его имеет место и в тундрах водоразделов. В травяно-моховых ивняках плакора окрестностей пос. Бованенково максимальная численность была 51 пар/км², но в кустарниковых тундрах водоразделов р. Юрибей учтено 2.9 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2008). В окрестностях стационара Октябрьский на плакоре в 1978 г. найден один участок, представляющий собой закустаренную долину ручья, с отдельными лиственницами, где учтено 17 пар на 20 га (85 пар/км²). В других биотопах плакора лесотундры и в лиственничном редколесье с ерниковым подлеском стационара Харп, овсянки-крошки гнездились с плотностью, не превышавшей 20 пар/км².

Средняя плотность гнездования камышовых овсянок для двух учетных площадок в пойме Мордыахи в 1976 г. – 2.2 и 0.6 пары/км². В ивняках на плакоре птицы этого вида не встречены. В районе пос. Бованенково (Мониторинг ..., 1997), в поймах, учтено 2.2 пар/км². В окрестностях стационара Хановэй пара камышовых овсянок встречена только на маршруте в 1974 г., на учетных площадках камышовых овсянок не было. Несколько южнее, при обследовании долины р. Юрибей, Головатин и Пасхальный (2008) нашли этих овсянок на всем протяжении реки, причем не только в пойме, где они гнездились с плотностью 1.2–4.4 пар/км², но и на плакоре (0–0.2 пар/км²). В долине Хадытаяхи в пойменном лесу на 13 га в 1971 и 1973 гг. было по 3 пары, в 1972 г. – 1 пара (Данилов и др., 1984). В долинах рек, стекающих с Полярного Урала, этих птиц немного; в высокорослых кустарниках поймы р. Лонготъеган восточного макросклона плотность составляла 3.6 ± 2.6 пар/км², на учетной площадке в целом 0.04 ± 0.03 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2005). На учетной площадке стационара Октябрьский площадью 22 га в 1978 г. встречены 2 пары камышовых овсянок, в 1981 и 1982 гг. – по паре, в 1979 и 1980 гг., 2002–2004 гг. их не было. Но в приозерных ивняках стационара Харп в 1970–1984 гг., в 2002–2004 гг. овсянки регулярно гнездились с плотностью 0.4–5 пар/км², в среднем – 3.3 пар/км. Таким образом, камышовые овсянки на пространстве Приобской лесотундры, Южного и Среднего Ямала повсеместно мало-

численны при наличии пригодных для гнездования биотопов.

Лапландские подорожники в лесотундре окрестностей стационара Харп были обычным видом кочкарниковых и крупнобугристых тундр, где в 1971–1984 гг. плотность составляла 1.3–6.8 пар/км², но после 2000 г. прекратили встречаться в гнездовое время в этом районе. Отсутствовали они (1 встреча на огромной обследованной территории) в тундре верхнего течения р. Байдарата в 2002 г., но О. Финш, посетивший этот район в 1876 г., отнес подорожников к “очень многочисленным птицам” (Головатин, Пасхальный, 2003). В бассейне р. Еркута (запад Южного Ямала) в 2005 г. зарегистрировано 11.3 пар/км², в 2006 г. – 9.7 (Соколов, 2006). В верховьях Порсъяхи (восток Южного Ямала) в 1976 г. на плакоре учтено 95 пар/км², в пойме – 60.4 пар/км² (Данилов и др., 1984). В открытых биотопах долины р. Юрибей учтено от 2.0 ± 0.2 до 30.4 ± 3.4 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2008). На учетной площадке стационара Хановой в 1984–1993 гг. было 17.5–42.5 пар/км², а максимальная локальная плотность на участке 10 га была 90 пар/км² (Алексеева и др., 1992; Рябицев, 1993). В субарктических тундрах окрестностей пос. Бованенково на водоразделах при маршрутных учетах регистрировали до 45.6 пар/км², в поймах – 70.8 пар/км², а на модельных площадках максимально – 40.9 пар/км² (Мониторинг..., 1997). В пойме р. Ясавэйяха в 1975 г. на учетной площадке учтено 88.0, на плакоре 58.6 пар/км². В районе пос. Сеяха учтено 14.7 пар/км², у пос. Сабетта – 14.4–21.6 пар/км² (Пасхальный, 2019). В арктических тундрах низовьев рек Харасавэй, Тамбей, Сабеттаяха, мы насчитывали 23–30 пар/км² подорожников независимо от ландшафта (пойма или плакор) (Данилов и др., 1984). На учетной площадке 1 км² стационара Яйбари в 1989–1992 гг. гнездились от 21 до 30 пар подорожников (Рябицев, 1993). На о-ве Белый за весь сезон 2014 г. встретили только двух поющих самцов (Дмитриев и др., 2015). На основании имеющегося материала можно предполагать происходящее в последние годы смещение южной границы ареала подорожников из лесотундры в тундровую зону.

Пуночек в лесотундровых поселках и на факториях нет, но они есть высокогорных районах на Полярном и Приполярном Урале, где плотность пар менее 1 пар/км² (Головатин, Пасхальный, 2005). Подобная плотность в поселках подзоны кустарниковых тундр (до 2 пар/км²). Значительно больше пуночек в поселках типичных и арктических тундр – до 16.5 пар/км² (Пасхальный, 2004). На о-ве Белый они многочисленны (Дмитриев и др., 2015).

