

Академия  
наук  
СССР

А. Я. Кондратьев

БИОЛОГИЯ  
КУЛИКОВ  
В ТУНДРАХ  
СЕВЕРО-  
ВОСТОКА  
АЗИИ



Кондратьев А. Я. Биология куликов в тундрах Северо-Востока Азии.  
М.: Наука, 1982, 192 с.

Монография посвящена изучению одной из самых многочисленных групп тундровой фауны — птицам подотряда куликов. В основу работы легли исследования автора в чукотских и приколымских тундрах в 1972—1980 гг.

Изложен обширный оригинальный материал по экологии гнездования, брачному и защитному поведению, установлены темпы развития птенцов и размеры гибели потомства, проанализирован состав питания и способы добычи корма у большей части гнездящихся в районах исследований куликов, многие из которых относятся к редким и малоизученным видам.

При сборе материала широко использовались не только классические, но и инструментальные методы исследования, что дало возможность подробно проанализировать температурные режимы инкубации и активность населяющих птиц у различных видов куликов.

Табл. 36, библ. 258 назв., ил. 54.

Ответственный редактор  
член-корр. АН СССР  
В. Л. КОНТРИМАВИЧУС

Александр Яковлевич Кондратьев  
**БИОЛОГИЯ КУЛИКОВ В ТУНДРАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ**  
Утверждено к печати Институтом биологических проблем Севера  
Дальневосточного научного центра Академии наук СССР  
Редактор издательства Г. М. Орлова. Художник Н. Н. Икубовская  
Художественный редактор Н. Н. Власик. Технический редактор Е. Н. Евтинова  
Корректор М. С. Бочарова  
ИБ № 24372

Сдано в набор 05.03.82. Подписано к печати 28.06.82. Т-04374. Формат 60×90<sup>1/1</sup>.  
Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печл. 12.  
Усл. кр. отт. 12,125 Уч.-изд. л. 13,7. Тираж 1350 экз. Тип. зак. 1481. Цена 2 р. 10 к.  
Издательство «Наука», 117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.  
2-я типография издательства «Наука», 124099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.

К 2005000000—329  
055(02)—82 565—82, кн. 2

© Издательство «Наука», 1982 г.

## ВВЕДЕНИЕ

Группа куликов (подотряд *Limicolae* отряда *Charadriiformes*, по К. А. Юдину [1965]) привлекает все более пристальное внимание не только орнитологов, но и специалистов других биологических направлений: биоценологов, гельминтологов, биогеографов и т. д. Достаточно сказать, что состоялось уже два всесоюзных совещания (в 1973 и 1979 гг.), посвященных изучению фауны и экологии куликов. На этих совещаниях, организованных по инициативе Московского общества испытателей природы (МОИП), Зоологического музея МГУ, секции охраны природы Всероссийского общества охраны природы (ВООП) и ВНИИ охраны природы и заповедного дела Министерства сельского хозяйства СССР, были представлены доклады об изучении самых различных сторон распространения, поведения и роли куликов в биоценозах, а также сообщения, посвященные проблемам охраны и использования куликов в качестве объектов любительской охоты. Значительно возрос интерес к куликам и в зарубежных странах, примером чего может служить не только организация специальных научных обществ и рабочих групп по изучению куликов, а также увеличение числа публикаций, посвященных этим птицам.

Интерес исследователей к группе куликов не случаен. Кулики обладают многими особенностями, которые делают их удобным объектом как при изучении частных вопросов, так и для решения некоторых общих задач. Открывая первое совещание по фауне и экологии куликов, В. Е. Флинт [1973а] особо подчеркивал важность изучения этой группы птиц в тундровых районах страны. Это обусловлено целым рядом причин. На территории Советского Союза обитает около 80 видов птиц подотряда *Limicolae*<sup>1</sup>, из них в приморских тундрах Северо-Восточной Азии, к востоку от долины р. Колымы, отмечено 33 вида, что составляет более четверти всего видового состава птиц этого региона. Численность некоторых видов куликов, таких, как плосконосый и круглоносый плавунчики, чернозобик, дутыш, туруктан и некоторые другие, настолько высока, что, несмотря на сравнительно малые размеры отдельных особей, биомасса этих птиц на отдельных участках тундровой зоны Северо-Востока достигает 25% от биомассы всех птиц. Богатство видов и высокая численность не-

<sup>1</sup> В предлагаемой работе принята номенклатура и система, предложенная Л. С. Степаняном [1975].

которых из них определяют важную роль куликов в жизни тундровых биоценозов. Они являются основными потребителями многих групп поверхностных, мезофильных и водных беспозвоночных, в свою очередь являясь важным пищевым звеном для некоторых млекопитающих и птиц.

На Северо-Востоке Азии обитают также многие редкие, узкоареальные и малоизученные виды куликов: кулик-лопатень, острохвостый, перепончатопалый и берингийский песочники и др. Эти птицы уже сейчас нуждаются в охране, которая может быть действенной только при глубоком знании их экологии и биотопического размещения.

Куликам присуща широкая изменчивость экологических и поведенческих адаптаций, что позволяет использовать их как модель при решении некоторых общетеоретических вопросов, например для уяснения механизма экологической дивергенции. Одним из интереснейших в этом отношении регионов являются, как раз тундры Северо-Востока Азии, где близкое соседство Чукотского полуострова и Аляски приводит к интенсивному взаимопроникновению североамериканских и азиатских птиц. Fauna птиц Северо-Востока молода и находится в процессе становления [Портенко, 1970, 1973]; тщательное изучение динамики численности куликов и специфики их биотопического размещения может пролить свет на общие закономерности формирования современных авиаун. Исследование образа жизни тундровых популяций куликов представляет особый интерес еще и потому, что здесь связи организма и окружающей среды наиболее напряжены и легче поддаются анализу. Помимо этого, тесная связь с определенными местообитаниями, высокая численность и почти повсеместное распространение делают куликов прекрасным индикатором изменений окружающей среды как естественного, так и антропогенного происхождения. Проблема биоиндикации состояния экосистем становится наиболее значимой в наши дни в связи с интенсификацией хозяйственного развития Севера.

Данные об экологии, поведении, а также численности куликов, в том числе и тундровых, наиболее полно у нас в стране обобщены в монографии Е. В. Козловой [1962–1963]. Много новых сведений об образе жизни этих птиц содержится и в позднейших, более частных, работах [Гладков, Залетаев, 1962, 1965; Успенский и др., 1962; Кречмар, 1963, 1966; Успенский, 1965; Бианки, 1967; Белопольский и др., 1970; Иванова, 1970, 1973, 1975; Кищинский, 1973а, б, 1974, 1975; Кищинский, Флинт, 1973а, 1973б, 1973в; и т. д.].

Интенсивное изучение птиц подотряда *Limicolae* ведется в высоких широтах Аляски, Канады и в некоторых странах Европы, где также получено много интересных материалов о жизни куликов в тундровых регионах [Pitelka, 1958; Hilden, 1965, 1966, 1975, 1979; Holmes, 1970, 1972, 1973; Pulliainen, 1970; Gillandt, 1972; Norton, 1972; Raner, 1972; Nettleship, 1973; Ashkenazie, Safriel, 1979; Pienkowski, Greenwood, 1979].

Вместе с тем, несмотря на достигнутые успехи исследователей, экология, а тем более поведение тундровых куликов изучены далеко не достаточно. Мало известно о закономерностях биотопического размещения и пространственной структуре популяций куликов, особенно на Северо-Востоке СССР. До сих пор единичны исследования с применением современных инструментальных методик.

Предлагаемая работа является итогом изучения различных аспектов экологии и поведения куликов в 1972–1980 гг. на северо-востоке азиатского материка — в чукотских и приколымских тундрах.

Практически все сведения по экологии и поведению куликов в этих регионах, накопленные ко времени опубликования работ, обобщены в монографиях К. А. Воробьева [1963] и Л. А. Портенко [1972–1973]. В более поздние годы также был опубликован ряд статей [Засыпкин, Степнов, 1973; Киющенко, 1973а, 1973б; Леонович, 1973а, 1973б; Остапенко, 1973; Луцюк, Сычев, 1974; и др.]. Не умалая значения этих публикаций, необходимо заметить, что все они страдают фрагментарностью фактического материала, так как полевыми исследованиями авторов была охвачена лишь какая-либо часть летнего периода или, в лучшем случае, один-два сезона. К тому же большая часть этих исследований проводилась авторами попутно, наряду с решением других задач, а это неизбежно сказывается на полноте материала. Особо нужно отметить работы А. А. Кищинского [1975, 1978], В. Е. Флинта и П. С. Томковича [1978], которые отражают результаты планомерных, тщательных исследований экологии и поведения куликов Северо-Востока и содержат много нового.

Исследования, результаты которых приведены в нашей работе, входят составной частью в комплексную программу изучения структуры популяций и адаптационных механизмов птиц на Северо-Востоке СССР, осуществляющую лабораторией орнитологии Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР.

На протяжении всего периода работы автор неизменно встречал поддержку сотрудников лабораторий териологии и экологии гельминтов Института и не может поэтому не поблагодарить всех, кто помогал ему в работе, и прежде всего докт. биол. наук В. Г. Кривошеева, канд. биол. наук С. К. Бондаренко, канд. биол. наук А. В. Андреева.

Особую благодарность автор выражает заведующему лабораторией орнитологии Института канд. биол. наук А. В. Кречмару, докт. биол. наук [А. А. Кищинскому] и докт. биол. наук, профессору В. Е. Флинту за большую помощь в сборе и обработке материалов.

## РАЙОНЫ РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Полевые работы проводились в тундрах северо-восточной оконечности азиатского материка. В летние сезоны 1972–1974 гг., с мая по сентябрь, исследованиями были охвачены районы приморских тундр Ванкаремской низменности вблизи Колючинской губы Чукотского моря (рис. 1). Стационарные работы в этом регионе были проведены в четырех пунктах побережья губы, заметно различающихся ландшафтами и составом птичьего населения. С 1975 по 1978 г. и в 1980 г. проведено изучение куликов в тундрах Чаунской низменности на Западной Чукотке. В 1975–1977 гг. и в 1980 г. экспедиционные работы здесь велись в течение всего сезона, а в 1978 г.—в августе—сентябре. С мая по июль 1978 г. и с мая по август 1979 г. мы работали в тундрах нижнего течения Колымы и в междуречье рек Колыма и Коньковая.

Дополнительные сведения о размещении и биологии куликов были получены во время экскурсионных работ. Особенно широко



Рис. 1. Схема районов исследований

Кружками обозначены места стационарных работ

практиковались пешие и лодочные маршруты, как наиболее удобные при обследовании берегов морей и рек, прибрежных островов и многих мало доступных участков приморских тундр. Качественный состав и характер пребывания куликов в обследованных районах чукотских и приколымских тундр представлен в табл. 1.

Таблица 1. Список куликов, обитающих в районах исследований

Вид	Ванкаремская низменность	Чаунская низменность	Низовые р. Колымы
<i>Pluvialis squatarola</i> — туес	Г	Г	Г
<i>P. dominica</i> — бурокрылая ржанка	Г	Г	Г
<i>Charadrius hiaticula</i> — галстучник	Г	Г	БГ
<i>Eudromias morinellus</i> — хрустан	Г	Г	З
<i>Arenaria interpres</i> — камнешарка	—	ИГ	Г
<i>Tringa glareola</i> — фифи	—	Г	Г
<i>T. erythropus</i> — щеголь	—	З	З
<i>Actitis hypoleucos</i> — перевозчик	—	—	З
<i>Tringa nebularia</i> — большой улит	—	З	З
<i>Xenus cinereus</i> — мородунка	Г	Г	Г
<i>Phalaropus fulicarius</i> — плосконосый плавунчик	Г	Г	Г
<i>Ph. lobatus</i> — круглоносый плавунчик	Г	Г	Г
<i>Phylomachus pugnax</i> — турухтан	ИГ	Г	—
<i>Eurynorhynchus pygmeus</i> — кулик-лопатень	Г	—	—
<i>Calidris minuta</i> — кулик-воробей	ИГ	—	—
<i>C. ruficollis</i> — кулик-красношайка	Г	Г	Г
<i>C. temminckii</i> — белохвостый песочник	Г	Г	—
<i>C. bairdii</i> — бэрдов песочник	Г	—	—
<i>C. subminuta</i> — длиннопалый песочник	—	З	Г
<i>C. ferruginea</i> — краснозобик	З	Г	Г
<i>C. alpina</i> — чернозобик	Г	—	—
<i>C. ptilocnemis</i> — берингийский песочник	Г	—	Г
<i>C. acuminata</i> — острохвостый песочник	З	Г	Г
<i>C. melanotos</i> — дутыш	Г	Г	—
<i>C. canutus</i> — исландский песочник	ИГ	З	—
<i>C. mauri</i> — перепончатопалый песочник	Г	—	З
<i>C. alba</i> — песчанка	З	—	Г
<i>Limicola falcinellus</i> — грязовик	—	—	Г
<i>Gallinago gallinago</i> — обыкновенный бекас	ВГ	З	Г
<i>G. stenura</i> — азиатский бекас	—	ВГ	З
<i>Numenius phaeopus</i> — средний кроншнеп	З	Г	Г
<i>Limosa lapponica</i> — малый веретенник	З	Г	Г
<i>Limnodromus scolopaceus</i> — американский бекасовидный веретенник	Г	Г	Г

Примечание. Г — гнездятся, ВГ — возможно гнездятся, ИГ — иногда гнездятся, З — залет.

Таблица 2. Оценка численности куликов

Группа	Степень обилия	Количество гнезд на 1 км <sup>2</sup>
1	Залетный	—
2	Очень редкий	Менее 0,1
3	Редкий	0,1—0,9
4	Обычный	1,0—9,0
5	Многочисленный	10,0—99,0
6	Очень многочисленный	100,0 и выше

Таблица 3. Количество телеметрических записей режимов насиживания у куликов

Вид	Число гнезд, бывших под наблюдением	Общее количество телеметрических записей (сут.)	Из них сделано в период яйцекладки
Тулес			
Бурокрылая ржанка	4	68	11
Галстучник	5	39	—
Камнешарка	2	21	4
Круглоносый плавунчик	6	45	13
Плосконосый плавунчик	9	53	13
Турухтан	11	95	21
Дутыш	10	39	16
Кулик-острохвост	9	57	13
Кулик-лопатень	2	31	8
Белохвостый песочник	2	36	6
Краснозобик	6	31	8
Чернозобик	3	39	6
Берингийский песочник	11	69	18
Перепончатопалый песочник	1	2	—
Щеголь	2	22	2
Фифи	6	58	15
Грязовник	1	7	—
Обыкновенный бекас	1	2	—
Малый веретеник	2	19	—
Американский бекасовидный веретеник	1	15	—
	7	48	11
Всего:	101	795	159

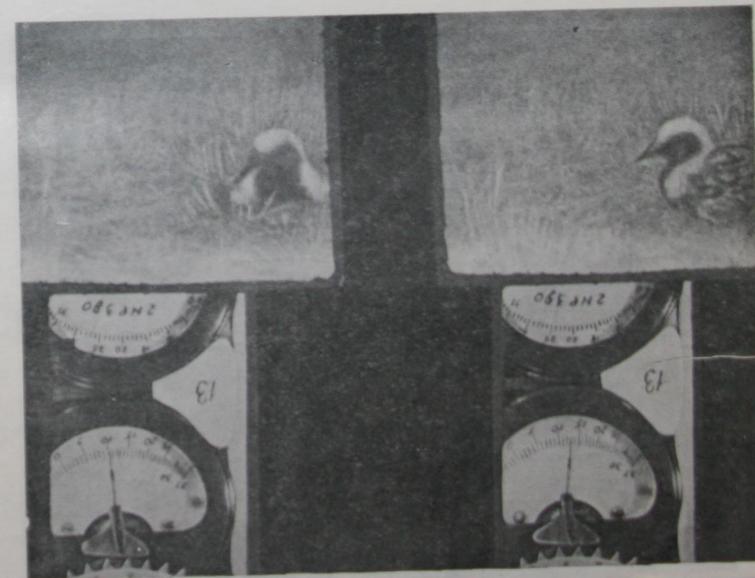
Для удобства анализа пространственного размещения куликов все многообразие тундровых ландшафтов в исследованных районах разбили на семь типов местообитаний, выявив для каждого из них качественный и количественный состав населения куликов.

Одним из важных направлений в полевых исследованиях был учет обилия куликов в различных ландшафтах и в разное время летнего периода. Во время экскурсионной работы был использован маршрутный метод учетов, где за основу были приняты методики А. П. Кузякина [1962] и Ю. С. Равкина, последняя была неоднократно описана в литературе [Равкин, 1961; Равкин, Рудков, 1962; Равкин, Доброхотов, 1963] и получила в последние годы столь широкое признание среди



Рис. 2. Смена ленты у актографа, изготовленного из метеорологического самописца

Рис. 3. Кадры кинопленки, полученной при помощи прибора-автомата конструкции А. В. Кречмара [1974, 1978]. Шкалы гальванометров отградуированы в градусах Цельсия, зубчатый диск внизу снимка показывает время съемки



отечественных зоологов, что нет нужды останавливаться на не подробно.

В местах стационарных работ были использованы и другие методы учета птиц. Так, в пору брачных игр учитывали токующих куликов, а после появления птенцов подсчитывали выводки. Такие учеты проводились на постоянных маршрутах протяженностью в 10 км в различных типах тундр не реже, чем один раз в два-три дня, в разное время суток и в любую погоду. В гнездовой период в условиях стационарных исследований практиковали абсолютные учеты гнезд куликов на пробных площадках. Площадки, имеющие форму квадрата со стороной в 100 м, также закладывались в различных типах местообитаний. Несмотря на трудоемкость, такой метод учета приемлем при стационарных исследованиях, так как дает наиболее достоверные результаты [Гладков, 1958].

Для оценки обилия куликов в том или ином биотопе мы вслед за А. П. Кузякиным [1962] и С. М. Успенским [1969] выделяем шесть групп обилия, как это представлено в табл. 2.

Границы индивидуальных участков демонстрирующих куликов определяли путем многократного фиксирования мест демонстраций птицы на заранее изготовленные карты-схемы местности масштабом 1 : 100. Почти все из найденных нами 988 гнезд

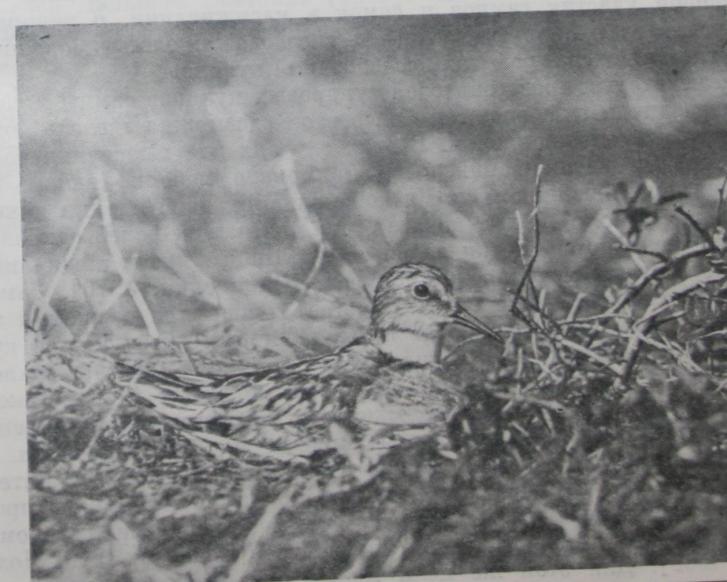
28 видов куликов были подробно описаны по общепринятой методике [Новиков, 1953].

При изучении экологии гнездования и поведения куликов наряду с визуальными наблюдениями из укрытий использовали инструментальные методы исследования. Для выяснения температурного режима в гнездах и вблизи гнезд, а также для уточнения ритмики инкубации и поведения птиц у гнезд широко применялись приборы-автоматы конструкции А. В. Кречмара [1974, 1978], смонтированные под его руководством. При их помощи можно с любым заданным интервалом или с автоматической сменой интервалов съемки фиксировать на кинопленке показания электротермометров и характер поведения насиживающей птицы с указанием точного времени съемки (рис. 2). Эти приборы обладают рядом преимуществ по сравнению с конструкциями других отечественных исследователей [Семенов-Тян-Шанский, 1960; Королев, Болотников, 1969; Семенов-Тян-Шанский, Брагин, 1969; Крапивный и др., 1974], так как они компактны, не требуют частых посещений, просты в эксплуатации и позволяют получить обширную информацию не только о температурных режимах и ритмике насиживания, но и о поведении хозяев гнезд. Приборы аналогичного назначения, используемые зарубежными зоологами [Craig, Craig, 1974; Hessel, 1974; Varney, Ellis, 1974; Byrkjedal, 1975], изготавливаются различными фирмами и, как правило, очень

Рис. 4. Фотодатчик, установленный в гнездо американского бекасовидного веретенника



Рис. 5. Белохвостый песочник, помеченный ошейником из поливиниловой пленки, на гнезде



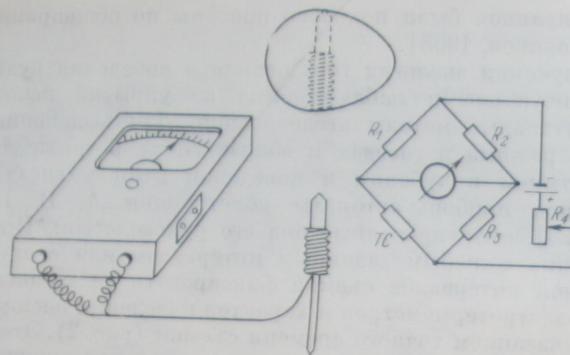


Рис. 6. Схема устройства для измерения температуры наседных птенцов куликов

сложны в эксплуатации [MacLean S. F., личное сообщение], что ограничивает область их применения. У гнезд куликов, где насиживание производится только одним из партнеров, чаще устанавливались обычные актографы с непрерывной записью ритмики насиживания на бумажную ленту (рис. 3). В качестве датчика активности птицы использовали фотосопротивление ФСД-1, помещаемое в гнездо кулика (рис. 4). Всего проанализировано по записям около 795 суток инкубационного времени у 21 видов куликов (табл. 3). В результате удалось получить новые сведения о степени участия самцов и самок в насиживании, о режимах обогрева яиц и о других аспектах гнездовой биологии большинства гнездящихся в районах исследований куликов.

У некоторых представителей тундровых куликов самцы и самки неразличимы на вид, тем более это невозможно сделать, анализируя кадры кинопленки. В этих случаях для выяснения роли партнеров в насиживании было применено мечение одного из членов пары ошейником из мягкой поливиниловой пленки ярких расцветок (рис. 5). Опыт показал, что для наших целей наиболее подходящей формой метки является ошейник, нежели какие-либо другие способы мечения [Винокуров, Кишинский, 1976]. Заметим, что такое мечение очень помогает также при слежении за перемещением выводков после оставления ими гнезд. Отлов куликов для мечения производили на гнездах при помощи захлопывающегося ящика с сетчатыми стенками [Vib, 1976]. Такой способ отлова, по нашим наблюдениям, в минимальной степени травмирует птицу, и она почти никогда не бросает гнезда.

Мы производили также замеры температуры наседных птенцов насиживающих куликов [Кондратьев, 1980а] при помощи простейшего самодельного электротермометра, подобные которому были описаны в зоологической литературе [Соколов, 1960; Долбик, 1962]. Для этой же цели может быть использован после незначительной переделки медицинский электротермометр марки

ТПЭМ-1. Рабочей схемой нашего электротермометра явился неуравновешенный мост Уитстона (рис. 6). В качестве температурных датчиков применялись микротерморезисторы марки КМТ-54. Термисторы монтировали на поверхности искусственного яйца, изготовленного из малотеплопроводного материала (пенопласт), с тем чтобы уменьшить искажение результатов измерений. В ходе работы выяснилось, что удобнее пользоваться одним термодатчиком, вмонтированным в особый футляр и термоизолированным от его стенок. Футляр снабжен резьбой для ввинчивания его в искусственное яйцо различной величины и конфигурации [Кондратьев, 1980а].

Для анализа питания и выяснения половых и возрастных особенностей кормового поведения было добыто за период работы около 200 птиц. Около 650 пищевых проб нам передали сотрудники других лабораторий Института (главным образом лаборатории экологии гельминтов), добывавшие куликов для гельминтологического вскрытия. Все добытые птицы были обработаны по стандартной методике [Новиков, 1953].

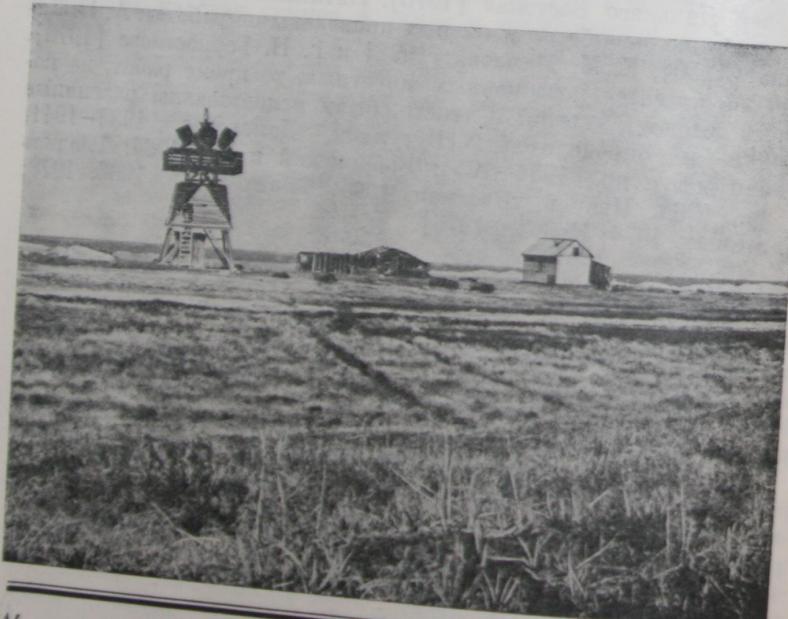
При общей климатической характеристике районов исследований, кроме работ, упомянутых в тексте, был использован «Справочник по климату СССР» [1968]. При описании растительности — «Краткий определитель» З. Н. Смирновой [1962], работа М. А. Локинской [1966], «Водоросли, лишайники и мохобразные СССР» [1978], «Определитель высших растений Якутии» [1974], «Травянистые растения СССР» [1971], справочник А. А. Качалова [1970] и соответствующий раздел в сборнике «Север Дальнего Востока» [1970]. Латинские названия видов и высших таксонов беспозвоночных приведены по работам А. П. Липина [1950], Б. М. Мамаева [1972] и Г. Н. Горностаева [1970]. Что же касается позвоночных животных, то кроме работ, на которые имеются ссылки в тексте, были использованы различные сводки и определители [Бутурлин, Дементьев, 1934—1941; Дементьев и др., 1951—1954; Бобринский и др., 1964; Гладков и др., 1964; Иванов, Штегман, 1964; Флинт и др., 1968, 1970; Карташев, 1974; Иванов, 1976].

## ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА

При значительной удаленности районов работ и существенных различиях все три обследованных нами региона имеют довольно много общего в климатическом и ландшафтном отношении, что сказывается на составе авифауны и характере распространения птиц на местности.

Колючинская губа Чукотского моря и окружающие ее тундры находятся в районе Ванкаремской низины, представляющей собой неотектоническую впадину материка [Бискэ, 1975]. Впадина эта с трех сторон ограничена сравнительно невысокими хребтами Чукотского массива. Отроги гор кое-где подступают на 15–20 км к берегу губы и морскому побережью. Приморская полоса тундр представляет собой слабо всхолмленную равнину с редкими горными останцами (рис. 7).

Рис. 7. Приморская полоса тундр Ванкаремской низменности. Коса Беляка, июнь 1974 г.



Чаунская низменность — обширная, довольно однородная поверхность, постепенно понижающаяся к побережью Восточно-Сибирского моря. Низменность прорезана многочисленными реками, которые в нижнем течении распадаются на множество рукавов (рис. 8). В южной части низменности встречаются отдельные горные останцы водораздельных хребтов (горы Нейтлин и Чаанай) высотой до 700 м.

В нижнем течении Колымы мы работали на территории Колымской низменности в междуречье Колымы и Коньковой. Это — плоская равнина, занятая преимущественно относительно сухими мохово-лишайниковыми тундрами, перемежаемыми увлажненными мохово-осоковыми депрессиями. Многочисленные ручьи и мелкие речки систем Колымы и Коньковой обычно имеют крутые берега высотой до 3–5 м и более.

Климат обследованных районов суровый. Лето холодное, причем температура воздуха может опуститься ниже нуля в любой летний месяц. Положительные среднемесячные температуры имеют июль и август, иногда июнь и сентябрь. Температура самого теплого месяца колеблется от 4,2° до 7,5°. Среднегодовая скорость ветра 6–7 м/с, а максимальная может превышать 40 м/с. Количества атмосферных осадков около 500 мм, преимущественно в виде снега. Зимой формируется плотный снежевой покров мощностью 50–70 см, но с многометровыми снежными «забоями» в

Рис. 8. Вид на долину Чаун-Палываам, июль 1976 г.



ложбинах, у подветренных склонов, в зарослях кустарников. Весна холодная и сырая с частыми возвратами метелей и холодов. Климат Чаунской низменности и особенно нижнеколымских тундровых участков более континентален, с очень морозной зимой (средняя температура января ниже  $-32^{\circ}$ ). В целом же климатические различия районов исследований не столь велики, как можно было ожидать. Дело в том, что, с одной стороны, по общей закономерности суровость погоды увеличивается в северных полушариях на восточных окраинах континентов [Клюкин, 1970]. В то же время восточная оконечность Чукотки подвержена влиянию более теплых вод Тихого океана; к тому же районы наших исследований в Чаунской низменности и приколымских тундрах (около  $69^{\circ}$  с. ш.) расположены на  $2^{\circ}$  севернее мест работы в Банкарской низменности. Число дней без солнца в низовьях Колымы достигает 180, т. е. такое же, как на Восточной Чукотке [Клюкин, 1970].

Каменистые россыпи на склонах гор сменяются на высоте 150–200 м горными тундрами, а еще ниже — кочкарниками. В предгорьях и по уплощенным вершинам холмистых гряд развиты пятнистые и лишайниковые тундры, перемежаемые каменистыми россыпями. Здесь преобладают лишайники родов *Cetraria* и *Cladonia*, обычны ягодные кустарнички, стелящийся багуль-

Рис. 9. Термокарстовые озера в приморских тундрах Чаунской низменности.  
Август 1975 г.



16

ник — *Ledum decumbens* (Ait) Small, дриада точечная — *Dryas punctata* Juz. и диапенсия обратнояйцевидная — *Diapensia obovata* (Er. Schmidt) Nakai. Травостой разреженный, покрытие 3–5%, но довольно разнообразный по видовому составу. Здесь присутствуют остролодочки — *Oxytropis* spp., вейники — *Calamagrostis* spp., астрагал альпийский — *Astragalus alpinus* L., некоторые виды осок. Эти участки по вершинам холмов небольшими пятнами вкраплены в окружающие их лежащие ниже влажные тундры.

Холмы, сменяющие шлейфы гор, при продвижении к морю имеют экспозицию склонов не более  $45^{\circ}$ . В ложбинах между ними кое-где образуются снежные забои, а по склонам в условиях слабого дренажа широко распространены осоково-пушицевые кочкарники. Некоторые снежники в понижениях рельефа вблизи Колючинской губы не тают до самой осени. Неподалеку от их краев развиваются небольшие пятна кустарничково-разнотравных луговин. Из снежников вытекают ручьи, впадающие в озера, расположенные между холмами. Эти озера в свою очередь дают начало многочисленным ручьям и речкам, соединяющимися с крупными речными системами или впадающим непосредственно в морские заливы. Берега ручьев и речек окаймлены бордюрами из различных ив с примесью березки тощей — *Betula exilis* Sukacz., болотного багульника — *Ledum palustre* L. и ягодных ку-

Рис. 10. Прорыв термокарстового озера в протоку р. Чаун. Июнь 1980 г.



136  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
БИОПРЕДПРИЯТИЕ  
17

старничков. По берегам рек, впадающих в южную часть Колючинской губы, заросли кустарников достигают высоты 1,0–1,5 м, однако площадь, занимаемая ими, ничтожна. Более развиты высокостволовые кустарники на юге Чаунской низменности. Здесь на хорошо дренированных речных террасах развиты пятна крупнокустарниковых тундр с преобладанием ивняков *Salix pulchra* Cham. и *S. krylovii* Wolf. и ольховника высотой до 3 м.

Заливаемые талой водой котловины озер зарастают высоким густым травостоем, где преобладают осоки — *Carex* spp., арктофилы рыжая — *Arctophila fulva* (Trin.) Anders и вейники. По мере удаления от пояса гор холмы все более сглаживаются и на их вершинах щебнистые россыпи уступают место лишайниковой тундре. Кое-где лишайники образуют сплошной покров с преобладанием цетрарий и кляйдоний. Небольшие медальоны, лишенные растительности, окружены валиками, поросшими кассиопеей четырехгранной — *Cassiope tetragona* (L. D.) и камнеломками — *Saxifraga* spp.

В широко развитых на Чукотском полуострове кочкарниковых тундрах господствуют осоки: траурная — *Carex atrofusca* L. и тоянная — *C. limosa* L., пушкица влагалищная — *Eriophorum vaginatum* L. с обязательным присутствием берески тощей, болотного багульника и различных ив. Ближе к морскому побережью кустарники и кустарнички угнетены, лишь в понижениях микрорельефа ивняки и берески поднимаются до 30 см высоты.

В приморских тундрах прежде всего обращают на себя внимание многочисленные термокарстовые озера с сильно изрезанными берегами. В Чаунской низменности они занимают до 50% площади тундр, а близ Колючинской губы — около 30%. Мелководья этих озер поросли хвоющами *Equisetum* spp., водяной сосенкой *Hippuris vulgaris* и кое-где арктофилой (рис. 9).

