

Краснозобый конёк *Anthus cervinus* в Нижнем Приобье и на Ямале

В.Н.Рыжановский, В.К.Рябицев

Вячеслав Николаевич Рыжановский, Вадим Константинович Рябицев. Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 марта 202, Екатеринбург, 620144, Россия.
E-mail: ryzhanovskiy@ya.ru; riabits@yandex.ru

Поступила в редакцию 9 марта 2015

Краснозобый конёк *Anthus cervinus* относится к обычнейшим видам лесотундры и тундр Северной Евразии. Биология и экология вида описаны неоднократно, в том числе и в наших работах (Рыжановский 1977; Данилов и др. 1984; Рябицев, 1993; Рыжановский 1997; и др.). Поскольку исследования не прекращались, копился новый материал. В предлагаемом сообщении обобщены как новые, так и, частично, ранее опубликованные данные.

Материал и методы

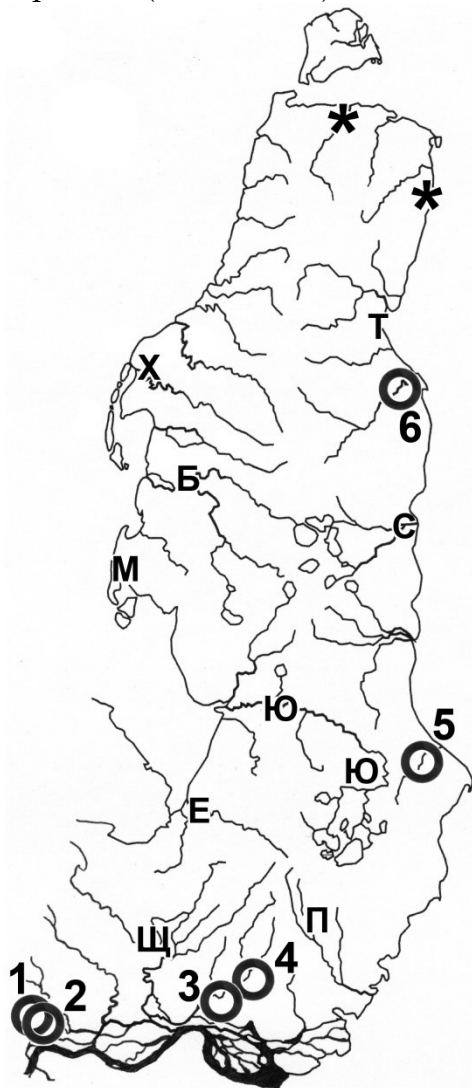
Настоящая статья написана на основе наших полевых наблюдений и экспериментальных исследований на территории Приобской лесотундры и полуострова Ямал в 1970-2006 годах.

Полевые исследования. Мы много лет работали в Нижнем Приобье, а также обследовали все доступные районы полуострова Ямал к северу до линии фактория Тамбей – полярная станция Харасавэй. Вне стационарных площадок учёт гнездящихся птиц проводили в 1970-1976 годах на маршрутах с шириной учётной полосы 50 м.

Основные районы сбора материала – полевые стационары. Самые южные стационары – Харп (13 км к северо-западу от города Лабытнанги, 66°44' с.ш., 66°21' в.д., 1970-1984, 2002-2004) и Октябрьский (окрестности города Лабытнанги, 1978-1989). На Южном Ямале – на юге кустарниковых тундр с интразональными пойменными лесами – действовали стационары Хадыта (67°00' с.ш., 69°30' в.д., 1970-1973) и Ласточкин берег (67°07' с.ш., 69°56' в.д., 1978-1981). На Среднем Ямале – стационар Хановэй (север кустарниковых тундр, 68°40' с.ш., 72°50' в.д., 30 км к северо-западу от посёлка Мыс Каменный). Стационар Яйбари находился на Северном Ямале (крайний юг подзоны арктических тундр, 71°04' с.ш., 72°20' в.д., 19 км к югу от посёлка Сабетта) (см. рисунок).

На всех стационарах были заложены контрольные площадки, на которых картировали пары, отыскивали гнёзда, проводили обычные полевые наблюдения в течение всего весенне-летнего периода. В 1984 году на стационаре Харп специально отыскивали гнёзда для кольцевания птенцов и взрослых птиц, ловили их паутиными сетями по всему участку площадью 80-100 га в послегнездовое время. Там же в 1987 и 1988 годах набирали птенцов для выкармливания и дальнейшего содержания при разных фотопериодических условиях. На стационаре Октябрьский в долине реки 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 мы описали оперение 45 взрослых и 182 молодых птиц, пойманных в июле-августе. Процесс постювенальной линьки делили на 7 стадий, послебрачной линьки – на 11 стадий. Среднюю длительность линьки определяли по уравнению регрессии (Pimm 1976).



К распространению краснозобого конька
Anthus cervinus.

Кружки с цифрами – многолетние стационары: 1 – Харп, 2 – Октябрьский, 3 – Хадьта, 4 – Ласточкин берег, 5 – Хановэй, 6 – Яйбари. Буквами обозначены: Щ – река Щучья, П – сезонный стационар Порсыяха, Е – река Еркутаяха, Ю – река Юрибей, М – фактория Моррасале, С – посёлок и река Сеяха, Б – посёлок Бованенково, Х – полярная станция Харасавэй, Т – фактория Тамбей. Звездочками обозначены пункты самых северных находок краснозобых коньков с гнездовым поведением.