Прилет и гнездование. На широту Полярного круга в окрестности г. Лабытнанги овсянки обычно прилетали в следующей последовательности: пуночки, камышовые овсянки, лапландские подорожники, полярные овсянки, овсянки-крошки, овсянки-ремезы. Сроки начала прилета в лесотундру и субарктические тундры представлены в табл. 1. В период 1971–2015 гг. чем ближе к настоящему времени, тем раньше начинался прилет камышовых овсянок, овсянок-крошек, подорожников. С началом текущего века дата прилета первых пуночек от конца марта–первой половины апреля достоверно сместилась на вторую половину апреля (Рыжановский, Гилев, 2020), но в 2021 и 2022 гг. прилет вновь начинался в первой декаде апреля.

С продвижением к северу от Полярного круга начало прилета переносится на более поздние даты. На Средний Ямал пуночки, по опросным сведениям, прилетают в апреле (самцы) и в мае (самки). Подорожники и овсянки-крошки на стационаре Хановой появились в конце мая–начале июня, полярные овсянки – в середине июня. На стационаре Яйбари (Северный Ямал) первые подорожники встречены 29.05.1994–9.06.1992, в среднем 2 июня.

Первые пуночки прилетают в лесотундру при отрицательных температурах, только в годы с очень ранней и теплой весной прилет начинался “по теплу”. Средняя многолетняя температура начала прилета также низкая –9.7°C, в отличие от других овсянок, начинающих прилет при средней многолетней температуре выше 0°C (табл. 1). С. В тундры Среднего и Северного Ямала пуночки прилетают до начала таяния снега, прочие виды начинают прилет при температурах, несколько превышающих 0°C, но не достоверно ниже, чем в лесотундре. Причем прилет подорожников на Северный Ямал начинался при температуре –3.0–0.9, в среднем 0.3°C ($n = 4$) что несколько выше, чем температура прилета на Средний Ямал: –3.9–2.8, в среднем –1.0 ($n = 7$).

В лесотундру пуночки прилетают с растущими гонадами, окончательное формирование которых осуществляется, видимо, в гнездовом районе при полярном дне (Данилов и др., 1984). Эксперименты по содержанию самцов камышовых овсянок, пойманных в первые дни прилета, при жизни в фотопериодических условиях более южных районов (14С : 10Т) свидетельствуют, что часть овсянок (3 из 7) для окончательного созревания гонад нуждалась в дополнительной фотостимуляции 24-часовым днем, но большинство проходили ее на подлете к Полярному кругу (Рыжановский, 2001) и были готовы к размножению. Максимальных размеров гонады овсянок-крошек достигают через неделю, после занятия гнездового участка и держатся на этом уровне в течение декады, но в

Таблица 1. Сроки начала прилета овсянок в Северо-Западную Сибирь и температура воздуха

Вид	Приобская лесотундра			Средний Ямал		
	число лет	первые даты прилета	температура первых дат прилета, °С	число лет	первые даты прилета	температура первых дат прилета °С
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	21	$\frac{3.05-7.06}{12.05}$	$\frac{-3.6-11.7}{3.1}$	—	—	—
<i>Ocyris pallasi</i>	3	$\frac{10.06-11.06}{7.06}$	$\frac{-0.1-5.7}{3.5}$	4	$\frac{15.6-26.6}{21.6}$	$\frac{0.1-2.5}{1.8}$
<i>Ocyris pusillus</i>	33	$\frac{14.05-7.06}{26.05}$	$\frac{-5.9-11.7}{2.5}$	9	$\frac{28.5-19.6}{7.6}$	$\frac{0.3-3.1}{1.4}$
<i>Calcarius lapponicus</i>	23	$\frac{18.05-10.06}{2.06}$	$\frac{-10.9-8.1}{1.0}$	7	$\frac{25.5-7.6}{1.06}$	$\frac{-3.9-2.8}{-1.0}$
<i>Plectrophenax nivalis</i>	39	$\frac{24.03-2.05}{7.04}$	$\frac{-25.9-2.9}{-9.7}$	—	Апрель—май	—

Примечания. Для каждого вида над чертой — пределы колебаний, под чертой — среднее.

дополнительной фотостимуляции не нуждаются. В стимуляции круглосуточным днем нуждается часть прилетающих первыми самцов подорожников (Рыжановский, 2001). Полярные овсянки, в связи с поздней миграцией, вероятно, прилетают с гонадами, полностью готовыми к размножению.

Камышовые овсянки устраивали гнезда обычно в сырых местах среди кустов ивняка, но находили их и на зарастающих береговых отмелях. Строительство гнезда на стадии завершения наблюдали 17 июня 1981, 22 июня 1984, 30 июня 1980. В лесотундре первое яйцо в контрольных гнездах в разные годы откладывалось не ранее 17 июня, наиболее позднее начало откладывания яиц — 3 июля. В 23 гнездах с полными кладками было 4–6 яиц, в среднем — 5.13 ± 0.13 . Гнезда полярных овсянок находили после 6 июля с яйцами, после 10 июля с птенцами. В кладке 3–5 яиц, в среднем 4.43 ± 0.32 ($n = 7$). Основной период начала откладывания яиц у овсянок-крошек в лесотундре — вторая декада июня. Наиболее ранняя дата появления первого яйца — 7.06.1980 г., наиболее поздняя — 19.06.1978, средняя за 15 лет наблюдений — 16 июня. От начала прилета овсянок в Приобье до начала яйцекладки в разные годы проходило от 13 до 23 сут, в среднем 18.3 ± 1.4 сут ($n = 7$). От момента занятия самцом участка до появления первого яйца в гнезде, найденном на этом участке, проходило 6–13, в среднем 9.2 ± 0.5 ($n = 16$) сут. На Среднем Ямале в 1983–1993 гг. яйцекладка начиналась не ранее 11 июня, не позднее 25 июня, средняя дата 19 июня. С продвижением к северу от лесотундры на Средний Ямал, выраженного смещения сроков яйцекладки не выявлено. В гнездах с полной кладкой было от 2