Характерной чертой приморских равнин в Чаунской низменности является обилие «сухих» озерных котловин, образовавшихся за счет прорыва и осушения озер (рис. 10). В них развиваются озерные луга «хасыреи» с высокой растительностью. Недавно осушенные котловины имеют растительность лишь по краям, а вся внутренняя часть представляет собой илистую равнину, которая при высыхании трескается на правильные многоугольники. Столы же обычным элементом ландшафтов являются мерзлотные бугры вспучивания — булгуняхи. На вершинах этих бугров обычно растут редкие злаки. Встречаются булгуняхи с зарослями ивняка, с дернинами из камнеломок и ягодных кустарничков. Болота, окружающие мерзлотные бугры, зарастают осоками и арктофилой (рис. 11).

На сильно увлажненных участках, как на западе, так и на востоке Чукотки, развиты полигональные заболоченные тундры. Ванны полигонов зарастают сфагновыми мхами и осоками, а оконтуривающие их валки покрыты кассиопеей и бруслиником.

По низменным берегам моря и лагуны распространены заболоченные тамповые луга с плотным низким травостоем с преобладанием осоки обертковидной *Carex subspathacea* Wormsk. и ланчатки гусиной *Potentilla anserina* L. Обильна также дюпонция. Тамповые луга морского побережья перемежаются низкими песчаными дюнами, изрытыми норами американских длиннохвостых сусликов *Citellus parvus* Rich. Растительность на дюнах бедна, преимущественно это колосняки, но у нор грызунов пышно разрастаются куртины злаков и цветковых растений. Кое-где приморские луга граничат с полосами хорошо дренированной щебнистой тундры.

Узкой полосой вдоль берегов моря и крупных заливов тянутся лагунные озера с низкими берегами и солоноватой водой.

Остров Колючин относится к группе прибрежных островов и представляет собой останец континентального массива, выступающий со дна моря в 14 км от материкового берега. Остров расположен примерно в 50 км северо-западнее горла Колючинской губы. Его длина 4,5 км, ширина — до 1,5 км. На обрывистых берегах острова размещается один из крупнейших в Чукотском море птичьих базаров [Кондратьев, 1975]. В верхней части острова Колючин нагромождения огромных каменных глыб чередуются со щебнистыми россыпями и небольшими участками пятнистой тундры. В редких ложбинках встречаются увлажненные участки, густо поросшие злаками и разнотравьем.

Рис. 11. Булгуняхи в Чаунской низменности. Июнь 1977 г.



В приколымских тундрах высокостволовые ивняки с преобладанием *Salix kolymensis* Seem. и *S. krylovii* развиты по берегам Стадухинской протоки и в приустьевой части впадающих в нее притоков, а также в долине Коньковой. Небольшие изолированные пятна *Salix pulchra* встречаются также вблизи берегов ручьев повсюду в междуречье Колымы и Коньковой. Равнина междуречья занята в основном сухими тундрами с мощно развитой подушкой кустистых лишайников относящихся, главным образом, к родам *Cetraria Cladonia* и *Alectoria*, кое-где лишайниковая подушка пронизана стеблями брусничника и болотного багульника. Осоковый покров довольно редок. В увлажненных мочажинах на смену лишайникам приходят сфагновые мхи, появляются кустики берески, гуще и выше становятся стебли осок и багульника. Заболоченные депрессии, окружающие мерзлотные бугры и встречающиеся кое-где вблизи берегов крупных озер, представляют собой мозаику мелких водоемов с причудливо изрезанными берегами, обильно заросших арктофилой и сабельником. Суша здесь покрыта толстым слоем сфагновых мхов с зарослями берески в наиболее сухих участках. Обильны здесь и осоки, особенно на периферии депрессий.

## КРАТКИЕ ПОВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ

### Тулес *Pluvialis squatarola* L.

Относится к самым обычным и заметным обитателям тундровой зоны Северо-Востока. В Чукотских тундрах тулесы гнездятся главным образом в приморской полосе, населяя щебнисто-лишайниковые бугры и гряды, слегка приподнятые над окружающими заболоченными низинами, а также высокие сухие берега лагун и озер. В низовьях Колымы излюбленными местами гнездования тулесов были песчаные берега проток и тундровых ручьев и речек. Гнездятся тулесы, хотя и заметно реже, также по участкам пятнистых тундр на склонах гор. Для устройства гнезд эти кулики обычно выбирают сухие участки, лишенные сплошного растительного покрова с пятнами щебня или голого грунта. Гнездовая ямка помещается на лишайниковой подушке среди дернины ягодных кустарничков (водяника, брусника), а иногда и на лишенном растительности участке. Даже в благоприятных местах численность тулесов никогда не бывает высока. Наиболее обильны эти кулики были в приморских частях Банкарьемской низменности и в приколымских тундрах, где плотность их гнездования достигала трех пар на 1 км<sup>2</sup>. Близкая гнездовая плотность тулеса отмечена для ряда районов американского континента [Ragmeele et al., 1967].

Даты первых встреч тулесов, 23–25 мая, совпадают для всех районов наших наблюдений. Сроки пролета этих куликов оставались неизменными на протяжении всего периода нашей работы независимо от хода весны. Сразу после прилета они держатся вдоль оттаявшей кромки береговой полосы или на «аянах» — котловинах спущенных озер, местах весенней концентрации большей части приводных птиц. Время пребывания куликов в таких «микроаазисах» уже полностью зависит от таяния снегового покрова. С освобождением даже незначительных участков гнездовых местообитаний, меньше 10% площади, тулесы занимают индивидуальные территории. Формирование пар может произойти сразу после прилета, так что гнездовые участки занимает уже пара куликов. Однако так бывает далеко не всегда. Часто самцы находят самок лишь после сравнительно долгого периода демонстраций, а изредка бросают уже занятые участки, так и не добившись успеха.

Некоторые аномалии в окраске оперения, а также особенности поведения делают возможным индивидуальное узнавание части тулесов при многолетних стационарных наблюдениях за жизнью

этих куликов. Благодаря этому обстоятельству можно полагать, что, хотя миграции самцов и самок происходят раздельно, ранее гнездившиеся пары во многих случаях вновь объединяются для выведения потомства, сохраняясь на протяжении ряда лет. При этом они занимают индивидуальные участки на местах или в непосредственной близости от мест прошлогоднего гнездования. Так, по наблюдениям в Чаунской низменности, одна из пар тулесов четыре года подряд устраивала гнезда в пределах участка площадью  $50 \times 100$  м.

Рекламное поведение самцов включает большой набор как воздушных, так и наземных демонстраций. Показ занятости территории осуществляется большей частью во время патрульных полетов. При этом самец в высоком, до 40–50 м, полете облетает свой участок по периметру, медленно и глубоко взмахивая прямыми крыльями. Полет сопровождается непрерывным звонким позывом «тиу-ли, тиу-ли...». При нарушении его границы позыв сменяется резким «тиу-ут» и непрошенные гости немедленно подвергаются преследованию, будь то поморники, чайки или же другие крупные птицы. Что касается куликов, то тулесы изгоняют со своих участков в первую очередь особей своего вида, ржанок, хрустиков, обычно не обращая внимания на другие виды. Иногда возбужденный самец бросается в погоню за чернозобиком или турухтаном, но тут же прекращает ее.

Опускаясь на землю после патрульного полета, самец планирует на прямых слегка приподнятых над туловищем крыльях, так что угол между ними составляет около  $120^\circ$ .

Брачные полеты, напротив, проходят низко над землей, на высоте всего 3–5 м. При этом самец описывает круги над сидящей на земле самкой, издавая обычный мелодичный позыв. Брачные демонстрации тулесов достаточно полно описаны в литературе [Drury, 1961; Glutz von Blotzheim et al., 1975], так что нет нужды останавливаться на этом вопросе подробно. Заметим только, что хотя самки тулесов не участвуют в воздушных демонстрациях, им принадлежит важная роль в наземных играх. В репертуар самок входят и совместные пробежки с самцами и окончательное устройство гнезда, основой для которого служит одна из ямок, изготовленных самцом во время ухаживания. Совокупление происходит обычно после одной из таких парных пробежек.

Полные ненасиженные кладки тулесов мы находили с 13 по 23 июня в Ванкаремской, с 10 по 25 июня в Чаунской низменностях. В низовьях Колымы в 1978 г. тулесы приступили к откладке яиц, видимо, 3 июня, а в 1979 г.—на 3–4 дня позднее. Относительно интервалов откладки яиц к сведениям, содержащимся в литературе [Brandt, 1943; Flint, Kondratjew, 1977], мы можем добавить, что эти интервалы могут колебаться в очень широких пределах у разных самок, одновременно гнездящихся неподалеку одна от другой. Так, в одном из гнезд тулеса, найденном в 1979 г. в низовьях Колымы, третье яйцо было отложено 12 июня, а последнее лишь через четыре дня.

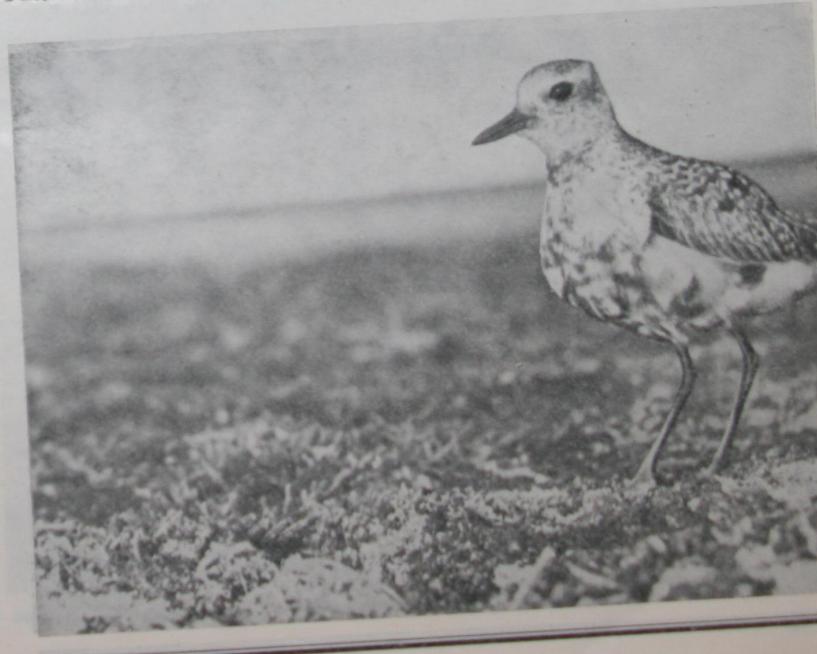
Гнезда тулесов ( $n=29$ ) представляют собой овальные или круглые неглубокие ямки диаметром 130–150 мм и глубиной 35–50 мм. Выстилка всегда очень скучна, так что яйца лежат в большинстве случаев на голом грунте. Одна из найденных законченных кладок содержала одно яйцо, семь кладок — три, остальные имели по четыре яйца. Размеры яиц у тулесов ( $n=106$ ): 47,8–56,7  $\times$  34,0–37,9, в среднем  $52,8 \times 36,0$  мм. Масса ненасиженных яиц ( $n=52$ ) в среднем составляет 34,2 г.

Визуальные наблюдения за гнездованием тулесов, а также анализ телеметрических записей режимов насиживания в четырех гнездах говорят о том, что в среднем самцы и самки в равной степени принимают участие в насиживании (рис. 12). Следует также заметить, что степень их участия не изменяется заметно на различных этапах инкубации.

До завершения яйцекладки тулесы обогревают гнезда лишь эпизодически, от 3–5 до 40% времени суток. Температура же в макете яйца в этот период не поднималась выше  $24^\circ$ . Биологический смысл этого явления достаточно подробно обсуждался [Harrison, Irving, 1954; Norton, 1972; Кондратьев, 1977б].

Смена партнеров на гнезде у тулесов, как и у других куликов, происходит очень быстро, в течение считанных секунд, так что обогрев кладки при этом не прерывается. Плотность насиживания

Рис. 12. Самка тулеса у гнезда. Ванкаремская низменность, июль 1974 г.



вания после завершения кладки составляет 93—97% времени суток. Большая часть гнездовых отлучек в это время, несомненно, связана с беспокойством насиживающих птиц, так как корчатся они главным образом в свободное от обогрева гнезд время. Частота смены партнеров на гнезде варьирует от 1—2 до 16 раз в течение суток.

Различные авторы приводят разную продолжительность инкубационного периода у тулесов от 23 дней [Höhn, 1957; Козлова, 1961] до 27 или несколько больше [Drury, 1961; Parmelee et al., 1967]. Наши наблюдения более чем у десятка гнезд тулесов показывают, что со времени завершения кладки до полного освобождения птенцов от скорлупы проходит 26—30 дней. Длительность насиживания зависит от погодных условий, степени беспокойства и некоторых других факторов, влияние которых будет рассмотрено ниже более подробно. Появление всех четырех птенцов в гнезде занимает в норме от 6 ч до 2 суток (рис. 13). В случае затянувшегося вылупления птенцов семья тулесов может разделиться. В 1977 г. в Чаунской низменности мы наблюдали, как в подобной ситуации самка покинула гнездо с двумя старшими птенцами, в то время как самец еще сутки обогревал запоздавших пуховиков. Заметим, что еще через день птицы вновь объединились. Только что появившиеся на свет птенцы тулесов

Рис. 13. Появление птенцов в гнезде тулеса. Коса Беляка, июль 1974 г.



(n=17) имеют массу 21,5—26,0 г. Они довольно подвижны и уже через несколько часов способны следовать за родителями, а к недельному возрасту бегают так быстро, что их очень трудно поймать (рис. 14).

Оставив гнезда, семьи тулесов кочуют по влажным луговинам и низким илистым берегам тундровых речек и озер до полного возмужания птенцов. Способность к полету молодые кулики приобретают обычно к 35—40-дневному возрасту. Самки, видимо, покидают выводок несколько раньше, так как при начинающих подлетывать птенцах мы встречали только самцов. После подъема молодых на крыло самцы также покидают птенцов и откочевывают поодиночке или группами в две-три птицы. Это происходит обычно 15—20 августа. Кочующие молодые тулесы встречаются еще в первой декаде сентября и изредка даже до конца сентября.

При анализе содержимого 16 желудков и пищеводов этих куликов встречены различные водные (ракообразные, личинки мух, жуки плавунцы и т. д.) и наземные беспозвоночные (жуки, паукообразные, гусеницы бабочек и т. д.). Сравнительно велика роль растительных кормов, особенно в весенне время. Семена морозки и шишки найдены в четырех из пяти желудков тулесов, добывших в мае — первой половине июня. В одном из этих желудков найдены также три зеленых побега, вероятно, пушкицы.

Рис. 14. Птенец тулеса в суточном возрасте. Дельта Чаун-Палываам, июль 1977 г.



## Бурокрылая ржанка

*Pluvialis dominica fulva* (Gm.)

В отличие от предыдущего вида бурокрылые ржанки не обнаруживают тяготения к приморским равнинным тундрям. На Чукотке эти кулики населяют сухие мелкокочкарные тундры в предгорьях и на вершинах холмов, продолжающих шлейфы гор. На равнинах, непосредственно примыкающих к морю, ржанки были очень редки, плотность их гнездования здесь была ниже 1 пары на 10 км<sup>2</sup>. В тундрах Западной Чукотки ржанки были найдены немногочисленными на о-ве Айон [Лебедев, Филин, 1959]. В. А. Остапенко [1973] добыл нелетного птенца ржанки на южном побережье Чаунской губы в окрестностях пос. Рыткучи. Нами за период работы в Чаунской низменности было отмечено лишь два случая гнездования ржанок в приморских равнинных тундрах, оба в 1980 г. Обычно стайки ржанок появляются по берегам приморских озер лишь во время послегнездовых кочевок и осенних миграций. Напротив, в предгорьях Нейтлин эти кулики были самым обычным гнездящимся видом, плотность их гнездования была порядка двух пар на 1 км<sup>2</sup>. В нижнеколымских тундрах ржанки обитали большей частью на сухих возвышенных берегах тундровых речек и озер, выбирая, однако, для гнездования участки со сплошным травянистым покровом. Здесь они гнездились примерно с такой же плотностью, что и в горных участках тундр, около двух пар на 1 км<sup>2</sup>. На места гнездования ржанки прилетают одними из первых куликов: для Колючинской губы – 25–28 мая, для Чаунской низменности – в начале июня, для нижнеколымских тундр – 24–25 мая. Характер их пролета и поведение в предгнездовое время очень напоминают тулесов. Точно так же ржанки, дождавшись первых проталин в гнездовых местообитаниях, занимают индивидуальные участки.

Пары частично формируются еще на местах весенней концентрации птиц, а в большинстве случаев – после распределения на гнездовой территории. С этого времени рекламное поведение самцов, элементы которого можно, впрочем, наблюдать и раньше, становится очень интенсивным. Наблюдения показывают, что воздушные демонстрации у этого вида куликов, во всяком случае, в местах их относительно высокой плотности, отнюдь не является редким явлением, как иногда считают [Sauer, 1962]. С конца мая по середину июня в колымских тундрах песенные полеты самцов можно было наблюдать по 18–20 ч в сутки, причем даже при резком ухудшении погоды, когда большинство других куликов затихает.

Подобно тулесам самцы ржанок совершают патрульные полеты на высоте 15–30 м и брачные демонстрационные полеты над сидящей на земле самкой. Последние происходят на небольшой высоте, 3–8 м. При этом самец описывает над самкой круги радиусом в 5–10 м. Обе формы полетов характеризуются медленными и глубокими взмахами прямых крыльев. По окончании

полета кулик планирует к земле, слегка приподняв прямые крылья. При этом его звонкий позыв «ти-тиют», непрерывно звучащий во время демонстрации, сменяется звонкой трелью. При сильном возбуждении птицы (после изгнания соперника или окончании брачного кругового полета над самкой) можно наблюдать несколько иное окончание демонстрации, когда самец также планирует к земле, но, не долетев метра полтора-два, делает резкий подъем метров до пяти и, подняв крылья почти вертикально вверх, так что угол между ними составляет не более 45°, опускается вниз к подруге с довольно сложной песней, звучание которой можно приближенно передать как «тип-тию-вить-вить-тиют». Наземные игры у ржанок также весьма разнообразны, они включают совместные пробежки партнеров, ритуальное изготовление гнезд самцом, показ оперения полурасщепленных хвоста и крыльев и т. д. Все эти демонстрации сопровождаются мелодичными свистящими позывами.

Полные кладки ржанок находили в Ванкаремской низменности, начиная с 15 июня, а в Колымских тундрах – с 12 июня. Гнезда бурокрылых ржанок ( $n=11$ ) представляли собой небольшие углубления диаметром около 115 мм. Гнездовые ямки помещались между низкими кочками или на ровных участках лишайниковых тундр, всегда в местах с хорошим обзором. Гнезда обычно имеют богатую выстилку из слоевиц лишайников и являются одним из самых красивых сооружений у тундровых птиц. Все найденные нами кладки содержали по четыре яйца, размеры которых ( $n=44$ ) составляли 46,8–49,7×31,0–35,0 в среднем 48,0×32,8 мм. Средняя масса ненасижденных яиц ( $n=8$ ) – 25,0 г.

Самцы и самки ржанок проводят на гнездах примерно равное количество времени, ритмика их насиживания практически ничем не отличается от таковой у тулесов. Что касается длительности периода инкубации, то, по нашим наблюдениям, от завершения кладки до появления трещин на скорлупе яиц проходит 22–24 дня. Выводки ржанок, в отличие от тулесов, кочуют неподалеку от мест гнездования, не концентрируясь вблизи водоемов. На илистые берега озер и влажные луговины приморских тундр, они выходят лишь после подъема молодых куликов на крыло, обычно это происходит в первой декаде августа. Последние молодые ржанки исчезают с мест гнездования к середине сентября. В желудках трех ржанок, вскрытых в предгнездовое время вскоре после прилета, были найдены многочисленные остатки пауков и мух, а также семена шишки. В питании пяти птиц, добытых в гнездовое время, подавляющее большинство составляли жесткокрылые семейства Carabidae. В период послегнездовых кочевок и осенних миграций ржанки активно поедают листоногих раков (pp. Triops, Cyzicus), моллюсков и личинок различных двукрыльих. Масса шести молодых ржанок, добытых во второй половине августа, незадолго до отлета, варьировала от 120 до 132 г, т. е. была равна массе взрослых птиц.

## Галстучник *Charadrius hiaticula* L.

В колымских тундрах, охваченных нашими исследованиями, галстучники не гнездились. Лишь в конце мая 1978 г. в течение пяти дней видели двух-трех галстучников близ корала на высоком берегу Стадухинской протоки. В 1979 г. одинокий галстучник был замечен нами 25 мая в устье речки Банхоттенвеем, впадающей в Стадухинскую протоку Колымы. Два взрослых кулика этого вида были замечены 31 июля в низовьях Коныковой вблизи фактории «Становая». На Чукотке галстучники гнездятся повсюду, где имеются галечниковые или галечно-песчаные пляжи или косы — излюбленные места их обитания. Максимальная плотность гнездования галстучников была отмечена нами в приморской полосе Банкаремской низменности (рис. 15). Здесь в северо-восточной части побережья Колючинской губы встречались локальные скопления галстучников, где плотность гнездования этих куликов достигала трех пар на 1 га. В Чаунской низменности галстучники были довольно редки на гнездовые. Так, в речной системе Чаун-Палываам их плотность была не более одной пары на 10 км речных берегов. Обычны они были лишь на южном побережье Чаунской губы, точнее на небольшом его отрезке протяженностью около 40 км между дельтой Чауна и устьем р. Кремянка. Однако и здесь они гнездились не чаще, чем одна пара на 1–2 км береговой полосы.

На места гнездования галстучники прилетают обычно в конце мая. Лишь во время холодной затяжной весны 1973 г. первая встреча этих куликов в Банкаремской низменности отмечена 4 июня. Ко времени прилета галстучников большая часть их гнездовьев (а после многоснежной зимы почти все) скрыта под снегом. Это вынуждает галстучников концентрироваться в первые дни после прилета в нехарактерных для них местах: вблизи куч отбросов у человеческого жилья или на проталинах в кочкарниковой тундре. Однако уже к концу первой декады июня галстучники занимают гнездовые участки и активно занимаются брачными играми. Галстучник — один из самых подвижных и активных куликов. В предгнездовой период эта активность куликов проявляется как в интенсивности рекламного поведения, так и в повышенной агрессивности самцов. Во время брачных игр галстучники изгоняют со своей территории не только особей своего вида, но и других мелких куликов и даже воробышных птиц: пуночек (*Plectrophenax nivalis*), белых трясогузок (*Motacilla alba*). Тем не менее, при всей их агрессивности, не приходилось видеть, чтобы галстучники отгоняли от своих гнезд крылатых или наземных хищников; они ограничиваются в этих случаях пассивной защитой гнезд. Заметим, что отводить галстучники иногда начинают еще от пустых гнезд, до начала яйцекладки. Из воздушных демонстраций, кроме многочисленных погон за «нарушителями границ», для самцов этого вида характерны рекламные полеты. Эти полеты, видимо, призваны выполнять не-

сколько функций: привлечение самки или стимуляция ее к спариванию, а кроме того, показ занятости территории для конспецифических самцов. При этом галстучник, подобно тулесам и ржанкам, медленно и глубоко взмахивая крыльями, совершает круговой полет на высоте от 3–5 до 10 м. Описываемый куликом круг обычно имеет от 5 до 20 м в диаметре, однако самец почти никогда не завершает полностью даже одного круга. Чаще он прекращает свой полет через 10–15 с.

Характерной особенностью рекламного полета галстучников является непрерывное раскачивание тела птицы из стороны в сторону. Возможно, роль этого явления заключается в показе ярких участков оперения. Во время полета самец непрерывно кричит. Приближенно эти звуки можно передать как торопливое, чуть хриплое «улита-улита-улита ...». В процессе брачных игр самцы галстучников изготавливают большое количество гнездовых ямок, часто инкрустируя их камешками. Вблизи гнезда этих куликов обычно можно найти не менее десятка таких «ложных» гнезд. Гнездовые ямки кулики очень быстро и ловко выскребают лапками, разравнивая края грудкой.

Свежие полные кладки галстучников находили по берегам Колючинской губы 23–27 июня. В Чаунской низменности единственная неоконченная кладка галстучников, содержащая два яйца, была найдена 10 июня 1975 г. По нашим наблюдениям,

Рис. 15. Галстучник на гнезде. Побережье Колючинской губы, июнь 1974 г.



последние два яйца в кладке откладываются с двухсуточным интервалом, как это отмечалось и ранее [Regnell, 1965]. Гнезда галстучников ( $n=26$ ) в большинстве своем помещались на совершенно лишенных растительности участках. Лишь три из найденных гнезд были устроены на берегах лагун или речек, где иллистый суглинок был слабо задернован диапенсией, шикшой и камнеломками. Характерно, что в этих гнездах галстучников имелась выстилка, хотя и скучная, до 30 листиков ивы и редкие веточки лишайников [Кречмар и др., 1978]. Гнездовые ямки галстучников обычно круглой формы диаметром 72–98 мм и глубиной около 34 мм. Две из найденных кладок содержали по три, а остальные – по четыре яйца. Яйца имели размеры ( $n=102$ :  $31,9-37,2 \times 23,5-26,2$ , в среднем  $34,7 \times 25,0$  мм. Средняя масса свежих или слабо насиженных яиц ( $n=24$ ) – 10,6 г.

В насиживании принимают участие оба пола. Продолжительность инкубации у галстучников составляет в среднем 24 дня [Козлова, 1961]. По нашим наблюдениям за пятью гнездами, трещины на скорлупе яиц появляются на 18–19-й день после завершения кладки. Для галстучников характерны частые смены партнеров на гнезде [Рубинштейн, 1973] и большое количество кратких перерывов в насиживании в течение суток. Число таких перерывов может достигать 30, однако благодаря их кратковременности, обогрев кладок в среднем очень высок, выше 92% времени суток. Это объясняется тем, что насиживающий кулик, издави замечав опасность, сразу покидает гнездо, но так же быстро к нему возвращается, когда причина беспокойства минует. Интервал между появлением трещин на скорлупе яиц и полным освобождением от скорлупы всех птенцов колеблется у этих куликов в широких пределах – от двух до пяти суток.

Новорожденные птенцы галстучников по девяти взвешиваниям имеют массу от 5,9 до 8,5 г. Они выделяются своей подвижностью и самостоятельностью среди тундровых куликов. Только оправившись от скорлупы, не успев обсохнуть, птенцы уже разбегаются из гнезда при приближении наблюдателя. В одном из контрольных гнезд галстучников выпулление птенцов началось 4 июля 1974 г. около 6 часов утра. К 10 часам, при вторичном посещении гнезда, было замечено, как два уже выпутившихся птенца, следя за одной из взрослых птиц, отбежали от гнезда метров на десять и там затаились. Характерно, что взрослые галстучники в этом случае разделились – один остался обогревать оставшиеся яйца, в то время как второй оберегал птенцов. В местах сравнительно плотного гнездования на крик обеспокоенного галстучника собираются «соседи», и иногда можно наблюдать, как рядом беспокоятся и отводят четыре–шесть куликов. Однако можно заметить, что ближе, чем на 4–5 м, хозяева гнезда не допускают чужих птиц. В этом случае один, а иногда и оба члена пары, пригнувшись и взъерошив оперение, с резким писком наступают на нарушителя, после чего тот сразу ретируется.

С появлением птенцов галстучники становятся еще более беспокойны, но по отношению к соседям их агрессивность постепенно угасает. Часто на иллистых пляжах лагун или на низких открытых берегах озер и речек держится один подле другого два, а то и три выводка. Птенцов также водят оба родителя. Птенцы начинают подлетывать в возрасте около 20 дней, а через неделю уже, видимо, становятся полностью самостоятельными и держатся большей частью поодиночке. Во всяком случае, они не обнаруживаются в этот период стремления к стайному образу жизни, хотя на кормовых местах собирается иногда по десятку и более особей.

Откочевывают галстучники рано и незаметно. Последняя встреча этих куликов зарегистрирована в Ванкаремской низменности 21 августа, а на побережье Чаунской губы – 24 августа.

В желудках трех галстучников, добытых вскоре после прилета, были найдены пауки, жестокрылые и взрослые мухи. Желудки куликов, вскрытых в июле–августе ( $n=11$ ), содержали взрослых мух и ручейников, личинок хирономид и типулид, взрослых коликуков и гусениц бабочек. Во всех желудках в небольшом количестве были найдены гастролиты, размером от 1,5 до 6 мм.

### Хрустан *Eudromias morinellus* L.

Сporadично гнездится в предгорьях Чукотского массива на Восточной Чукотке. В приморской полосе тундр Ванкаремской низменности довольно часто встречали хрустиков, наблюдали их рекламные полеты, но признаков гнездования не обнаружили. На западе Чукотки гнездование хрустана подтверждено находкой пуховых птенцов у подножья горы Нейтлин 24 июля 1972 г. [Засыпкин, Степной, 1973]. В тундрах, окружающих Чаунскую губу, встречены лишь единичные особи, хотя гнездование хрустиков в отдельные годы вполне возможно по западному берегу губы. То же самое можно сказать об о-ве Айон [Лебедев, Филин, 1959].

Сходная картина наблюдалась в Халерчинской тундре, в низовьях Колымы. Начиная с 31 мая в 1978 г. и с 28 мая в 1979 г. почти ежедневно приходилось видеть хрустиков и наблюдать их рекламные полеты, тем не менее они там, видимо, не гнездились.

В желудках двух добытых в июне 1972 г. близ Колючинской губы хрустиков были обнаружены семена шикши и арктоуса, неопределимые растительные остатки, хитин жестокрылых и гастролиты. Масса трех взрослых самцов, добытых в мае–июне, составил 53,0 г, а пяти самок до откладки яиц – 56,5 г. Молодые самцы и самки перед отлетом имели среднюю массу около 50,0 г.

### Камнешарка *Arenaria interpres* L.

В исследованных районах камнешарки населяют лишь приморскую полосу тундр, а вдали от моря встречаются только в пору миграций. В Ванкаремской низменности и на побережье Чаунской губы это один из самых обычных и заметных куликов,

хотя общая численность камнешарок в связи со спорадичностью распространения, бывает невелика. Для устройства гнезд камнешарки выбирают щебнистые гряды, соседствующие с влажными шарками травянистыми луговинами, приморские косы и пляжи с мозаикой сухих щебнистых участков и мелких озер. Очень любят также гнездиться в полосе плавника вдоль морского побережья и дельтах тундровых рек. Зачастую, особенно в Чаунской низменности, гнезда камнешарок встречались на невысоких прибрежных дюнах, слабо задернованных шикшой, с куртинами колосняков. В виде исключения гнезда бывают расположены в заболоченных почвах из четырех ненасижденных яиц было найдено на заболоченном моховом берегу тундрового озера в 3 м от воды. Гнездовая подстилка в этом гнезде была необычно обильна: более 150 слоеищ тамнолии червеобразной и 60 сухих листиков ивы.

Наиболее обильны были камнешарки на северо-восточном побережье Колючинской губы, где их средняя плотность достигала 1,5 пар на 1 км<sup>2</sup>. Надо, однако, иметь в виду, что камнешарки гнездятся не только одиночными парами, но зачастую и небольшими локальными сообществами до шести-семи семей. В таких местах на участке около 0,5 га находили до четырех гнезд этих куликов.

На местах гнездования камнешарки появляются сравнительно рано. Так, в 1974 г. они были отмечены близ Колючинской губы уже 20 мая. В Чаунской низменности в разные годы прилет первых камнешарок зафиксирован от 18 до 29 мая. В Халерчинской тундре эти кулики не гнездились, однако немногочисленные пролетные стайки и одиночки камнешарок встречали с 21 мая 1974 г. и с 20 мая — в 1979 г.

В первые дни после прилета камнешарки держатся в местах, наиболее богатых кормом: в полосе плавника, около туш морских зверей, предназначенных для прикормки песцов или выброшенных морем, близ человеческого жилья. Формирование пар происходит до занятия гнездовых участков и проходит без особого шума и столкновений. Распределение по гнездовым территориям заканчивается в разные годы к 5—10 июня. К этому времени активность камнешарок, преимущественно самцов, резко возрастает. При появлении в зоне видимости «чужих» камнешарок или даже чаек, поморников, сов и т. д. самец немедленно бросается в погоню, отгоняя непрошшенного гостя. При возвращении из погони кулик в течение нескольких секунд исполняет рекламный полет, очень схожий с таковым у галстучника. Медленные и глубокие взмахи крыльев при этом сочетаются с непрерывным покачиванием тела из стороны в сторону. При этом он издает громкую стрекочущую трель. В целом же воздушные демонстрации развиты у камнешарок гораздо слабее ранее рассмотренных видов, хотя территориальность присуща им на протяжении всего гнездового периода. Даже при гнездовании сообществами каждая пара имеет свою охраняемую территорию, составляющую, по наблюде-

нию, около 0,1 га. Сходные результаты были получены при изучении жизни камнешарок в Финляндии [Bergmann, 1946].

Наземные демонстрации у камнешарок, напротив, интенсивны и разнообразны; они включают различные рекламные позы, звуковые сигналы, изготовление «ложных гнезд» и т. д. В это время часты конфронтации самцов. При столкновениях кулики полусгибают ноги, тело и шея птицы вытянуты параллельно земле, оперение плотно прижато к телу. Хвост, сложенный или слегка развернутый, опущен к земле. Издавая негромкое и какое-то утробное стрекотание, конкуренты ходят по кругу, почти касаясь клювами друг друга. Подобные конфронтации случаются не только на пограничных участках, но и во время кормежки на совместных кормовых территориях.