На стационарах Хадьта, Хановэй и Яйбари проводили учёт на контрольных площадках и наблюдения с упором на территориальные отношения и динамику гнездовой плотности (Рябичев 1993), а также искали гнёзда и заносили наблюдения в гнездовые карточки. За все годы исследований в Нижнем Приобье на Ямале нами было найдено и описано немногим менее 600 гнёзд краснозобых коньков. На стационарах Хадьта и Хановэй ловили взрослых птиц на гнёздах и метили индивидуальным набором цветных колец. Всего помечено таким образом 74 взрослые птицы. Птенцов перед вылетом метили стандартными металлическими кольцами, всего окольцован 171 птенец. На Стационаре Ласточкин берег (1978-1981) основные исследования проводили в пойменном лесу, но есть попутные наблюдения и по окрестной тундре.

Экспериментальные исследования. Особенности регуляции постювенальной линьки у краснозобого конька изучали на птицах, выкормленных с 10-12-дневного возраста в условиях короткодневного, естественного и длиннодневного фотопериодов. 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 вольере при естественном освещении широты Полярного круга. Птиц третьей группы ($n = 5$) содержали в павильоне, где лампы выключали ночью на 2 ч; при этом 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 ($n = 5$) оставили на зиму для содержания в клетках при фотопериодических условиях 10С:14Т до февраля с последующим естественным увеличением дня за окнами лаборатории. Все расчёты статистической обработки выполнены в программах Microsoft Excel 2003 и Statistica v. 6.0 (StatSoft, Ink., 1984-2001).

Результаты исследований

Распространение, местообитания, плотность гнездования

Южнее полуострова Ямал и Приобской лесотундры краснозобые коньки гнездятся по различным редколесьям и тундроподобным болотам (Гордеев 1998; Черенков, Черенков 1997; Покровская 1998; Локтионов и др. 2007), заходя в качестве редкого вида в северную тайгу на юг за 63 параллель, практически до южных границ Ямало-Ненецкого округа (Юдкин и др. 1997; Вартапетов 1998; Рябицев 1998, 2014; Морозов и др. 2002; Емцев 2007; Оостен 2011). По горным тундрам Полярного и Приполярного Урала краснозобый конёк распространён на юг по крайней мере до 65° с.ш. (Рябицев и др. 1980, 2014; Головатин, Пасхальный 2005).

В лесотундре краснозобые коньки гнездятся повсюду, за исключением пойменных лесов, и не избегают лиственничных редколесий плакора. По данным М.Г.Головатина и С.П.Пасхального (2005), на восточном склоне Полярного Урала на площадке Лонготъеган средняя плотность краснозобых коньков составляла 0.8 ± 0.1 пар/км², локально, в пойме этой реки было 19.4 ± 7.9 пар/км². На равнине предгорий, в Приобской лесотундре (Харп) птиц было значительно больше: в разные годы от 2.7 до 38.0, в среднем 18.9 ± 0.9 пар/км² ($n = 18$). Локальная плотность краснозобого конька была максимальной в 1974 году – 105 пар на 1 км² в лиственничном редколесье.

В южной тундре (Хадыта) было 11.7-77.9 в разные годы, в среднем 39.9 ± 7.2 пар/км² ($n = 8$); при максимальной плотности в 1978 году – 77.9 пар/км², локальная плотность, видимо, была ещё выше. Для районов рек Щучья и Байдарата краснозобый конёк назван В.Н.Калякиным (1998) «наиболее многочисленным и стабильно гнездящимся везде». В пойменных лесах Южного Ямала, проникающих на север до 67°40' с.ш. по Оби и её притокам, краснозобых коньков нет, но они гнездились на открытых участках пойм, занятых ерниковой тундрой.

В подзоне кустарниковых тундр коньки встречались во всех биотопах, за исключением высоких ивняков и сырых болот. В тундрах у юго-восточного «угла» Байдарацкой губы – это обычный или многочисленный гнездящийся вид (Черничко и др. 1997, Штро и др. 2000). В верховьях Порсыяхи в 1976 году в пойменной тундре было 43.5, в водораздельной тундре – 35.0 пар/км². В разных частях бассейна Юрибея это обычный или многочисленный вид (Головатин 1998, Головатин и др. 2004), учтено от 7.6 ± 1.7 до 38.5 ± 3.8 пар/км² в пойме, от 3.1 ± 0.4 до 11.0 ± 1.0 пар/км² на плакоре (Головатин, Пасхальный 2008).

На стационаре Хановэй за 12 лет плотность на контрольной площадке была 16.2-32.5, в среднем 22.1 ± 1.5 пар/км². При этом в пойме

Нурмаяхи в течение двух первых лет учётов (1974 и 1975) было 27.9 и 46.9, а в водораздельной тундре – 18.1 и 20.0 пар/км². В эти же годы в прибрежной тундре полярной станции Моррасале нами учтено 6.6, в пойме Ясавэйяхи (30 км западнее посёлка Сеяха) в 1975 году учтено 4.0, в водораздельной тундре – 3.4 пар/км², в 2006 году в низовьях реки Сеяха и у одноименного посёлка это был обычный гнездящийся вид (Рябицев, Примак 2006), на западе Среднего Ямала (Мордыяха) – это многочисленный гнездящийся вид (Слодкевич и др. 2007). В том же районе, на территории Бованенковского ГКМ (70°15' с.ш., 68°30' в.д.), учёты наших коллег (Мониторинг...1997) показали, что в 1988-1990 годах плотность гнездования краснозобых коньков была не ниже, чем на Южном Ямале – 11.3-52.5, в среднем 31.1 пар/км² в ивняках травяно-моховых; 8.3-40.1, в среднем 23.4 пар/км² в ивняково-ерниково-моховых тундрах, 0-48.9, в среднем 20.0 пар/км² в кустарничково-лишайниково-моховых тундрах. Несколько севернее, у реки Надуйяха (70°36' с.ш., 68°07' в.д.) краснозобый конёк – обычный гнездящийся вид (Штро, Соколов 2006).