до 9 яиц, в среднем 5.34 ± 0.01 ($n = 554$) Средний размер кладки в Нижнем Приобье — 5.4 ± 0.07 ($n = 167$), в пойме Хадытайхи среднее число яиц в гнезде ($n = 130$) было 5.06 ± 0.13 ; на Среднем Ямале ($n = 166$) — 4.91 ± 0.09 . Такое сокращение величины кладки овсянки-крошки от широты Полярного круга к широте Среднего Ямала достоверно.

В лесотундре начало откладывания яиц подорожниками в 1971–1974 гг. приходилось на 8–15 июня, в 1984 г. — на 22 июня. На Среднем Ямале в 1974, 1975 и 1982, 1983 гг. откладывание яиц начиналось 14–20 июня, средняя дата — 18 июня, а на Северном Ямале откладывание яиц в 1975, 1989–1995 гг. начиналось с 6 по 21 июня, средняя дата — 17 июня. Выявленного смещения сроков начала кладки к северу на пространстве Ямала также нет. Яйцекладка у пуночек на Среднем и Северном Ямале начиналась в сроки, близкие подорожнику — во второй–третьей декадах июня.

В гнездах северных овсянок было от 2 до 7 яиц. Минимальная средняя кладка найдена у полярной овсянки, максимальная у пуночек (табл. 2). В гнездах лапландского подорожника количество яиц было достоверно меньше, чем у овсянки-крошки. Наблюдается достоверное увеличение числа яиц в кладке подорожников от лесотундры к тундрам Среднего и Северного Ямала и, напротив, достоверное сокращение кладки овсянки-крошки от лесотундры к тундрам Среднего Ямала.

Для ряда видов предпринимались попытки выделения температурных порогов начала яйцекладки (Haartman, 1954; Анорова, 1976; Wiehe, 1979), однако их значения существенно варьировали как по годам (Зимин, 1988), так и с изменением широты (Järvinen, Linden, 1980; Järvinen,

Таблица 2. Величина кладки в лесотундре и тундрах Ямала

Вид	Приобская лесотундра	Кустарниковые тундры	Мохово-лишайниковые тундры	Арктические тундры
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	5.13 ± 0.13 <i>n</i> = 23	+	—	—
<i>Ocyris pallasi</i>	4.43 ± 0.32 <i>n</i> = 7	+	—	—
<i>O. pusillus</i>	5.42 ± 0.06 <i>n</i> = 388	4.91 ± 0.09 <i>n</i> = 166	—	=
<i>Calcarius lapponicus</i>	4.65 ± 0.14 <i>n</i> = 29	4.94 ± 0.11 <i>n</i> = 66	5.6 ± 0.09 <i>n</i> = 25	5.06 ± 0.07 <i>n</i> = 172
<i>Plectrophenax nivalis</i>	+	+	+	5.11 ± 0.33 <i>n</i> = 9

Примечания. + — вид гнездится, прочерк — вид не гнездится. Жирным шрифтом выделено достоверное увеличение или сокращение числа яиц в гнезде вида из пары “север–юг”.

1983). Существенные вариации температурных порогов начала размножения отмечены и у обследованных видов. В лесотундре в разные годы эта температура была следующей: камышовая овсянка ±5.0–21.8, в среднем ±15.1°C (*n* = 5); подорожник ±7.8–18.2, в среднем ±10.9°C (*n* = 5); овсянка-крошка ±4.7–19.6, в среднем ±10.7°C (*n* = 11).

К северу температура начала яйцекладки снижается. В тундрах Среднего Ямала яйцекладка начинается при температурах: овсянка-крошка от –0.7 до +4.3, в среднем ±1.8°C (*n* = 5), подорожник – ±0.5–2.9, в среднем ±1.2°C, а в тундрах Северного Ямала подорожники начинали кладку при ±0–3.8, в среднем +1.4°C (*n* = 6), пуночки в течение двух лет — при 1.0 и 5.0°C.

У камышовых овсянок и овсянок-крошек кладку насиживают поочередно самец и самка, у подорожников и пуночек — только самки. Длительность насиживания от последнего яйца до первого птенца у камышовых овсянок — 11, 12, 12 сут, у овсянок-крошек — 9–10 сут, в среднем 9.1 ± 0.1 (*n* = 6), у подорожников 9–13, в среднем 10.8 ± 0.7 (*n* = 6), у пуночек 12 и 13 сут. В отличие от птенцов овсянки-крошки, которые, при беспокойстве, уходят из гнезда до полного разворачивания кисточек кроющих тела и закрытия аптерий в возрасте старше 8 сут, птенцы полярной овсянки, камышовой овсянки и подорожника сидят в гнезде до покрытия аптерий перьями — 10–12 сут. Пуночки могут сидеть в гнезде до 15 сут, чаще 12–13 сут.

Послегнездовые кочевки. Камышовые овсянки в окрестностях стационара Октябрьский в послегнездовой период были малочисленны. До начала сентября 1978–1982 гг. были окольцованы 42 молодые птицы, из них 3 (7.1%) пойманы повторно через 5, 10 и 14 сут, т.е. послегнездовые переме-

щения (ювенальная миграция) могут чередоваться с длительными остановками.