Гнезда камнешарок в подавляющем большинстве случаев бывают расположены совершенно открыто. Гнездовые ямки круглой или, чаще, овальной формы, имеют по 69 промерам размеры 110—89 мм при глубине 30—45 мм. В ритуал брачных игр самцов камнешарок входит изготовление «ложных гнезд», однако затруднительно сказать, служит ли одно из них впоследствии для выведения потомства или же самка перед яйцекладкой изготавливает новое гнездо [Гладков, 1951; Nettleship, 1973]. В подавляющем большинстве случаев выстилка в гнездах камнешарок очень скучна, часто она присутствует чисто символически и яйца лежат на голом субстрате. В качестве подстилочного материала используются листья и мелкие веточки ив, трава, слоеища лишайников. Гнезда, устроенные среди плавника, зачастую бывают выстланы древесной трухой. Размеры яиц у камнешарок ( $n=140$ ): 37,0—42,8×27,0—29,8, в среднем 41,0×28,5 мм. Масса только что сплесенных яиц ( $n=38$ ): в среднем составляет 16,0 г. В шести из найденных гнезд законченные кладки содержали по три яйца, в остальных по четыре. Основной фон скорлупы яиц камнешарок варьирует от светло-зеленого до буровато-оливкового с размытыми буровато-коричневыми пестринами, часто имеющими ясно выраженную спиральную направленность. Откладка яиц у камнешарок может происходить с интервалами от одних до трех суток. В таблице 4 показана продолжительность периода откладки яиц в четырех гнездах, где яйцекладку удалось наблюдать с самого начала.

Хорошо видно, как сильно изменчив по длительности интервал между откладкой первого и второго и, особенно, предпоследнего и последнего яиц. Время, проходящее между откладкой второго и третьего яиц, наиболее стабильно. В Банкаремской низменности первые кладки встречены 6 июня в 1974 г. и 14 июня 1973 г. В Чаунской низменности в разные годы откладка яиц начиналась с 1 по 12 июня.

Камнешарки — одни из самых агрессивных и крикливых куликов в тундрах Северо-Востока. Они успешно защищают свои гнезда не только от чаек и поморников, но зачастую и от песцов, как это было отмечено и ранее [Nettleship, 1973]. Для

Таблица 4. Интервалы откладки яиц в гнездах камнешарок

Гнездо, №	Интервалы между откладкой яиц (ч)		
	1-м и 2-м	2-м и 3-м	3-м и 4-м
1	26	26	48
2	55	36	60
3	24	24	72
4	30	24	36
Изменчивость значений для разных гнезд	31	12	36

камнешарок характерна очень большая изменчивость интенсивности отвлекающего поведения на разных стадиях гнездового периода. В период яйцекладки и в первые несколько дней после ее окончания кулики очень скрытыны. Они интенсивно прогоняют от гнезд крылатых хищников, но при приближении человека молча и заблаговременно покидают место гнездования. Конечно, в поведении различных особей существуют большие различия, однако в большинстве случаев на гнезда камнешарок с незавершенными кладками можно наткнуться лишь случайно.

Насиживанием заняты оба члена пары, но самец проводит на гнезде несколько меньше времени, чем самка. При этом для камнешарок характерно ясно выраженное увеличение роли самца в обогреве кладок в процессе инкубации. Во время откладки яиц и в первые дни после ее завершения почти все время у самца занимает охрана гнездовой территории. Постепенно, однако, обстановка в тундре становится более спокойной (большая часть птиц на гнездах), агрессивность куликов снижается, а «рефлекс насиживания» усиливается. В итоге к концу периода инкубации самцам принадлежит уже главенствующая роль в заботе о потомстве. Выводки водят также большей частью самцы.

Трещины на скорлупе яиц у камнешарок по наблюдениям за пятью гнездами появляются на 19–20-й день после завершения кладки. Примерно за сутки до вылупления на месте трещин появляется отверстие в яичной скорлупе, через которое уже виден клюв птенца. После вылупления очередного птенца насижающий кулик взлетает со скорлупой в клюве и бросает ее в 30–100 м от гнезда, тотчас возвращаясь к потомству. Появление четырех птенцов в одном гнезде (от начала вылупления) занимает в норме около суток. Масса новорожденных птенцов камнешарок по десяти взвешиваниям составляет 9,8–12,8 г, в среднем – 11,5 г. Птенцы камнешарок весьма подвижны, хотя и не в такой мере, как у галстучников (рис. 16). Выводок проводит в гнезде не более суток после вылупления последнего птенца. К этому времени стереотип территориального поведения почти полностью разрушается и семейные группы камнешарок откоче-

зывают на увлажненные луговидные участки прибрежных тундр. В благоприятных местах держатся совместно обычно по несколько выводков. При этом взрослые кулики коллективно охраняют выводки от хищников. О птенцах у камнешарок заботятся оба члена пары, но самки, видимо, оставляют птенцов уже через 7–10 дней. В дельте Чаун-Паливаам самки, покинувшие выводки, появлялись начиная с 3–10 июля, в то время как самцы иногда заботятся даже об уже летних птенцах [Козлова, 1961; наши наблюдения]. Птенцовый период у молодых камнешарок длится около трех недель [Parmelee, MacDonald, 1960, Nettleship, 1973]. После подъема на крыло молодые кулики в семейных группах, а чаще поодиночке переселяются на морское побережье, где группируются по 10–30 особей и улетают в середине августа – начале сентября в общих со взрослыми самцами стайках.

В желудках семи куликов, добытых в мае – июне, были найдены взрослые мухи, паукообразные, жуки, личинки топулид. Следует заметить, что большую часть содержимого желудков не удалось определить. Вероятно, это явилось следствием питания камнешарок у куч отбросов и песчаной привады.

Масса двух взрослых самок, добытых в июне–июле, составляла 83,3 и 83,7 г, а взрослых самцов ( $n=7$ ) 84,2–114,5 г.

Рис. 16. Затаившийся птенец камнешарки. Ванкарская низменность, июль 1972 г.



### Фифи *Tringa glareola* L.

В районах нашей работы на Чукотке эти кулики до недавнего времени не отмечались. В последние годы удалось установить гнездование этого вида в тундрах Чаунской низменности. 26 мая 1975 г. одиночный фифи кормился на берегу лужи у поселка Рыткучи, 24 июня 1976 г. самец фифи токовал в кустарнике среднего течения р. Чаун. В 1977 г. неоднократно приходилось слышать и наблюдать песенные полеты этих куликов. 27 июня 1978 г. молодая, недавно начавшая летать самка фифи была добыта Г. И. Атрашкевичем в среднем течении Чауна. 12 августа этого же года на берегу р. Кремянки была встречена стайка из четырех фифи. Наконец, в 1980 г. 25 июня было найдено гнездо фифи в долине р. Лелювеем, а через два дня несколько беспокоящихся у гнезд куликов этого вида были отмечены на Кремянке. В этом году не менее двух пар фифи гнездились в окрестностях перевалочной базы совхоза «Полярник» вблизи устья Кремянки.

В Халерчинской тундре фифи является обычным гнездящимся видом по берегам Стадухинской протоки и изредка встречается вдоль тундровых ручьев бассейнов Колымы и Коньковой. Этот кулик, однако, практически не выходит за пределы распространения высокоствольных кустарников. 27–29 мая 1978 г. на одном из спущенных озер на берегу Стадухинской протоки кормились и активно занимались демонстрациями не менее 40–50 фифи. В это время их звонкие мелодичные позывы «ти-ти-ти-ти-ти...» звучали почти непрерывно не только в воздухе, но и в кустарниках, на окрестных деревьях. Однажды удалось наблюдать, как самец некоторое время, трепеща крыльшками, преследовал самку, после чего оба кулика взлетели и совершили парный полет, причем самка, как и самец, издавала звонкий позыв. Это подтверждает мнение Кирхнера [Kirchner, 1935; 1956] о том, что у фифи самкам, как и самцам, присущи воздушные демонстрации.

За период работы гнезда фифи были найдены дважды. В обоих случаях это были покрытые сверху травой ямки на заболоченных берегах небольших тундровых ручьев. Диаметр гнездовых ямок около 99 мм, глубина — 40 мм. Выстилка в гнездах была довольно обильна. Она состояла из обломков листьев осоки с небольшой примесью сухих листьев береск. Обе кладки содержали по четыре яйца. Размеры яиц: 38,5—39,9×27,0—27,9. Средняя масса в первой половине срока инкубации 13,9 г. Мы располагаем лишь записью семи суток насиживания у одного гнезда фифи. Фрагментарны и визуальные наблюдения. На основании столь отрывочных и скучных материалов можно лишь сказать, что и самец и самка насиживали почти в равной степени, меняясь на гнезде два-три раза в сутки. Плотность насиживания приближалась к 98,5% времени суток.

### Большой улит *Tringa nebularia* Gunn.

Единственный раз этого кулика встретили 2 июня 1978 г. Одиночный улит пролетел низко над поверхностью Стадухинской протоки Колымы, издавая громкий мелодичный свист.

## Щеголь *Tringa erythropus* Pall.

Щеголь дальше прочих улитов проникает на север, он гнездится в подходящих местах не только в кустарниковых, но и в типичных кочкарных тундрах далеко за пределами распространения высокоствольных пойменных кустарников. В Чаунской низменности щеголи весьма обычны на гнездование по берегам рек и ручьев, где устраивают свои гнезда на границе ивняковых зарослей и кустарников берески с заболоченными травянистыми луговинами и мелкими озерцами. В тундрах нижнего течения Колымы щеголи гнездились повсюду, где сухие лишайниковые участки соседствовали с увлажненными участками и низкими травянистыми берегами озер и проток. Здесь плотность гнездования этих куликов была наиболее высока, достигая десяти гнезд на 1 км<sup>2</sup>.

В Чаунской низменности щеголи появлялись весной в разные годы между 25 мая и 6 июня. В Халерчинской тундре этих куликов встретили 25 мая в 1978 г. и 23 мая в 1978 г. Сроки пролета весьма сильно зависят от времени появления проталин, так как сразу после прилета щеголи держатся на местах гнездования. Уже в первые дни после появления щеголей можно встретить их пары, в то же время часть самцов находит самок гораздо позднее.

Из-за беспокойного характера щеголи являются одними из самых заметных куликов, и их численность кажется большей, чем на самом деле.

В брачный период для щеголей очень характерны песенные полеты на довольно большой высоте, около 30 м. Рекламные полеты щеголей весьма многообразны, и имеющиеся в литературе наблюдения [Blair, 1936; Rees, 1955] освещают лишь незначительную их часть. Во время воздушных демонстраций первого типа самец в несколько замедленном темпе летит над тундрой, охватывая во время своего полета довольно значительную территорию, не менее 0,5 км<sup>2</sup>. Его звонкий пронзительный голос слышен очень далеко. Песня состоит из трех частей. Сначала слышно двухсложное «тии-вить, тии-вить...». Эти звуки могут повторяться длительное время, но иногда через 1–2 с сменяются быстрым «ти-ти-ти-чеп-чеп-чеп» и вновь протяжное «тииу-ви, тииу-ви». Среднее колено песни звучит не всегда; в первоначальный период брачных игр звуковое сопровождение рекламного полета ограничено звонким свистящим позывом. По мере нарастания интенсивности брачных игр в воздушных демонстрациях щеголя все большую роль начинают играть своеобразные «волнообразные полеты», особенно в вечерние часы. При этом самец,

опустившись почти до поверхности земли, вновь резко поднимается вверх до высоты 5–10 м тремя-четырьмя взмахами крыльев. Иногда при наборе высоты слышен резкий крик, как при беспокойстве, вроде «тек-тек-тек...». Зависнув в верхней точке, кулик переворачивается вокруг горизонтальной оси, иногда почти вверх ногами, с углом поворота больше  $120^{\circ}$ , после чего круто пикирует вниз. При этом он изредка взмахивает крыльями, а чаще держит их неподвижно поднятыми над телом и согнутыми в локтевом суставе. Спуск зачастую сопровождается звонкой трелью, вроде «тию-ти-тию-ти-тиюль-ли». Таких «волн» при разовом полете бывает от одной до десяти. Изредка такой волнообразный полет происходит в полном молчании. Весьма характерны для щеголей также парные полеты. Мы наблюдали их в различных ситуациях. В одном случае самец щеголя взлетел навстречу второму самцу, в то время как самка осталась сидеть на берегу кормного озерца. Оба самца при этом исполнили краткий «волнообразный» полет, после чего пришелец полетел дальше, а хозяин, подлетев к самке, издал звонкую трель и, подняв над телом согнутые крылья, круто спустился на землю. В другой раз парный волнообразный полет исполняли самец и самка, возвращавшиеся после кормежки к месту своего будущего гнезда. Очень живописно протекают также наземные демонстрации щеголов, особенно встречи партнеров и конфронтации самцов. Как правило, эти действия сопровождаются поднятием крыльев и показом светлого оперения подкрыльй.

Надо заметить, что значительные участки, которые самцы облетают во время воздушных игр, ни в коей мере не указывают на размеры охраняемых территорий. Самцы, а поначалу и самки щеголов отгоняют других куликов своего вида, но агрессивность проявляется лишь при появлении чужаков в непосредственной близости от хозяев или их гнезда. Так что территория, охраняемая парой щеголов на земле, не превышает  $100 \text{ м}^2$ . После завершения кладки и откочевки самок, видимо, отмирают и эти охраняемые участки. Гнезда щеголов приходилось находить в 20 м одно от другого. Заметим также, что при достаточно плотном гнездовании близко гнездящиеся кулики беспокоятся у гнезд совместно, не проявляя агрессивности по отношению друг к другу.

Гнезда щеголов представляют собой относительно глубокие, круглые ямки, устроенные в моховой или лишайниковой подушке непременно под укрытием кустарников ивы или береск. Гнезда, найденные в Чаунской низменности, были обычно почти полностью скрыты кустарником, в Колымских тундрах прикрытие было чисто символическим, но все 17 осмотренных гнезд этих куликов были расположены непременно у основания кустов. Диаметр гнездовой ямки в среднем составляет около 150 мм, глубина ее 70–80 мм. Выстилка в гнездах во время откладки яиц может быть незначительной. Три из восьми найденных в 1979 г. гнезд щеголов были устроены в таких местах, где под

лишайниковой подушкой сразу начинался лед. В этих гнездах яйца до завершения кладки лежали на мокром субстрате. По мере протаивания льда ямка углублялась и заполнялась подстилочным материалом, так что к окончанию откладки яиц мощность гнездовой подстилки может достигать 6–7 см. В качестве выстилки в гнездах щеголов используются листья ивы и береск вперемешку со слоевищами цетрарий, темнолии, с примесью листиков трав, окружающих гнездо. Во всех осмотренных гнездах щеголов полные кладки содержали по четыре яйца. Размеры яиц ( $n=68$ ):  $42,5-50,5 \times 30,0-34,2$ , в среднем  $48,0-33,5$  мм. Масса слабонасаженных и только что снесенных яиц по 28 взвешиваниям в среднем составляет 23,5 г. Интервалы откладки яиц, по нашим наблюдениям, значительно варьируют в различных гнездах даже в одном месте и в один год. Так, 15 июня 1979 г. около 23 ч было найдено гнездо, в котором находилось одно, только что отложенное яйцо щеголя. Второе яйцо в этом гнезде появилось в ночь с 16 на 17, и третье яйцо было также отложено с примерно суточным интервалом. В то же время в гнезде, расположенном в километре от первого, интервал между снесением третьего и четвертого яиц составил около четырех суток. У гнезд щеголов, равно как и у выводков, отмечались лишь самцы [Козлова, 1961; Томкович, 1973]. В результате тщательных наблюдений за гнездовой жизнью щеголов в Чаунской низменности и в низовьях Колымы,

Рис. 17. В гнезде щеголя. Среднее течение Чаун-Палываам, июль 1976 г.



включая телеметрические записи ритмики насиживания более 50 суток инкубационного времени в шести гнездах, выяснилось, что самки щеголей остаются у гнезд и в различной степени, хотя и в незначительной, обогревают кладки еще несколько дней после их завершения, до недели. После этого самки откочевывают и все дальнейшие заботы о потомстве ложатся на одного самца. Трецины на скорлупе яиц в гнездах щеголей появляются на 19–21-й день после завершения кладки. Масса только что обсохших птенцов ( $n=14$ ) составила в среднем 15,0 г (рис. 17).

У гнезд щеголи очень беспокойны. Обычно они начинают кричать не менее чем за несколько сотен метров от гнезда. Правда, иногда к гнезду можно подойти и вплотную. На крыше одного щеголя собираются кулики, обитающие по соседству, так что иногда бывает трудно отличить хозяина гнезда. Поморники и серебристых чаек щеголи отгоняют от гнезд, нападая на них беспрерывными криками. Ко времени появления птенцов суettливость щеголей еще более возрастает. Отчаянно крича, они садятся у самых ног наблюдателя, перебегают, взлетают вновь, иногда с криками пикируют на человека, чего не приходилось наблюдать у других тундровых куликов. До подъема молодых на крыло выводки щеголей держатся по заболоченным берегам мелководных озер и тихих заросших арктофилой и сабельником стариц, на плесах речек. Летних молодых щеголей в 1979 г. мы отмечали с 3 августа, к этому времени их возраст составляет примерно месяц. Взрослые птицы водят птенцов до подъема на крыло, покидая их, когда молодые щеголи начинают уверенно летать. После этого взрослые и молодые птицы держатся раздельно, собираясь в небольшие группы, а ближе к отлету собираются в плотные стаи по 15–20 птиц. Наиболее часто при этом они держатся с американскими бекасовидными веретенниками. Молодых щеголей мы наблюдали в Чаунской низменности до начала сентября.

В питании щеголей доминируют водные беспозвоночные: плавунцы и их личинки, моллюски, листоногие раки. В весенний период встречаются и сухопутные организмы: гусеницы бабочек, листоеды, жужелицы. По сравнению с другими тундровыми куликами большой процент в питании занимает девятитиглазая колюшка *Pungitius pungitius* L. Оtolиты и чешуя этих рыбок были найдены нами в 21 из 23 просмотренных желудков и кишечников щеголей.

Две взрослые самки и один самец, добытые в июне 1979 г., имели массу соответственно: 182,5, 178,0 и 156,0 г. Масса 12 молодых куликов, добытых в разные годы во второй половине августа, варьировала от 140 г до 180 г, не различаясь у самцов и самок.

#### Перевозчик *Actitis hypoleucus* L.

Перевозчики гнездятся по берегам Колымы, проникая на север как минимум до устья Омолона (около  $68^{\circ}$  с. ш.). В 1978 г.

мы дважды встречали этих куликов на Стадухинской протоке, 20 и 23 июля. В местах нашей работы в Халерчинской тундре перевозчики не встречены.

#### Мородунка *Xenus cinereus* Güld.

12 июня 1972 г. взрослая самка мородунки была добыта на Чауне [Засыпкин, Степнов, 1973]. Больше этот кулик в Чаунской низменности не отмечен.

29 мая 1978 г. одиночная мородунка кормилась среди дутышей на Аяне близ Стадухинской протоки Колымы. В течение летних сезонов 1978 и 1979 гг. неоднократно отмечали этих куликов по берегам Стадухинской протоки, где они, по всей видимости, гнездятся. В тундровой части региона мородунки не встречались.

#### Круглоносый плавунчик *Phalaropus lobatus* L.

Будучи широко распространены в лесотундре и близ южной границы типичных тундр, круглоносые плавунчики заметно убывают в числе при продвижении на север, а в приморской полосе становятся относительно редкими на гнездовые, где соотношение численности изменяется в пользу плосконосых плавунчиков. По наблюдениям в Ванкаремской низменности в 1972–1974 гг., относительная плотность круглоносых и плосконосых плавунчиков на гнездовые была примерно 1 к 50 в тундрах косы Беляка, а всего лишь за 60–70 км вглубь от побережья моря эти кулики гнездились почти в равных количествах. В придельтовых участках Чаун-Палываам и вдоль побережья Чаунской губы гнездилось больше плосконосых плавунчиков, а в кустарниковых тундрах среднего течения Чаун-Палываам круглоносые плавунчики преобладают над плосконосыми.

В Халерчинской тундре в низовьях Колымы круглоносые плавунчики селились повсюду в заболоченных низинах. Плотность их гнездования здесь была около 5–6 гнезд на 1 км<sup>2</sup> – чуть ниже, чем у плосконосых. Следует также заметить, что численность плавунчиков, гнездящихся в каком-либо месте, может существенно колебаться в разные годы.

Прилет круглоносых плавунчиков приурочен к появлению лужиц с талой водой в тундре. Поскольку появление свободной воды в значительной степени зависит от хода весенних температур, сроки прилета плавунчиков больше, чем у многих других куликов, зависят от характера весны. В затяжную весну 1973 г. они появились на косе Беляка 12 июня, а в 1974 г. – уже 28 мая. В низовьях Колымы первые особи этого вида появились в 1978 г. уже 26 мая, а в 1979 г. – 3 июня. Поведение этих куликов сразу после прилета также существенно различно в разные годы. В ряде случаев круглоносые плавунчики появляются в местах гнездования уже парами, объединившись, вероятно, во время миграций, тогда как в 1974, 1975 и 1979 гг. в первые дни после прилета были замечены лишь самки, а самцы появились

через три–пять дней. Подобные случаи раздельного прилета плавунчиков отмечены также для Финской Лапландии [Friksson, 1969].

К брачным играм плавунчики приступают сразу после прилета самцов. Описание этих игр весьма обстоятельно сделано Е. В. Козловой [1961], поэтому нет нужды приводить его здесь. Мы ограничимся лишь описанием некоторых наблюдений.

В предгнездовое время самки маркировали небольшой участок территории (приближенно около 0,01 га), на котором пара держится в предгнездовое время. В ритуал брачных демонстраций самок плавунчиков входит своеобразный «дребезжание» поле [«Rattling», по Bengtson, 1968]. Этот звук издают самки и редко самцы во время брачных игр. При этом птица почти останавливается в воздухе и издает «дребезжание» быстрыми ударами крыльев. Чаще всего эта демонстрация имеет место при взлете самки над своим участком и, возможно, несет рекламные функции. Иногда к самкам во время их круговых полетов над территорией присоединяются на короткое время самцы, но тут же возвращаются на землю. Спаривание у круглоносых плавунчиков происходит, как правило, на воде и лишь в виде исключения — на берегу. В процессе брачных игр самка изгibtывает несколько гнездовых ямок, обычно в пределах 5–10 м одна от другой. В одну из них она впоследствии откладывает яйца. Первая полная кладка этих плавунчиков найдена в 1973 г. 22 июня, через десять дней после первого наблюдения спаривания. В 1974 г., продолжив наблюдения в том же месте, на косе Беляка, мы отметили начало яйцекладки у круглоносых плавунчиков к 4 июня, через пять–шесть дней после начала их брачных игр.

Гнезда круглоносых плавунчиков бывают устроены по берегам островкам заболоченных озер, всегда рядом с водой. В Чайной птицменности в 1975 г. гнезда встречались по заросшим осокой берегам стариц по кромке ивняковых зарослей. Устройство гнезд, характер их выстилки зависят от расположения и состава окружающей растительности. Иногда гнездо расположено на довольно сухом берегу, и тогда подстилка состоит из листьев ивы со значительной примесью стеблей мха, лишайников, травинок и реже перышек. Если же для гнездования выбраны поросшие осокой мерзлотные бугры среди болот или другие сильно заболоченные участки, где растительность однообразна и состоит преимущественно из осок, в этих случаях и гнездовая выстилка состоит лишь из листьев осоки, и само гнездо бывает свито из стеблей этих растений, напоминая гнездышко воробышных птиц. Гнездовые ямки плавунчиков глубоки и прикрыты сверху растительностью. Найденные гнезда круглоносых плавунчиков ( $n=8$ ) содержали: 62 гнезда по 4 яйца, 15 гнезд по 3 яйца и в 1 гнезде было лишь 1 яйцо. Размеры яиц ( $n=24$ ): 27,8–31,6×20,0–22,3 мм. Масса недавно сплесенных яиц ( $n=18$ ): 5,8–7,2, в среднем 6,4 г.

После завершения кладок самки круглоносых плавунчиков еще несколько дней держатся вблизи гнезда, но большую часть времени проводят на кормовых водоемах. Постепенно на таких озерах собираются группы по четыре–шесть самок из гнездившихся поблизости пар. Еще некоторое время такие группы самок можно заметить на местах гнездования, как это отмечено и в Эстонии [Sits, 1936]. Насиживающие самцы прилетают на кормежку к самкам, и в первые дни инкубации в стайках часты акты спаривания и конфронтация самок из-за самцов. Через полторы–две недели самки откочевывают большей частью к морскому побережью, где стаи постепенно укрупняются. В первой декаде июля стаи, насчитывающие по полторы–две сотни куликов, держатся на солоноватых озерах темповых лугов морского побережья или на мелководных лагунах. Значительная часть самок плавунчиков откочевывает не к морю, а напротив, в глубь тунды, где они держатся на крупных озерах или по плесам рек. Ни участия самок круглоносых плавунчиков в насиживании, ни их заботы о потомстве [Наумов, 1931; Cole, 1943; Haftorn, 1958] мы не наблюдали. Период яйцекладки у круглоносых плавунчиков может быть довольно сильно растянут. Так, в 1975 г. 20 июля было найдено гнездо с ненаклонутыми яйцами, а вылупление в этом гнезде происходило 24 июля. Столь запоздалая откладка яиц становится возможной благодаря тому, что потерявшие кладки самцы могут вновь спариваться с задержавшимися на местах гнездования самками. У круглоносых плавунчиков, видимо, имеет место некоторое преобладание численности самок [Friksson, 1969]. С другой стороны, для круглоносых плавунчиков зарегистрированы случаи полиандрии [Raner, 1972], что также может явиться причиной растянутости гнездового периода этих куликов.

Над циклами яйцекладки у круглоносых плавунчиков проводились наблюдения в Финляндии [Hilden, 1972], где средний интервал между откладкой яиц зарегистрирован в 26,5 ч, и на Аляске — 24 ч, редко 48 ч [Höhn, 1968]. Мы имели возможность наблюдать за 12 гнездами круглоносых плавунчиков в процессе откладки яиц. Во всех случаях первые три яйца (полные кладки в этих гнездах содержали по четыре яйца) самки откладывали ежедневно, примерно с суточным интервалом. Промежуток времени между сплесением последнего и предпоследнего яиц в восьми случаях составлял также около суток, а в четырех других — около 48 ч, подобно тому, как это отмечено для Аляски.

Самцы круглоносых плавунчиков насиживают, как правило, очень плотно и выпархивают буквально «из-под ног». В теплую погоду, особенно в первые дни инкубации, будучи обеспокоенным, самец долго не возвращается к гнезду, до полутора–двух часов. В холодное время или в конце периода насиживания плавунчик быстро возвращается к гнезду, а иногда вообще не улетает, а молча, суетливо бегает около наблюдателя, отбегая от гнезда на 2–3 м и вновь возвращаясь. Время обогрева гнезд в течение суток у круглоносых плавунчиков по записям режимов насиживания

вания в девяти гнездах составляет около 20 ч, возрастая к концу периода инкубации в среднем до 21 ч. Гнездовые отлучки куликов большей частью связаны с их кормежкой. Продолжительность этих отлучек весьма сильно зависит от погодных условий. Так в теплое время длительность разового кормления может превысить 2 ч, тогда как среднее время кормежки составляет 20–30 мин. Для круглоносых плавунчиков характерны кормовые полеты на соседние озера, иногда удаленные от гнезд на 100–150 м. На таких кормовых озерах обычно собирается по нескольку гнездящихся самцов. Это говорит также и о том, что у этого вида куликов кормежка приурочена к определенному времени суток. Наблюдения показывают, что наиболее активно круглоносые плавунчики кормятся в утренние (с 4 до 6 часов) и последние полуденные часы (с 16 до 19 ч). Интересно, что в процессе насиживания излюбленные кормовые водоемы могут меняться, что, вероятно, зависит от обилия в них беспозвоночных.

Трецины на скорлупе яиц у круглоносых плавунчиков появляются на 18-й (пять случаев) или на 19-й (четыре случая) день после завершения кладки. Лишь в двух случаях продолжительность этого этапа превысила 19 дней. В норме выплление птенцов в одном гнезде длится около половины суток. Самец выбрасывает скорлупу сразу после освобождения очередного птенца. В покинутых гнездах остается лишь скорлупа последних яиц.

Новорожденные, только что обсохшие птенцы круглоносых плавунчиков имели массу ( $n=10$ ) : 3,8–4,5, в среднем около 4,0 г. Эти результаты довольно существенно отличаются от массы новорожденных пуховичков в Тиманской тундре [Гладков, 1951] (3,3–3,9 г) и несколько меньше измеренных на Аляске [Höhn, 1968] (3,6–4,0). Гнезда, в которых выплление заканчивается до полудня, выводки покидают в тот же день, в противном случае noctуют. Покинув гнезда, семьи плавунчиков кочуют по болотам и низким берегам озер, при этом они способны перемещаться довольно быстро. Так, 15 июля 1974 г. на одном из озер косы Беляка был пойман на заболоченном берегу птенец в возрасте 1–2 суток. Через день он был пойман на другой стороне озера на расстоянии не менее 300 м по береговой линии от места первой поимки. Неоперившиеся птенцы плавунчиков корчатся вдоль уреза воды, избегая плавать, хотя при опасности спасаются вплавь уже в первые сутки жизни.

Растут птенцы быстро. Так, помеченные 8 июля 1973 г. птенцы, весившие при рождении 4,2 и 4,3 г, 12 июля имели массу 10,0 и 10,2 г, соответственно.

Птенцы у круглоносых плавунчиков начинают подлетывать в возрасте около 2,5 недель и примерно с этих же пор ведут самостоятельный образ жизни. Обычно мелкие стайки и одиночные взрослые самцы, освободившиеся от выводков, начинают встречаться в конце июля. У отдельных (поздних) выводков самцы беспокоятся еще в первой декаде августа. Такие запаздывшие

самцы встречаются в местах гнездования вплоть до конца августа. Держатся они вместе со стайками молодых куликов, которые становятся многочисленными с 10–15 августа. Подобно самкам, самцы и молодые круглоносые плавунчики во время осенних кочевок встречаются не только на взморье, но и на тундровых реках и озерах.

Подавляющее большинство в содержимом желудков ( $n=65$ ) составляют остатки водных беспозвоночных: планктонных и бентосных ракообразных, личинок двукрылых, моллюсков. В отдельных пробах в массе присутствуют ногохвостки *Collembola*.

Масса взрослых самок в мае–июне по 25 взвешиваниям составляет 32,6–40,0 г, в среднем 36,4 г. Масса самцов ( $n=20$ ) равна 27,5–32,0 г, в среднем 31,2 г. Масса молодых самцов и самок незадолго перед отлетом в среднем по 36 взвешиваниям равнялась, соответственно, 33,2 и 32,0 г.

#### Плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* L.

В приморской полосе тундр Чукотки близ Колючинской губы плосконосые плавунчики являются самым массовым видом куликов. Здесь они населяют практически все увлажненные участки тундр и низкие травянистые берега озер. Плотность их гнездования в 1973 и 1974 гг. была более 20 гнезд на 1 км<sup>2</sup>, а в отдельных небольших участках достигала 100 гнезд на 1 км<sup>2</sup>. При продвижении от морского побережья в глубь страны численность гнездящихся плосконосых плавунчиков падала одновременно с возрастанием обилия предыдущего вида плавунчиков. В Чаунской низменности наиболее обычны плавунчики были в дельтовых участках р. Чаун-Палываам, но и там плотность их гнездования была менее 1 гнезда на 1 км<sup>2</sup>. В приколымской тундре плосконосые плавунчики устраивали гнезда по краям заболоченных низин и в озерных котловинах, там средняя плотность их гнездования была порядка 6–7 гнезд на 1 км<sup>2</sup>.

В силу узкой пищевой специализации плавунчики прилетают на места гнездования с появлением талых луж и открытой воды у берегов озер – мест их кормежки. В тундрах Ванкаремской низменности первые встречи плосконосых плавунчиков отмечены в разные годы с 27 мая по 6 июня, в Чаунской низменности – с 28 мая по 4 июня, а в Халерчинской тундре – 3 и 5 июня.

Небольшая часть плосконосых плавунчиков держалась парами уже сразу после прибытия. Тем не менее, подавляющее большинство этих птиц прилетает на места гнездования в стайках, причем самцы и самки часто держатся раздельно. Так, 4 июня 1975 г. в дельте Чаун-Палываам были замечены стайки самок плосконосых плавунчиков, летящие вдоль береговой кромки со стороны моря. Стайки насчитывали от 15 до 50 птиц и состояли, видимо, только из самок. Интересно, что в низовьях Колымы первые стайки плавунчиков также появляются с севера и так же самцы и самки держатся поначалу раздельно.

Система брачных отношений у плосконосых плавунчиков довольно лабильна [Кишинский, 1973б]. Поведение плавунчиков в предгнездовой период, их распределение на гнездовой территории подвержены значительным изменениям при различной плотности гнездования и, быть может, различном соотношении полов. В 1975 г. в Чаунской низменности в период кульминации брачных игр с 6 по 15 июня плотность плосконосых плавунчиков окрестностях базы составляла немногим менее двух особей на 10 га. Почти сразу после прилета они разбились на пары, державшиеся довольно дисперсно по тундровым озерам. Все наблюдающиеся самки исполняли круговые полеты, используемые для привлечения партнера и маркировки территории [Bengtson, 1968]. Площадь территории, охваченной таким полетом, примерно равнялась 1 га. Ввиду общей малой численности вида и дисперсного распространения мы не наблюдали ни территориальных конфронтаций, ни столкновений из-за партнера.

Совершенно иная картина наблюдалась в тундрах близ Колючинской губы. На восточном берегу губы в 1972 г. численность плавунчиков в пору брачных игр достигала 6–8 особей на 1 га. Примерно таких же величин достигала численность плосконосых плавунчиков на косе Беляка в 1973 и 1974 гг. При этом на пары разбились лишь 1–2% плавунчиков. Остальные же держались стайками почти до начала яйцекладки. Брачные игры при этом проходили при жесткой конкуренции самок за «благосклонность» партнера. Эта конкуренция продолжалась даже во время яйцекладки. Самки использовали весь набор форм ритуального поведения, подробно описанных по наблюдениям на Шпицбергене и в Исландии [Bengtson, 1968; Gillandt, 1972]. При наблюдениях в Банкаремской низменности бросалось, однако, в глаза слабое использование круговых полетов, причем далеко не всеми самками. К тому же площадь, охваченная этими полетами, была очень мала, не более 0,01 га. Большая часть самок в этой ситуации вообще не проявляла привязанности к какой-либо территории и не маркировала ее. Позднее гнезда плавунчиков зачастую встречались в 5–6 м одно от другого.