В 1988-1995 годах на нашем самом северном стационаре Яйбари (крайний юг арктических тундр) на контрольной площадке 1 км² число гнездящихся пар было очень изменчивым – от 1 до 13-15, в среднем 6.7. Причём максимальной плотность была в 1992 году с поздней холодной весной, а минимальной, когда на учётной площадке была всего одна пара – тоже при холодной поздней весне 1994 года. По маршрутным учётам, проведённым несколько севернее, в водораздельной тундре в 1974 году у посёлка Тамбей было 2.3, у устья реки Сабеттаяха – 1.4; на западе Ямала в окрестностях реки Харасавэй – 5.3 пары/км².

Биотопические предпочтения краснозобых коньков в разных подзонах тундры несколько отличались. На юге арктических тундр они поселялись в сухой лишайниковой тундре, изрезанной оврагами мелких ручьёв, и на участках достаточно сухой тундры по кромкам коренных берегов. Открытых более ровных и более влажных участков тундры, обычных для вида в более южных районах, на севере ареала краснозобые коньки явно избегают.

На северном побережье Ямала, в нижнем течении реки Яхадыха, впадающей в пролив Малыгина С.П.Пасхальный (1985) видел краснозобого конька с кормом. Ещё одного конька с кормом он видел у фактории Дровяная на северо-востоке полуострова.

Таким образом, краснозобые коньки гнездятся на всей территории полуострова, причём на большей его части – это многочисленный или обычный вид, на севере ареала – немногочисленный или редкий, что вполне естественно.

На острове Белом в гнездовое время краснозобые коньки не встречены (Тюлин 1938, Пасхальный 1985, Дмитриев и др. 2006).

Прилёт, территориальность, верность месту

Прилёт первых коньков в окрестности города Лабитнанги в период с 1971 по 2004 годы наблюдали между 10 мая и 7 июня. Средняя дата начала прилёта за 13 разных лет – 26 мая. Чем раньше начиналась весна, тем раньше появлялись первые птицы, но не раньше 10 мая. В 1977 году снег в тундре сошёл в конце апреля, первые коньки встречены 14 мая. На Средний Ямал первые птицы прилетали 2-11 июня, в среднем 5 июня ($n = 6$), на Северный Ямал – 25мая – 15июня, в среднем 8 июня ($n = 6$). В 1974 и 1984 годах на Среднем Ямале краснозобые коньки начинали прилетать через неделю после появления в Нижнем Приобье; в 1976 году на юге кустарниковых тундр (Порсыяха) первые коньки встречены раньше, чем на стационаре Харп – 29 мая против 2 июня. Несомненно, при благоприятных погодных условиях волна прилетающих птиц распространяется на большую территорию. Температура воздуха в день регистрации первой птицы в лесотундре была от $+0.1^{\circ}\text{C}$ до $+5.8^{\circ}\text{C}$, в среднем, $+2.3^{\circ}\text{C}$ ($n = 6$); на Ямале прилёт также начинался при положительных температурах.

В лесотундре на плакоре наиболее интенсивный прилёт краснозобых коньков наблюдали в 1972 году в условиях поздней весны – птицы летели 3 дня (10-12 июня), в стаях было до сотни птиц, пролёт продолжался с раннего утра до второй половины дня, последующие 2-3 дня летели отдельные мелкие стайки. В другие, обычные по фенологии годы в пролётных стаях было до 10-15 особей и только в утренние часы. В 1974 году за 16 ч учётов (по 2 ч/сут) в полосе 200 м зарегистрировали 118 краснозобых коньков из 1006 учтённых птиц (11.8%). Продолжительность периода пролёта составила 5-14 дней, в среднем 7.4 ± 1.9 дня ($n = 7$). В пойме Оби интенсивность пролёта обычно была низкой, ловили менее 10 птиц за весну, в 1979 году поймали 52 (0.4% от числа пойманных). На Среднем Ямале краснозобые коньки летели мелкими стаями, на Северном Ямале стай не видели, встречались только отдельные птицы или пары.

На стационаре Харп краснозобые коньки начинали токовать с первого дня прилёта, т.е. местные птицы находились в первой волне. В 1972 году интенсивный пролёт коньков шёл над тундрой, уже поделённой на гнездовые участки. Новые птицы вселялись на освобождающуюся от снега территорию и практически сразу начинали токовать. Однако в Яйбари первая песня и токовые полёты зарегистрированы через 5, 6, 14 дней после встречи первой птицы этого вида. Возможно, токование начиналось по достижению определённого уровня тепла, т.к. первые регистрации были при температурах, близких к 0° .

От первой в сезон встреченной птицы до начала откладки яиц в лесотундре проходило 13-20, в среднем 16.0 сут ($n = 8$), на Среднем Ямале этот период длился 7-13, в среднем 10 сут ($n = 4$). Чем позднее начи-

нался прилёт, тем короче был предгнездовой период. Образование пар, как правило, происходит в районе размножения, но в 1972 году несколько раз наблюдали занятие гнездовых участков парой птиц.

Цветное мечение показало, что территориальность у краснозобых коньков имеет интересную специфику. Токовые территории соседних самцов сильно перекрывались, два-три самца могли петь некоторое время на почти совпадающих траекториях, всего в нескольких метрах друг от друга, не проявляя какой-либо агрессивности. Но если здесь же пытался петь посторонний самец, его изгоняли совместными усилиями. К кормящимся птицам своего вида краснозобые коньки относятся вполне терпимо или безразлично, даже всего в метре от гнезда. Это показали наблюдения из укрытий и специальные эксперименты с подстановкой к гнёздам чучел самца и самки (Рябицев 1993).