Период ухода из гнездового района у овсянки-крошки весьма растянут. На стационаре Октябрьский из 103 молодых, окольцованных в гнездах и пойманных или встреченных на контрольной территории позднее, треть (38) ушли с участка (прекратили встречаться и отлавливаться) до 25-дневного возраста, т.е. до распадаения выводков. Из оставшихся овсянок, в возрасте 26–30 сут участок покинули 28 (27.2%), в возрасте 31–35 сут ушли 19 птиц (18.4%), в возрасте 36–40 сут — 13 птиц (12.6%) и в 41–50 сут — 5 птиц (4.8%). Таким образом, в послегнездовом разлете (ювенальной миграции) участвует только часть молодых овсянок, другие покидают гнездовой район в процессе трофических перемещений и, некоторые находятся в окрестностях гнезда до включения в послелиночную миграцию. Отмечена привязанность последних к локальному, площадью 0.15–0.88, в среднем 0.49 ± 0.1 га (*n* = 10) участку. Взрослые птицы, размножавшиеся на участке и благополучно выкормившие птенцов, судя по повторным отловам, не покидали гнездовой район до включения в послебрачную миграцию в конце августа (Рыжановский, 1997).

На стационаре Харп из 17 меченных в гнездах слетков лапландского подорожника на гнездовых участках поймано шесть птиц в возрасте 23–29 сут, средний возраст 25.8 сут. Поскольку позднее их не отлавливали, а взрослые птицы продолжали встречаться в районе гнезд до середины августа, можно заключить, что распадаение выводков завершается к 30-суточному возрасту, а период ювенальной миграции короткий, совмещается с началом линьки, и в этой миграции участвуют все молодые птицы. Кочевки подорожников по лесотундре и южной тундре мало заметны, но в тунд-

рах Среднего Ямала в августе стаи этих птиц весьма обычны. Столь же обычны на Среднем Ямале в конце августа стаи пуночек, но без выселения в южную тундру и лесотундру до похолоданий.

Линька. В течение первого года жизни овсянки региона имеют последовательно постювенальную линьку, предбрачную линьку, послебрачную линьку. В последующие годы имеет место предбрачная и послебрачная линьки.

Количество линяющих перьев (полнота линьки) в процессе постювенальной линьки у молодых птиц разных видов несколько различается. У всех видов овсянок не заменяются рулевые и маховые перья, но заменяется контурное оперение головы и туловища, выросшие в гнездовое время — центральные ряды птерилий и достигают периферические ряды перьев на этих птерилиях.

Наиболее существенные межвидовые вариации полноты линьки отмечены в крыловой птерилии. Максимальная полнота линьки характерна для овсянки-крошки: заменяются все или часть больших, средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых, карпальное кроющее, кроющие крылышка, иногда маховые крылышка, верхние и нижние кроющие кисти. Нередко заменяются средние верхние кроющие первостепенных маховых, большие и средние нижние кроющие маховых (табл. 3).

У камышовой овсянки для всех птиц отмечена замена больших верхних кроющих второстепенных маховых, обычно — внутренних, но у части птиц — всех; всех средних и малых верхних кроющих второстепенных маховых, верхних и нижних кроющих кисти. У большинства птиц заменяются также средние верхние кроющие первостепенных маховых и кроющие крылышка, у трети особей — карпальное кроющее. Из нижних кроющих у части птиц обновляются средние нижние кроющие второстепенных маховых и нижние кроющие третьестепенных маховых; отмечены одиночные случаи линьки всех нижних кроющих крыла (табл. 3). Близкая, по объему полнота линьки характерна для овсянки-ремеза (Рымкевич, 1990).

Лапландские подорожники заменяли одно из внутренних больших верхних кроющих второстепенных маховых (чаще — 19-е), все средние и малые верхние кроющие второстепенных маховых, кроющие крылышка, верхние и нижние кроющие кисти, нижние кроющие третьестепенных маховых, верхние и нижние кроющие пропатагиальной складки. У большинства подорожников обновляются средние верхние кроющие первостепенных маховых, все или только проксимальные средние нижние кроющие второстепенных маховых (табл. 3).

Молодые пуночки Среднего Ямала заменяли все средние верхние кроющие первостепенных маховых, все малые и средние кроющие второсте-

пенных маховых, проксимальные (15–19-е) большие верхние кроющие второстепенных маховых, верхние и нижние кроющие кисти, кроющие пропатагиальной складки, нижние кроющие третьестепенных маховых и средние нижние кроющие второстепенных маховых (табл. 3).

Судя по двум осмотренным молодым полярным овсянкам, постювенальная линька в нашем регионе имеет минимальную полноту — заменялись центральные ряды брюшной, спинной, плечевой птерилий. Частичная линька характерна и для дубровников, но протекает она на Дальнем Востоке, во время остановки в линочной части ареала в процессе ювенальной миграции (Рымкевич, 1983).

Основные показатели постювенальной линьки камышовой овсянки, овсянки-крошки, подорожника и пуночки, полученные при содержании этих птиц в клетках с возраста, старше 10 сут, приведены в табл. 4. Линька овсянки-крошки и подорожника начинается в возрасте 18–26 сут и не зависит от фотопериодических условий содержания, возраст начала постювенальной линьки у видов контролируется эндогенно. Видимо, так же контролируется начало линьки у камышовой овсянки, т.к. начинается этот процесс в возрасте 23–29 сут, различия средних не достоверны. Но линька пуночек при 24-часовом полярном дне начиналась в более позднем возрасте (33–44 сут), чем при короткодневном фотопериоде (29–31 сут), что позволяет предполагать фотопериодический контроль возраста начала линьки.