Спаривание у плосконосых плавунчиков одинаково часто происходит на берегу и на воде, начиная с 1–15 июня в разные годы наблюдений. Акты спаривания указывают на то, что через 5–7 дней начинается откладка яиц.

Начало яйцекладки у плосконосых плавунчиков, при наблюдениях на косе Беляка, отмечено от 7 до 23 июня. Столь большие различия в сроках гнездования вызваны различными сроками весеннего снеготаяния в разные годы. Гнезда плосконосых плавунчиков представляют собой глубокие ямки, вырытые самками, диаметром 80–95 мм. Почти все найденные гнезда ( $n=126$ ) были устроены аналогично гнездам круглоносых плавунчиков. Исключением был лишь один случай: 29 июня 1980 г. вблизи южного побережья Чаунской губы было найдено совершенно нетипичное гнездо плосконосого плавунчика, расположенное в ли-

шайниковой тундре близ берега небольшого озерца, оно было открыто и имело богатую выстилку, состоявшую исключительно из слоевищ тамнолии червеобразной. Такая выстилка хорошо сочеталась с окружающим фоном, но кладка выделялась очень контрастно. Размеры яиц плосконосых плавунчиков ( $n=137$ ): 29,1–34,2×21,2–23,4, в среднем 31,8×22,6 мм. Масса ненасижденных яиц ( $n=4$ ): 7,6–8,9 г, в среднем 8,3 г. Завершенные кладки плавунчиков содержат обычно по четыре яйца. В 17 кладках было по три яйца и в двух — по два.

Циклы откладки яиц мы имели возможность проследить в 27 гнездах этого вида. Интервалы между откладкой первых трех яиц в гнезде составляют около суток. Откладка яиц не приурочена к какому-либо определенному времени суток, но чаще происходит в утренние часы, между 6 и 10 часами, или после полудня, между 16 и 20 часами. Интервал между откладкой третьего и четвертого яиц тоже составляет около суток, но в пяти случаях последние яйца были отложены лишь через день. После комплектования кладок самки улетают от гнезд и, объединившись в небольшие группы, держатся неподалеку на кормовых озерах, подобно круглоносым плавунчикам. Самцы в это время часто летают кормиться к ним. Лишь в начале июля самки группируются в более крупные стаи по 30–50 особей и переселяются на взморье. Пребывание самок на местах гнездования столь длительное время после откладки яиц делает возможным повторение кладок в случае гибели первых. Спаривание у плавунчиков можно наблюдать вплоть до начала июля. Совершенно ненасижденная кладка была найдена в тундрах Банкаремской низменности 2 июля 1973 г. Аналогичные примеры большой растянутости периода гнездования у плосконосых плавунчиков можно привести для всех районов наших наблюдений.

Характер поведения насиживающих птиц и режим инкубации в гнездах плосконосых плавунчиков по наблюдениям над 11 гнездами очень схожи с режимом гнездования у круглоносых плавунчиков. Для этого вида также характерны совместная кормежка владельцев соседних гнезд на водоемах, богатых кормом, приуроченность кормежки к определенному времени суток, относительно низкая интенсивность обогрева кладок (рис. 18).

Трещины на скорлупе яиц у плосконосых плавунчиков появляются на 16–18-й день после завершения кладки. Изредка, однако, этот период может растянуться до 20 суток и более. Промежуток времени от появления трещин на скорлупе яиц до полного вылупления птенцов в гнезде у плавунчиков короче, чем у большинства других тундровых куликов; при благоприятных условиях он может длиться лишь немногим более суток. Даже при очень суровой погоде этот этап не растягивается более чем на трое суток. Пуховички, еще не покинувшие гнезда ( $n=16$ ), имели массу 4,2–5,3, в среднем 4,6 г. Выводки проводят в гнездах обычно не более полусуток и потом вплоть до возмужания птенцов держатся на влажных, поросших высокой травой берегах.

гах озер. Поведение и образ жизни плосконосых плавунчиков в это время также совершенно сходны с таковыми у круглоносых плавунчиков. Самцы покидают птенцов через 2–2,5 недель после вылупления, их стайки появляются на прибрежных озерах с серединой июля. В отличие от самок они почти сразу после оставления выводков перекочевывают на взморье. Там же к концу июля появляются стайки летних молодых, среди которых, однако, присутствуют единичные взрослые самцы.

В отличие от предыдущего вида плосконосые плавунчики после гнездового периода практически все держатся на взморье, избегая «материковых» тундр. Единичные особи этого вида встречаются и в совместных стаях с круглоносыми плавунчиками.

Взрослые самки плосконосых плавунчиков ( $n=23$ ) имели массу от 54,0 до 77,9 г, в среднем – 64,0 г. Масса взрослых самцов ( $n=13$ ) в среднем составляла 51,8 г. Интересно, что в Ванкаремской низменности за три года работы были встречены более 15 плосконосых плавунчиков, не перелинявших из зимнего пера. Три из них были добыты и оказались самками с недоразвитыми яичниками. В Чаунской низменности и на Колыме такие кулики не встречены.

Питание плосконосых плавунчиков в качественном отношении аналогично предыдущему виду.

Рис. 18. Самец плосконосого плавунчика на гнезде. Коса Беляка, июль 1973 г.



48

### Турухтан *Phylomachus pugnax* L.

Северо-восточная граница ареала турухтана в тундрах Чукотки из года в год подвержена значительным колебаниям. В отдельные годы эти кулики гнездятся в Ванкаремской низменности вплоть до побережья Чукотского моря.

В 1972 г. турухтаны вблизи Колючинской губы Чукотского моря не встречены. В 1973 г. в небольшом числе они держались здесь до середины июля и даже токовали, но признаков гнездования не обнаружено. В 1974 г. в тундровой части косы Беляка турухтаны были довольно обычны на гнездовые. 7 июня на маршруте в 10 км здесь было отмечено более 20 самцов турухтанов. Постоянных токовищ в этих местах не было, что характерно для равнинных тундр и других географических районов [Кишинский, Флинт, 1973]. Для демонстраций самцы использовали сухие щебнисто-лишайниковые гряды, слегка приподнятые над заболоченной кочкарниковой тундрой. 13 июня было найдено гнездо в процессе откладки яиц, в гнезде было два яйца. Неподалеку от базы 6 или 9 июля удалось обнаружить два выводка с птенцами примерно недельного возраста.

В Чаунской низменности турухтаны являются одним из самых обычных гнездящихся видов. В полосе пойменных кустарников плотность их гнездования достигала в 1976 г. 20 гнезд на 1 км<sup>2</sup>. Подобно некоторым другим тундровым куликам плотность гнездования турухтанов в одном и том же месте может изменяться в разные годы в десятки раз. В Чаунской низменности встречаются два типа токовищ турухтанов. К постоянным местам токования можно отнести вершины булгуняков и другие более или менее значительные возвышения, особенно по берегам рек. На таких буграх обычно собираются от 10 до 30 самцов. Кроме того, в годы высокой численности турухтаны токуют и прямо среди равнинной тундры, используя для турниров любые микровозвышенности. Такие токовища постоянно кочуют по местам гнездования.

Точно такое же распределение турухтанов в пору брачных игр мы отмечаем и для Халерчинской тундры: постоянные, довольно крупные группы токовиков на значительных возвышенностях и мелкие, менее десятка самцов, агрегации, постоянно мигрирующие по равнинной тундре. В низовьях Колымы турухтаны гнездились примерно с равной, весьма высокой плотностью в 1978 и 1979 гг., до 20 гнезд на 1 км<sup>2</sup>.

Прилетают турухтаны с появлением обширных проталин на возвышенных местах. В 1974 г. первая встреча этих птиц в Ванкаремской низменности отмечена 31 мая. В Чаунской низменности в разные годы – между 23 мая и 1 июня, а в колымских тундрах в 1978 и 1979 гг. – 25 и 23 мая. Прилетают на места гнездования сначала самцы, сразу после прилета занимающие места турниров и приступающие к демонстрациям (рис. 19). Первых самок этого вида мы замечали лишь через три–семь дней.

49

В районах наших наблюдений турухтаны весной появлялись небольшими рыхлыми стайками или поодиночке.

Самки турухтанов не присутствуют на турнирах постоянно, а прилетают сюда лишь на краткое время, до 10 мин. [Житков, 1910; Воробьев, 1963]. Большую часть этого времени они стоят неподвижно и чистят оперение. За улетающей самкой обычно следуют один-два самца, которые, однако, скоро возвращаются. Действия самок на току не всегда ограничиваются демонстративной чисткой оперения (рис. 20). В период наибольшего размаха брачных игр самки в возбуждении бегают вблизи самцов, иногда даже задевая их. Готовность к копуляции самка демонстрирует тем, что слегка распускает крылья или одно крыло в сторону самца и, обратив на себя внимание последнего, поворачивается к нему хвостом и присаживается. Совокупление происходит очень быстро, в течение считанных секунд. Появление самок на току усиливает возбуждение турнирных бойцов: они начинают подпрыгивать, бегать по току, демонстрируя свои великолепные наряды. Иногда происходит столкновение между двумя или большим количеством самцов. Тем не менее мы не наблюдали ярко выраженной направленности агрессивного поведения самцов. Почти такой же эффект, как появление самки, вызывает любая другая пролетевшая певчалеке птица, будь то утка или лапландский подорожник. Интересно, что спаривание турухтанов на об-

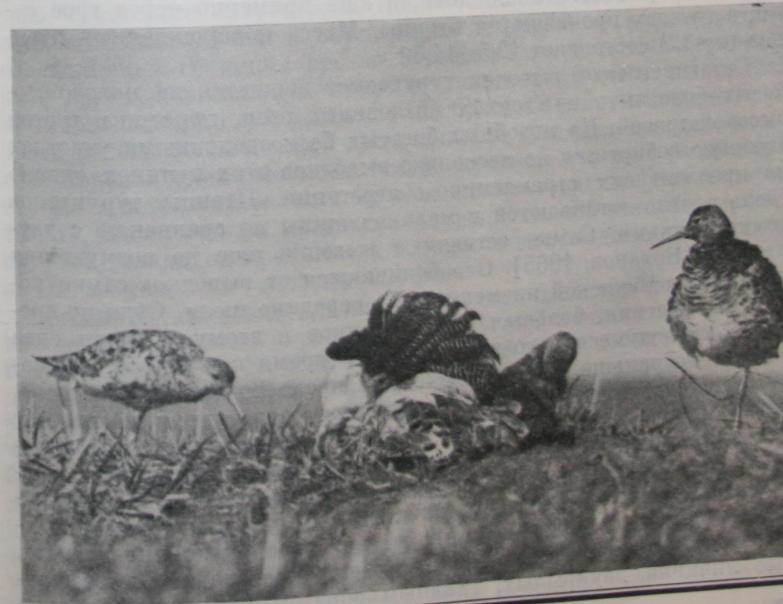
Рис. 19. «Турнирная» поза самца турухтана. Чаунская низменность, июль 1975 г.



ших токовищах [Hogan-Warburg, 1966] мы наблюдали только в 1979 г. в низовьях Колымы. В Чаянской низменности, несмотря на длительные наблюдения на токах, такого явления заметить не удалось. Токовища турухтанов функционируют вплоть до последней декады июня, хотя некоторые самцы начинают откочевывать уже с 10–15 июня. Возможно, более пассивные самцы начинают токовать позднее [Козлова, 1961]. Раствинутое более чем на месяц токование самцов делает возможным возобновление кладки.

В Банкарской низменности мы нашли гнезда турухтана с неоконченной кладкой из двух яиц 13 июня 1974 г. В следующем году две свежие кладки этих куликов были найдены близ устья р. Палляваам в Чаунской низменности 12 и 15 июня. В последующие годы начало откладки яиц турухтанами здесь происходило между 3 и 10 июня. В тундрах низовьев Колымы турухтаны начали откладку яиц 10 июня в 1978 г. и 2 июня в 1979 г. Все найденные гнезда турухтанов ( $n=55$ ) были плотно прикрыты сверху высокой травянистой растительностью. Гнезда обычно бывают устроены на вершинах низких широких кочек у границы увлажненных участков или низких заболоченных берегов озер. Гнезда представляют собой обычно круглую ямку диаметром 110–155 мм и глубиной 45–110 мм. Выстилка в гнездах большей частью обильна и состоит главным образом из листьев осоки, стеблей мха, слоевищ лишайников, листьев береск и ивы. Размеры яиц турухтанов ( $n=156$ ): 40,3–46,8×28,5–32,5 мм. Вес птенаси-

Рис. 20. Турухтаны на току, Чаунская низменность, июнь 1975 г.



женных яиц по 48 взвешиваниям составлял 18,0–21,0 г. Обнаружить гнезда турухтанов довольно трудно ввиду хорошей их маскировки и скрытности насиживающих самок. Самцов турухтанов, державшихся вблизи гнезд [Mildenberger, 1953], замечено не было. У выводков самки проявляют значительную поведенческую пластичность [Гладков, 1958; Kobus, 1967]. Обычно они заблаговременно сходят с гнезда и ничем не проявляют своего беспокойства, или же, возвратившись через некоторое время, летают над нарушителем с тихим хриплым кряканьем. Активное отведение встречается более редко. В этом случае самка, взлетев из-под ног, бьется на земле, изображая раненую птицу. Время от времени она перебегает вблизи гнезда, взъерошив перья на пояснице и пригнувшись к земле.

Откладка четырех яиц занимает у турухтанов пять–семь суток. По наблюдениям у семи гнезд, первые три яйца были отложены примерно с суточным интервалом, а последние после двухсуточного перерыва. В одном случае второе яйцо было отложено через сутки, а третье и четвертое – через двое суток. В трех гнездах после откладки трех яиц с суточным интервалом следовал перерыв на трое, а еще в одном случае даже четверо суток перед откладкой последнего яйца. В 51 гнезде турухтанов полные кладки состояли из четырех яиц и в четырех гнездах кладки содержали по три яйца. Во время насиживания самки турухтанов обычно покидают гнезда 10–15 раз в течение суток в начале периода инкубации и шесть–восемь раз в середине этого срока.

С момента окончания кладки до появления трещин на скорлупе яиц проходит 18–20 дней, а еще примерно через трое суток в гнездах проявляются птенцы. Масса новорожденных птенцов ( $n=12$ ) составляет 12,5–14,5 г.

Оставив гнезда, выводки турухтанов держатся на мохово-осоковых болотинах и в сухих котловинах озер, поросших густой высокой травой. На подобных богатых беспозвоночными участках зачастую собирается по несколько выводков этих куликов, однако не проявляющих стремления к агрегации. Птенцы турухтанов очень плотно затаиваются и малоподвижны по сравнению с другими куликами. Самки оставляют выводки еще до возмужания птенцов [Коханов, 1965]. Освободившиеся от выводков самки появляются в Чаунской низменности в середине июля. Судя по срокам выплупления, большая часть птенцов к этому времени едва достигает полумесячного возраста, в то время как летать они начинают не раньше, чем через 23 дня после рождения [Иванова, 1973]. Молодые уже летные турухтаны встречаются начиная с конца июля – начала августа. В период осенних кочевок молодые турухтаны держатся поодиночке или по две–три птицы, возможно, в семейных группах. Взрослых самок мы не замечали уже с 20-х чисел июля. Исчезают как взрослые, так и молодые турухтаны незаметно. Молодые отлетают во второй половине августа.

В питании турухтанов (26 желудков) преобладают мезофильные личинки двукрылых, главным образом типулид. Большую

роль играют различные поверхности активные членистоногие: пауки, жестокрылые, гусеницы бабочек. В меньшей мере, но часто поедаются водяные ослики, жуки-плавунцы. Растительные корма: семена, ягоды воронники – встречаются в весенне время примерно в половине пищевых проб. Интересно, что турухтаны охотно кормятся весной комбикормом, остатки которого довольно часто встречаются в тундре в местах зимних кочевок оленей стад.

Масса взрослых самцов турухтанов по 14 взвешиваниям 184–217 г, в среднем 190 г; масса шести самок, добытых в июне–июле 98–120 г, в среднем 105 г. Молодые самцы ( $n=6$ ) незадолго перед отлетом имели массу от 110 до 156 г, в среднем около 140 г. 5 июня 1979 г. в прикольмской тундре был добыт куропатый самец турухтана. Кулик был замечен не на току, он в одиночку кормился у края болота. Добытый самец имел довольно низкую упитанность, его масса (149 г) была относительно мала. В то же время длина крыла, плюсны и прочие морфометрические показатели были сравнимы с таковыми у половозрелых самцов. Интересно, что несмотря на неразвитость оперения самец имел нормально развитые семенники: 19,0×12,5 и 17,0×12,0 мм. Следов фабрициевой сумки заметно не было.

### Лопатень *Eurynorhynchus pygmeus* L.

Гнездовой ареал лопатня тянется узкой прерывистой полосой вдоль морского побережья от залива Корфа у основания полуострова Камчатка [Портенко, 1939, 1957] до устья Амгуемы на севере Чукотского полуострова, где его нашел в 1970 г. А. А. Киршинский. Спорадичность гнездования лопатней объясняется преобладанием в границах ареала обрывистых участков побережья, в то время как лопатни гнездятся лишь на низменных частях приморских тундр [Леонович, 1973 б]. В Банкаремской низменности вблизи Колючинской губы лопатни гнездились в узкой полосе хорошо дренированных тундр с редкой высокой растительностью и многочисленными мелководными озерами [Кондратьев, 1974а]. Здесь они не представляли редкости [Флинт, Кондратьев, 1977], в подходящих местах плотность их гнездования достигала 50 гнезд на 1 км<sup>2</sup> площади биотопа.

Весенний прилет лопатней происходит довольно поздно, первые встречи зарегистрированы в 1973 г.–7 июня, а в 1974 г.–6 июня. В 1973 и 1974 гг. пять лопатней было добыто в первые дни после прилета. Все они оказались самцами, имели высокую упитанность при массе от 27,2 до 28,8. Для сравнения скажем, что две самки, добытые 2 июня 1973 г., имели массу 34,7 и 35,2 г. Сроки основных периодических явлений в летней жизни лопатней представлены в табл. 5.

В 1974 г. ко времени прилета лопатней места их гнездования на косе Беляка были практически полностью свободны от снега, в отличие от предыдущего года, когда ко времени прилета первых куликов этого вида от снега было свободно менее 5% пред-

Таблица 5. Периодические явления у лопатней (сроки)

Периодическое явление	1973 г.	1974 г.
Первые встречи	7 июня	6 июня
Начало брачных игр	15 июня	8 июня
Начало откладки яиц	20 июня	13 июня
Появление первых птенцов	14 июля	8 июля
Подъем молодых на крыло, откочевка взрослых самцов	Начало августа	К 28 июля
Отлет молодых	Середина августа	Середина августа

почитаемых местообитаний. Ходу весны соответствует и более раннее развитие брачных демонстраций в 1974 г.

Наиболее заметным элементом рекламного поведения лопатней является «песенный» полет самцов [Кондратьев, 1974а]. Стого территориальные птицы, лопатни охраняют индивидуальные гнездовые территории до 0,5 га площадью. Характерно, что в 1974 г., когда в районе наших наблюдений было почти вдвое больше лопатней по сравнению с предыдущим годом, площадь охранимых участков осталась практически неизменной. В этом году они заселили большую часть приморской полосы тундр, избегая лишь сильно заболоченных участков.

Подобно многим другим куликам, лопатни в процессе ухаживания изготавливают «ложные гнезда», в непосредственной близости от «жилых» гнезд всегда встречаются пустые гнездовые ямки. Спаривание лопатней мы наблюдали в 1973 г. 17 июня, а на следующий год неоднократно, начиная с 10 июня. 18 июня 1974 г. одиночный лопатень был замечен рядом со свежеизготовленной гнездовой ямкой. Стоя хвостом к лунке, кулик быстро скреб ногами в дернине, возможно, сгребая в гнездо сухие листья. Через некоторое время лопатень стал брать лежавшие поблизости листья в клюв и бросать их в ямку. За полчаса наблюдений кулик шесть раз присаживался в гнездо, разравнивая подстилку. На следующее утро около 9 часов в гнездо было отложено первое яйцо. Гнезда лопатней почти всегда расположены открыто. В качестве выстилки используются почти исключительно сухие листья ивы. Как правило, гнездовая выстилка весьма обильна, по подсчетам в пяти гнездах содержалось от 50 до 520 листьев. Несмотря на открытое расположение гнезд, лопатня заметить трудно, так как окраска яиц и подстилки сливаются с окружающим фоном. Характеристика гнезд и кладок лопатней приведена в табл. 6. Откладка яиц у лопатней происходит с суточным интервалом. В двух случаях последние яйца в кладке были отложены приблизительно через 48 ч. Яйцекладка по двум годам наблюдений проходит весьма синхронно, в течение восьми—десяти дней. С завершением кладки активность лопатней резко снижается,

тем не менее самец продолжает охранять индивидуальный участок от посягательств конспецифичных особей.

Относительно степени участия самцов и самок лопатней в насиживании наши наблюдения в 1973 и 1974 гг. заметно различаются. В 1973 г. в пяти бывших под наблюдением гнездах кладки обогревали только самцы, хотя самки держались неподалеку на кормовых водоемах. В 1974 г. для четырех из восьми обследованных гнезд достоверно установлено участие самок в насиживании, во всяком случае, в первую половину срока инкубации. В 1974 г. зарегистрирован случай сдвоенного гнездования у лопатней. 30 июня было найдено гнездо с неоконченной кладкой из трех яиц. Последнее яйцо в него было отложено 1 июля. Через трое суток около 7 ч утра в 30 шагах от гнезда из-под ног была всенутнута самка, сидевшая в гнезде, где было одно яйцо. Гнездовая выстилка в этом гнезде была необычно бедна для лопатни — около 30 листиков ивы. Гнездовая ямка, послужившая для нового гнезда, была изготовлена ранее, в числе прочих 14 «ложных гнезд», мы пометили ее при описании брачного поведения указанной пары. В последующие два дня было отложено еще два яйца. У самца и самки, насижающих каждый свое гнездо, не было замечено случаев антагонизма, был единый участок, охранял который всегда самец. Из семи яиц, отложенных в эти гнезда, впоследствии вывелись шесть птенцов (одно яйцо в гнезде самца оказалось неоплодотворенным). Один из птенцов погиб вскоре после вылупления, другой был найден мертвым в гнезде, а четыре остальных мы наблюдали еще длительное время. Выводки эти всегда держались поблизости, но на некотором расстоянии один от другого.

Первые трещинки на скорлупе яиц лопатней появляются в норме на 17–18-й день после завершения кладки. Резкие изменения погодных условий весьма существенно влияют на длительность

Таблица 6. Характеристика гнезд и кладок лопатней

Диаметр гнезда, мм	Глубина гнездовой ямки, мм	Кол-во яиц	Длина яиц, мм	Ширина яиц, мм	Масса ненасижденных яиц, г
89	48	4	33,1–31,6	23,4–23,1	9,1–8,8
79	46	4	31,4–31,1	22,5–22,0	7,4–7,2
73	45	4	32,8–31,5	22,9–21,8	8,2–7,4
78	38	3	33,6–33,2	23,5–23,0	8,9–8,8
79	32	4	33,2–32,8	23,5–23,1	9,3–8,6
89	46	4	33,0–31,3	23,5–22,7	8,8–8,2
75	50	3	33,0–31,5	22,3–21,5	7,9–7,7
81	55	3	32,2–30,8	23,0–21,5	8,0–6,8
75	38	4	33,4–32,0	23,2–22,6	8,6–7,8
90	42	4	32,0–31,5	23,0–21,6	8,2–7,3

ность и ритмику обогрева гнезд [Кондратьев, 1974а, 1977а]. Ко времени появления птенцов лопатни вновь становятся беспокойны и агрессивны (рис. 21). После освобождения птенца на седка берет в клюв скролупу и низко над землей отлетает на несколько десятков метров от гнезда, садится и оставляет пустую скролупку. При появлении на свет птенцы лопатней ( $n=23$ ) имеют массу от 4,1 до 5,7 г. Если выводок не тревожить, он остается в гнезде еще до суток после появления на свет последнего птенца. В последующий период выводки лопатней кочуют по ильстым берегам мелководных водоемов, в большинстве случаев не удаляясь значительно от места рождения. Подлетывать молодые кулики начинают в возрасте 15–18 дней. После подъема на крыло взрослые лопатни покидают выводки и откочевывают в составе маленьких групп по 3–5 птиц. В 1974 г. последняя встреча взрослых лопатней в местах гнездования зарегистрирована 12 августа. Молодые кулики встречались нам до 20-х чисел августа. Масса двух пойманных незадолго до отлета молодых лопатней составляла 27,6 и 28,1 г. У этих куликов еще был заметен пух у основания клюва и на уздечке.

В желудках лопатней, добытых в весенне время, были обнаружены хитин жесткокрылых и несколько взрослых мух.

Рис. 21. Лопатень на гнезде. Побережье Колючинской губы, июль 1973 г.



В июне лопатни вместе с другими куликами активно поедали щитней и жаброногих раков, бродя вдоль уреза воды мелководных озер. В летнее время мы наблюдали также другой специфический для лопатней способ кормежки. При этом кулик медленно передвигался по мелкой воде и, опустив в воду клюв, быстро двигал челюстями, одновременно поворачивая голову направо-налево с углом охвата около 120°. Подобный способ кормежки для этого вида куликов был и ранее отмечен в литературе [Dixon, 1918; Belopolski, 1933]. В местах наблюдений объектами такой охоты могли быть ветвистоусые, жаброногие и веслоногие ракчи, в массе развивающиеся на мелководье приморских озер.

### Кулик-воробей *Caliopsis minuta* Leisl.

На Чукотском полуострове известны лишь две находки этого вида. В июне 1934 г. Л. А. Портенко под Уэленом добыл самца и самку кулика-воробья. В 1973 г. было обнаружено их гнездование в тундрах Ванкаремской низменности на косе Беляка [Кондратьев, 1977в]. Добытая от пуховичков самка имела очень высокую питанность и весила 27,3 г.

### Песочник-красношейка *Calidris ruficollis* Pall.

В Ванкаремской низменности красношейки гнездятся в холмистых тундрах с мозаикой щебнистых пятен и влажных разнотравных луговин вблизи южного побережья Колючинской губы. Здесь, вблизи бухты Камака, в июле 1972 и 1973 гг. красношейки были одними из самых обычных куликов. В устье тундровых ручьев встречались локальные скопления, где плотность красношееек достигала четырех выводков на 1 га. При птенцах были замечены только самцы. Выводки этих куликов встречались не только вблизи побережья, но и в глубине тундры по долинам ручьев и речек, хотя там они были очень редки. В приморской полосе равнинных тундр Ванкаремской низменности гнездование красношееек не отмечалось [Кречмар и др., 1978], хотя одиночные кулики и мелкие стайки красношееек встречались нам ежегодно.

В дельте Чаун-Паляваам гнездование красношееек не было отмечено до недавних пор; здесь наблюдали лишь молодых куликов этого вида во время осенних миграций. Дважды были добыты и взрослые самки красношееек: 10 июля 1975 г. и 7 июля 1977 г. Судя по состоянию их яичников, самки имели кладки.

22 июня 1980 г. по склонам широкого распадка, в предгорьях Нейтлин, удалось наблюдать брачные игры красношееек. На расстоянии около 5 км исполняли рекламные полеты до 15 самцов этого вида. По окончании полета самцы приземлялись неподалеку от самок, державшихся вдоль края снежника. Одна из самок была добыта; судя по состоянию ее яичника, она уже отложила два яйца. 7 июля стайка самок красношееек в шесть особей была замечена на южном берегу губы на берегу солоноватоводного мелкого озера.

В желудках восьми добытых за период работы краснощек были найдены главным образом мелкие личинки мух и хирономид, а также хитин жесткокрылых, преимущественно наземных. Средняя масса пяти самок этого вида 31,0 г, что практически не отличалось от массы самцов (30,7 г по трем взвешиваниям).

### Длиннопалый песочник *Calidris subminuta* Midd.

В статье В. А. Остапенко [1973] упомянуто о добыче длиннопалого песочника в Чаунской низменности 3 июня 1970 г. Эта единственная находка длиннопалого песочника в тундрах Чукотки.

### Белохвостый песочник *Calidris temminckii* Leisl.

Белохвостые песочники обитают на Северо-Востоке СССР практически повсюду в подходящих местообитаниях. Вблизи Колючинской губы эти кулики населяли лишь приморскую полосу тундр, устраивая гнезда на галечных косах и пляжах с редкой растительностью, в узкой полосе хорошо дренированной дриадово-пятнистой тундры, отделяющей галечники побережья от увлажненной кочкарниковой тундры. Дальше 200 м от побережья моря или крупных лагун белохвостые песочники на гнездовые отмечены не были.

В Чаунской низменности эти кулики, кроме перечисленных стаций, населяли травянистые берега многочисленных проток и стариц речной системы Чаун-Паляваам. Гнездились они и по берегам озер на моховых участках с невысоким кочкарником и редкими кустиками полярной ивы и карликовой берески, подобно тому, как это отмечено А. В. Кречмаром [1966] для Западного Таймыра.

В низовьях Колымы белохвостые песочники найдены на гнездовые по берегам тундровых ручьев и речек, а также в высокостволовых кустарниках Стадухинской протоки.

Различными исследователями отмечена тяга белохвостых песочников к человеческому жилью [Гладков, 1958; Успенский, 1969; Коханов, 1973; и др.]. Эта особенность в полной мере присуща куликам как в Банкаремской, так и в Чаунской низменности Чукотки. Человеческие поселения используются белохвостыми песочниками не только как «станция переживания» в трудное весенне-летнее время, но и как место гнездования. Так, в 1980 г. на территории биологического стационара в дельте Чаун-Паляваам было 4 гнезда этих куликов, тогда как в окрестных тундрах плотность их гнездования была незначительной. Говоря о плотности гнездования белохвостых песочников, надо иметь в виду, что населенные ими участки имеют, как правило, мозаичное пространение и занимают очень незначительную площадь в тундровых ландшафтах. В связи с этим, учитывая гнездовую плот-

ность в излюбленных биотопах, можно получить очень высокие значения, в то время как при пересчете на общую площадь плотность гнездования окажется в сотни раз ниже. Наибольшую численность куликов этого вида мы отметили на береговой полосе в дельте Чаун-Пучевеем, где в 1980 г. гнезда белохвостых песочников встречались в среднем через 150–200 м береговой полосы.

По результатам трехлетних наблюдений близ Колючинской губы, белохвостые песочники прилетали на места гнездования поздно. К тому же в первые дни по прилете они держатся по-одиночке, очень скрытно. При их мелких размерах и низкой численности легко ошибиться в определении истинных сроков их прибытия. В 1973 г. первые несмелые трели мы слышали 16 июня, а на следующий год 31 мая (это была очень ранняя весна). В противоположность этому в 1975 г. белохвостые песочники появились в Чаунской низменности у пос. Рыткучи одними из первых куликов. Уже 23 мая на берегах лужи посреди поселка держалось не менее 15 особей. Сначала они держались дружной стайкой, но уже с 28 мая агрессивность членов стаи заметно возросла. При столкновениях то один, то другой кулик взлетая издавал токовую трель. Тем не менее, интенсивное токование началось в этом году лишь с распределением по гнездовым участкам, с 7 июня. Токуют белохвостые песочники чрезвычайно азартно. В разгар токования их звонкая щебечущая трель звучит с небольшими перерывами круглые сутки. Мокрый снег с ветром более 5 м/с, случившийся, например, 18 июня 1973 г., лишь немногого снизил их активность. В 1980 г. мы наблюдали изготовление гнездовых ямок белохвостыми песочниками уже 2 июня. Спаривание происходит как на охраняемой самцом территории, так и за ее пределами, во время кормежки. При этом самец преследует самку, издавая непрерывную звонкую трель. При преследовании самец заходит то с правой, то с левой стороны, при этом одно крыло, обращенное к самке, поднято и слегка согнуто в локтевом суставе, тело птицы параллельно земле. Возбуждение кулика постепенно возрастает, он приподнимает уже оба полураскрытых крыла, только крыло, обращенное к самке, всегда бывает поднято выше. Кулик как бы покачивает им в зависимости от того, с какой стороны находится самка. Через некоторое время, быстро трепеща крыльями, самец взлетает, зависает над самкой, после чего опускается на нее, и происходит копуляция.

Будучи весьма подвижными и беспокойными, белохвостые песочники иногда отводят наблюдателя от гнезд еще до откладки в них яиц. Начало яйцекладки отмечено через пять–восемь дней после распределения по гнездовым участкам. В большинстве случаев (в 10 гнездах из 12, бывших под наблюдением) откладка яиц происходит примерно с суточным интервалом. Однако бывают и существенные отклонения. 11 июня 1980 г. в гнезде белохвостого песочника, устроенного в 10 м от окон базы, первое яйцо было отложено около 23 ч вечера, второе между 4 и 5 часами

утра 13 июня, а третье (последнее) — через 20–21 ч после второго. Таким образом, интервал между откладкой первых двух яиц был почти на 10 ч длиннее, чем между последующими яйцами.

Гнезда белохвостых песочников ( $n=38$ ) представляют собой круглую неглубокую ямку средним диаметром около 78 мм, вырытую у основания злаковой кутины, кустика ивняка, а иногда и на открытом месте. Гнезда бывают выстиланы смесью сухих листиков берески, ивы и различных трав, подстилка обычно довольно обильна и покрывает лоток гнезда слоем в 2–3 см. В трех гнездах полные кладки насчитывали по три яйца, в одном — пять яиц, остальные кладки содержали по четыре яйца. Гнездо с кладкой из пяти яиц было найдено 18 июня 1979 г. в пойменных ивняках Коньковой (рис. 22). Оно было устроено на мховой дернине с редкими кустиками арктоуса и злаковыми кутиными. В качестве выстилки в гнезде присутствовали 30 листиков ивы. Яйца были почти совершенно ненасижены. У гнезда держался только один кулик. Размеры яиц белохвостых песочников ( $n=86$ ):  $25,1\text{--}29,9 \times 19,8\text{--}22,0$ , в среднем —  $28,4 \times 20,4$  мм. Масса недавно сплесенных и слабо насиженных яиц ( $n=32$ ):  $5,3\text{--}6,9$  г, в среднем 6,2 г.