Очень небольшая часть взрослых птиц возвращается в район своего предыдущего гнездования: из 18 краснозобых коньков, окольцованных на стационаре Хадыта, на следующий год вернулся 1; из 56 коньков, окольцованных на Среднем Ямале, в последующие годы встречен тоже лишь 1 конёк. В обоих случаях это были самцы. Из меченых птенцов не вернулся ни один. Ни один из коньков, окольцованных на Харпе и Октябрьском, в последующие годы не отмечен. Таким образом, краснозобый конёк – типичный лабильный вид, слабо связанный с местом гнездования (Рябицев 1993).

Гнездование

Место для гнезда выбирает самец, выщипывая углубление в слое мха, лишайника или предлагая самке часть хода лемминга. В последнем случае углубление дорабатывается до окружности диаметром 10-15 см. Заполнением углубления злаками занимается самка, самец приносит материал – сначала крупные травинки, затем мелкие, тонкие. Перья найдены в одном гнезде в лесотундре, волоски шерсти северного оленя иногда находили в гнёздах на Среднем Ямале. С.М.Успенский (1969) сообщает, что на севере Югорского полуострова все гнёзда краснозобого конька имели выстилку из пуха и перьев белой куропатки – явление совершенно нетипичное для Ямала. Строится гнездо по утрам в течение 3-5 дней.

Можно выделить четыре типа расположения гнезда: 1) закрытое сверху в нише торфяной кочки или в нише мха; 2) полузакрытое сверху небольшим навесом изо мха или травы, расположенное на склоне бугра или оврага; 3) открытое сверху, находится почти на вершине бугра, обязательно в кустарнике, образующем сверху плотную шапку; 4) гнездо на ровном месте в корнях наклонно растущей берёзки, ивы, иногда в траве. В лесотундре преобладали гнезда 2 и 4 типа, на Среднем и Северном Ямале большинство гнёзд были в нишах (1 тип).

К откладыванию яиц самки приступали через 1-2 дня после завершения строительства, но иногда первое яйцо откладывалось раньше, в гнездо с рыхлым лотком. Яйца откладываются в ночные часы. При этом в лесотундре кладка начиналась через 8-13, в среднем 9.8 дней ($n = 5$) после перехода среднесуточной температуры через 0°C . Среднесуточная температура в день начала откладывания яиц в лесотундре в разные годы была $6.0-11.5^{\circ}\text{C}$ ($n = 5$).

В Нижнем Приобье наиболее ранняя дата начала периода откладывания яиц – 9 июня 1973 (ранняя весна), наиболее поздняя – 21 июня 1972 (поздняя весна), средняя – 16 июня ($n = 5$). На Среднем Ямале (Хановэй) эти даты следующие: 5 июня 1990 – 29 июня 1987 и 1992, средняя дата – 14 июня ($n = 9$), на Северном Ямале (Яйбари) – 9 июня 1988 и 1 июля 1992 и 1994, средняя дата – 21 июня ($n = 6$). В течение одного сезона с продвижением к северу сроки начала кладки также сдвигаются на более поздние даты. В 1990 году на стационаре Хановэй яйцекладка началась 5 июня, у посёлка Бованенковский – 10 июня, на Яйбари – 13 июня. В другие годы запаздывание начала сезона откладки яиц на Яйбари по сравнению со стационаром Хановэй составило 4 (1988 год) – 15 (1991) дней.

Откладка яиц основной массой самок начинается в первые 6 дней: в лесотундре 98 кладок из 112 (87.5%); на Среднем Ямале – 126 из 160 (78.7%), на Северном Ямале – 12 из 26 (46%). Общая продолжительность сезона откладки яиц в лесотундре 14-21, в среднем 16.8 ± 1.3 дней ($n = 5$), в тундрах Среднего Ямала – 7-16, в среднем 9.8 ± 1.0 дней ($n = 9$), в арктических тундрах Северного Ямала – 13-28, в среднем 18.8 ± 2.9 дней ($n = 5$). Растяннутость сезона откладки яиц в лесотундре связана с нахождением повторных кладок, на Среднем Ямале повторные кладки меченых самок мы находили только четыре раза, причём в 3 случаях кладки в новые гнёзда делали окольцованные самки, яйца которых были специально изъяты для эксперимента. Их гнёзда находились на территориях тех же самцов, повторная откладка яиц начиналась через 6-7 дней после утраты первой кладки (Рябицев 1987).

В полных кладках краснозобых коньков было 2-7 яиц. В Нижнем Приобье в кладках было в среднем 5.34 ± 0.06 яйца ($n = 209$): 3 яйца в 1 гнезде, 4 яйца – в 15, 5 яиц – в 105, 6 яиц – в 87, 7 яиц – в 1 гнезде. На Среднем Ямале (Хановэй) в кладке было в среднем 5.63 ± 0.06 яйца ($n = 318$): 2 яйца в 1 гнезде, 3 яйца – в 5, 4 яйца – в 9, 7 яиц – в 18 гнёздах, в остальных было по 5 и 6 яиц. В районе посёлка Бованенковский в 2 гнёздах было по 5 яиц, в 3 – по 6, в среднем 5.6 яйца. На Северном Ямале (Яйбари) в 2 кладках было по 4 яйца, в 13 – по 5, в 8 – по 6 и в 3 – по 7 яиц, Средняя величина кладки – 5.46 ± 0.14 яйца. Увеличение кладки от лесотундры к тундрам Среднего Ямала статистически высоко значимо ($t \leq 11.1$), оно связано со снижением доли кладок

из 4 яиц и возрастанием доли кладок из 7 яиц. Однако на Северном Ямале величина кладки вновь снижается в связи с сокращением доли гнёзд с 7 яйцами.

К регулярному насиживанию самки краснозобого конька, по результатам инструментальных измерений, приступают после откладки 2-го или 3-го яйца при кладке 5-6 яиц. С момента установления постоянного ритма насиживания в лесотундре самки находились на гнезде от 18 ч 31 мин до 22 ч 43 мин, в среднем, по 34 измерениям, 21 ч 03 мин (Рыжановский 1987). Продолжительность насиживания от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца по 28 гнёздам составляет от 10 до 13, в среднем 11.5 ± 0.15 сут.