Темпы постювенальной линьки всех видов зависят от фотопериодических условий (табл. 4). Линька затягивается при длиннодневном фотопериоде, сокращается при коротком дне. При этом линька подорожников и пуночек при фотопериоде Арктики (север ареала) длилась относительно короткое время, максимально 1.5 месяца, в отличие от камышовой овсянки и овсянки-крошки, для которых при фотопериоде Среднего Ямала (также север ареала) характерна линька продолжительностью более двух месяцев.

Послебрачная линька полная у овсянки-ремеза, камышовой овсянки, овсянки-крошки, подорожника и пуночки. Дубровники заменяют, предположительно, все оперение при промежуточной остановке в Восточной Азии, продолжая миграцию на юг в новом наряде. Послебрачная линька полярных овсянок в лесотундре до начала августа не начиналась, но в Средней Сибири осенью ловили овсянок, закончивших полную послебрачную линьку (Чернышов, 2011). Вероятно, она протекает в августе–сентябре высокими темпами.

Установлено (Рыжановский, 1997) совмещение начала линьки с докармливанием слетков возраста старше 13 сут самцами и самками овся-

Таблица 3. Полнота постювенальной (1), послебрачной (2) и предбрачной (3) линек овсянковых Нижнего Приобья и п-ова Ямал

Птерилии, отделы птерилий	<i>Schoeniclus schoeniclus</i>			<i>Ocyris. pusillus</i>			<i>Schoeniclus pallasi</i>			<i>Calcarius lapponicus</i>			<i>Plectrophenax nivalis</i>		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Головная	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Брюшная	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—
Спинная	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—
Плечевая	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—	•	•	—
Бедренная	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
Голенная	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
Анальная	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
Рулевые	—	•	—	•	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
ВКХ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
НКХ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
ПМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
ВМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	○	—	—	•	—
ТМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	○	•	—
БВКПМ	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
СВКПМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	○	•	—	•	•	—
БВКВМ	○	•	—	•	•	—	—	•	—	○	•	—	○	•	—
СВКВМ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
МВКВМ	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
ВК проп.	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
К. К.	○	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	—	•	—
М. Ал.	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
К. Ал.	○	•	—	•	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
ВКК	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
НКК	•	•	—	•	•	—	—	•	—	•	•	—	•	•	—
БНКПМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
СНКПМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	—	•	—	—	•	—
БНКВМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	○	•	—	—	•	—
СНКВМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	○	•	—	•	•	—
НКТМ	○	•	—	○	•	—	—	•	—	—	•	—	•	•	—

Примечания. • – линяет у всех особей, ○ – линяет у части особей все или часть перьев отдела, прочерк – не линяет. Отделы птерилий: ПМ – первостепенные маховые, ВМ – второстепенные маховые, ТМ – третьестепенные маховые, ВКХ – верхние кроющие хвоста, НКХ – нижние кроющие хвоста, БВКПМ – большие верхние кроющие первостепенных маховых, СВКПМ – средние верхние кроющие первостепенных маховых, БВКВМ – большие верхние кроющие второстепенных маховых, СВКВМ – средние верхние кроющие второстепенных маховых, МВКВМ – малые верхние кроющие второстепенных маховых, ВК проп. – верхние кроющие пропатагиальной складки, К. К. – карпальное кроющее, М. Ал. – маховые крылышка, К. Ал. – кроющие крылышка, ВКК – верхние кроющие кисти, НКК – нижние кроющие кисти, БНКПМ – большие нижние кроющие первостепенных маховых, СНКПМ – средние нижние кроющие первостепенных маховых, БНКВМ – большие нижние кроющие второстепенных маховых, СНКВМ – средние нижние кроющие второстепенных маховых, НКТМ – нижние кроющие второстепенных маховых.

Таблица 4. Возраст начала (сут) и длительность (сут) постювенальной линьки при короткодневном (I), естественном (II) и длиннодневном (III) фотопериодах

Вид	Число особей	Фотопериод	Возраст	Длительность
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	5	I	$\frac{23-27}{25.3 \pm 0.9}$	$\frac{46-50}{47.2 \pm 0.9}$
	5	II	$\frac{24-26}{24.8 \pm 0.4}$	$\frac{48-53}{50.5 \pm 1.6}$
	5	III	$\frac{25-29}{26.0 \pm 0.8}$	$\frac{52-63}{58.3 \pm 3.6}$
<i>Ocyris pusillus</i>	9	I	$\frac{18-23}{21.2 \pm 0.5}$	$\frac{37-40}{38.7 \pm 0.8}$
	5	II	$\frac{20-22}{20.4 \pm 0.4}$	$\frac{41-46}{43.7 \pm 0.8}$
	14	III	$\frac{20-26}{20.1 \pm 0.2}$	$\frac{58-70}{61.8 \pm 2.4}$
<i>Calcarius lapponicus</i>	3	I	$\frac{19-25}{22.3 \pm 2.1}$	$\frac{39-48}{43.1 \pm 3.1}$
	4	II	$\frac{20-22}{21.5 \pm 0.5}$	$\frac{45-53}{48.8 \pm 2.5}$
	4	III	$\frac{21-23}{22.0}$	$\frac{43-46}{44.3 \pm 0.6}$
<i>Plectrophenax nivalis</i>	3	I	$\frac{29-32}{30.7 \pm 1.3}$	$\frac{37-40}{39.3 \pm 1.0}$
	5	II	$\frac{33-44}{37.4 \pm 1.9}$	$\frac{48-51}{49.6 \pm 0.6}$