Рис. 22. Гнездо белохвостого песочника с кладкой из пяти яиц. Долина р. Коньковая, июль 1979 г.



60

Самцы белохвостых песочников продолжали довольно активно токовать даже после комплектования кладки. Часто приходилось наблюдать столкновения, происходящие между самцами у границ гнездовой территории. При воздушном вторжении дело ограничивается погоней, сопровождаемой яростной звенящей потой. Когда нарушитель находится на земле, хозяин участка, издавая ту же трель, летит к нему и приземляется в 1–2 м от незванного гостя. Если последний поспешно ретируется, инцидент бывает исчерпан, если же нет, владелец участка, трепеща поднятыми над телом крыльшками и издавая токовую трель, бежит к противнику, что служит, видимо, последним предупреждением. После этого следует прямое нападение. Кулочки дерутся, подскакивая в воздух, и бьют друг друга крыльями и клювом. Вскоре поле боя остается за хозяином территории.

Инкубационный режим и поведение хозяев гнезд весьма сильно зависят от погодных условий и обеспеченности кормом. В норме для белохвостых песочников характерно довольно большое число (до 20) перерывов в суточном графике насиживания, однако эти отлучки, как правило, не превышают 10–15 м. В насиживании принимают участие и самцы и самки, однако опублико-

Рис. 23. Белохвостые песочники охотно гнездятся в кутинах колосняков. Побережье Колючинской губы, июль 1973 г.



61

ванные по этому вопросу сведения довольно противоречивы. Так, у хранящихся в коллекциях ЗИН АН СССР белохвостых песочников наследные пятна развиты у обоих полов [Козлова, 1962]. В то же время около гнезд большинство исследователей отмечали либо самок [Haftorn, 1958; Капитонов, 1962; Кречмар, 1966; и др.], либо самцов [Кузякин, Леонович, 1958; Малышевский, 1962; и др.], и в виде исключения — двух птиц [Портенко, 1972]. Мы наблюдали у гнезд белохвостых песочников самцов лишь в первую неделю после окончания яйцекладки (рис. 23). Самцы в это время токовали и охраняли от посягательств свои территории, но в насиживании участия не принимали. Обычно они находились на каком-либо возвышении неподалеку от гнезда. На кромежку летали вместе с насиживающей самкой. Случаев сдвоенного гнездования у белохвостых песочников [Hilden, 1965; Коханов, 1973] мы не наблюдали, но возможно, что случаи наблюдения у гнезд только одной птицы, того или иного пола указывают на широкое распространение этого интересного явления у белохвостых песочников.

Первые трещинки на скорлупе яиц белохвостых песочников появляются на 17—19-й день инкубации (по наблюдениям у шести гнезд). В зависимости от внешних условий до полного вылупления всех птенцов может пройти еще от двух до пяти суток. Тем не менее, в каждом конкретном гнезде птенцы появляются на свет очень дружно, с разрывом не более трех-четырех часов. Масса новорожденных птенцов по 18 взвешиваниям варьирует от 3,6 до 4,8 г, составляя в среднем около 4,0 г. По сравнению с другими песочниками птенцы этих куликов очень подвижны, сравнительно неплотно затаиваются и при опасности стремятся спастись бегством.

Оставив гнезда, выводки белохвостых песочников кочуют по илистым и травянистым увлажненным берегам лагун и озер, причем держатся обычно вплоть до подъема молодых на крыло не дальше, чем за 100—150 м от места рождения. Гнездившиеся у стационара кулики кормились с птенцами здесь же, у базы, и постепенно становились совершенно ручными. Через 16—17 дней после рождения птенцы начинают подлетывать, а в трехнедельном возрасте уже уверенно держатся на крыле. Взрослые кулики опекают молодежь (по крайней мере иногда) гораздо более длительное время. Так, в 1973 г. взрослая самка этого вида была добыта 13 августа. Она беспокоилась при двух уже вполне взрослых молодых куликах. Эти песочники, помеченные нами ранее, имели времена наблюдения возраст около 30 дней. Белохвостых песочников можно встретить в Чаянской низменности до последних чисел августа.

В питании белохвостых песочников (на основании анализа 21 желудка) преобладают поверхностью активные членистооногие. Мезофильные и бентосные личинки двукрылых играют существенную роль в рационе этих песочников начиная с конца июня.

В желудках трех из пяти добывших в предгнездовое время самок были обнаружены обломки костей мелких млекопитающих.

Масса взрослых белохвостых песочников по 20 взвешиваниям почти одинакова для самок (в среднем 25,8 г) и самцов (в среднем 23,7 г). Два молодых кулика, взвешенных в августе, имели массы 21,7 и 21,9 г.

### Бэрдов песочник *Calidris bairdii* Coues.

Гнездование бэрдовых песочников отмечено на о-ве Колючин — небольшом островке, расположенному примерно в 50 км северо-западнее входа в Колючинскую губу. Посетив остров 18 июля 1972 г., мы нашли сильно беспокоящихся бэрдовых песочников. Кулики держались на вершинном плато острова в местах, где россыпи камней соседствовали с небольшими травянистыми луговинами (рис. 24). Беспокойно крича, птицы перелетали с камня на камень, но близко не подпускали и не выдавали местонахождения птенцов. Лишь после почти пятичасовых усилий удалось выследить двух пуховичков, затаившихся на поросших лишайниками валунах. Птенцы имели около шести-семи дней от роду; пеньки первостепенных маховых у них достигали 10 мм. Всего на острове площадью около 5 км<sup>2</sup> держалось в этом году не менее пяти выводков бэрдовых песочников. Около каждого выводка было замечено только по одной птице.

Рис. 24. Бэрдов песочник на о-ве Колючин, июль 1972 г.



В 1974 г. А. А. Кишинским и В. Е. Флинтом было установлено гнездование бардовых песочников в тундрах южного побережья Колючинской губы близ мыса Рекокаурэр (личное сообщение).

### Краснозобик *Calidris ferruginea* Pont.

Со времени экспедиции «Веги» краснозобики долгое время не отмечались на территории Чукотского полуострова. Следующая встреча этих куликов на территории Банкаремской низменности [Кондратьев, 1977а] зафиксирована лишь почти через 100 лет после первой находки, 28 июня 1973 г. На следующий год здесь же наблюдали несколько особей этого вида, однако признаков гнездования не обнаружено.

На территории Чаунской низменности краснозобики гнездятся в придельтовых тундрах Чаун-Палываам, населяя участки сухой мохово-лишайниковой тундры, большей частью по берегам тундровых озер. Однако и здесь краснозобики отмечены на гнездовые лишь в некоторые годы. Определенно гнездились краснозобики в 1975, 1977, 1978 гг. и 1980 г. Возможно гнездование краснозобиков в 1979 г. В 1976 г. эти кулики в районе наблюдений не гнездились, хотя по весне были отмечены единичные особи.

В нижнеколымских тундрах в 1978 и 1979 гг. краснозобики были обычны во время весеннего пролета и очень редки летом. В 1978 г. было найдено два гнезда этих куликов, а в 1979 г. отмечены лишь редкие холостые особи.

Весной краснозобики появляются довольно рано, причем держатся часто в обществе других куликов, обычно камнешарок, песчанок или чернозобиков. В 1975 г. первые краснозобики были замечены в окрестностях поселка Рыткучи в Чаунской низменности 25 мая. Кулики кормились в стаях чернозобиков на грязевых берегах талых луж и держались уже заметными парами. К 1 июня этого года с появлением проталин в береговой полосе, краснозобики наряду с камнешарками стали наиболее заметными куликами. Самцы были очень агрессивны, причем преследованиям подвергались в равной степени самцы и самки своего вида, а также чернозобики и в меньшей мере камнешарки. В первую неделю июня краснозобики в количестве 15–20 особей держались в береговой полосе по берегам талых лужиц и ручьев, а позднее расселились по тундре. В другие годы подобной концентрации краснозобиков на проталинах береговой полосы Чаун-Палываам не замечено.

В тундрах низовьев Колымы краснозобики появились 25 мая. В конце мая этого года на проталине высокого берега Стадухинской протоки на участке площадью около 3 га концентрировалось более четырех десятков этих куликов. Краснозобики были очень активны. Почти непрерывно возникали бесчисленные конfrontации, парные и групповые полеты, сопровождаемые звонкими трелями. К концу первой недели июня краснозобики полностью откочевали и впоследствии здесь не встречались.

На следующий год пролет краснозобиков, точнее постепенные перекочевки в северном направлении наблюдались в верховьях реч. Ванхоттенвеем в тундрах между речьми Колымы и Коньковой. Первый одинокий краснозобик был замечен здесь уже 20 мая, а наиболее многочисленны они были 3–5 июня. В это время вдоль береговой полосы речки на участке около 10 км держалось до 70–80 особей этого вида. Краснозобики держались парами или мелкими группами в обществе песчанок. Они были очень активны и демонстрировали самые разнообразные элементы брачного и территориального поведения.

С 7–8 июня 1975 г. краснозобики, видимо, приступили к откладке яиц. После начала гнездования они стали очень молчаливы и вели себя настолько скрытно, что гнезд найти не удалось. Лишь 10 июля были найдены два выводка краснозобиков с птенцами в возрасте 7–8 дней. В 1977 г. два гнезда краснозобиков были найдены в дельте Чаун-Палываам 2 июля. Птенцы в этих гнездах появились 4 и 8 июля. В 1980 г. краснозобики приступили к яйцекладке 8–9 июня. В этом году здесь была наиболее высокая численность гнездящихся краснозобиков за все годы наших наблюдений. К середине июля вокруг базы в радиусе около 2 км держалось не менее 15 выводков этих куликов.

В Халерчинской тундре в 1978 г. краснозобики единично гнездились, однако гнезд найти не удалось. Лишь 5 и 7 июля были найдены два выводка с новорожденными пуховичками.

По наблюдениям у двух гнезд в 1980 г. краснозобики откладывали первые три яйца ежесуточно, а последние яйца через двое суток. Найденные за время работы гнезда краснозобиков ( $n=8$ ) представляли собой неглубокие круглые ямки диаметром около 120 мм и были устроены совершенно открыто. Ямки помещались в мохово-лишайниковой дернине с редкой злаковой почесью. Яйца краснозобиков ( $n=24$ ) имели размеры 35,8–37,6 × 25,0–27,0 мм, масса недавно отложенных яиц по восьми взвешиваниям 11,0–12,0 г. Относительно участия самцов и самок в насиживании и воспитании потомства до сих пор нет единого мнения. Имеется лишь одно определенное свидетельство [Бируля, 1907] об участии самцов в инкубации, большинство же исследователей считают это обязанностью одних самок. Некоторые зоологи [Holmes, Pitelka, 1964] полагают, что пары краснозобиков распадаются после яйцекладки. Это мнение подтверждается некоторыми наблюдениями [Thayer, Bangs, 1914; Haviland, 1915; Rogtenko, 1959], авторы которых отмечали при выводках и гнездах лишь одних самок. Однако другие исследователи [Капитонов, 1962; Успенский и др., 1962; Воробьев, 1963] наблюдали в подобных случаях обоих членов пары. Наблюдения за гнездованием этих куликов в Чаунской низменности дали интересные результаты. При двух выводках краснозобиков, найденных в 1975 г., беспокоились как самцы, так и самки. В 1977 г. у двух найденных гнезд держалось только по одной птице. Судя по краске оперения, это были самцы. В 1978 г. в приколымских

тундрах около выводков также было замечено только по одной птице, пол которых визуально определить оказалось затруднительным. В 1980 г. с первого из найденных гнезд в течение всего периода инкубации вспугивали только самку. Запись актографов подтверждает, что насиживание велось здесь лишь одним куликом. Самец регулярно встречался неподалеку от гнезда во время откладки яиц и в первую неделю после завершения кладки. Он обычно кормился на берегу ближайшего озера, изредка преследовал пролетавших мимо мелких птиц. 17 июня в 100 м от первого было найдено еще одно гнездо краснозобика. Четвертое яйцо в этом гнезде было отложено, видимо, рано утром 18 июня. На этом гнезде мы также в течение всего срока насиживания видели только одну птицу, это был самец. В первые дни инкубации неподалеку от гнезда встречали изредка неяркого краснозобика, по всей вероятности, самку, но позднее она не встречалась.

У большей части выводков, обнаруженных впоследствии, держались только по одной взрослой птице, а две семьи сопровождали по два кулика. В ряде случаев интенсивная окраска оперения позволяла утверждать, что птенцов водил самец, но часто определить пол взрослого кулика не представляется возможным.

Трешины на скорлупе яиц появились в обоих гнездах на 17-й день после окончания кладки. Однако в первом из них птенцы вывелись после этого через 30 с небольшим часов и вскоре покинули гнездо, а во втором от появления трещин до вылупления всех птенцов прошло около 72 ч.

Масса новорожденных птенцов краснозобиков по 16 взвешиваниям составляет 6,5–7,8 г.

Выводки краснозобиков могут держаться в богатых пищей местах вплотную один к другому, поэтому не всегда удается различить, члены одной пары взрослых куликов беспокоятся у выводка или же это случайно оказавшиеся вместе две разных семьи. Краснозобики опекают молодых, вероятно, до подъема на крыло. На местах гнездования краснозобиков не встречали после 20 августа. Взрослые кулики покидают область гнездования еще раньше.

В шести вскрытых куликах пищеводы и желудки содержали хитин жужелиц, взрослых мух, шкурки личинок тиулид и хирономид, а также две личинки иловых мух.

Самец краснозобика, добытый 5 июня 1973 г. в Ванкаремской низменности, был половозрелым. Семенники  $7,1 \times 3,5$  и  $6,6 \times 4,0$  мм. Масса 53,4 г.

#### Чернозобик *Calidris alpina* L.

Одни из самых многочисленных куликов в приморских тундрах Чукотки. Заселяет практически все биотопы, избегая лишь сильно заболоченные крупнокочкарные тунды и полосу прибрежных галечников.

В отдельных участках приморских тундр Ванкаремской низменности плотность гнездования чернозобиков достигала 50, а в

Чаунской низменности – даже 70 гнезд на 1 км<sup>2</sup>. В прибрежных тундрах чернозобики были редки как во время миграций, так и на гнездовые. В междуречье Колымы и Коньковой гнезда этих куликов находили в сравнительно сухих мелкокочкарных тундрах по соседству с заболоченными котловинами термокарстовых озер. В наиболее благоприятных местах чернозобики гнездились в 1978 г. с плотностью около 0,5 гнезд на 1 км<sup>2</sup>, а на следующий год – до двух гнезд на 1 км<sup>2</sup>.

Прилетают на места гнездования чернозобики небольшими смешанными стайками, включающими и самцов и самок, в последней декаде мая. Раздельного прибытия разных полов у этих куликов мы не отмечали [Heldt, 1966]. Самый поздний прилет чернозобиков наблюдали в 1972 г. на восточном берегу Колючинской губы, когда они появились лишь 31 мая, позднее большинства других куликов. В первые дни после прилета стайки чернозобиков кочуют по немногочисленным еще проталинам в поисках корма. Через несколько дней под влиянием все возрастающей агрессивности между членами стаек последние распадаются и чернозобики распределяются по гнездовой территории. При этом агрессивность возрастает не только у самцов, но и у самок. Часть чернозобиков распределялась по гнездовым участкам уже парами. Возможно, это были ранее гнездившиеся здесь кулики, так как у этого вида пары нередко сохраняются в течение ряда лет и эксплуатируют одну территорию [Soikkeli, 1967, 1970]. Однако довольно большой процент самцов приобретает подруг лишь после распределения по участкам. Размеры охраняемых индивидуальных участков у чернозобиков, по наблюдениям близ Колючинской губы и в Чаунской низменности, составляют около 1 га. Эти размеры были примерно одинаковы в разные годы наблюдений. Подобные величины для индивидуальных территорий чернозобиков были отмечены при наблюдениях на западе Аляски [Holmes, 1970].

Брачные игры у чернозобиков начинаются после их распределения по гнездовой территории, дней через шесть–восемь после прилета, хотя некоторые элементы ухаживания наблюдаются в стаях сразу после прилета. В это время еще до 90% территории может быть скрыто под снегом. Из-под снега торчат лишь немногочисленные бугорки, которые используются самцами в качестве наблюдательных пунктов. В разгар токования интенсивность брачных игр самцов очень высока. Воздушные демонстрации могут продолжаться по 20 часов в сутки и более. Наиболее распространены патрульные полеты над территорией со звонкой песней, которую приближенно можно передать бесконечно повторяющимися слогами «трю-трю-трю». Не менее важное место занимают погони, в которых часто участвуют целые группы птиц с соседних участков и даже самки. В отличие от большинства других песочников самки чернозобиков могут также издавать обычный песенный позыв [Holmes, 1970], это звонкая трель, издаваемая чернозобиками при взлете и посадке и реже на земле,

звучавшая как «тиир...» Похожая, только более резкая, трель часто слышна при погоне.

Чернозобики весьма неприхотливы в выборе мест гнездования. В исследованных районах гнезда этих куликов находили как в сухой лишайниковой тундре на вершинах отлогих холмов, так и в заболоченной полигональной тундре. Непременным условием

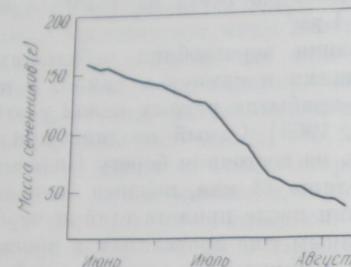


Рис. 25. Изменение веса левых семенников у самцов чернозобиков и течение летнего сезона

Приведены осредненные результаты взвешиваний за 1972—1980 гг.

гнездования этого вида является лишь наличие водоемов поблизости.

Найденные нами гнезда чернозобиков ( $n=89$ ) представляли собой довольно глубокие ямки, чаще всего на вершинах кочек, закрытые растущей по краям гнезда травой. Выстилка в гнездах обильна и включает сухие листики ивы и берескета, лишайники и обломки осоки. Подстилочный материал в гнездах появляется еще до начала яйцекладки. В дальнейшем выстилка если и пополняется, то незначительно. Мощность подстилочного слоя в гнездах чернозобиков может достигать пяти сантиметров.

Откладки первых яиц в гнезда, еще лишенные выстилки [Heldt, 1966] мы не замечали. Размеры яиц чернозобиков ( $n=91$ ):  $34,8-38,4 \times 24,5-26,5$ , в среднем  $35,6 \times 24,7$  мм. Масса ненасижденных яиц ( $n=56$ ):  $10,1-13,4$ , в среднем  $11,8$  г.

Откладка первых трех яиц, по наблюдениям за девятым гнездами, происходила с интервалом в одни сутки. В трех из этих гнезд последние яйца были отложены через сутки, в пяти через двое суток и в одном через трое суток. Все яйца откладывались до полудня. Откладка яиц чернозобиками в зависимости от характера весны приурочена к первой или второй декаде июня. Надо заметить, что в годы с нормальным ходом весны откладка яиц, а вследствие этого и остальные этапы гнездовой жизни у этих куликов довольно синхронны; картину нарушают лишь повторные кладки, частые у чернозобиков. В норме разные особи начинают яйцекладку с разрывом в три-четыре дня.

На рис. 25 изображена кривая сезонного изменения размеров семенников у самцов чернозобиков в среднем за все годы работы.

В инкубации яиц у чернозобиков принимают участие оба партнера; и у самцов и у самок одинаково хорошо развиты наследные пятна (рис. 26). Свободная от насиживания птица в начале инкубации чаще кормится в пределах видимости гнезда, на своем участке. Она подает сигнал в случае опасности. При появлении

песца большая часть чернозобиков покидает гнезда заранее. Реакция наседки на приближение человека очень изменчива: птица может активно отводить, вспорхнув из-под ног, или же, покинув гнездо, заблаговременно ничем не выдавать беспокойства. Это особенно характерно для первого этапа инкубации, когда самцы еще совмещают насиживание с демонстрациями. В дальнейшем чернозобики чаще улетают кормиться на ничейные территории и у гнезда обычно бывает видно только одну птицу. У одного из гнезд на косе Беляка в 1973 г., несмотря на тщательные наблюдения, не удалось заметить самку. Возможно, она покинула гнездо или погибла. Имеются сведения о том, что в таких случаях все заботы на себя принимает оставшийся партнер [Norton, 1972] и (по крайней мере в нашем случае) успешно с ними справляется.

По нашим наблюдениям за девятым гнездами, трещины на скорлупе яиц появляются на 19–20-й день после окончания кладки. С этих пор до вылупления птенцов проходит еще два дня. Птенцы в каждом гнезде выводятся дружно, обычно в течение нескольких часов, и после этого еще около полусуток остаются в гнезде. Масса птенцов, не покинувших гнездо ( $n=16$ ), составляла  $6,5-7,5$  г. Уже через несколько часов после появления на свет птенцы способны принимать пищу [Holmes, 1966а].

Рис. 26. Чернозобик на гнезде. Побережье Колючинской губы, июль 1974 г.



Приходилось видеть, как только что обсохшие пуховички, сидя в гнезде, пытались склевывать комаров, и иногда успешно.

После оставления гнезда семьи чернозобиков переселяются на влажные травянистые участки по берегам болот и озер. В первые дни около выводков обычно держатся оба партнера, но самки вскоре покидают птенцов и откочевывают к морю. Самцы оберегают птенцов до трехнедельного возраста, когда те приобретают способность к полету [Holmes, 1966b]. Часть самцов, однако, не расстается с молодыми и более длительный срок.

Стайки чернозобиков, включающие освободившихся от родительских обязанностей самок и немногочисленных самцов, вероятно, потерявших свои гнезда, появляются в прибрежных тундрах к первой декаде июля. Скопления кочующих куликов обычно держатся по илистым берегам лагун и приморских озер, но иногда встречаются и на галечниковых морских берегах. Впоследствии эти стаи пополняются покинувшими взмужавших птенцов самцами. Стai все более укрупняются, позднее в них частично вливается и молодые кулики. Птенцы сначала держатся на гнездовой территории в семейных группах и лишь в августе выходят на побережье, здесь они соединяются в небольшие стайки, которые вскоре вливаются в задержавшиеся стаи взрослых птиц или откочевывают самостоятельно. Изредка в группе молодых чернозобиков встречаются взрослые самцы, возможно, не покинувшие свои выводки. Пролетные стаи чернозобиков мы встречали на востоке Чаунского полуострова до второй половины сентября. В Чаунской низменности чернозобики откочевывают в разные годы в конце августа — первой декаде сентября.

Рацион чернозобиков более разнообразен, чем у других песочников в районах работы. В питании этих куликов почти в равной степени представлены как сухопутные, так и водные беспозвоночные. Растительные корма, видимо, поедаются лишь случайно. Средняя масса самцов по 86 взвешиваниям равна 49,5, самок ( $n=45$ ) — 53,8 г. Достоверных отличий массы взрослых птиц от молодых в период осенних миграций не обнаружено.

#### Берингийский песочник *Calidris ptilocnemis* Coues.

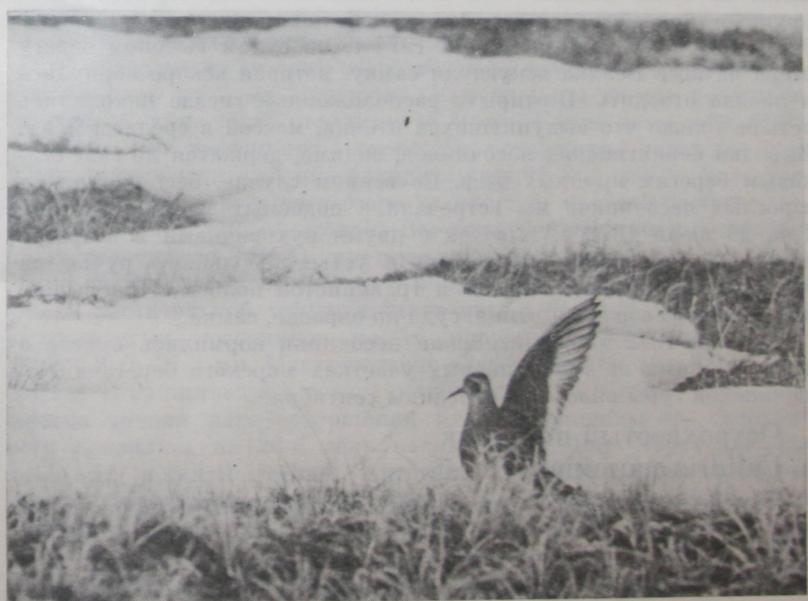
На Чукотском полуострове берингийские песочники населяют северо-восточную его часть на запад до Колючинской губы. Местами их гнездования являются прилегающие к морю сухие равнинные или холмистые тундры. Кое-где вблизи Колючинской губы эти кулики не представляли редкости, но в связи со спорадическим распространением и скрытым поведением в гнездовой период обнаружить их гнезда было довольно трудно.

Весенний прилет берингийских песочников, как и многих других куликов, необходимо рассматривать в тесной связи с характером хода весны. В 1972 г. они появились на восточном берегу Колючинской губы 26 мая, одними из первых куликов.

В это время от снега была свободна лишь узкая полоса прибрежной кочкиарной тундры, и то не полностью. Сразу после появления кулики держались поодиночке на проталинах этой полосы и активно занимались демонстрациями, включавшими крутой взлет и планирование со звонкой трелью, представляющей наиболее распространенный позыв этого вида и похожей на голос чернозобика. Зачастую трель звучала и на земле. В первые три дня после их прилета видели только самцов, ведущих себя весьма оживленно. Первых самок отметили лишь 29 мая. Это может служить некоторым подтверждением мнения Л. А. Портенко [1972] о раздельных миграциях самцов и самок этого вида. После появления проталин на вершинах и склонах холмов берингийские песочники заняли там участки с сухой лишайниковой тундрой. Уже в начале июня они совершенно исчезли из береговой полосы, где держались ранее. В позднюю весну 1973 г. эти кулики появились в северной части Колючинской губы лишь 7 июня, одновременно самцы и самки.

Берингийские песочники, по крайней мере значительная часть их, занимает участки уже парами. После распределения по гнездовым территориям брачные игры становятся более интенсивными. Они включают демонстрационные полеты самцов, сопровождаемые своеобразной песней, состоящей из звонких повторяющихся

Рис. 27. «Wing-up display» у берингийского песочника. Ванкаремская низменность, июнь 1972 г.



ся фраз, вроде «у-лю, у-лю, у-лю», перемежаемых странными звуками, напоминающими кашель. Широко распространены крутые залеты и планирования со звонким позывом. Больше, чем у других песочников в описываемом районе, распространены «wing-up»-демонстрации с применением одного или обоих крыльев (рис. 27). Эти демонстрации обязательно сопровождают посадку кулика. Встречу партнера, слабое беспокойство и т. д. «Wing-up»-демонстрации присущи и самцам и самкам берингийских песочников. Характерны также парные и групповые погони, широко распространенные и у чернозобиков. Демонстрации достигают разгара ко времени откладки яиц: в 1972 и 1974 гг. приблизительно к 15 июня, а в 1973 г. к 25 июня. В это время на участке сухой лишайниковой тундры косы Беляка встречались до трех-четырех токовавших самцов одновременно. Их гнездовые территории в этом месте составляли, вероятно, около 2,0 га.

25 июня 1973 г. на косе Беляка мы наблюдали самку берингийского песочника, зашмавшуюся благоустройством гнезда. Найденное гнездышко помещалось в лишайниковом покрове совершенно открыто. Оно было уже готово, содержало обильную выстилку из веточек лишайников с небольшой примесью листьев осоки и ивы, но было еще без яиц. Через несколько дней гнездо этого вида было найдено в узкой длинной бороздке среди щебнисто-лишайниковой тундры близ основания косы Беляка. Гнездо содержало четыре яйца со средними размерами  $37,2 \times 25,8$  мм, средней массой 14,7 г [Кречмар и др., 1978]. Яйца были насыжены не более недели. Фон яиц очень светлый, коричневатый, крупные ярко очерченные пятна кофейного цвета были более густы к тупому концу. 9 июня 1974 г. на сухом высоком берегу озера на косе Беляка вспугнули самку, которая вскоре вернулась и начала отводить. В открыто расположеннем гнезде находились четыре только что вылупившихся птенца, массой в среднем 9,3 г. Выводки берингийских песочников, видимо, держатся по галечниковым берегам крупных озер. Во всяком случае, беспокоящихся взрослых песочников мы встречали в подобных местообитаниях. Так, 26 июля 1972 г. выводок с двумя пуховичками в возрасте не более 4–5 дней был найден в устье небольшого ручья на границе галечникового берега и травянистой полосы. При выводке держалась взрослая птица, судя по окраске, самка.

Осенью 1972 г. берингийские песочники кормились вместе с чернозобиками на галечниковых участках морского берега и Колючинской губы вплоть до середины сентября.

#### Острохвостый песочник *Calidris acuminata* Horsf.

Отмечено несколько достоверных залетов этих куликов в северной части Чукотского полуострова. Л. А. Портенко [1972] осенью 1933 г. добыл двух молодых самок в окрестностях Уэлена. В 1970 г. А. А. Кицинский нашел мертвого острохвостого песочника у мыса Шмидта.

Молодой самец этого вида был добыт нами из пролетной стаи чернозобиков 7 сентября 1973 г. на илистой отмели прибрежного озера близ устья р. Ионивэм, в южной части Колючинской губы. 28 июня 1974 г. одиничный острохвостый песочник кормился в стайке *Calidris ptiloscopus* на берегу ручья на косе Беляка.

В Чаунской низменности эти кулики до последнего времени не наблюдались. 22 июня 1980 г. в среднем течении р. Лелювеем в южной части Чаунской низменности были отмечены токующие острохвости. На следующий день при детальном обследовании этих участков тундр удалось установить, что в отдельных участках плотность демонстрирующих острохвостых песочников (рекламные, парные и групповые полеты) достигала 10–15 птиц на 1 км<sup>2</sup>. 24 июня неподалеку от берега реки было найдено гнездо с кладкой из четырех яиц. Гнездо было устроено на широкой моховой кочке среди редкого невысокого ивняка. Насиживающая самка подпустила вилотную.

В обследованных районах приколымских тундр острохвостые песочники являлись редким, но постоянно гнездящимся видом.

В 1978 г. первые особи этого вида были отмечены 2 июня. Это были самцы, исполнявшие в мохово-травянистой тундре свои рекламные полеты. Самок острохвостов в этом году удалось заметить лишь 10 июня. Гнездо острохвостого песочника в этом году было найдено 27 июня. Гнездо было устроено на моховой подушке среди зарослей низкой карликовой берески у края заболоченной депрессии, окружающей булгуниях. Самка вылетела из-под ног и билась неподалеку с глухим хриплым писком.

В 1979 г. острохвосты были так же редки. В разгар брачных игр в середине июня один острохвостый песочник встречался приблизительно на 5 км маршрута. В найденном гнезде последнее, четвертое, яйцо было отложено 18 июня. Самка вела себя очень скрытно, при постоянных длительных посещениях лишь два раза удалось заметить, как она покидала гнездо. Это гнездо было устроено на берегу большого озера на плоском моховом участке, покрытом густой низкой осокой. Все осмотренные гнезда острохвостых песочников ( $n=4$ ) представляли собой круглые глубокие ямки диаметром около 120 мм с мощной выстилкой, состоявшей из смеси растительной трухи, листьев ивы и берески. Размеры яиц острохвостых песочников по 16 промерам составляют:  $37,5 - 42,2 \times 26,0 - 27,3$  мм. Масса недавно снесенных яиц ( $n=8$ ) – 12,3–14,1 г. В единственном гнезде острохвоста, для которого была известна точная дата завершения кладки, трещины на скорлупе яиц появились на 20-й день насиживания. Еще через два дня выводок покинул гнездо. Актографы, установленные у этого гнезда, указывают на весьма своеобразный режим насиживания. Общее время обогрева кладки составляло в первые три дня после завершения кладки всего около 15 ч в сутки, меньше 63%. В последующие дни обогрев стабилизировался и достиг нормальных для дутышей и турухтанов значений (88,5% времени суток). Однако на протяжении всего инкубационного периода сохраня-

лось необычайно высокое для куликов количество перерывов в насиживании — от 50 до 75 в течение суток. Эти гнездовые отлучки начинались около 3 часов, продолжались до 23—24 часов и были весьма кратковременны. Является ли такое поведение индивидуальной особенностью конкретной самки, или оно в какой-то мере отражает специфические черты вида, судить пока не представляется возможным.

### Дутыши *Calidris melanotos* Vieil.

Благодаря работам многих зоологов, среди которых необходимо выделить несколько [Nelson, 1884; Buturlin, 1907; Pitelka, 1959; Portenko, 1968; Кишинский, 1974; Флинт, Томкович, 1978], выявлены многие особенности динамики численности, гнездовой экологии и поведения этих куликов на различных этапах их жизни. Дутыши населяют увлажненные участки равнинных травянистых тундр повсюду в местах наших исследований. Однако их численность и распределение на гнездовой территории подвержены сильным колебаниям из года в год. За три года наблюдений вблизи Колючинской губы характер весеннего пролета и прилета этих куликов значительно изменился. В 1972 г. пролетные смешанные стайки дутышей появились на восточном берегу Колючинской губы 26 мая. Дутыши кормились на редких еще проталинах в прибрежной полосе совместно с другими куликами (берингийскими песочниками, бурокрылыми ржанками) у берегов талых луж. В желудках четырех добывших в этот период дутышей найдены остатки взрослых Coleoptera, Arachnida и семена растений. Эти стайки, останавливающиеся на кратковременный отдых, постоянно заменялись новыми, а первые местные кулики были отмечены нами лишь 8 июня 1972 г.

Картина весеннего пролета дутышей в 1973 г. напоминала предыдущий год: первыми 29 мая были отмечены на косе Беляка пролетные стайки от 15 до 50 особей и более. Существенное различие заключалось в том, что в этом году самцы и самки дутышей прилетали на места гнездования раздельно. В первые два дня были замечены лишь многочисленные стайки самцов; самки появились начиная с 31 мая. В этом году была снежная зима, и ко времени прилета дутышей проталины появились лишь в узкой полосе прибрежной тундры у выбросов плавника, на редких возвышенностях и галечниковых пляжах, т. е. там, где постоянные ветры сдували большую часть снега. Дутыши во время отдыха кормились часто вместе с камнешарками у берегов талых лужиц и даже у полосы плавника, склевывая довольно обильных там мух и пауков. Дутыши местной популяции появились в этом году лишь через 1,5 недели после начала пролета этих куликов.