В период насиживания самец кормит самку. Подлетая с кормом, он присаживается в нескольких метрах (до 15-20) от гнезда и вызывает самку высоким «тсиш». Самка слетает с гнезда, подлетает к самцу и съедает принесённых им насекомых, после чего самец улетает, а самка возвращается в гнездо пешком.

Вылупление растянуто на 1-3 сут, чаще на 2 сут, в среднем 1.8 ± 0.15 сут ($n = 13$). При растянутом вылуплении кормить птенцов самка начинала после обсыхания птенца, начиная с первого. Корм она получала от самца, как и раньше, в стороне от гнезда. Самец начинал кормить птенцов на 2-й или 3-й день после начала вылупления. «Рабочий день» продолжался не менее 19 ч, не более 22 ч 40 мин. Средняя продолжительность рабочего дня пары, кормившей 3 птенцов, была 19 ч 35 мин; пар, кормивших по 5 птенцов – 19 ч 46 мин и 19 ч 49 мин. Птенцы сидели в гнезде 9-13, в среднем 11.6 ± 0.29 сут ($n = 26$), слётки из больших выводков оставляли гнездо раньше.

Бигиния регистрировалась однократно: на Среднем Ямале окольцованный самец кормил птенцов в двух гнёздах, расположенных в 120 м друг от друга. Разница в их возрасте была 5-6 дней. (Рябицев 1993).

Успешность размножения, как правило, высокая. В лесотундре из 688 отложенных яиц вылупилось 596 птенцов (86.6%), из 677 контрольных птенцов гнёзда покинули 586 слётков (86.5%). Эффективность насиживания в разные годы колебалась от 72.2% до 97%, выкармливания – от 60% до 100%. В кустарниковых тундрах Среднего Ямала из 1433 отложенных яиц вылупилось 992 птенца (69.2%), из 964 птенцов гнёзда покинули 753 слётка (78.1%). При этом в 1989 году на стадии насиживания песцы и горностаи уничтожили 9 гнёзд из 13 (78% отложенных яиц), в другие годы влияние хищников было невелико. На Северном Ямале из 120 яиц вылупилось 98 птенцов (81.6%), из 67 птенцов до ухода из гнёзд дожили 42 (62%). Основной фактор смертности – хищничество песцов, горностаев, ласок, поморников, серых ворон. При возвратах холодов и в снегопады птицы гнёзд не бросали, но в некоторые годы птенцы гибли во время холодных дождей.

Послегнездовые кочёвки

Послегнездовые кочёвки изучали в лесотундре, в пойме Оби (стационар Октябрьский) и на плакоре (стационар Харп). До 20-22-дневного возраста слётки находились в районе гнездового участка и их докармливали взрослые птицы. Из 57 меченых птенцов на стационаре Харп 10 пойманы в этом возрасте не далее 250 м от гнезда, одна особь на 23-й день жизни встречена в 1.5 км от места вылупления. Распадение выводков краснозобых коньков происходит на 23-25-й день, и птицы уходят из гнездового района в процессе дисперсионного разлёта. Старше этого возраста повторно пойманы 2 конька – в 35-дневном и в 39-дневном возрасте. К моменту регистрации этих птиц численность краснозобых коньков на территории стационара, судя по результатам отлова сетями, резко снизилась; в районе наблюдений оставалось около 10-20% птиц местного происхождения.

В 1984 году на территории Харпа молодые краснозобые коньки начали попадать в сети с 24 июля, через 20 дней после начала вылупления в контрольных гнёздах. Максимум отлова птиц – от 9 до 16 особей на 100 м сетей в сутки – отмечен в период с 27 июля по 2 августа. В период с 6 по 15 августа в сети попадали 1-2 птицы в день. Затем отлов был прекращён. Гнездовые птицы (9 из 11) исчезли с участка в период с 27 по 30 июля. Птицы, окольцованные на участке в период высокой численности, отлавливались повторно (из окольцованных в конце июля поймано 18%, в начале августа – 13%) через 1-9 дней, в среднем через 3.6 дня. После 5 августа почти все окольцованные особи покинули район наблюдений.

На стационаре Октябрьский, недалеко от участка отлова в пойме, краснозобые коньки не гнездились. Для появления на участке птицы должны были преодолеть расстояние не менее 2 км. Это немного, но отлавливаться они начали спустя 5-10 дней после распада выводков, в конце июля – начале августа. Первые появившиеся в пойме особи длительных остановок не делали, т.е. они ещё находились в состоянии дисперсии. В этот период коньки беспорядочно перемещаются по тундровым участкам, спускаются в поймы рек, снова возвращаются на плакор. Период дисперсии длится не более недели и заканчивается концентрацией краснозобых коньков в богатых кормом местах – открытых поймах рек и озёр.

С 1978 по 1982 год на Октябрьском окольцовано 419 коньков, повторно поймано 48 (11.4%). Они находились на участке от 1 до 20 дней, в среднем 4.8 ± 0.4 дня. Максимальная средняя длительность нахождения птицы на контрольном участке долины Оби отмечалась в третьей декаде августа (11.6 сут, $n = 6$) т.е. только в конце августа в пойме появлялись птицы, склонные остановиться в одном месте на длительный период для окончания линьки и подготовки к отлёту.