нок-крошек; возраста 14–28 сут самцами камышовых овсянок; возраста 25–29 сут самками подорожников. Продолжается послебрачная линька овсянок-крошек в вольере при естественном дне широты Полярного круга 39–50 сут, в среднем 43.8 ± 1.0 сут ($n = 5$), а среднесезонная, за 5 лет, длительность линьки в природе по уравнениям регрессии (Pimm, 1976) была 34–55 сут, в среднем 42.5 сут. Камышовые овсянки по результатам осмотров 18 птиц, в природе линяли в среднем 46 сут, подорожники в природе ($n = 46$) – 30 сут. Пуночки в вольере при фотопериоде лесотундры линяли 51–65 сут, в среднем – 57.8 ± 2.0 сут ($n = 7$), но в Гренландии продолжительность послебрачной линьки у пуночек была 28 сут (Green, Summers, 1975).

Отлет из лесотундры начинают овсянки-крошки (вторая декада августа–первая декада сентября) и, вероятно, полярные овсянки, продолжают камышовые овсянка и подорожники (третья декада августа – вторая декада сентября). Пуночки летят через лесотундру, начиная с третьей декады сентября, при отрицательных температурах и по

снегу. Температура для последней встречи овсянки-крошки в Приобье: $\pm 1.1-14.3$, в среднем $\pm 6.3^\circ\text{C}$ ($n = 15$), камышовой овсянки: $-3.9-10.2$ в среднем $\pm 2.9^\circ\text{C}$ ($n = 22$), подорожника: $\pm 1.1-10.1$, в среднем $\pm 5.7^\circ\text{C}$ ($n = 7$), пуночки: $-9.6-1.2$, в среднем $\pm 2.6^\circ\text{C}$ ($n = 15$).

Зимний период северных овсянок включает зимовку продолжительностью 2–3 месяца, небольшую по полноте (головная птерилия) предбрачную линьку (Witherby, 1938; по: Дементьев, 1954; наши данные), переходящую в предбрачную миграцию. Несмотря на разные регионы зимовок, от лесостепи до тропиков, сроки зимних явлений у овсянок достаточно общие, что подтверждается нашими данными при содержании в неволе овсянок-крошек, камышовых овсянок и подорожников.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данилов (1966) выделял следующие направления адаптации птиц к условиям Субарктики и Арктики: внутривидовую дифференциацию с

формированием субарктических подвидов и популяций; повышение резистентности к низким температурам среды, повышение пороговых значений чувствительности к освещенности; сокращение длительности основных сезонных явлений: прилета, гнездования, линьки, отлета. Эти позиции распространяются и на северных овсянок.

Два вида, лапландский подорожник и пуночка, являются настоящими субарктиками с ареалами “основных” подвидов *C. l. lapponicus* и *Pl. n. vlasovae* от Скандинавии до Чукотки и Камчатки. У камышовой овсянки из 11 подвидов лесотундры и субарктические тундры освоили *Sch. sch. schoeniclus* и *Sch. sch. passerinus*. Полярная овсянка формы *Sch. p. polaris* освоила субарктические тундры Сибири, несмотря на то, что существуют более южные подвиды. Только овсянка-крошка северных подвидов не имеет при освоении Субарктики вплоть до арктических тундр (Коблик и др., 2006). Таким образом, адаптации северных овсянок к высоким широтам имеют глубокий характер, включающий формирование подвидов и видов.

Жуков (2013) при анализе пределов распространения птиц в тундрах Западной Сибири отмечал сходство северной границы ареала овсянки-крошки с изотермой июля $\pm 6^{\circ}\text{C}$, камышовой и полярной овсянок $\pm 7^{\circ}\text{C}$. Граница овсянки-ремеза и дубровника близка изотерме июля $\pm 13^{\circ}\text{C}$, подорожника $\pm 2^{\circ}\text{C}$, пуночки $\pm 0^{\circ}\text{C}$. При этом изотермы июля в горных тундрах Приполярного Урала, где пролегает южная граница ареала пуночки и подорожника, равна $\pm 10^{\circ}\text{C}$, на равнине пуночки гнездятся севернее изотермы $\pm 9-11^{\circ}\text{C}$, подорожники и полярные овсянки севернее $\pm 13-15^{\circ}\text{C}$. Южные климатические границы камышовой овсянки и овсянки-крошки, овсянки-ремеза и дубровника в Западной Сибири пролегают в районе изотерм июля $\pm 18-20^{\circ}\text{C}$, т.е. в умеренных широтах.

Отмечу, что на северном пределе распространения овсянки-ремеза и дубровника, на широте Полярного круга, период среднесуточных положительных температур в 2001–2010 гг. длился 118–159 сут, в среднем 132.2 сут. В тундрах Среднего Ямала, где находятся пределы распространения камышовой, полярной овсянок и овсянки-крошки, этот период длится 89–118 сут, в среднем 110 сут. На о-ве Белый, на пределе ареала лапландского подорожника, положительные температуры в 2001–2010 г. длились 88–115 сут, в среднем 107 сут. На пределе ареала пуночек, на северных арктических островах, относительно теплый период длится менее 2-х месяцев. Поскольку краткость периода положительных температур и низкие летние температуры ограничивают продвижение овсянок в северные тундры, текущее потепление климата поспособствует дальнейшему освоению овсянками Субарктики.