В 1974 г. из-за очень малоснежной зимы и раннего снеготаяния тундра к началу появления дутышей (20 мая) имела уже многочисленные проталины, причем не только в местах ветровых сдузов, но и во влажной мохово-осоковой тундре. В этих-то ме-

стах исключительно и держались дутыши. Их стайки перелетали от проталины к проталине в поисках личинок *Prionocera* (*Tipulidae*), составляющих излюбленный корм этих куликов [Кишинский, 1973а]. Этих личинок содержалось в моховой дернине довольно много: в квадрате со стороной 20 см обнаруживали в конце мая до 12 этих личинок. В первые дни после прилета стайки дутышей состояли из одних самцов, между которыми в отличие от предыдущих лет были часты агрессивные столкновения. Первые самки были замечены лишь 26 мая, причем они держались на отшибе от стаек самцов и были очень молчаливы. Пролетных стай самок, как в предыдущем году, мы не наблюдали.

Одной из характерных особенностей дутышей являются резкие колебания численности и соотношения полов в их популяциях в различные годы, а также миграции гнездящихся популяций по гнездовой территории в различные годы [Pitelka, 1959; Holmes, 1966b; Pitelka et al., 1974]. Возможно, подобные особенности являются для этого вида нормальным явлением [Кишинский, 1974] и должны рассматриваться как один из механизмов приспособления к обитанию в суровых условиях севера. Так, в 1973 г. на косе Беляка в 20-х числах июня, в разгар токования самцов, дутыши были самыми заметными и активными из куликов. Численность занятых демонстрациями самцов достигала, пожалуй, 15—20 самцов на 1 км<sup>2</sup>. Численность самок ввиду их скрытности сколько-нибудь точно определить не удалось, но приближенно она была в полтора-два раза ниже. Во всяком случае, гнездовая плотность дутышей в этом году не превышала одного гнезда на 2 км<sup>2</sup>. В 1974 г. демонстрации дутышей в этих же местах были очень редки и впоследствии не было найдено ни одного гнезда. В Чаунской низменности в 1975 г. плотность демонстрирующих самцов в приморских тундрах не превышала трех-пяти куликов на 1 км<sup>2</sup>. Гнезда дутышей были там единичны, в то время как в зоне пойменных кустарников гнездовая плотность этих куликов достигала десяти гнезд на 1 км<sup>2</sup>. В следующем году распределение и численность дутышей в дельте Чаун-Палываама были примерно такими же, а в 1977 г. и 1980 г. эти кулики по-виду были единичны.

В приколымских тундрах весной 1978 г. дутыши были самыми массовыми куликами. По учетам в разгар брачных игр с 28 мая по 5 июня в среднем приходилось от одного до трех самцов на 1 га. Плотность их гнездования составляла около пяти, а в заболоченной тундре достигала десяти гнезд на 1 км<sup>2</sup>. На следующий год было заметно меньше дутышей как во время весенных демонстраций, так и на гнездование; плотность их гнездования составляла около одного-двух гнезд на 1 км<sup>2</sup>.

Самки дутышей в период насиживания редко попадаются на глаза благодаря своей скрытности и покровительственной окраске, и найти гнезда дутышей бывает нелегко. Осмотренные гнезда этих куликов (n=49) помещались подобно гнездам чернозобиков на вершинах кочек или у края валыша полигона, но всегда в ув-

лажненных участках тундры. Как и у чернозобиков, гнезда за-крыты растущей по краям травой и содержат обильную гнездовую выстилку из растительной трясины и листиков ивы. Размеры яиц дутышей ( $n=87$ ):  $34,6-40,0 \times 25,6-27,5$  мм, в среднем  $37,6 \times 26,6$  мм. Масса непасиженных и слабо насиженных яиц дутышей ( $n=28$ ) колебалась от 12,8 до 14,6 г.

Державшихся у гнезд самцов [Гладков, 1958; Кречмар, 1966] замечено не было, даже в начале периода инкубации. Стайки освободившихся от обязанностей самцов по 6–12 особей появляются к началу июля. Однако многие одиночные самцы держатся на гнездовых территориях еще длительное время после этого. Они, вероятно, служат резервом для возобновления кладок в случае гибели первых. Основная часть самцов дутышей покидает места гнездования во второй половине июля. До отлета они кормятся, часто в обществе других куликов, на илистых котловинах озер, пересыхающих во второй половине лета. В таких стаях мы часто наблюдали агрессивные реакции самцов по отношению друг к другу и к куликам других видов, что, вероятно, является остаточным проявлением гнездового территориального поведения [Hamilton, 1959; Кишинский, 1974].

Для дутышей характерно относительно большое число гнездовых отлучек (обычно от 10 до 18) и низкий уровень интенсивно-

сти насиживания, около 87% времени суток в середине срока инкубации (рис. 28). Откладка яиц, по наблюдениям у четырех гнезд этого вида, происходит с интервалом около суток. В одном из гнезд последнее яйцо было отложено через 40–45 ч после предыдущего. Со времени завершения кладки до появления трещин на скорлупе яиц проходит 18–20 дней. Появление на свет всех птенцов в гнездах дутышей занимает обычно менее полусуток. Выходки после оставления гнезд держатся в заросших осокой заболоченных низинах. При приближении человека самки вылетают навстречу и после приземления бегают вокруг, пригнувшись к земле и взъерошив перья на пояснице. Летные молодые дутушки появляются обычно в первой декаде августа; на крыло они поднимаются примерно в трехнедельном возрасте. Самки покидают молодых незадолго до того, как те научут летать. Во время осенних кочевок самки держатся на кормовых участках совместно с молодыми дутышами, но уже не проявляют беспокойства. Самые поздние встречи дутышей в местах гнездования отмечали в середине сентября, однако подавляющее большинство этих куликов откочевывают в 20-х числах августа. В отличие от других песочников дутушки в период осенних миграций никогда не появлялись на приморских илистых отмелях, излюбленными местами их кормежки были берега тундровых озер и участки обнажившегося dna этих водоемов.

Прилетая на места гнездования, дутушки имеют высокую упитанность. Масса самцов (31 взвешивание) колеблется от 85,0 до 112,5 в среднем 96,8 г. Масса самок ( $n=12$ ): 50,2–67,0, в среднем – 55,5 г.

#### Исландский песочник *Calidris canutus* L.

До недавнего времени исландских песочников не отмечали на гнездовые в пределах Чукотского полуострова. В сводке Л. А. Портенко [1972] эти кулики характеризуются как крайне редкие на пролете. В 1972 г. мы этих куликов близ Колючинской губы не отмечали. В 1973 г. на косе Беляка исландские песочники в малом количестве держались на протяжении всего лета, но признаков гнездования не обнаружено, в то же время в холмистой тундре южных частей Колючинской губы эти кулики, по свидетельству О. Б. Луцюка и Е. В. Сычева [1974], вероятно, гнездились, так как пара была добыта ими «на гнездовом участке».

В 1974 г. на косе Беляка небольшие стайки, до 11 особей, исландских песочников мы отмечали на прибрежных проталинах с 26 мая. Кулики кормились на проталинах у края снеговой полосы, предпочитая глинистые участки, почти лишенные растительности. Начиная с 14 июня мы неоднократно наблюдали песенно-полетные демонстрации, а 27 июля нашли гнездо с двумя наклюнутыми яйцами [Кондратьев, 1977а]. Эта очень поздняя кладка была, вероятно, повторной, так как, принимая период инкубации исландского песочника за 23 дня [Nettleship, 1968], можно полагать, что она была окончена 4–5 июля. Тем не менее такие же,

Рис. 28. Самка дутыша на гнезде. Побережье Колючинской губы, июль 1973 г.



и даже еще более поздние кладки, мы отмечали и у других куликов.

В 1974 г. В. Е. Флинт и А. А. Кишинский установили гнездование исландских песочников в горной тундре на юго-восточных берегах Колючинской губы (личное сообщение).

В Чаунской низменности зафиксирована лишь одна встреча этого кулика. Одиночный исландский песочник был добит 27 августа 1977 г. на илистом берегу тундрового озера. Кулик кормился в стае чернозобиков.

#### Перепончатопалый песочник

*Calidris mauri* Cab.

На севере Чукотского полуострова близ Колючинской губы перепончатопалые песочники гнездятся в полосе тундр, прилегающих к морю, на южном побережье губы эти кулики не встречены.

Небольшие стайки перепончатопалых песочников появляются на местах гнездования с образованием проталин в приморских тундрах. Уже в первые дни после прилета между членами стаек часты агрессивные столкновения. Агрессивность самцов нарастает день ото дня и приводит к распространению их по гнездовой территории [Holmes, 1973]. В 1973 г. прилет этих куликов отмечен лишь 17 июня, а на следующий год — 27 мая. В этот день в одной из прибывших стаек добыли самку *C. mauri*, что согласуется с предположением Холмса [Holmes, 1972] о прибытии их на места гнездования в смешанных стаях. Когда стайки распадаются, самцы занимают гнездовые участки и приступают к демонстрациям. Распределение гнездящихся *C. mauri* по гнездовым участкам происходит, видимо, в течение 8–15 дней после прилета. Так, в 1973 г. начало массового токования самцов отмечено 26 июня, а в 1974 г. — с 12 июня. Мы не будем останавливаться на описании брачных демонстраций у перепончатопалых песочников, великолепно описанных [Holmes, 1973] по многолетним наблюдениям на Аляске. Отметим лишь, что каждый самец этих куликов имеет свою строго охраняемую территорию, площадь которой в районе исследований составляла около 1 га. Эту территорию самцы ревностно охраняют, на нее они привлекают самок для спаривания [Holmes, 1971].

Перепончатопалые песочники селились на мозаично расположенных участках сухой мелкокочкарной тундры. В связи с этим при общей незначительной численности плотность их гнездования в излюбленных местах достигала 0,5 пары на 1 га. Суммарную численность гнезд этих куликов на косе Беляка в 1973 г. ориентировочно можно оценить в три десятка. На следующий год при неизменных размерах гнездовых участков численность перепончатопалых песочников увеличилась не менее, чем в два раза.

Излюбленными местами гнездования этих куликов в районе исследований являются пятна сухой мелкокочкарниковой тундры,

однако при значительном увеличении их численности в 1974 г. перепончатопалые песочники заселили также увлажненные осоково-пушицевые кочки и низкие мохово-осоковые берега озер с редкими кустиками ивы. Гнезда *C. mauri* представляли собой глубокие ямки на низких широких кочках под прикрытием травы или кустика ивы. Средний диаметр гнездовых ямок по 20 измерениям составлял 76 мм. В гнездах присутствовала обильная выстилка, состоящая из сухих листиков ивы с примесью лишайников и травинок. Размеры яиц перепончатопалых песочников ( $n=77$ ):  $28,9-33,7 \times 29,7-22,2$ , в среднем  $31,0 \times 21,2$  мм. Масса ненасижденных яиц ( $n=28$ ):  $6,5-7,9$  г, в среднем 6,9 г. Фон яиц желтовато-рыжий с разбросанными по нему размытыми красно-коричневыми мазками, иногда сливающимися к тупому концу.

В 1973 г. совершенно свежая кладка *C. mauri* была найдена 30 июня. На следующий год яйцекладка у этих куликов началась около 14 июня. Яйца откладываются в различное время суток с интервалом примерно в 24 ч. В инкубации принимают участие оба пола (рис. 29), но роль самца, видимо, больше, а у некоторых гнезд мы отмечали самок лишь в первые дни инкубации [Кондратьев, 1974б]. В период инкубации перепончатопалые песочники кормятся на берегах озер в пределах своего участка или же летают кормиться на общественные кормовые водоемы в прибрежной полосе. Особенно часто кормежка на общих водоемах

Рис. 29. Перепончатопалый песочник. Коса Беляка, июль 1973 г.



имела место в 1974 г., когда, вероятно, в связи с высокой численностью часть перепончатопалых песочников вынуждена была гнездиться на участках с бедной кормовой базой.

Около гнезд перепончатопалые песочники, как правило, очень доверчивы. Их поведение и формы отведения от гнезда в такой же степени зависят от стадии репродуктивного цикла [Brown, 1962], как и от индивидуальности птицы.

Трещины на скорлупе яиц появляются у *C. mauri* на 18–19-й день инкубации, как и у большинства других песочников. Еще от полутора до двух суток проходит до вылупления птенцов. В отдельно взятом гнезде птенцы вылупляются в течение суток. Масса пуховичков, не покинувших гнездо, по результатам шести взвешиваний колеблется от 4,6 до 5,2 г, что хорошо согласуется с сообщениями А. П. Кузякина [1959] и Рихарда Холмса [Holmes, 1972]. У птенцов, покинувших гнездо, мы отмечали одних самцов, но по наблюдениям на Аляске, самки тоже могут сопровождать птенцов [Holmes, 1972].

Выводки перепончатопалых песочников держались на влажных травянистых понижениях в тундре или низких берегах тундровых озер. В конце июля небольшие стайки взрослых самцов *C. mauri* появляются на берегах прибрежных илистых озер. Несомненно, это птицы, освободившиеся к тому времени от родительских обязанностей. Это доказывается тем, что к этому времени уже не встречаются взрослые птицы у выводков, а птенцы начинают подлетывать. Способность к полету молодые *C. mauri* приобретают в возрасте 18–21 дней [Holmes, 1972].

Взрослые самцы исчезли из мест гнездования в 1974 г. к 5 августа. Им на смену появились на илистых отмелях молодые перепончатопалые песочники, которые улетели в 20-х числах августа. В четырех просмотренных желудках взрослых перепончатопалых песочников были найдены мелкие личинки хирономид и немногочисленные гастролиты.

#### Песчанка *Calidris alba* Pall.

Одиночный самец песчанки был добыт 22 мая 1974 г. из стайки душистой на проталине мохово-травянистой тундры близ восточного побережья Колючинской губы. Еще одна пара песчанок держалась здесь в прибрежной полосе сухой травянистой тундры до первой половины июня.

В Чаунской низменности эти кулики до сих пор не встречены. В Халерчинской тундре в низовьях Колымы в 1978 г. песчанок также не было обнаружено. Однако на том же месте в 1979 г. с 5 до 10 июня по высоким песчаным берегам р. Ванхоттенвеем с куртинами дриады и шикши и кустиками редких злаков мы отмечали ежедневно от 1–2 до 10–15 куликов этого вида. Песчанки держались как поодиночке, так и в стайках краснозобиков. У добытой 6 июня самки фолликулы были развиты весьма слабо. Желудок был полон жужелиц. В последующие дни песчанки исчезли.

#### Грязовик *Limicola falcinellus* Pont.

Распространение, а тем более биология грязовика до сих пор изучены слабо. Вероятно, в приколымской тундре единично грязовики гнездятся широко, но везде очень редки [Спангенберг, 1960; Воробьев, 1963].

В тундрах междуречья Колымы и Коньковой токующие грязовики впервые были встречены 18 июня 1978 г. Два самца летали над заболоченной травянистой депрессией, в центре которой возвышался булгунник. Кулички держались в воздухе на мелко трепетавших крыльях и непрерывно издавали звонкую щебечущую трель, которую приближенно можно передать как повторяющееся «три-три-три...». Всего в течение лета было замечено семь куликов этого вида. Песенные полеты самцов продолжались до первых чисел июля. Добытый 22 июня самец имел высокую упитанность и весил 38,5 г. Наседного пятна не было.

В 1979 г. рекламный полет грязовика впервые наблюдали 16 июня. Высота полета от 5 до 10–15 м. Самец облетает участок диаметром около 150 м. Крылья кулика горизонтальны или даже слегка опущены, прямые, шея не втянута. Быстрое трепетание крыльев в течение 3–4 с сменяется столь же коротким планированием. Клюв направлен вперед. Трель обычно звучит только при планировании. В этот момент крылья слегка приподнимаются над телом. Весь полет продолжается от 1,5 до 3 мин. Песня

Рис. 30. Гнездо грязовика. Приколымская тундра, июль 1979 г.



звучит до шести раз в течение полета. Иногда демонстрируется укороченный вариант полета: подъем, трель и планирование. Отложенное планирование может сменяться резким пикированием к земле на согнутых в плечевом суставе крыльях. Изредка трель слышна и на земле. В этом году в радиусе около 10 км вокруг базы держались пять-шесть пар грязовиков.

Гнездо с кладкой из четырех яиц было найдено 2 июля. Насиживавший кулик вылетел метра за три, пролетел с взъерошенным оперением метров десять и потом бился с писком в траве. Отводил от гнезда он метров за сто, перелетая с писком перед ногами человека. При обмерах и описании гнезда кулик некоторое время неподвижно висел с трелью в воздухе метрах в трех над головой, мелко трепеща крыльшками.

Гнездо было расположено в мохово-осоковой депрессии у берега озера, гнездовая ямка была вырыта на низкой кочке у основания небольшого кустика ивы. Диаметр ее 100 мм, глубина 47 мм. Выстилка довольно скучна: 25 листиков ивы и несколько обломков осоки. Дно сырое. Гнездо слегка прикрыто сверху растущей по краям осокой. Размеры яиц: 31,5×22,8 мм; 31,5×23,0 мм; 31,0×22,5 мм; 31,0×23,0 мм. Масса от 7,0 до 7,2 г. Яйца имели желтовато-охристый фон и частые очень мелкие красные пестрины (рис. 30). Обликом напоминали яйца перепончатого песочника. Около гнезда был установлен актограф, однако через два дня гнездо оказалось покинутым, в гнезде находилось одно раздавленное и одно целое яйцо. Выяснилось, что кладка была отложена не раньше, чем за два-три дня до находки гнезда. Причины гибели гнезда неясны.

#### *Bekas Gallinago gallinago L.*

О находках бекасов в приморских тундрах Банкарской низменности уже сообщалось [Кондратьев, 1977а].

В Чаунской низменности бекасы гнездятся в полосе кустарниковой поросли, окружающей берега стариц и пойменных озер.

В 1975 г. мы слышали их токование с 3 июня. Через 3–4 дня интенсивность демонстраций резко возросла. Общая численность бекасов в связи с их спорадичным распространением была ничтожна, хотя в некоторых участках поймы Чаун-Паляваам можно было видеть одновременно до четырех токующих самцов. Рекламные полеты самцов можно наблюдать вплоть до начала июля, когда самки, видимо, давно насиживали яйца. К сожалению, гнезд бекасов нам обнаружить не удалось, несмотря на тщательные поиски; лишь 25 июля на заболоченном берегу озерца в пойме р. Пучевеем обнаружили выводок начинающих летать птенцов в сопровождении самки.

В последующие годы наблюдений в Чаунской низменности бекасы также единично гнездились, однако гнездо нам удалось найти лишь однажды. Гнездо с кладкой из четырех яиц было обнаружено 7 июля 1977 г. в пойменных кустарниках среднего течения Пучевеем. Гнездо было устроено на небольшой кочке среди

высокой и довольно густой осоки у берега заболоченного озерца. Насиживавший кулик взлетел почти из-под ног.

В приколымских тундрах бекасы были многочисленны в пойменных кустарниках Стадухинской протоки и р. Коньковой. Единичные бекасы гнездились и в типичной кочкарниковой тундре по увлажненным берегам тундровых рек и ручьев. В 1978 г. первое «блеяние» бекаса было услышано 27, а в 1979 г. уже 19 мая. К концу мая – началу июня рекламные полеты самцов становятся наиболее интенсивными. В кустарниках Стадухинской протоки в это время одновременно можно было заметить до семи токующих самцов. Несколько раз были замечены парные полеты самцов, кулики при этом производили все эволюции совершенно синхронно.

За время работы в низовьях Колымы было найдено три гнезда бекасов, все в 1978 г. Первое гнездо было найдено на довольно сухом мелкокочкарниковом участке тундры на берегу речки Ванхоттенвеем. Гнездо было устроено среди густой осоки и плотно закрыто сверху растущей травой. Судя по развитию эмбрионов, яйца были насижены не больше двух-трех дней. Еще два гнезда с кладками примерно недельной насиженности были найдены 25 июня в довольно густом высокоствольном ивняке на берегу большого озера у Стадухинской протоки. Оба гнезда были устроены на вершинах широких мощных кочек, поросших густой осокой.

Гнездовые ямки, имевшие диаметр около 120 мм, были довольно глубоки, до 75 мм, и выстланы слоем растительной трухи и сухих листьев ивняка толщиной 45 мм. Размеры яиц бекасов по 16 промерам: 37,8–38,9×26,5–27,8 мм. Масса слабо насиженных яиц ( $n=12$ ) варьирует от 13,5 до 14,5 г.

Визуальные наблюдения и телеметрические записи режимов насиживания у двух гнезд бекасов показывают, что обогревала кладку всего одна птица. Вылупление птенцов в одном из найденных гнезд началось, видимо, на 18–19-й день насиживания, 4 июня. От появления трещин на скролупе до того момента, когда выводок покинул гнездо, прошло немногим меньше двух суток. Масса новорожденных птенцов по четырем взвешиваниям колебалась от 9,6 до 10,0 г.

В Чаунской низменности осенние кочевки бекасов начинаются в начале августа или самом конце июля. В это время численность бекасов резко возрастает и колеблется в широких пределах. Самая мощная волна кочующих бекасов обычно бывает приурочена к 15–20 августа. В это время в кустарниках среднего течения р. Чаун на 1 га заболоченных низин насчитывается два-три бекаса. Стая бекасов, кочующих по тундровым илистым отмелем [Остапенко, 1973], мы здесь ни разу не наблюдали. Во время кочевок бекасы непременно держались в полосе пойменных кустарников. Осенние кочевки проходят одновременно у самцов, самок и молодых бекасов, что согласуется с наблюдениями ряда исследователей [Иванова, 1970; Рубинштейн, 1973] о том, что самцы бекасов остаются при гнездах. Так, из 17 бекасов, добытых 20

августа 1980 г., было три молодых самки массой от 83,5 до 117,5 г, восемь взрослых самок массой от 95,5 до 121,5 г и шесть взрослых самцов массой от 90,7 до 108,4 г.

В желудках бекасов наиболее обычны личинки топулид, раковины моллюсков, реже встречается хитин водных и сухопутных жуков, семена болотных растений, отолиты и чешуя колюшек и ракообразные.

### Азиатский бекас *Gallinago stenura* Bonap.

Для Чукотки была зарегистрирована до последних пор лишь одна встреча этого кулика. 29 июня 1975 г. токующий бекас был добыт в предгорьях Нейтлин. Кулик был хорошо упитан, масса 111,5 г. В желудке найден хитин жука-лици.

В приколымской тундре азиатские бекасы гнездятся в кустарниках по берегам Стадухинской протоки и впадающих в нее речек. В мае—июне 1978 и 1979 гг. каждый десятый из токующих бекасов принадлежал этому виду.

### Средний кроншнейп *Numenius phaeopus* L.

Единственная встреча этого кулика в Банкремской низменности зарегистрирована 26 июня 1973 г. [Кречмар и др., 1978] в приморских тундрах косы Беляка.

На территории Чаунской низменности можно предположить эпизодическое гнездование этого вида в южной ее части вблизи подножия отрогов гор. Одиночные особи этого вида ежегодно встречались нам в тундрах среднего и нижнего течения Чаун-Палываам. 26 июня 1976 г. у южного склона г. Нейтлин мы наблюдали брачные игры двух пар кроншнейпов на участке мочажинно-буристой тундры. 14 августа 1980 г. молодой средний кроншнейп держался вместе с двумя молодыми *L. lapponica* на берегу лагунного озерца в дельте Чаун-Пучевеем. Взрослый средний кроншнейп был добыт в июне 1971 г. на побережье Чаунской губы [Засыпкин, Степнов, 1973]. В нижнем течении Колымы северная граница гнездования средних кроншнейпов определенно доходит до устья Омолона ( $68^{\circ}$  с. ш.). Беспокоящиеся у водков кулики встречались нам здесь в июле в 1978 и 1979 гг. в разреженном лиственничнике на горе Конзабой и по краям марей у с. Колымское. В районе Халерчинской тундры признаков гнездования кроншнейпов не обнаружено, хотя встречались они довольно часто.

### Малый веретенник *Limosa lapponica* L.

Л. А. Портенко [1972] сообщает о добыче самки этого вида под Уэленом в июне 1934 г. Самка берингийского подвида малого веретенника (*L. lapponica baueri*) была добыта 30 мая 1974 г. на косе Беляка в Банкремской низменности [Кондратьев, 1977а].

В Чаунской низменности гнездование малых веретенников (подвид *L. lapponica menzbieri*) подтверждается находками пуховых птенцов [Засыпкин, Степнов, 1973], а позднее и гнезд

В 1975 г. в Чаунской низменности одиночные птицы и пары малых веретенников появились 31 мая. В этом году они были настолько редки, что до 18 августа мы встретили их не больше шести раз. Начиная с этого дня в прибрежной мелкокочкарниковой тундре и по берегам мелких озер несколько раз встречали молодых малых веретенников, державшихся в основном по двое (возможно семейные группы). Интересно, что полусъеденный молодой кулик этого вида был найден 22 августа около гнезда поганкиной совы среди леммингов. В 1976 г. в 20-х числах июня гнездование малых веретенников было установлено в полосе сравнительно сухой мелкокочкарниковой тундре в предгорьях Нейтлин. В этих участках гнездовая плотность достигала одного гнезда на 5 км<sup>2</sup>. Единичное гнездование этого вида отмечено в нижней части склонов Нейтлин также в 1977 и 1980 гг. Кроме того, в 1980 г. 23 июня найдена гнездящаяся пара веретенников в долине р. Леловеем, а еще одна пара гнездилаась в равнинной приморской тундре в дельте Чаун-Палываам.

В тундрах нижнего течения Колымы веретенники в малом числе гнездятся по сухим возвышенным берегам тундровых речек и ручьев. В 1978 г. первые малые веретенники отмечены 28 мая, а в 1979 г. 25 мая. Сразу после прилета можно слышать «песни» демонстрирующих самцов. Кулики держатся чаще всего парами, но 30 мая была замечена стайка из 16 веретенников, среди которых было лишь две ярко окрашенных птицы.

Рекламный полет самца происходит обычно на большой высоте, до 50–70 м, и сопровождается непрерывным криком, вроде хрюплого «тяку-тяку-тяку...». Индивидуальная территория сохраняется, видимо, и после начала насиживания, но интенсивность демонстраций и конфронтаций на границах территории резко снижается после первой декады июня, когда кулики приступают к инкубации. Однажды, в 20-х числах июня, самец веретенника прилетел и опустился на землю метрах в 20 от «чужого» гнезда. Свободный от насиживания самец — хозяин территории сначала не обращал на пришельца внимания и продолжал кормиться вдоль уреза воды на берегу речки, но когда чужак приблизился метра на два, стал молча преследовать, бегая за ним. При этом тело и клюв были параллельны земле, в то время как шея была вытянута и поднята вертикально вверх. Вскоре с гнезда сошла самка и тоже стала также молча нападать на непрошенного гостя. Тот взлетел, за ним последовал гнездовой самец, минуты через две хозяин вернулся из погони, исполнив перед приземлением «песню».

В предгнездовой период изредка можно наблюдать парные полеты малых веретенников. При этом самец летит чуть позади самки в странной позе: вытянутая шея приподнята, клюв направлен прямо вперед, приподнятые над телом прямые крылья часто-часто трепещут, вниз доходят до горизонтали, летит молча. Такой полет продолжается по 5–10 с.

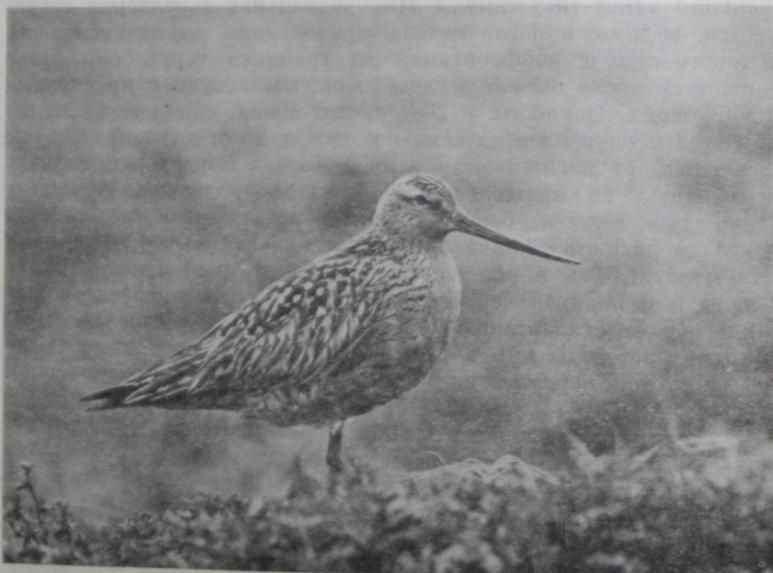
Согласно телеметрическим записям режима насиживания у одного гнезда веретенников в Чаунской низменности и визуальных наблюдений в приколымской тундре, насиживанием заняты примерно в равной степени оба члена пары.

В течение суток бывает обычно четыре смены на гнезде, так что каждый партнер насиживает дважды в сутки примерно по 6 ч за один «сеанс».

У гнезд малые веретенники очень беспокойны и крикливы. Свободный от насиживания партнер атакует не только крылатых хищников, но и четвероногих (песцов). Свободная от насиживания птица, насытившись, обычно занимает наблюдательный пункт (рис. 31) на небольшом возвышении и зорко охраняет окрестности. При приближении человека малый веретенник вылетает с криками навстречу задолго до приближения к гнезду и с криками же провожает его, перелетая перед ногами на протяжении 100–150 м. Наседка же сидит очень плотно и покидает гнездо лишь в крайнем случае.

Три осмотренных гнезда этого вида представляли собой сравнительно глубокие круглые ямки (диаметром около 130 мм при средней глубине 90 мм). Два гнезда, найденные в Чаунской низменности, были устроены в ложбинках между низкими кочками неподалеку от основания кустиков карликовой берески. Гнезда

Рис. 31. Малый веретенник на «наблюдательном посту». Чаунская низменность, июль 1976 г.



86

были обильно выстланы листиками берески вперемешку с обломками слоевиц лишайников.

Гнездо малых веретенников в приколымской тундре было сделано в лишайниковой подушке и выстлано исключительно обломками их слоевиц слоем до 4 см. Размеры яиц веретенников по 8 промерам: 52,8–57,8×35,8–37,2 мм. Яйца имели буровато-зеленый фон с довольно крупными буровато-коричневыми пестринами. 1 июля 1978 г. гнездо малых веретенников было найдено в момент появления на свет птенцов. Гнездо было устроено в 10 м от гнезда длиннохвостых поморников неподалеку от лагеря, но благодаря скрытности куликов раньше найдено не было. При вылуплении птенцов взрослые кулики стали очень агрессивны и завязалась настоящая баталия между веретенниками и поморниками. Масса новорожденных птенцов в этом гнезде была 27,5, 28,0, 28,3 и 28,4 г. В 1980 г. у веретенника, гнездившегося неподалеку от стационара в дельте Чаун-Палываам, птенцы появились между 7 и 10 июля.

В Чаунской низменности летние молодые веретенники появляются обычно к 10–15 августа. Держатся они по одному или группами по два-три кулика. Взрослые веретенники, видимо, опекают птенцов до их подъема на крыло. По наблюдениям за тремя выводками, птенцы, получив способность летать, охотно и

Рис. 32. Американский bekasovidnyi веретенник на кормежке. Дельта Чаун-Палываам, июнь 1977 г.



87

много держатся в воздухе, летая кругами над тундрой, часто в сопровождении взрослых куликов. 1 августа 1979 г. взрослый самец был добыт от летных уже птенцов, но летавших еще неуваженно. Самец имел массу 252 г, был хорошо упитан. В желудке помимо пяти шкурок личинок хирономид содержалось много семян воронники. Взрослая самка, добытая в Чаунской низменности 10 июня 1976 г., весила 301 г. В желудке была одна жужелица. Два молодых веретенника, добытых во второй половине августа 1975 г., имели массу 187 и 189 г. В желудках найдены личинки хирономид и множество мелких гастролитов.

### Американский бекасовидный веретенник *Limnodromus griseus* Gm.

В исследованных районах бекасовидные веретенники довольно-обычны на гнездовые, хотя их распределение и численность подвержены значительным колебаниям в разные годы и очень неравномерны в различных местообитаниях. Вблизи Колючинской губы эти кулики гнездились как в заболоченных кочкарниках и пятнах сухой мелкокочкарниковой тундры поблизости от заболоченных берегов озер в равнинной тундре, так и (единично) по берегам озер в холмистой тундре. В Чаунской низменности в 1975 г. мы находили гнезда веретенников в заболоченных участках приморских равнинных тундр, но в основном они гнездились в мелкокустарничковой влажной тундре по берегам пойменных озер.

В приколымских тундрах американские бекасовидные веретенники населяют главным образом заболоченные низины вблизи болотников и увлажненные берега термокарстовых озер и тундрowych речек. На места гнездования веретенники прилетают с появлением проталин в увлажненной мохово-осоковой тундре. В Банкаремской и Чаунской низменностях эти кулики сразу после прилета держались на местах будущего гнездования (рис. 32). В приколымских тундрах в последней декаде мая основная масса веретенников кормилась на аянах. Так, 29 мая 1978 г. только в одной из котловин спущенных озер насчитывалось до 40 куликов этого вида. Во всех трех географических пунктах исследований первые встречи американских бекасовидных веретенников зарегистрированы примерно в одно время, между 21 мая и 7 июня. Прилетают они небольшими группами (где часть куликов, однако, держится парами) и редко в одиночку.

Из года в год гнездовая плотность веретенников в каком-либо определенном месте может изменяться весьма существенно. Так, по наблюдениям в тундрах Чукотки, этот показатель менялся в разные годы не менее, чем пятикратно. В тундрах низовий Колымы в 1978 и 1979 гг. плотность гнездования американских бекасовидных веретенников была почти одинаковой и достигала восьми-девяти гнезд на 1 км<sup>2</sup> увлажненных тундр.