Линька

Постювенальная линька частичная, минимальной среди северных трясогузковых полноты: заменяется часть контурного оперения головы и туловища, пуховидные перья на аптериях и некоторые кроющие крыла. Из кроющих туловища у одной из 5 содержащихся при естественном освещении птиц не заменились крайние верхние кроющие хвоста. На крыле у всех волверных птиц и у всех особей, пойманных сетями и ловушкой ($n = 233$), заменились малые верхние кроющие второстепенных маховых, часть верхних и нижних кроющих кисти (как правило один ряд), нижние кроющие третьестепенных маховых перьев и нижние кроющие пропатагиальной складки, у некоторых птиц линяли средние верхние кроющие второстепенных маховых.

Начинается линька у птиц старше 20-дневного возраста. Из 11 особей, окольцованных в гнёздах и пойманных в возрасте 20-38 дней, линяющих было 4: конёк в возрасте 25 дней был на 1-й стадии, в возрасте 28 дней – на 2-й стадии, 2 птицы в возрасте 33 и 38 дней были на 3-й стадии линьки. Остальные в возрасте 20-25 дней ещё не линяли. В экспериментальных условиях линька начиналась в 22-25 дней при коротком дне (23.4 ± 0.4 ; $n = 8$), в 24-25 дней – при естественном (24.4 ± 0.2 ; $n = 5$) и 24-26 дней (25.0 ± 0.2 ; $n = 9$) при длинном дне, т.е. возраст начала линьки у этого вида контролируется эндогенно.

Молодые коньки обычно начинают линять, ещё не покинув окрестностей гнезда. В 1984 году на стационаре Харп вылупление птенцов проходило с 5 по 15 июля, начинающих линьку (1-2-я стадии) птиц отлавливали с 27 июля по 6 августа, затем они исчезали с территории отлова. Примерно в эти же дни – первая пятидневка августа в «ранний» год (1981) и третья пятидневка августа в «поздний» год (1978) – коньки на 1-2-й стадиях линьки появлялись в пойме Оби и встречались там до середины-конца 4-й стадии линьки. Последние стадии линьки коньки совмещали с миграцией: на 5-й стадии в 1978 и 1979 годах поймано 10 птиц против 51 на 4-й стадии; на последней, 6-й стадии поймана 1 особь. По уравнениям регрессии, линька в 1978 году должна была начаться 13 августа, длиться 29 дней и закончиться 10 сентября. В 1979 году начало линьки приходится на 4 августа, длительность составила 38 дней, окончилась 10 сентября. Выявлена связь сроков начала линьки с её средней длительностью. В фенологически позднем 1978 году линька началась позднее, но длилась меньше и закончилась в те же сроки, что и в более раннем 1979 году. Сезон линьки в течение этих лет закончился 9-10 сентября, длился в 1978 году 30 дней, в 1979 – 40 дней. Однако в 1978 году краснозобые коньки спустились в пойму относительно поздно, в основном на 2-й стадии линьки (в 1979 – на 1-й), поэтому в действительности в 1978 году сезон линьки длился 35-40 дней. Индивидуальные различия в сроках начала линьки

в 1984 году составили 10-12 дней, на средних стадиях линьки птиц отлавливали в течение 17-25 дней. Период постювенальной линьки в популяции краснозобых коньков Нижнего Приобья должен длиться 45-55 дней. К моменту его завершения молодые коньки отлетают из Нижнего Приобья.

Послебрачная линька полная, может совмещаться с выкармливанием птенцов. Из 8 самцов краснозобого конька, пойманных у гнезда с недельными птенцами, линяли 2 птицы (находились на 2-й стадии линьки). Один самец пойман в старом пере у гнезда с 10-дневными птенцами, через 4 дня он пойман повторно и находился уже на 1-й стадии линьки. Все пойманные у гнёзд самки ($n = 7$) были в старом наряде, но некоторые из них, вероятно, начинали линьку ещё до ухода слётков из гнёзд. В частности, самка, пойманная на 20-й день после вылупления в её гнезде птенцов, находилась на 5-й стадии линьки.

Во второй половине периода линьки краснозобые коньки частично теряют способность к полёту (Данилов 1959). В конце августа в тундре среднего течения Хадытаяхи был добыт самец, который мог только перепархивать. На месте 2-го, 3-го и 4-го маховых у него были короткие кисточки равной длины, т.е. эти маховые выпали одновременно и стадии совместились. Но у 2 птиц, добытых там же на 10-й стадии, все растущие маховые были разной длины. Совмещение последних стадий у этого вида, вероятно, достаточно обычно, но не является правилом.

Материалы, характеризующие популяционные особенности послебрачной линьки, собраны в разные годы и суммированы. Основная их часть, относящаяся к периоду с 10 июля по 15 августа, получена в 1984 году, в другие годы мы отлавливали по 1-3 птицы, в основном не начавших линьку или заканчивающих её. Несмотря на разнородность полученных данных, обращает на себя внимание синхронность протекания линьки в популяции. Начинающие линьку коньки регистрировались с 5 июля, в старом пере отлавливались до 25 июля, т.е. период вступления в линьку длился 20 дней; на средних стадиях линьки краснозобые коньки отлавливались около 25 дней, на последних – 15-20 дней, с 12 по 23 августа.

По результатам регрессионного анализа, у взрослых коньков средняя дата начала линьки приходится на 22 июля, окончания роста маховых – на 19 августа. Длительность периода линьки маховых – 29 дней, контурное оперение заканчивает линьку не ранее, чем через неделю. Фактическая длительность послебрачной линьки составляет 37-45 дней. Следует обратить внимание на высокие темпы замены маховых перьев: через 25-30 дней после её начала птицы уже в состоянии начать миграцию. Замедленные темпы формирования контурных перьев перелётам не препятствуют. Сезон послебрачной линьки в популяции краснозобых коньков Нижнего Приобья длится 45-50 дней.

Предбрачная линька. У 4 клеточных птиц предбрачная линька началась в конце марта при фотопериоде 13С:11Т. В ходе её птицы заменили значительную часть кроющих головы и туловища (окрашивание оперения показало, что не сменяются перья, доросшие в послегнездовое время), часть кроющих крыла, от 1 до 3 третьестепенных маховых, у одной птицы сменились центральные рулевые перья.