Полярный день, с учетом рефракции солнечных лучей, на широте Полярного круга длится месяц, с 07.06 по 07.07, т.е. первая дата совпадает с завершением прилета лесотундровых овсянок, вторая дата — с моментом вылупления птенцов. В подзоне субарктических тундр полярный день длится с середины мая до середины августа, в арктических тундрах и на островах с начала мая до октября, т.е. весь период или большая часть периода пребывания овсянок на пределе ареала протекает при 24-часовом дне. Поэтому, летняя часть годового цикла (на юге Субарктики в меньшей мере, на севере Субарктики в большей мере), вероятно, не находится под контролем фотопериодической реакции.

Согласно экспериментальным данным (Рыжновский, 1997), темпы постювенальной линьки северных овсянок, частично или полностью также контролируются эндогенно (внутренним ритмом), что обеспечивает быстрое ее окончание при полярном дне. Только линька овсянки-крошки продолжается при 24-часовом дне (на севере Субарктики) 2 месяца, остальные виды линяли более высокими темпами — 40–50 сут. В Арктике, в связи с необходимостью отлета пуночек в конце сентября—первой половине октября, но до начала темных ночей в середине октября, их линька должна протекать ускоренными эндогенно контролируемыми темпами. В связи с этим интересна 28-суточная продолжительность послебрачной линьки, у пуночек в Гренландии. Авторы исследования (Green, Summers, 1975) при обсуждении темпов линьки предполагали, что к северу они возрастают, т.к. в Гренландии, в отличие от Исландии, пуночки утрачивают способность летать в связи с бурной линькой маховых. Это указывает на дальнейшее приспособление к более короткому сезону в более высоких широтах. Достаточно высокие темпы послебрачной линьки сохраняются при круглосуточном дне и отвечают на сокращение дня.

Меньшая полнота постювенальной линьки наблюдается у субарктов, лапландского подорожника и пуночки, при сравнении с овсянкой-крошкой и камышовой овсянкой. Сокращение полноты у субарктов вполне понятно — короткое лето субарктических и арктических тундр требует быстрого завершения линьки, что возможно при небольшом количестве линяющих перьев.

Певчие птицы северной тайги с целью преодоления дефицита времени весенне-летней части годового цикла реализуют ряд сокращений и совмещений отдельных фаз годового цикла (Зимин, 1988). В Субарктике они также имеют место. Сокращается длительность явлений предгнездового периода: прилета, занятия гнездовых участков, созревания гонад у части самцов. Но освоение Субарктики не привело к сокращению периодов

насиживания и выкармливания, от откладки первого яйца до вылета последнего птенца проходит менее месяца, как и в умеренных широтах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю искреннюю признательность коллегам Н.С. Алексеевой, Э.А. Поленцу, В.К. Рябицеву за материалы полевых исследований по северным овсянкам и студентам Тюменского, Саратовского и Удмуртского университетов, принимавших участие в экспериментальных исследованиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Н.С., Поленц Э.А., Рябицев В.К., 1992. К популяционной экологии лапландского подорожника на Среднем Ямале. 1. Плотность гнездования, плодovitость, успешность размножения, полигиния // Экология. № 3. С. 50–58.
- Анорова Н.С., 1976. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. М. Вып. 12. С. 77–86.
- Гагинская А.Р., 1973. Методические указания к сбору и обработке материала главы “Линька” // Материалы V заседания межсекцион. группы по проблемам “Исследование продуктивности видов в пределах ареала”. Вильнюс. С. 87–92.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2003. Птицы северной половины Полярного Урала // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Салехард. Вып. 3 (1). С. 30–81.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2005. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета. 560 с.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., 2008. Структурно-динамическая характеристика весеннего пролета птиц в Нижнем Приобье // Русский орнитологический журнал. Т. 17. № 421. С. 819–841.
- Данилов Н.Н., 1966. Пути приспособлений наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск: Изд-во Уральского рабочий.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К., 1984. Птицы Ямала. М.: Наука. 338 с.
- Дементьев Г.П., 1954. Семейство овсянковые. Птицы Советского Союза. М.: Советская наука. Т. V. С. 374–512.
- Дмитриев А.Е., Низовцев Д.С., Харитонов С.П., 2015. Птицы острова Белый (Ямало-Ненецкий автономный округ) – результаты исследований 2014 года // Фауна Урала и Сибири. № 2. С. 61–71.
- Жуков В.С., 2013. Сходство границ ареалов птиц с изотермами летних месяцев в тундровой зоне Западно-Сибирской равнины // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 16–28.
- Зимин В.Б., 1988. Экология воробьиных птиц северо-запада СССР. Л.: Наука. 184 с.
- Коблик Е.Ф., Редькин Я.А., Архипов В.Ю., 2006. Список птиц Российской Федерации М.: Товарищество научных изданий КМК. 279 с.
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. 1997. Ред. Добринский Л.Н. Екатеринбург: Изд-во УРЦ “Аэрокосмоэкология”. 191 с.
- Морозов В.В., 1997. Некоторые особенности лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* на Полярном Урале // Русский орнитологический журнал. Т. 6. № 8. С. 10–12.
- Носков Г.А., Рымкевич Т.А., 1977. Методика изучения внутривидовой изменчивости линьки у птиц // Методика исследования продуктивности и структуры видов в пределах их ареалов. Вильнюс. Вып. 1. С. 37–48.
- Пасхальный С.П., 2004. Птицы антропогенных местообитаний полуострова Ямал и прилегающих территорий. Екатеринбург: УрО РАН. 166 с.
- Пасхальный С.П., 2019. Об особенностях гнездования лапландского подорожника *Calcarius lapponicus* в антропогенных местообитаниях Ямала // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1830. С. 4634–4637.
- Пасхальный С.П., Головатин М.Г., 2003. Осенняя миграция и ночной пролет пуночки *Plectrophenax nivalis* в низовьях Оби // Русский орнитологический журнал. Т. 12. № 230. С. 795–799.
- Пасхальный С.П., Карагодин И.Ю., Нестеров Е.В., Головатин М.Г., 1998. Гнездование пуночки в антропогенных местообитаниях Полярного Зауралья // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Вып. 3. С. 129–130.
- Покровская И.В., 2019. Орнитофауна полярных пустынь и ее изменения на примере севера Новой Земли // Русский орнитологический журнал. Т. 28. № 1834. С. 4830–4831.
- Рогачева Э.В., 1988. Птицы Средней Сибири. М.: Наука. 309 с.
- Рыжановский В.Н., 1986. Линька овсянки-крошки // Зоологический журнал. Т. 65. № 7. С. 1041–1050.
- Рыжановский В.Н., 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: Изд-во Уральского университета. 282 с.
- Рыжановский В.Н., 2001. Гнездовой сезон как часть годового цикла воробьиных Субарктики // Гнездовая жизнь птиц. Пермь. С. 3–22.
- Рыжановский В.Н., 2008. Линька лапландского подорожника (*Calcarius lapponicus*) // Русский орнитологический журнал. Т. 17. № 424. С. 915–925.
- Рыжановский В.Н., Гилев А.В., 2020. Об иерархии факторов, определяющих сроки начала прилета воробьеобразных птиц (Passeriformes) в Приобскую лесотундру // Зоологический журнал. Т. 99. № 4. С. 436–439.
- Рымкевич Т.А., 1983. Сравнительная характеристика линьки овсянок (Embericidae) Ленинградской области // Сообщения Прибалт. Комиссии по изучению миграции птиц. Тарту. Вып. 14. С. 85–112.
- Рымкевич Т.А., 1990. Овсянка-ремез – *Emberiza rustica* Pall. // Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета. С. 192–196.