В 1973 г. на косе Беляка активизация брачных игр отмечена лишь с 20 июня, через две недели после появления первых ве-

ретенников. В следующем году в том же районе веретенники появились уже 21 мая, и с первых дней были слышны трели самцов. Однако это были кочующие кулики, стайки которых постоянно откочевывали, сменяясь новыми. В этом году веретенники на косе Беляка не гнездились вовсе.

Хотя в пору брачных игр самец показывает занятость какого-либо участка, где он занимается демонстрациями, настоящих охраняемых территорий бекасовидные веретенники не имеют [Кишинский, Флинт, 1973в]. В подходящих местах гнезда веретенников встречаются на удалении всего 2,5 м одно от другого. Случается наблюдать, как после исполнения рекламного полета самцы кормятся друг подле друга. Агрессивные реакции проявляются, лишь когда кормящиеся самцы оказываются слишком близко. В этом случае кулик, чувствующий себя хозяином территории, бросается на соперника, втянув голову в плечи и выставив как шпагу клюв. Столкновения самцов происходят не только из-за границ, но и из-за самок. Холостой самец, подлетев к кормящейся паре, немедленно подвергается нападению «хозяина».

В подобных случаях изредка можно наблюдать весьма яростные драки веретенников. Протекает столкновение так же, как у большинства других представителей подотряда. Соперники ходят один вокруг другого, подпрыгивают и бьют противника клювами и крыльями.

Самка в столкновении активного участия не принимает, но постоянно держится рядом с дуэлянтами.

Найденные гнезда американских бекасовидных веретенников (n=39) представляли собой неглубокие ямки диаметром около 150 мм.

Гнезда помещались на низких широких кочках или мокрых подушках и имели обильную выстилку из лишайников, травы и листьев ивы. Нижний слой подстилки часто бывает влажным. Гнездо может быть прикрыто растущей по его краям травой, но иногда почти совсем открыто. Размеры яиц у веретенников (n=74): 42,2–46,3×30,2–32,4, в среднем 44,4×31,6 мм, а масса ненасижденных яиц (n=18): в среднем 19,0 г.

Свежие полные кладки этих куликов мы находили допоздна: в 1973 г. на косе Беляка до 20 июня, а в 1975 г. в Чаунской низменности до 1 июля; в приколымских тундрах в 1978 г. до 18 июня, а в 1979 г. до 3 июля.

В период, предшествующий инкубации, и в первые дни насиживания веретенники зачастую беспокоятся парой. При этом один из них, видимо, самец, вылетает навстречу нарушителю с своеобразной булькающей трелью, а потом оба партнера склевывают что-то на земле, поглядывая на человека, время от времени перелетают неподалеку, однако активного отведения от гнезд мы не наблюдали. Вообще же на гнездах бекасовидные веретенники сидят плотно иногда и в первые дни насиживания; взлета-

ют из-под ног, с распущенными крыльями и хриплым писком бегут по земле, отводя от гнезда.

Откладка яиц в гнездах американских бекасовидных веретенников проходит с интервалами от 23 до 72 ч, как показывают наблюдения у шести гнезд. При этом время между откладкой первого и второго яиц минимальное; в двух случаях этот интервал занял около 48 ч, в остальных — порядка суток. Интервалы между откладкой второго и третьего и третьего и четвертого яиц были в равной степени изменчивы и составляли от одних до трех суток.

Относительно степени участия самцов и самок веретенников в насиживании до недавнего времени в литературе имелись лишь весьма скучные сведения, сводящиеся к тому, что хорошо развитые наседные пятна у этих куликов имеют оба пола [Успенский и др., 1962; Залетаев, 1962; Воробьев, 1963; 1967; Остапенко, 1973], а водят птенцов, вероятно, один самец [Воробьев, 1963; Козлова, 1962]. По наблюдениям Е. П. Спангенберга [1960], самки проводят больше времени на гнезде, но незадолго до вылупления птенцов самец окончательно сменяет самку на гнезде. Лишь в последние годы, благодаря исследованиям А. А. Кицинского и В. Е. Флинта (1973в), в эту важную сторону изучения биологии американского бекасовидного веретенника внесена определенная ясность. К выводам указанных авторов хотелось бы добавить лишь некоторые положения, основанные как на визуальных наблюдениях, так и на анализе записей режимов насиживания в семи гнездах этих куликов. Самец может принимать довольно активное участие в обогреве яиц уже с самого начала инкубации. Самки обычно насиживают еще пять-семь дней после комплектования кладок. Правда, они проводят на гнездах весьма незначительное время — 2–6 ч в разных гнездах в течение суток. Заканчивают инкубацию и водят птенцов уже одни самцы. От завершения кладки до появления трещин на скорлупе яиц проходит 19–22 дня. Масса только что обсохших пуховичков по 16 взвешиваниям колебалась от 12,0 до 14,8 г, составляя в среднем 13,8 г. Пуховые птенцы веретенников заметно менее подвижны, чем одновозрастные птенцы песочников и, вероятно, нуждаются в более частом обогреве со стороны родителей.

Выводки американских бекасовидных веретенников держатся неподалеку от мест гнездования и, видимо, не совершают больших переходов. Они кормятся в заболоченных понижениях кочкарниковой тундры, по краям депрессий, окружающих булгуньхи, или по низким берегам озер с высоким травостоем. В подходящих местах, как правило, держатся по несколько выводков веретенников вместе.

Стайки веретенников, включающие птиц обоих полов, были отмечены, начиная с первой декады июля. Вероятно, к самкам присоединяются самцы, потерявшие гнезда. Молодые веретенни-

ки начинают кочевки по илистым берегам и мелководьям прибрежных озер с середины августа. Видимо, они приобретают способность к полету примерно в месячном возрасте. На местах гнездования американские бекасовидные веретенники встречаются до середины сентября.

Масса добытых в весенне время самцов колеблется в очень широких пределах ( $n=8$ ) — от 97,0 до 133,0 г, будучи в среднем около 125 г. Масса двух вскрытых весенних самок составляла 104,0 и 104,5 г. Масса молодых куликов, добытых во второй декаде августа ( $n=21$ ) составила в среднем 97,0 г.

В желудках американских бекасовидных веретенников ( $n=48$ ) преобладают личинки водных двукрылых, крупные ракообразные, листоногие и жаброногие раки, различные моллюски. Довольно значительна примесь водных жуков и в отдельных участках тундры — девятиглазой колюшки.

## ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ И ПОВЕДЕНИЕ КУЛИКОВ ПРИ КОРМЕЖКЕ

Методы изучения питания некоторых групп выводковых птиц до сих пор далеки от совершенства [Владышевский, 1974], при чем преодолеть присущие им недостатки очень трудно. Приведем такой пример. В питании многих куликов, в частности чернозобиков, значительную роль должны играть олигохеты. Такой вывод основан на том, что у этих куликов паразитируют специфические гельминты, промежуточными хозяевами которых могут быть только олигохеты. Интенсивность заражения птиц позволяет утверждать, что олигохеты являются не только обычной, но и весьма существенной по объему составляющей рациона чернозобиков, дутышей, бекасов, американских бекасовидных веретенников и некоторых других куликов. В то же время при анализе содержимого желудков нам ни разу не удалось обнаружить олигохет, за исключением семейства энхитреид, имеющих плотную куликулу. Окраска пищевого комка метиленовой синью и просмотр содержимого под микроскопом с целью обнаружения щетинок олигохет приносят некоторые плоды, но при этом нельзя судить об интенсивности потребления этих червей куликами. То же самое можно сказать о питании плавунчиков водяными осликами. Из работ некоторых гельминтологов следует, что амфиоподы, в частности *Asellus aquaticus* L., должны играть существенную роль в рационе плавунчиков [Атрашкевич, 1975], однако при анализе содержимого желудков почти никогда не удается распознать этих раков. Поэтому по мере возможности мы сочетали анализ пищевых проб с наблюдениями за способами и местами кормежки куликов.

Выделение экологических групп куликов на основе характера их питания и кормовых стаций достаточно полно приведено в ряде работ отечественных исследователей [Шапошников, 1952, 1962; Козлова, 1961, 1962; Юдин, 1965; Бондаренко, 1972]. Несколько видоизменив данную этими авторами классификацию подотряда, всех куликов в районах наших исследований можно условно разделить на четыре группы.

1. К первой группе относятся наиболее неразборчивые в кормовом отношении кулики, использующие малоспецифичные способы добывания корма — собирание с поверхности растительности, субстрата и дна мелких водоемов. Эта экологически довольно ясно очерченная группа куликов включает тулеса, бурокрылую ржанку, хрустана, галстучника и камнешарку. При поисках кор-

ма все эти кулики пользуются почти исключительно зрением, зондирование субстрата при этом не играет сколько-нибудь заметной роли. Даже в том случае, когда тулесы и галстучники кормятся на приморских пляжах ракообразными, зарывающими-ся в песок, например морскими тараканами, они ориентируются на оставляемые этими беспозвоночными бороздки на песке. По характеру использования кормовых стаций тундровые ржанки представляют довольно стройный ряд, который по степени увеличения «сухопутности» птиц будет выглядеть так: галстучник, тулес, бурокрылая ржанка, хрустан. Если галстучники на протяжении всего летнего периода связаны с прибрежными биотопами, кормясь в полосе заплеска, то хрустаны даже во время миграции предпочитают сухие удаленные от воды участки тундр. Для группы ржанок при добывче корма характерно чередование быстрых пробежек и длительных пауз [Pearson, Parker, 1973; Baker, 1974]. Специфическими чертами кормового поведения камнешарок является разрывание земли, морских выбросов и т. д., а также переворачивание камешков и других предметов при поисках пищи. По степени «сухопутности» камнешарки близки к бурокрылым ржанкам. В рационе куликов этой группы довольно много общего. Прежде всего следует отметить, что основу их питания в гнездовое время составляют поверхностно активные членистоногие, главным образом насекомые отряда жесткокрылых Coleoptera. Для всех ржанок и камнешарки характерны значительные сезонные изменения в рационе. В весенне время тулесы и бурокрылые ржанки охотно поедают растительные корма: почти во всех просмотренных желудках этих куликов, добытых в мае—июне, встречены семена различных ягод: шикши, морошки, арктоуса. У галстучников и камнешарок примесь растительных кормов даже весной незначительна: единичные семена ягод содержались в трети просмотренных желудков. Сразу после прилета оба эти вида куликов держатся преимущественно в береговой полосе тундр и у выбросов плавника, где в это время наиболее обильны паукообразные и мухи. Эти группы членистоногих доминируют в питании галстучников в предгнездовой период. Камнешарки охотно кормятся отбросами у человеческого жилья и около туш морских зверей, где подбирают остатки пиршества крупных чаек.

На диаграмме (рис. 33), изображающей содержимое пищевых проб бурокрылой ржанки, хорошо видны сезонные изменения в рационе этих куликов.

С освобождением тундры от снега и появлением открытой воды вдоль берегов озер в пище некоторых «ржанкоподобных» куликов начинают встречаться водные насекомые, ракообразные и личинки двукрылых. Водные организмы встречены почти во всех желудках галстучников, тулесов и камнешарок, добытых во второй половине июня—июля. В рационе галстучника и тулеса эти группы кормов играют существенную роль и по объему (до 50% пищевого комка). В желудках бурокрылых ржанок и хру-

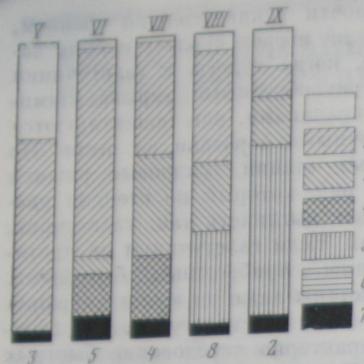


Рис. 33. Питание бурокрылой ржанки  
 1 — растительные корма; 2 — поверхно-стно-активные беспозвоночные;  
 3 — беспозвоночные в толще воды и на  
 водной растительности;  
 4 — почвенные и мезофильные беспозвоночные;  
 5 — беспозвоночные донного субстрата  
 водоемов;  
 6 — рыбы;  
 7 — галька, кости животных.  
 Римскими цифрами обозначены месяцы  
 сбора проб, под столбцами указано ко-  
 личество пищевых проб

станов, добытых в летнее время, водных организмов практически не найдено.

В период выращивания птенцов роль водных беспозвоночных в рационе, видимо, всех куликов этой группы возрастает (отсутствуют пищевые пробы хрустана), достигая максимума во время послегнездовых кочевок и осенних миграций. В конце июля — начале августа наземные жесткокрылые теряют свою доминирующую роль в рационе и встречаются в пищевых пробах лишь в качестве незначительной добавки. В это время важнейшими компонентами питания становятся морские и пресноводные донные беспозвоночные: в первую очередь ракообразные и в меньшей степени черви и моллюски.

2. Во вторую группу включены все обитающие в обследованных районах представители *Calidritinae*, а также малый веретениник и грязовик. К этой же группе мы относим щеголя — единственного улиты, широко распространенного в тундрах Северо-Востока Азии. При всем своеобразии способы кормежки этого кулика более всего напоминают некоторых песочников. Кормятся кулики этой группы чаще у уреза воды. При добывке корма они не только собирают замеченную добычу, но и используют глубинное обследование субстрата — зондирование. Это наиболее многочисленная и разнородная по характеру кормодобычи группа куликов.

Щеголи при поисках пищи руководствуются, видимо, исключительно зрением, используя клюв как пинцет для схватывания беспозвоночных и мелких рыбешек (они чаще других тундровых куликов поедают девятиглазую колюшку).

Такие сравнительно «сухопутные» виды, как бэрдов и исландский песочник, песчанка, по способам кормежки и составу пищи очень напоминают «ржанкоподобных» куликов.

Белохвостого песочника, кулика-воробья и красношейку по специфике кормового поведения можно отнести к поверхностным зондировщикам. Эти кулички обследуют субстрат до глубины 10–15 мм, излюбленные места кормежки — илистые берега

озер, лагун и проток. При кормежке они медленно передвигаются вдоль уреза воды, методично обследуя каждый сантиметр поверхности. При добывании корма, особенно в весеннеое время, широко используется также сбор видимой добычи.

Несколько особняком по способам кормежки среди мелких песочников стоит лопатень. Своебразное строение клюва явилось причиной большого интереса зоологов к характеру кормежки этих куликов, а малое количество наблюдений в природе привело к высказыванию некоторых явно ошибочных гипотез. Например, Л. А. Портенко [1939, 1957] писал, что клюв лопатни мог сформироваться как идеальное средство для охоты за кормами. Лопатни, как, впрочем, и большинство других куликов, действительно ловко ловят комаров и других летающих насекомых. Тем не менее, они играют заметную роль в рационе этих куликов лишь краткое время, с начала до второй половины июля, и то являясь побочным кормом. Основными кормовыми стациями лопатней являются берега мелких хорошо прогреваемых озер в приморских тундрах Чукотки. По материалам некоторых исследователей [Dixon, 1918; Belopolski, 1933; Jahn, 1942], лопатни кормятся планктонными животными. На наш взгляд, клювы лопатней отлично приспособлены для добывки беспозвоночных со дна мелководных водоемов. Часто здесь вода мало прозрачна, и при питании большую пользу может принести расширенный клюв, богатый чувствительными тельцами Гербста, — такой, как у лопатни. Заметим, что лопатень гораздо более других куликов в своем распространении связан с мелководными прибрежными озерами [Кондратьев, 1974а, 1977а]. По наблюдениям в Южном Приморье, на пролете лопатни кормятся, подобно другим песочникам обследуя поверхностный слой песка [Панов, 1973].

Чаще всех других песочников используют зондирование при кормежке во время гнездового периода чернозобики и краснозобики. У них такой способ добывки корма широко распространен не только в пору осенних кочевок, как у других куликов, но и на протяжении всего лета. Берингийские песочники, кормясь по урезу крупных водоемов с прозрачной водой и плотным дном, чаще пользуются зрением при добывке пищи. Дутыши и турухтаны при питании, видимо, также мало используют глубинное обследование субстрата. Кормясь по краю заболоченных участков тундры, эти кулики ловят добычу, содержащуюся в верхних слоях моховой дернины, и ориентируются на движения беспозвоночных. У них, как и у большинства других куликов, зондирование как способ добывки корма играет значительную роль только во время послегнездовых кочевок. На рис. 34 изображен графически состав пищевых проб чернозобика как наиболее широко распространенного и типичного в способах кормодобычи песочника. Бросается в глаза гораздо меньшая встречаемость растительных кормов и более широкий спектр питания по сравнению с ржанками. Заметно также увеличение роли почвенных



Рис. 34. Пищевой рацион чернозобиков

Условные обозначения здесь и на рис. 35, 37 такие же, как на рис. 33

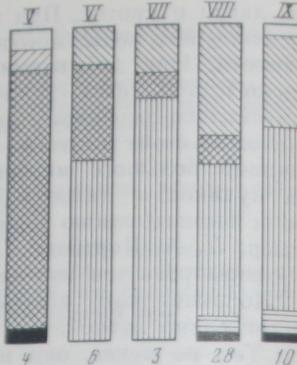


Рис. 35. Содержимое пищевых проб у бекасов

и мезофильных личинок комаров, мух и жуков. Из растительных объектов в пищевых пробах песчанников наиболее распространены семена осок, лютиков и арктофилы. Веточки мхов и обрывки корешков поедаются куликами скорее всего случайно.

Отрызочные наблюдения за способами кормежки малого веретенника и грязовика, так же как и единичные пищевые пробы этих куликов, недостаточны для составления какой-либо целостной картины их питания в летний сезон. В гнездовое время эти кулики кормились в основном у кромки воды, используя зондирование субстрата. Малые веретенники охотно поедали также гусениц чешуекрылых и других наземных позвоночных, склевывая их с поверхности травы. В желудке летного птенца малого веретенника, добытого в приколымской тундре 1 августа 1978 г., содержимое на 80% состояло из семян шишки.

3. Эта группа включает бекасов и американских бекасовидных веретенников, для которых глубинное обследование субстрата является основным способом добычи корма. В силу такого специализированного способа питания набор кормовых объектов у бекасов и американских бекасовидных веретенников наиболее узок (рис. 35). Надо, однако, заметить, что при случае они поедают взрослых жуков или комаров с листьев и стеблей растений. Значительное место в кормовом поведении зондировщиков занимает сбор корма с поверхности донного субстрата у берегов озер. Однако и в этом случае они, видимо, не пользуются зрением, а находят пищу благодаря чувствительному окончанию клюва. Интересно, что изредка в рационе бекасов и *L. griseus* встречается девятиглазая колюшечка. Видимо, кулики добывают рыбешек из водоемов пересыхающих в конце лета.

4. Два вида плавунчиков выделяются в отдельную группу

благодаря специфическим способам добычи корма, отличным от всех других тундровых куликов. В гнездовой период плавунчики кормятся, плавая по мелководьям озер (рис. 36) или бродя вдоль уреза воды. Корм добывают с живых или отмерших растений или со дна водоема. Довольно заметную роль в питании плавунчиков, несмотря на свои малые размеры, могут занимать колемболы (*Colembola*), в массе встречающиеся на валиках из отмершей растительности по берегам озер. Кроме ногохвосток, в пище плавунчиков встречаются изредка самые различные жуки, пауки и т. д., но основой питания являются различные водные организмы, обитающие как в толще воды, так и на дне водоемов (рис. 37). Во время осенних кочевок, когда стаи плавунчиков держатся на больших тундровых озерах (круглоносый плавунчик) или на морской лitorали (плосконосый плавунчик), важнейшим кормовым объектом этих куликов являются планктонные формы ракообразных.

Практически все кулики во время насиживания активно ловят комаров семейства Culicidae. Так, один из плосконосых плавунчиков, не сходя с гнезда, за пять минут поймал их более полусотни. Видимо, комары могут быть большим подспорьем для куликов в пору массового вылета этих насекомых. Особенно

Рис. 36. Плосконосые плавунчики кормятся преимущественно на мелководьях озер вблизи зарослей водной растительности. Приколымская тундра, июль 1979 г.





Рис. 37. Питание плавунчиков

На рисунке не разграничены пищевые пробы плосконосых и круглоносых плавунчиков

губы, а в Чаунской низменности и в приколымской тундре они были более редки. Зато в Чаунской низменности многие кулики питались раковинными моллюсками, которые практически отсутствовали в пищевых пробах из Банкаремской низменности. Вероятно, раковины доставляют куликам необходимое количество солей кальция.

Семена и прочие растительные корма встречаются в той или иной степени в рационе большей части куликов. Здесь, однако, надо иметь в виду следующее. Заметную роль растительные корма играют в питании очень немногих куликов, и то главным образом в весенне время. Большинство куликов поедает их попутно с животным кормом, а так как перевариваемость растительной пищи у птиц относительно мала [Custer, Pitelka, 1975], они дольше обнаруживаются при вскрытии. Крупные семена, возможно, играют роль гастролитов.

Следует также отметить, что ранней весной, вскоре после прилета, некоторые виды куликов тяготеют к человеческому жилью, где кормятся, в общем, нехарактерной пищей, например кухонными отбросами. Особенно активны в этом отношении камешарки.

В таблице 7 приведены наблюдения за временем, затрачивающим куликами на кормежку. Это время определялось как непосредственными наблюдениями, так и при анализе записей приборов. В последнем случае учтено, строго говоря, время, которое кулики отсутствовали на гнездах. Опыт показывает, что для многих куликов: плавунчиков, дутышей и т. д. практически все время перерывов в насиживании тратится на питание. С целью уменьшения ошибки в таблицу не включена запись последних дней инкубации, когда отлучки всех куликов от гнезд

важную роль ловля комаров играет в кормежке пуховичков. У птенцов чернозобика, дутыша и обоих видов плавунчиков при вскрытии зачастую можно обнаружить полные желудки комаров.

В желудках куликов часто содержатся кости мелких млекопитающих. Подобные случаи достаточно широко распространены, потребление куликами костей рассматривается как обогащение пищи солями кальция [Портенко, 1972; MacLean, 1974; Burgjedal, 1975]. Отмечено, что кости животных чаще встречаются в пище самок и молодых куликов, которые острее испытывают недостаток кальция. Заметна одна интересная особенность. Кости в питании куликов мы находили чаще близ Колючинской

Таблица 7. Режимы кормежки куликов в гнездовое время

Населяемый биотоп	Вид	Разовое время кормежки (ч)	Общее время за сутки (ч)
1	Исландский песочник Хрустан	0,5—1,0 0,5—1,0	—
2	Тулес Камнешарка Лопатень Белохвостый песочник Красноногий	0,1—0,5 0,1—0,4 0,1—0,25 0,1—0,4 0,1—0,2	—
3	Перепончатопалый песочник Берингийский песочник Бурокрылая ржанка Малый веретенник Краснозобик	0,1—0,4 0,2—0,4 0,1—0,3 0,2—0,7 0,1—0,2	1,5—2,5 2,0—3,0 ?
4	Галстучник	0,01—0,2	—
5	Чернозобик	0,05—0,4	—
6	Плосконосый плавунчик Турухтан Американский бекасовидный веретенник	0,15—1,6 0,15—1,4 0,2—0,8	3,3 2,5 3,3
7	Дутыш Щеголь Круглоносый плавунчик Бекас обыкновенный	0,2—1,0 0,2—1,0 0,2—1,0 0,15—2,7 0,5—0,9	3,6 3,5 4,0 ?

Примечание. Записи, сделанные накануне вылупления птенцов, не учитывались.

определяются и другими факторами (см. ниже). Кроме того, по тем же причинам исключены записи приборов и о начальном периоде инкубации у тех куликов, где в насиживании принимают участие самцы (за исключением плавунчиков), так как в этом случае трудно разграничить время, уходящее на добывчу корма, и время, затраченное на демонстрации. По прошествии примерно недели со времени комплектования кладки можно считать, что отсутствие куликов на гнездах определяется временем кормежки и временем, когда насиживающая птица была побеспокоена, а поправку на время беспокойства можно во многих случаях определить путем визуальных наблюдений.

Для всех видов куликов, где насиживают оба члена пары, определяли время разовой кормежки только по тем случаям, когда, покинув гнездо при отсутствии беспокоящих факторов, тот же самый кулик вновь возвращался к насиживанию. Суммарное время, затрачиваемое птицей на кормежку за сутки, в этом случае не устанавливали.

## ТУНДРЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ КУЛИКОВ

### Характер биотопического распределения

Значение различных тундр для гнездования и кормежки куликов неравноценно; неодинакова и занимаемая ими площадь. Для удобства анализа пространственного распределения птиц мы сгруппировали все многообразие тундровых биотопов обследованных регионов в семь типов местообитаний (табл. 8).

Необходимо подчеркнуть условность такого деления. Пожалуй, самая главная трудность формализации размещения птиц в тундровых ландшафтах заключается в мозаичности развигия различных типов тундр. Для определения относительной площади тех или иных местообитаний и оценки их роли в жизни птиц необходимо вычленить относительно большой участок ландшафта, который можно считать однородным. На самом же деле в подавляющем большинстве случаев эта единица площади тундр представляет собой мозаику существенно различающихся между собой мелких элементов тундровых ландшафтов: мочажин, микровозвышенностей, лужиц. Поэтому при выделении местообитаний мы исходили единственно из удобства анализа распределения птиц по биотопам, не задаваясь целью дать сколько-нибудь точную ландшафтную характеристику регионов. В предлагаемой работе при описании выделенных местообитаний сделан упор на состав и специфику поведения населяющих тот или иной биотоп куликов. Сюда включены также участки, занимаемые птицами во время брачных игр, при кормежке, при территориальных реакциях. При этом за точку отсчета принимали место расположения гнезд. У значительной части (хотя и не у всех) куликов большая часть их жизнедеятельности проходит на относительно небольшом участке тундр, который мы и рассматриваем здесь как тип местообитания.

**1. Щебнистые россыпи и пятнистая тundra предгорий** нигде не встречаются сколько-нибудь обширными массивами. Мозаика небольших пятен тундр этого типа тянется узкой полосой в нижнем поясе гор, отделяя каменистые пустыни от лежащих ниже кочкарников. Благодаря особенностям рельефа эти тунды рано освобождаются от снега и отличаются сухостью. Лишь в редких ложбинках вода сохраняется в течение всего лета. Дерники из камнеломок, дриады, ягодных кустарничков с редкими стебельками злаков покрывают менее 10% поверхности. Вблизи ложбинок по увлажненным местам развиваются зеленые мхи, покрывающие до 15%, и кустистые лишайники, занимающие до 20%

Таблица 8. Типы местообитаний и их количественное соотношение

Характер биотопа	Занимаемая площадь, %		
	Ванкаремская низменность	Чаунская низменность	Колымская тundra
Щебнистые россыпи и пятнистая тundra предгорий	Не более 0,1	Менее 0,1	—
Дриадово-пятнистые приморские и пойменные тунды с галечными пятнами	2	0,1	Около 5
Сухие мелкокочкарные и мохово- лишайниковые тунды	Более 2	Около 2	Около 50
Галечниковые и песчаные пляжи и косы	5	Около 3	—
Осоково-пушицевые и мохово-осоковые кочкарники	85	70	Около 40
Полигональные болота	5	Более 20	5
Пойменные и приозерные кустарники	—	Более 3	Около 5

Таблица 9. Плотность гнездования куликов в горных и щебнистых тундрах (количество гнезд на 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Ванкаремская низменность			Чаунская низменность			
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1980
Исландский песченик	?	1	+	—	—	—	—
Хрустан	—	+	?	+	+	—	—
Бэрдов песченик	3	+	+	—	—	—	—
Тулес	—	—	—	1	1	1	+
Суммарная плотность гнездования	3	1	+	1	1	1	+

Примечание. «+» означает единичное гнездование, «?» — данные отсутствуют.

площади биотопа. В этом типе тундр отмечены на гнездовье три вида куликов (исландский песченик, хрустан и тулес) для Ванкаремской и два вида (хрустан и тулес) для Чаунской низменностей. Плотность гнездования этих куликов (табл. 9) весьма незначительна. В Колымской тундре этот тип местообитаний отсутствует.

**2. Дриадово-пятнистые приморские тунды** с обилием мелких, часто солоноватых озер тянутся узкой прерывистой полосой от 10 до 100 м ширины вдоль морского побережья. Суглинистый или щебнисто-галечниковый грунт примерно на 60% покрыт дернинами из дриады и шикиши с примесью брусничника и кам-

неломок, с редкими кустиками ивняка и разреженным злаковым травостоем. Кое-где по ложбинкам растут мхи и кустистые лишайники. Характерны плоские гряды, не более, чем на метр, возвышающиеся над заболоченными низинами и достигающие в ширину от 10 до 50 м. Эти гряды тянутся параллельно побережью на 50–500 м и представляют собой старые морские террасы. Снежный покров очень мелкий, так как его сдувает ветром. В некоторые зимы до 10–15% площади этих тундр бывают практически лишены снега. В связи с этим уже к первой декаде мая появляются проталины, а к началу июня вся прибрежная полоса, исключая луговины вокруг озер и небольшие впадины, заливы талой водой, уже сухая. Мелководные озера полностью или частично пересыхают к концу лета. В июне–июле площадь водного зеркала здесь достигает 20%, а к концу августа сокращается до 10–15%. В приколымской тундре этот тип местообитаний был развит сравнительно широко, занимал не менее 5% площади обследованного района. Сухие дриадово-пятнистые тундры тянулись вдоль берегов тундровых речек и ручьев и, как правило, по берегам крупных термокарстовых озер. Существенным отличием является отсутствие здесь мелководных небольших озер, столь характерных для прибрежных дриадово-пятнистых тундр Чукотки.

В этом типе тундр гнездится почти половина видового состава куликов обследованных регионов, причем многие из них имеют высокую численность (табл. 10). Наиболее типичными обитате-

Таблица 10. Плотность гнездования куликов в дриадово-пятнистых прибрежных тундрах (количество гнезд 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Ванкарская низменность			Чаунская низменность				Колымская тундра	
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1980	1978	1979
Тулес	0,1	0,2	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2
Камнешарка	1,0	1,5	1	1	1	1	10,0	—	—
Лопатень	30	50	50	—	—	—	—	—	—
Белохвостый песочник	50	60	60	100	100	50	30	+	+
Галстучник	?	+	+	—	—	—	—	—	—
Плосконосый плавунчик	?	20	5	—	—	—	—	—	—
Бэрдов песочник	?	?	+	—	—	—	—	—	—
Кулик-ворбей	?	+	+	—	—	—	—	—	—
Кулик-красношайка	?	1	?	—	—	—	—	—	—
Берингийский песочник	+	+	—	—	—	—	—	—	—
Чернозобик	20	50	50	70	70	30	20	—	—
Исландский песочник	?	—	+	—	—	—	—	—	—
Суммарная плотность гнездования	100	182,7	166,2	171,1	171,1	81,1	160,1	0,2	0,2

Таблица 11. Плотность гнездования куликов в сухих мелкокочкарных тундрах (количество гнезд на 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Ванкарская низменность			Чаунская низменность				Колымская тундра	
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1980	1978	1979
Перепончатопалый песочник	?	80	40	—	—	—	—	—	—
Берингийский песочник	80	10	10	—	—	—	—	—	—
Бурокрылая ржанка	+	0,5	+	2	Менее 4	1	+	2	2
Малый веретенник	—	—	—	?	Более 0,1	+	+	+	+
Щеголь	—	—	—	—	—	—	—	10	10
Чернозобик	8	1	1	—	—	—	—	5	0,5
Краснозобик	—	—	—	+	+	+	2	+	+
Кулик-красношайка	—	—	—	?	?	—	—	—	—
Камнешарка	?	8	1	—	—	—	—	—	—
Тулес	?	0,1	0,1	—	—	—	—	—	—
Суммарная плотность	Более 88	99,1	152,1	2	4	1	7	12,5	12

лями биотопа являются: тулес, камнешарка, кулик-лопатень, кулик-красношайка и белохвостый песочник. Для лопатни это практически единственно пригодное гнездовое местообитание [Кондратьев, 1977а; Флинт, Кондратьев, 1977].

3. Сухие мелкокочкарные и мохово-лишайниковые тундры небольшими изолированными пятнами развиваются на низких плато в приморских равнинах, а также по склонам и вершинам холмов, где они соседствуют со щебнистыми россыпями или заменяют их. Кочкарный характер тундры может быть выражен в различной степени вплоть до полного его отсутствия. Кустистые лишайники покрывают не менее 60% площади. Здесь доминируют *Cladonia rangiferina*, некоторые виды петрарий и пепельников. Травянистый покров довольно редок и состоит из невысоких кустиков злаков и осоки. Сухие участки перемежаются небольшими влажными мочажинками, где растительность с преобладанием осок гуще и выше. Кустики ивняка и берески растут всюду по краям этих мочажин и кое-где между кочками. Кочки, как правило, широкие и плоские, их высота не превышает 20 см. Наиболее широко распространены мелкокочкарные мохово-лишайниковые тундры в низовьях Колымы, где ими занято около 50% площади суши. Для здешних мест характерны обширные сплошные массивы лишайниковых тундр с преобладанием кладоний и алекторий и редкими кустиками осок и злаков.

Этот биотоп населяют сравнительно немногие виды куликов, однако иногда со значительной плотностью (табл. 11). Наиболее типичными куликами в сухих мелкокочкарных тундрах являются

Таблица 12. Гнездование куликов на береговых галечниках (количество гнезд на 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Банкаремская низменность			Чаунская низменность			
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1980
Галстучник	9,0	8,0	8,0	+	+	+	+
Камнешарка	1,2	2,0	1,7	-	-	-	+
Белохвостый песочник	<0,1	0,1	0,2	<0,1	<0,1	<0,1	0,1
Суммарная плотность	10,2	10,1	9,9	0,1	0,1	0,1	0,1

ся: перепончатопалый и берингийский песочники, краснозобик, бурокрылая ржанка и малый веретенник. В Чаунской низменности в подобном типе тундр был найден в 1980 г. кулик-красношайка, а в приколымской тундре типичным обитателем мохово-лишайниковых участков можно считать также щеголя.