Осенняя миграция

Краснозобого конька относят к дневным и ночным мигрантам. В клетках, подключённых к актографам, два конька регулярно беспокоились ночью с конца сентября до середины января. В 1974 году на стационаре Харп в период с 24 августа по 9 сентября в утренние часы 200-метровую учётную полосу пересекало до 200 особей в час. Максимум пролёта наблюдался 2 сентября. Последние встречи молодых птиц на экскурсиях в 1975 году приходятся на 17 сентября, взрослых – на 8 сентября, период отлёта продолжался около месяца. На юго-западе Ямала в низовьях реки Еркутаяха в 2002 году самые поздние встречи небольших групп краснозобых коньков отмечены 29 сентября, добыта молодая птица (Соколов 2003).

Несмотря на довольно большие объёмы кольцевания, мы не получили ни одного дальнего возврата. Косвенно это может свидетельствовать о том, что в Западную Европу, где птиц активно ловят, кольцуют и контролируют окольцованных, наши краснозобые коньки не летят. Очевидно, основное миграционное направление птиц с севера Западной Сибири – южное. Об этом говорят и многочисленные публикации о встречах пролётных краснозобых коньков в умеренных и южных широтах Западной Сибири, на просторах которой, как и южнее, пунктов регулярного отлова и мечения воробьиных птиц очень мало, а потому вероятность регистрации меченых птиц ничтожна.

Динамика массы тела и жирности

Среднесезонная масса самцов краснозобого конька – 21.97 ± 0.14 г, самок – 21.10 ± 0.36 г. В период прилёта и занятия территорий масса самцов ($n = 50$) была 18.7-24.5, в среднем 21.4 ± 0.2 г, самок ($n = 11$) – 19.0-24.0, в среднем 22.0 ± 0.9 г; в период откладки яиц и насиживания отлавливали самцов ($n = 10$) массой 18.7-24.5, в среднем 20.6 ± 0.6 г, самок ($n = 24$) – 19.5-28.8, в среднем 22.1 ± 0.5 г; а в период выкармливания самцы ($n = 10$) весили 19.1-22.9, в среднем 20.3 ± 0.4 г, самки ($n = 23$) – 15.6-21.9, в среднем 19.7 ± 0.1 г. Среди птиц, пойманных ловушкой из стай в период прилёта, 20 особей из 41 имели «средние» запасы подкожного жира, жирность одной особи оценена баллом «много». В конце июня и июле в сетях преобладали тощие и «маложирные» краснозобые коньки.

Масса тела молодых краснозобых коньков в природе ($n = 422$) была достаточно высока в последней пятидневке июля – 19.7 ± 0.1 г, снизилась до 19.1 ± 0.1 г в первой и второй пятидневках августа, затем возросла до 20.7 ± 0.5 г к началу сентября. Доля «среднежирных» птиц была велика (20.7%) в конце июля, в августе она снизилась до 3.0-8.7% в разные пятидневки и вновь возросла до 11.0-16.6% в сентябре, одновременно с появлением в сетях птиц, закончивших или заканчивающих постювенальную линьку.

Молодые краснозобые коньки отличаются ранним началом миграционного ожирения – уже на предпоследней, 5-й стадии линьки, в возрасте 50-66, в среднем 56.5 дня, все подопытные птицы имели жирность, оцениваемую баллом «средне».

В наших исследованиях принимали участие В.А.Коровин, Н.С.Алексеева, Ю.А.Тюлькин, Э.А.Полени, В.В.Тарасов, А.В. и К.В.Рябицевы, С.В.Шутов, Г.Н.Бачурин, студенты биологических факультетов университетов СССР, России и Великобритании. Их находки и наблюдения сохранились в основном в виде карточек гнёзд и наблюдений, которые были нами обработаны, а результаты обобщены. Выражаем коллегам большую благодарность за сотрудничество и активное участие в экспедиционных заботах. Мы благодарны коренному населению и представителям местной власти, а также авиаторам и работникам различных экспедиций, которые оказывали нам большую помощь.

Литература

- Вартапетов Л.Г. 1998. *Птицы Северной тайги Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск: 1-327.
- Головатин М.Г. 1999. Птицы бассейна реки Войкар // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 4: 75-82.
- Головатин М.Г. 1998. Материалы к орнитофауне верховьев Юрибея // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 3: 38-40.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П., Замятин Д.О. 2004. Заметки о фауне птиц Двубоья // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 9: 75-80.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. 2005. *Птицы Полярного Урала*. Екатеринбург: 1-560.
- Головатин М.Г., Пасхальный С.П. 2008. Современное состояние орнитофауны долины р. Юрибей (Южный Ямал) и перспективы создания в бассейне реки природного парка // *Научный вестник ЯНАО* 8 (60): 81-102.
- Гордеев Ю.И. 1998. К орнитофауне окрестностей посёлка Берёзово // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 3: 45-46.
- Данилов Н.Н. 1959. Линька некоторых птиц в условиях Полярного Урала // *Материалы по фауне Приобского Севера и её использованию*. Тюмень: 390-392.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябицев В.К. 1984. *Птицы Ямала*. М.: 1-334.
- Дмитриев А.Е., Емельченко Н.Н., Слодкевич В.Я. 2006. Птицы острова Белого // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 11: 57-67.
- Емцев А.А. 2007. К фауне птиц южной части Ямало-Ненецкого автономного округа // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 12: 72-93.
- Калякин В.Н. 1998. Птицы Южного Ямала и полярного Зауралья // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 3: 94-116.