- Рымкевич Т.А., Савинич И.Б., Носков Г.А.* 1990. Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Изд-во Ленинградского университета. 304 с.
- Рябицев В.К.*, 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. 296 с.
- Рябицев В.К., Рыжановский В.Н.*, 2022. Птицы полуострова Ямал и Приобской лесотундры. Т. 2. Воробьинообразные. М. — Екатеринбург: Кабинетный ученый. 392 с.
- Соколов В.А.*, 2006. Население птиц на Юго-западном Ямале и его динамика. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург. ИЭРиЖ УрО РАН. 23 с.
- Чернышов В.М.*, 2011. Редкие пролётные и залётные виды воробьиных птиц Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Русский орнитологический журнал. Т. 20. № 699. С. 2011–2019
- Успенский С.М.*, 1969. Жизнь в высоких широтах. На примере птиц. М.: Мысль. 463 с.
- Green G.H. Summers R.W.*, 1975. Snow Bunting moult in Northeast Greenland // *Bird Study*. V. 22. № 1. P. 9–17.
- Haartman L.von.*, 1954. Der Trauerfligelschnapper. III. Die Nahrungsbiologie // *Acta Zoologica Fennica*. № 83. P. 1–96.
- Järvinen A.*, 1983. Breeding strategies of hole-nesting passerines in northern Lapland. *Ann. Zool. Fennici*. V. 20. P. 129–149.
- Järvinen A., Linden H.*, 1980. Timing of breeding and the clutch size in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in Finnish Lapland // *Ornis Fennica*. V. 57. P. 112–116.
- Pimm S.L.*, 1976. Estimation of the duration of bird moult // *Condor*. V. 78 № 4. P. 550.
- Wiehe H.*, 1979. Brutbiologische untersuchungen an Gelbspottern (*Hippolais icterina*) // *Ornithologische Mitteilungen*. Bd. 31. № 7. S. 151–155.

ECOLOGY AND ANNUAL CYCLES OF BUNTINGS (EMBERIZIDAE, AVES) IN NORTHWESTERN SIBERIA AS A REFLECTION OF ADAPTATIONS TO THE SUBARCTIC AND ARCTIC

V. N. Ryzhanovskiy*

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia
*e-mail: ryzhanovskiy@ya.ru; ryzhanovsky@ipae.uran.ru

Annual cycles in buntings have a lot in common. The differences in the programs of the annual cycle are mainly manifested in the post-nesting period. These differences lie in timing the onset of the post-juvenile molt, the type of molt control (photoperiodic or endogenous), the duration of molts, the degree of the combination of the post-marital molt with nesting, the combination of the migration state and molt. The arrival, the occupation of nesting sites, and the maturation of the gonads are shortened in the pre-nesting period. The development in the Subarctic does not lead to reduced periods of incubation and feeding, and it takes less than a month from laying the first egg to the departure of the last chick, like in temperate latitudes.

Keywords: near-Ob forested tundra, Yamal, habitat, ecology, reproduction, molting, migration