- Локтионов Е.Ю., Пилипенко Д.В., Яковлев А.А. 2007. Птицы приобской северной тайги // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 12: 144-182.
- Мониторинг биоты полуострова Ямал в связи с развитием объектов добычи и транспорта газа. 1997. Екатеринбург: 1-191.
- Морозов Н.С., Марамзин О.В., Преображенская А.А. 2002. К орнитофауне верхней части бассейна реки Пур // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 7: 169-177.
- 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, 1: 37-48.
- Оостен, Г. ван. 2011. Интересные наблюдения птиц в северной части Западной Сибири в июне 2009 г. // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 16: 99-102.
- Пасхальный С.П. 1985. К фауне куликов и воробьиных арктической тундры Ямала // *Распределение и численность наземных позвоночных полуострова Ямал*. Свердловск: 34-38.
- Покровская И.В. 1998. Материалы по орнитофауне северной границы таёжной зоны Западно-Сибирской равнины // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 3: 132-135.
- Рыжановский В.Н. 1977. Экология лугового и краснозобого коньков на Ямале // *Сравнительная экология фоновых птиц Ямальской тундры*. Свердловск: 3-25.
- Рыжановский В.Н. 1987. К сравнительной экологии лугового и краснозобого коньков. Особенности ритма насидывания // *Материалы по фауне Субарктики и Западной Сибири*. Свердловск: 3-13.
- Рыжановский В.Н. 1997. Экология послегнездового периода жизни воробьиных птиц Субарктики. Екатеринбург: 1-288.
- Рябицев В.К. 1987. Повторные кладки и бициклия у птиц Ямала // *Экология* 2: 63-68.
- Рябицев В.К. 1993. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: 1-296.
- Рябицев В.К. 1998. К орнитофауне верховьев Пяку-Пура и окрестностей // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 3: 160-165.
- Рябицев В.К. 2014. *Птицы Сибири: справочник-определитель в 2 томах*. М.; Екатеринбург, 2: 1-452.
- Рябицев В.К., Бачурин Г.Н., Шутов С.В. 1980. К распространению птиц на западном склоне Приполярного Урала // *Фауна Урала и Европейского севера*. Свердловск: 54-59.
- Рябицев В.К., Примак И.В. 2006. К фауне птиц Среднего Ямала // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 11: 184-191.
- Слодкевич В.Я., Пилипенко Д.В., Яковлев А.А. 2007. Материалы по орнитофауне долины реки Мордыяха // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 12: 221-234.
- Соколов В.А. 2003. Осенний аспект населения птиц на Юго-Западном Ямале // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 8: 170-175.
- Тюлин А.Н. 1938. Промысловая фауна острова Белого // *Тр. Научн.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства*. Сер. Промысловое хозяйство 1: 5-39.
- Успенский С.М. 1969. *Жизнь в высоких широтах. На примере птиц*. М.: 1-464.
- Черенков А.Е., Черенков С.Е. 1997. Материалы к характеристике фауны птиц среднего течения реки Надым // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 2: 146-149.
- Черничко И.И., Громадзкий М., Дядичева Е.А., Гринченко А.Б. 1997. Летне-осенний состав птиц восточного побережья Байдарацкой губы // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 2: 149-155.

- Штро В.Г., Соколов А.А. 2006. К орнитофауне бассейна реки Надуй-яха, Средний Ямал // *Научный вестник ЯНАО* 6 (2) (43): 183-187.
- Штро В.Г., Соколов А.А., Соколов В.А. 2000. Орнитофауна реки Еркатаяха // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 5: 183-187.
- Юдкин В.А., Вартапетов Л.Г., Козин В.Г., Ануфриев В.М., Фомин Б.Н. 1997. Материалы к распространению птиц в Западной Сибири // *Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири* 2: 172-181.
- Pimm S.L. 1976. Estimation of the duration of bird moult // *Condor* 78, 4: 550.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2015, Том 24, Экспресс-выпуск 1119: 927-935

Акустический репертуар серой неясыти *Strix aluco*

С.М.Шеховцов, А.В.Шари́ков

Сергей Михайлович Шеховцов, Александр Викторович Шари́ков. Московский педагогический государственный университет, 129164, Москва, ул. Кибальчича, 6/5, E-mail: schehovcov@gmail.com

Поступила в редакцию 5 марта 2015

Серая неясыть *Strix aluco* – одна из наиболее обычных лесных сов центральной и восточной Европы (Волков и др. 2005; Пукинский 2005). Однако в литературе чаще всего встречаются лишь краткое описание акустического репертуара данного вида (Andersen 1961; Southern 1970; Cramp 1985; Mebs, Scherzinger 2000; Galeotti 2001). Среди этих работ наиболее полное описание голосовых реакций серой неясыти мы находим в работе П.Галеотти (Galeotti 2001), где представлены основные типы сигналов серой неясыти и некоторые спектрограммы её голосов. Данная работа на основе собственных и литературных данных обобщает и дополняет представления об акустическом репертуаре серой неясыти.

Материалы и методы

Записи криков серой неясыти были собраны в период с 2007 по 2014 год в Москве (Московский зоопарк, Природно-исторический парк «Останкино», Измайловский парк); в Подмосковье (биогеоценологическая станция ИПЭЭ РАН «Малинки», сеть заказников «Журавлиная родина»); во Владимирской области (национальный парк «Мещёра»), в национальном природном парке «Гомольшанские леса» (Украина), а также на Кавказе (национальный парк «Сочинский», заповедник «Большой Утриш»). Записи осуществляли во время маршрутных и точечных учётов с воспроизведением фонограмм криков серой неясыти (Воронецкий и др., 1989). Сбор сигналов сов осуществляли на цифровой диктофон Tascam DR40, с подключённым к нему выносным направленным микрофоном Rode NTG-1 (полоса пропускания от 20 до 20000 Гц). При классификации все сигналы взрослых неясытей бы-