4. Галечниковые и песчаные косы и пляжи очень характерны для низких морских берегов Банкаремской и отчасти Чаунской низменностей. Довольно широко распространены прибрежные галечники в нижнем и среднем течении рек системы Чаун-Палываам. Растительность здесь почти отсутствует за исключением куртин колосняков, редких кустиков злаков и небольших дернины камнеломок. В приколымских тундрах этот биотоп не был выражен. Из табл. 12 видно, что галечники населяют лишь три вида куликов. К тому же камнешарка и белохвостый песочник устраивают гнезда в полосе плавунца или в редких кустиках растительности. Типичным обитателем именно галечниковых и песчаных пляжей является один галстучник.

5. Осоково-пушицевые и мохово-осоковые кочкарники занимают доминирующее положение в ландшафтах обследованных районов. Здесь господствуют пушица влагалищная и осока траурная, кое-где встречаются угнетенные кустики ивняка и берески, всюду обилиен болотный багульник, зеленые и сфагновые мхи. Высота кочек может достигать 0,5 м. В нижнеколымских тундрах удельный вес увлажненных кочкарников более низок, но и там они занимают около 40% площади обследованных районов. Кочкарники заселены куликами довольно слабо (табл. 13).

Заметим, что для устройства гнезд птицы используют луговые мочажины, берега ручьев, валики по берегам озер и прочие элементы микрорельефа. Типичных кочкарников избегают даже наиболее неприхотливые из куликов [Леонович, 1973], поэтому они расселены очень неравномерно, и, хотя некоторые из 10 гнездящихся здесь видов куликов довольно многочисленны, можно пройти много километров по кочкарным тундрам, не встретив ни одного кулика.

Таблица 13. Плотность гнездования куликов во влажных кочкарниках (количество гнезд на 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Банкаремская низменность			Чаунская низменность				Колымская тундра	
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1980	1978	1979
Чернозобик	10	10	10	0,3	0,3	0,1	0,5	-	+
Плосконосый плавунчик	10	20	20	0,2	0,2	0,1	1	5	7
Американский бекасовидный веретенник	+	5	-	0,1	0,1	-	-	6	10
Грязовик	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Бекас	?	?	?	-	-	-	-	+	+
Круглоносый плавунчик	+	0,1	0,1	0,2	0,8	0,1	0,1	5	6
Дутыш	+	0,5	-	0,2	10,5	+	+	5	3
Турухтан	-	+	+	0,1	0,1	+	+	8	10
Перепончатопалый песочник	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Лопатень	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Суммарная плотность	20	35,2	30,1	1,1	2,0	0,3	1,6	29,0	36,0

Таблица 14. Плотность гнездования куликов в полигональных тундрах (количество гнезд на 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Банкаремская низменность			Чаунская низменность				Колымская тундра	
	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1980	1978	1979
Турухтан	-	-	0,1	0,2	0,5	-	+	6	10
Дутыш	+	0,5	-	0,2	0,3	+	+	10	2
Американский бекасовидный веретенник	?	0,1	-	0,5	0,1	-	-	5	5
Чернозобик	0,2	0,5	<0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-
Плосконосый плавунчик	1,0	1,0	≈1,0	0,8	0,5	+	0,5	0,5	0,5
Круглоносый плавунчик	-	+	+	0,4	0,5	0,4	+	0,2	0,5
Бекас	-	-	-	?	+	+	-	+	+
Суммарная плотность	1,2	2,1	1,0	2,2	2,0	0,5	0,6	-	-

Наиболее типичными обитателями влажных кочкарников можно считать чернозобиков, плавунчиков и дутышей. Обычны в таких тундрах на гнездовые и американские бекасовидные веретенники.

6. Полигональные болота в Банкаремской низменности встречаются в виде небольших изолированных пятен в озерных котло-

винах. В приколымской тундре полигональными болотами занята, кроме этого, часть площади депрессий, соседствующих с булгуньями. В Чаунской низменности заболоченные полигональные тундыры представлены гораздо шире, здесь ими занята значительная часть приморских равнин. Полигональные болота населяют немногие виды куликов: турухтан, дутыш, американский бекасовидный веретенник, реже чернозобик и плавунчики (табл. 14).

Дутыш и американский бекасовидный веретенник почти в равной степени тяготеют к полигональным болотам и увлажненным кочкарникам.

7. Полоса пойменных и приозерных кустарников является очень своеобразным биотопом. Хотя отдельные куртины кустарников встречаются по берегам рек и в южной части Колючинской губы и в междуречье Колымы и Коньковой, они не играют в жизни куликов особой роли, так как для распространения птиц имеет значение весь комплекс, включающий пятна кустарников, сухие травянистые повышения и заболоченные берега мелких старичных озер рис. 38. Именно эта мозаика и выделена как тип местообитаний, названный для краткости полосой кустарников. Наиболее обильны кустарниковые заросли по хорошо разработанным речным долинам рек Чаун-Палываам, Пучевеем, Ле-

Рис. 38. Старичное озеро в кустарничковой тундре. Чаун-Палываам, июль 1976 г.

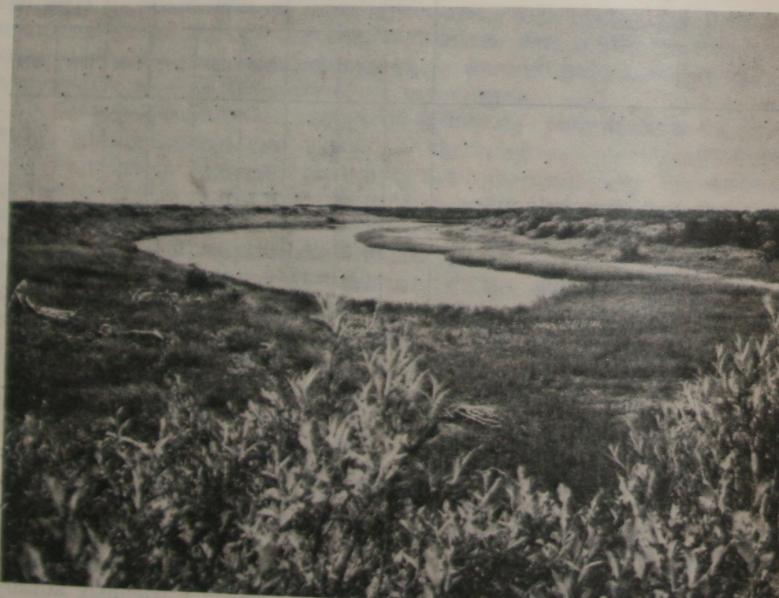


Таблица 15. Плотность гнездования куликов в полосе кустарников (количество гнезд на 1 км<sup>2</sup>)

Вид	Чаунская низменность (год)			
	1975	1976	1977	1980
Бекас	?	0,1	+	+
Щеголь	20	2	1	4
Круглоносый плавунчик	30	25	0,2	5
Плосконосый плавунчик	+	+	-	0,4
Турухтан	10	20	+	+
Дутыш	10	10	-	0,5
Американский бекасовидный веретенник	0,1	3	+	+
Общая плотность	>70	>60	1,2	≈40

лювээм и их притокам. Здесь на речных террасах растут ивняки и ольховники с высотой стволов до 2–3 м. Ширина полосы кустарников достигает кое-где 30–40 м. Этот биотоп населяют бекас и щеголь, охотно гнездятся круглоносый плавунчик, турухтан и американский бекасовидный веретенник (табл. 15).

В колымской тундре мощные заросли высокоствольных ивняков и ольховника растут по берегам Стадухинской протоки, р. Коньковой и близ устьев их притоков. Здесь обитают бекасы – обыкновенный и азиатский, фифи и в небольшом количестве круглоносые плавунчики, турухтаны и американские бекасовидные веретенники. К сожалению, в полосе кустарников было проведено лишь несколько кратковременных экскурсий, так что привести количественную характеристику населения куликов в этом биотопе не представляется возможным.

В заключение необходимо еще раз отметить, что выделенные семь типов местообитаний в значительной степени условны и служат лишь для анализа размещения птиц. На самом деле любой тип тундр неоднороден. Даже на небольших заболоченных участках, кажущихся однородными, всегда встречаются какие-либо особенности микрорельефа: мочажины или бугорки, где дренаж и ветровой режим имеют свои особые характеристики. Соответственно, развивается различный растительный покров и условия окружающей среды, воздействующие на гнезда куликов, также заметно различны.

#### Специфика устройства и размещения гнезд

Все кулики изготавливают свои гнезда по общей схеме. При этом птица ногами с большей или меньшей помощью клюва выскребает углубление в почве, время от времени присаживается к нему, как бы проверяя удобство, поворачивается в углублении, разравнивая грудкой его края.

У большинства тундровых куликов, за исключением, пожалуй, таких своеобразных в поведенческом и экологическом аспектах видов, как дутышки, турухтаны и острохвостые песочники, изготовление гнездовых лунок является частью ритуала брачного поведения одного или обоих членов пары. В большей степени изготавление «ложных гнезд» и ритуальный «показ гнезд» характерны для того партнера, кому принадлежит инициатива в привлечении «супруга». Обычно в процессе ухаживания кулики изготавливают несколько (часто больше десятка) гнездовых ямок, одна из которых служит впоследствии для откладки яиц. Наиболее широко и разнообразно представлено ритуальное гнездостроение в брачных играх моногамных ржанок: тулеса, бурокрылой ржанки и галстучника. В отличие от остальных куликов районов исследований для самцов этих видов характерно не только изготовление гнездовой лунки и показ ее самке. Наблюдения показывают, что у этой группы куликов самцы выстилают изготовленные ямки подстилочным материалом, хотя у камнешарок и у тулесов это носит символический характер. При наблюдениях за гнездовой жизнью бурокрылых ржанок обращает на себя внимание один очень интересный факт. Гнезда этих куликов, как правило, имеют богатую выстилку, состоящую в большинстве из слоеиц некоторых лишайников: тамнолии, цетрарий, алекторий, изредка с примесью дактилины арктической *Dactylina arctica*. Значительная часть подстилочного материала приносится в гнездо самцом еще в процессе ухаживания. Характерно, что часть слоеиц лишайников самец приносит за 2–3 м от гнезда, хотя рядом имеется достаточное количество материала, не уступающее приносимому по теплоизолирующим качествам. Еще одной возможной функцией гнездовой выстилки может быть маскировка гнезда, однако на фотографии гнезда бурокрылой ржанки (рис. 39) хорошо видно, что выстилка из слоеиц лишайников, напротив, хорошо выделяется на окружающем гнездо фоне. Вообще, многолетние наблюдения за гнездостроением у тундровых куликов убеждают, что подстилочный материал в гнездах может служить сразу для нескольких целей. У большей части арктических ржанок растительные остатки в гнезде выполняют роль теплоизолятора. У видов с широко развитым ритуальным гнездостроением заполнение готовой гнездовой ямки подстилочным материалом (и вероятно, подбор этого материала) служит, кроме того, одним из средств привлечения партнера, т. е. несет не только чисто утилитарную, но и, можно сказать, эстетическую нагрузку. Очень ярко проявляется такая тенденция у галстучников, которые обычно не заполняют гнездовую ямку подстилочным материалом, а инкорпулируют ее камешками. Чаще эти камешки подобраны таким образом, что заметно выделяются на окружающем их более темном фоне. Подобное поведение, вероятно, следует рассматривать как видоизмененное стремление заполнить гнездо подстилочным материалом. Естественно также, что галька не может улучшить теплоизолирующие

свойства гнезда и вся эта деятельность служит лишь для привлечения самки.

У большинства видов тундровых куликов гнезда бывают снабжены более или менее мощной и разнообразной подстилкой (табл. 16). Перед началом откладки яиц самки заполняют изготовленные гнездовые ямки сухим растительным материалом. У разных куликов такое предваряющее яйцекладку благоустройство гнезд выражено в разной степени. В общем можно ска-

Рис. 39. Устройство гнезд куликов

1 — галстучника; 2 — камнешарки; 3 — бурокрылой ржанки; 4 — лопатки; 5 — круглоносого плавунчика; 6 — щеголя

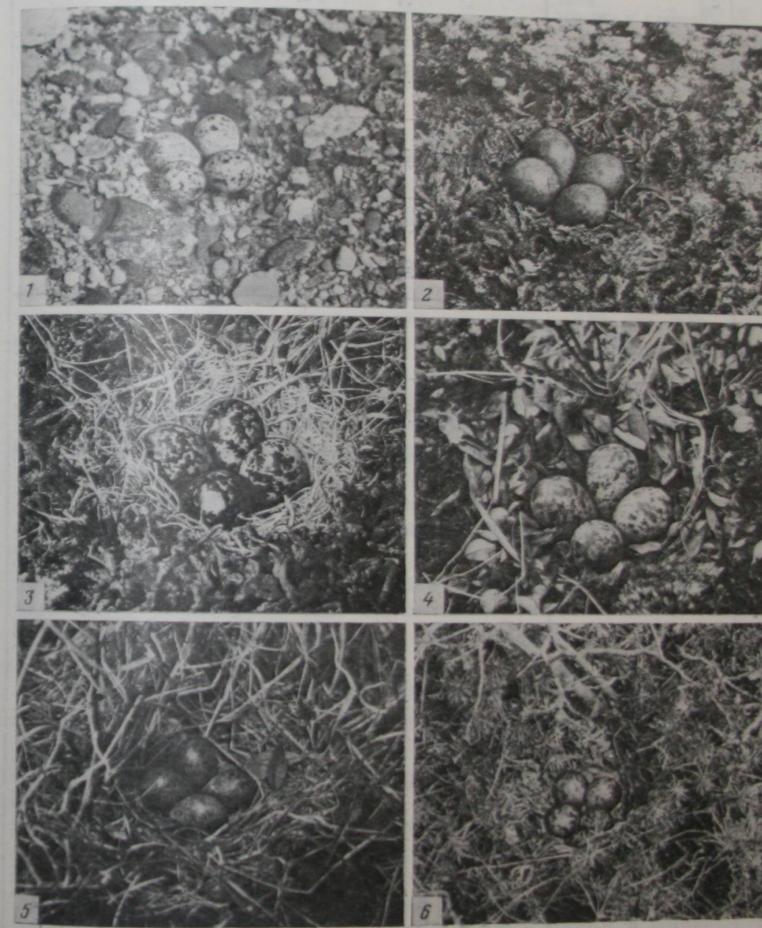


Таблица 16. Устройство гнезд куликов

Вид	Состав гнездовой выстилки									
	Чистая масса	Чистая масса с примесью	Масса с примесью	Коэффициент использования	Неподвижные частицы	Пыльца и волокна	Коэффициент использования	Неподвижные частицы	Масса с примесью	Чистая масса
Туес	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Исландский песочник	29	29	29	5	2	47	4	—	—	—
Камнешарка	1	1	1	1	1	40	3	18	—	5
Лопатень	69	67	67	47	32	—	—	—	—	4
Белохвостый песочник	15	15	15	3	16	—	—	—	—	2
Перепончатопалый песочник	38	12	20	20	32	38	15	1	—	6
Берингийский песочник	20	—	20	20	20	20	2	1	—	2
Сибирская бурокрылая ржанка	4	4	10	4	4	4	1	—	—	2
Малый веретенник	11	11	15	11	4	9	4	—	—	2
Галстучник	4	2	35	4	4	4	1	—	—	2
Чернозобик	26	26	—	1	1	—	—	—	—	3
Плюсноносый плавунчик	89	3	15	60	48	77	87	15	14	41
Турухтан	126	4	25	55	68	126	126	—	17	47
Американский бекасовидный веретенник	55	—	35	75	22	42	52	4	10	27
Дутыш	48	—	45	70	18	18	18	5	7	9
Щеголь	49	—	35	65	24	49	49	5	13	9
Круглоносый плавунчик	17	—	20	70	12	17	15	—	—	4
Бекас	78	—	30	45	19	56	59	15	4	22
Бафлов песочник	4	—	50	65	—	1	1	—	—	1
Фили	2	2	40	2	2	2	2	2	2	2
Краснозобик	8	8	35	45	6	8	8	4	—	3
Острохвостый песочник	4	4	45	75	—	—	—	—	—	2
Гризовик	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3

зать, что подстилочный материал пополняется в процессе и сразу по окончании яйцекладки у всех видов, хотя и в разной степени. Пожалуй, наиболее бедна первоначальная выстилка гнезд у американских бекасовидных веретенников и щеголей. Первые яйца зачастую откладываются этими куликами на влажный субстрат в почти лишенные выстилки гнездовые ямки. В процессе яйцекладки выстилка день ото дня пополняется и ко времени завершения кладки слой ее в гнездах достигает иногда 70–75 мм. У различных куликов можно видеть, как самка, сидя на гнезде или привстав с него, собирает у края гнезда подходящие растительные остатки и бросает их на дно лотка.

Разнообразие и обилие подстилочного материала в гнездах зависит не только от видовой принадлежности куликов, но и от местоположения гнезд, в первую очередь от влажности гнездового биотопа. По общей для всех куликов обследованных районов закономерности возрастание увлажненности местообитания влечет за собой увеличение количества гнездовой выстилки.

В зависимости от места гнездования и видовой принадлежности куликов устройство их гнезд может быть самым разнообразным, однако, поскольку и расположение и характер устройства гнезда связаны с экологией и поведением того или иного вида, можно выделить несколько групп.

1. Гнезда расположены совершенно открыто. Гнездовая подстилка бедна или вовсе отсутствует. Так могут гнездиться тuleсы, камнешарки и галстучники. Кулики, населяющие сухие участки тундр с редким травостоем или совершенно лишенные растительности.

2. Гнезда расположены открыто или под неплотным прикрытием. Гнездовая подстилка, как правило, весьма обильна. Так гнездятся ржанки, лопатни, беренгийские песочники и некоторые другие кулики, гнездящиеся в разнообразных, но довольно открытых участках с низким травостоем.

3. Гнезда всегда расположены под прикрытием травы или кустарника, но насиживающий кулик имеет хороший обзор, позволяющий ему заранее заметить опасность. Такое расположение гнезд характерно для щеголей, перепончатопалых песочников, белохвостых песочников и т. д., населяющих самые различные биотопы.

4. Гнезда всегда расположены под густым прикрытием, часто среди высокой травы, затрудняющей обзор сидящей на гнезде птице. Так гнездятся плавунчики, бекасы и некоторые другие кулики, населяющие наиболее увлажненные биотопы с плотным густым травостоем.

Устройство гнезд куликов и их расположение, играя большую роль в предохранении яиц от хищников и неблагоприятных погодных условий, находится в тесной связи с особенностями гнездовой экологии вида [Irving, 1972]. Оно прежде всего зависит от степени участия членов пары в инкубации и особенностей отвлекающего поведения куликов.

## БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ

### Предгнездовой период

#### Прилет

Сроки прилета куликов на места гнездования тесно связаны с наличием и доступностью подходящего корма, что в свою очередь зависит от появления проталин в тундрах, а также открытой воды по берегам рек и озер. Прилет большей части куликов, гнездящихся в районах изучения, в целом совпадает со временем перехода среднесуточной температуры воздуха через  $0^{\circ}$  (рис. 40). Однако очевидно, что на сроки прилета мигрантов, его характер и интенсивность воздействует также множество других факторов: погодные условия на зимовках и путях миграций, дальность миграционных путей, степень кормовой специализации вида, его популяционная структура и т. д. В табл. 17 и 18 приведены для сравнения сроки наступления некоторых весенних фенодат для каждого района исследований и сроки появления первых птиц наиболее обычных видов в те же годы.

В 1973 г. в Ванкаремской низменности затяжная холодная весна наступила после многоснежной зимы, а в сравниваемом с ним 1974 г. здесь была малоснежная зима и теплая дружная весна. В Чаунской низменности конец мая в 1980 г. был более теплым по сравнению с 1975 г., однако зимой 1980 г. мощность снежного покрова почти в полтора раза превышала многолетнюю норму, и в связи с этим открытая вода и проталины в тундре появились позднее. В Колымской тундре два года наблюдений были схожи по погодным условиям в весенний период, однако различие в сроках фенологических явлений значительно. В 1979 г. была теплая дружная весна, но к 25 мая значительно похолодало. На протяжении ряда суток температура воздуха колебалась от  $-2$  до  $-10^{\circ}$  при резком северном ветре от 5 до 8 м/с. Столь значительное похолодание явилось причиной откочевки некоторых уже прилетевших куликов и могло задержать прилет видов, прилетающих позднее. Заметим, что к 25 мая перед похолоданием на проталинах кочкарной тундры уже появились бутоны пушкицы, а кое-где по берегам ручьев расцвела сон-трава *Pulsatilla Adans*. В тундре уже появились краснозобики, американские бекасовидные веретенники, бурокрылые ржанки, туlessы, щеголи, токовали первые турухтаны. Ночью с 25 на 26 мая замерзла вода в лужицах и на речках. Снег, падавший на мокрый мох проталин, замерзал коркой, и птицы были практически лишены возможности добывать себе беспозвоночных. Кулики вели себя неактивно все время непогоды, а к 29 мая (перед улуч-

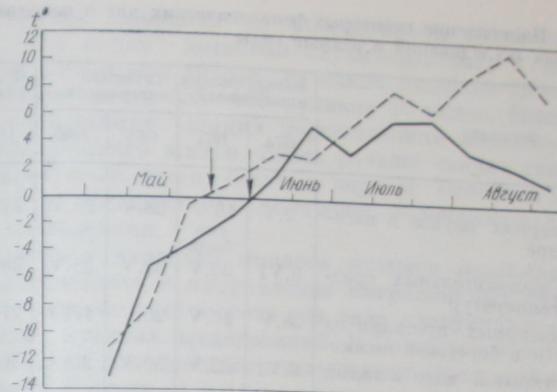


Рис. 40. Ход среднесуточных температур воздуха и сроки прилета куликов в Ванкаремской низменности

Сплошная линия — 1973 г., штриховая — 1974 г. Стрелки указывают время прибытия большей части птиц, более 80% по видовому составу

шением погоды) в окрестностях базы можно было заметить лишь редких ржанок и туlessов.

Сравнивая сроки прилета куликов разных видов, можно заметить, что часть из них прилетает почти в одно и то же время независимо от хода весны. К таким видам относятся прежде всего туless, камнешарка, бурокрылая ржанка; в меньшей степени — галстучник, чернозобик и краснозобик. Эти кулики не только имеют наиболее стабильные сроки прилета, но и прилетают обычно раньше других. Такая особенность, несомненно, связана со степенью кормовой специализации птиц.

Как указывалось ранее в четвертой главе, перечисленные виды относятся к наиболее генерализованным в способах добычи корма куликам, имеющим широкие спектры питания. Такая «вседядность» становится очень ценным качеством в раннее весенне время, когда почти вся поверхность тундр покрыта снегом. Ко времени прилета первых куликов в разные годы от снега бывает свободно от 1 до 5% площади гнездовых местообитаний. К тому же в большинстве случаев такие участки, где зимние ветры сдувают снег и весной образуются ранние проталины, бедны беспозвоночными. Таким образом, прилетая на места гнездования, кулики оказываются в весьма трудной ситуации. Один из путей переживания неблагоприятного времени — неразборчивость в способах кормежки и широкий пищевой диапазон. Второй путь — использование немногих микроазисов посреди заснеженной тундры. Весенняя концентрация в кормовых местах характерна в большей или меньшей степени для всех тундровых куликов [Кондратьев, 1980в]. В качестве таких «стаций переживания» следует назвать места ветровых сдувов, особенно в прибрежной

Таблица 17. Наступление некоторых фенологических дат в весенний период в трех районах исследований в разные годы

Фенодата	Ванкаремская низменность		Чаунская низменность		Колымская тундра	
	1973	1974	1975	1980	1978	1979
Появление первых пауков и насекомых в тундре	2.V	16.V уже были	28.V	29.V	14.V уже были	18.V уже были
Наступление положительных среднесуточных температур	6.VI	30.V	31.V	28.V	29.V	24.V
Появление обширных проталин на возвышениях и в береговой полосе	28.V	16.V	20.V	1.VI	27.V	23.V
Появление открытой воды в талых лужах и вдоль берегов озер	6.VI	22.V	30.V	2.VI	30.V	25.V
Появление проталин в низинной тундре	10.VI	20.V	1.VI	8.VI	30.VI	30.VI

Таблица 18. Прилет наиболее обычных куликов в разные годы в трех пунктах исследований

Вид	Ванкаремская низменность		Чаунская низменность		Колымская низменность	
	1973	1974	1975	1980	1978	1979
Туес	30 V	29 V	25 V	25 V	24 V	23 V
Бурокрылая ржанка	?	?	?	?	25 V	24 V
Галстучник	4 VI	31 V	23 V	28 V	?	?
Камнешарка	29 V	20 V	25 V	28 V	—	—
Щеголь	—	—	6 VI	5 VI	25 V	23 V
Круглоносый плавунчик	12 VI	28 V	25 V	1 VI	24 V	3 VI
Плосконосый плавунчик	6 VI	26 V	4 VI	3 VI	3 VI	5 VI
Турухтан	?	7 VI	29 V	1 VI	25 V	23 VI
Краснозобик	28 V	2 VI	25 V	2 VI	25 V	20 V
Чернозобик	30 V	24 V	23 V	28 V	—	—
Лопатень	7 VI	6 VI	—	—	—	—
Белохвостый песочник	16 VI	31 V	23 V (уже были)	30 V	?	?
Перепончатопалый песочник	17 VI	24 V	—	—	—	—
Дутыш	29 V	20 V	28 V	8 VI	26 V	3 VI
Бекас	12 VI	1 VI	3 VI	7 VI	28 V	4 VI
Малый веретенник	—	30 V	?	?	28 V	25 V
Американский бекасовидный веретенник	9 VI	21 V	3 VI	8 VI	27 V	23 V

полосе, завалы плавника на побережье. В Колымской тундре огромна роль аянов — котовин спущенных озер в поймах рек. По учетам 28–29 мая 1978 г., на одном из таких аянов концентрировалось не менее 350–400 куликов 10 видов. Многие кулики в качестве весенних «стаций перезимования» используют окрестности человеческого жилья. Здесь раньше сходит снежный покров и образуются лужи, богатые кормом. Особенно тяготеют к человеческим поселениям камнешарки, белохвостые песочники и отчасти чернозобики.

На сроки и характер прилета куликов оказывают влияние также длительность и направление миграционных путей. В этом аспекте интересно рассмотреть два вида плавунчиков, обитающих во всех трех пунктах исследований. В Ванкаремской низменности первые встречи плосконосых плавунчиков зарегистрированы между 26 мая и 6 июня. В разные годы они опережали круглоносых плавунчиков на срок от двух до шести дней. В Чаунскую низменность в район дельты Чаун-Палываам плосконосые плавунчики прилетают в первых числах июня, позднее, чем круглоносые, на два–девять дней. Примерно на такое же время они запаздывают и в низовьях Колымы. Такую закономерность можно объяснить различием в направлении пролетных путей двух видов плавунчиков. В то время как круглоносые плавунчики мигрируют через континент, плосконосые летят вдоль океанского побережья. При продвижении на запад от Чукотского полуострова протяженность миграций плосконосых плавунчиков увеличивается, а круглоносых, наоборот, уменьшается.

Настоящий весенний пролет в районах наблюдений выражен слабо и лишь у некоторых видов куликов: дутышей, плосконосых плавунчиков, отчасти у турухтанов, а в Колымской тундре кроме названных — у камнешарок. Пролетные стаи хорошо различаются визуально своей компактностью и определенным направлением полета. Эти стаи насчитывают от 10–15 до 60–70, редко до 100 особей. В Ванкаремской низменности пролетные стаи плосконосых плавунчиков и дутышей летели, как правило, на небольшой высоте, от 1,5 до 5–6 м, в северо-западном направлении. В Чаунской низменности в дельте Чаун-Палываам стайки *Ph. fulicarius* летели вдоль береговой кромки с севера на юг. По-видимому, кулики, осваивающие морские заливы и долины рек, отделяются от основного миграционного потока плосконосых плавунчиков, идущего вдоль побережья арктических морей. В тундрах междууречья Коньковой и Колымы пролетные стаи плосконосых плавунчиков и дутышей летели сравнительно высоко, на 15–30 м. Стaiи передвигались от долины Колымы в западном направлении. Напротив, у турухтанов преимущественно направление стай было северным, как у камнешарок. Камнешарки летели в смешанных стаях, содержавших самцов и самок в примерно равном количестве. Остальные из перечисленных видов куликов прибывают на места гнездования раздельно, самцы и самки. Первыми появляются у плосконосых плавунчиков самки,

а у дутышей и турухтанов — самцы. Особи противоположного пола прилетают через два-три дня. Надо заметить, что сказанное справедливо для пролетных стай куликов. В некоторые годы первыми появляются особи из местной гнездящейся популяции и прилетают они уже в парах (например, плосконосые плавунчики в 1972 г. в Банкарском низменности) или, по крайней мере, одновременно, подобно дутышам в Колымской тундре весной 1978 г. В одном и том же месте наблюдений соотношение времени прилета местных и пролетных особей данного вида бывает различным. Например, для тех же дутышей в приколымской тундре в 1979 г. первыми были замечены пролетные стайки самцов.

У большей части куликов в районах исследований весенний пролет выражен слабо. Плотные пролетные стаи отсутствуют и миграция носит характер постепенных перекочевок. Ярким тому примером может служить пролет краснозобиков и отчасти песчанок в низовьях Колымы в 1979 г. (смотри повидовые очерки). Обычно кулики в кочующих стайках весьма активны: здесь можно увидеть самые разнообразные элементы ритуального поведения плоть до «показа гнезда» и изготовления гнездовых ямок. Эти стайки медленно передвигаются к местам гнездовий, ежедневно меняясь в составе и численности. Такой характер передвижения, видимо, может быть свойствен куликам на самых последних этапах весенних миграций.

Что касается местных куликов, то прилет основной массы птиц одного вида происходит дружно, в течение двух-трех дней, хотя первые особи могут появиться дней на десять раньше.

#### Брачное и территориальное поведение

Характер пространственного размещения и поведения куликов сразу после прилета в решающей степени зависит от конкретной обстановки на местах гнездования. Чем большая часть тундры свободна от снега и, следовательно, чем более обилен и доступен подходящий корм, тем скорее происходит распределение птиц по гнездовым участкам. Кулики, появляющиеся на местах гнездования в одиночку и не проявляющие склонности к стайному образу жизни, подобно тулесу, сразу, как только становится возможным отыскать необходимое количество корма, занимают индивидуальные территории. Расселение по тундре у этих куликов, в силу их сравнительно малой численности и дисперсного распространения, происходит, по-видимому, без особых конфронтаций. Однако для большей части видов характерно, что кулики, прилетая стаями, держатся в них некоторое время после прилета. У таких видов расселению по тундре предшествует нарастание агрессивности птиц.

Именно в результате нарастающей агрессивности распадаются кочующие после прилета стайки чернозобиков, перепончатопалых песчанников, краснозобиков и многих других куликов. Скорость же распада стай и сроки распределения по гнездовым территориям зависят от снеготаяния и наличия доступного корма.

Обычно у разных видов от прилета до занятия гнездовых участков проходит от двух до десяти дней.

У тундровых птиц подотряда Limicolaе можно встретить самые различные образцы пространственного размещения видов на гнездовье. Одни кулики при любых обстоятельствах гнездятся разреженно, охраняют большие индивидуальные участки, у других размеры охраняемых территорий сильно варьируют в разных местах, трети вообще не имеют охраняемых участков. Столи же различна может быть и плотность гнездования куликов в каждом конкретном месте в разные годы. Для большинства видов численность популяции, гнездящейся в каком-то локальном районе, из года в год изменяется относительно мало, и эти колебания, вероятно, связанные с изменчивостью соотношения рождаемости и смертности, отражают действительную динамику численности популяции. Однако для некоторых видов куликов плотность гнездования в одном месте в разные годы может колебаться в сотни раз, так как для них характерны ежегодное перераспределение и большая подвижность популяций внутри гнездового ареала. Всех тундровых куликов по их размещению в пределах гнездовых биотопов можно условно разделить на три группы<sup>2</sup>.

**I. Кулики, занимающие и охраняющие индивидуальные гнездовые участки.** Каждая пара птиц этой группы имеет индивидуальную территорию, границы которой охраняются не только во время брачных игр, но и, как правило, до конца инкубации, а зачастую и более длительное время. Размеры индивидуальных участков могут значительно варьировать не только у разных видов, но и у одного вида птиц в разных частях ареала. Тем не менее в одном конкретном месте плотность гнездования популяции не испытывает очень больших колебаний в разные годы. К первой группе можно отнести большую часть куликов, гнездящихся в районах исследований: всех ржанок и песочников рода *Calidris*, кроме краснозобика и белохвостого песочника, камнешарку, лопатня и малого веретенника. Это моногамные виды, в инкубации участвуют как самец, так и самка, хотя зачастую и в весьма различной степени (табл. 19).

**Ржанки.** Наиболее стабильно пространственное распределение на гнездовье у тулесов. Этим куликам всегда присуще разреженное гнездование: даже в наиболее благоприятных местах плотность гнездования тулесов не превышала трех пар на 10 км<sup>2</sup>. Размеры охраняемых участков в районах наблюдений составляют около 0,3 км<sup>2</sup>, подобные цифры приведены и в монографии Е. В. Козловой [1961]. Границы охраняемых территорий устанавливаются в пору брачных игр. Из-за разреженного гнездования тулесов нам не приходилось наблюдать у этих куликов столкновений на границах участков в гнездовой период.

<sup>2</sup> В своей работе мы опирались на исследования ряда американских зоологов об эволюции популяционных систем у арктических песочников [Pitelka et al., 1974].

Таблица 19. Брачное и территориальное поведение некоторых куликов

Гнездование HABITATZWECKEN	Вид птицы	Брачные отношения самцов и самок	Территориальное размещение	Характерные черты воздушных демонстраций	
				Wing-up display	Специфические черты с демонстрацией в зоне участков
1	Туес	Моногамия	Стабильные охраняемые участки могут сохраняться до вылупления птенцов	Высокий полет с медленными глубокими взмахами крыльев. Двухслойный свист, изредка песня	- +
2	Камнешарка	Моногамия	Охраняемые участки изменяются в размерах во много раз. Склонность к групповому гнездованию. Территории разрушаются после вылупления птенцов	Воздушные демонстрации с глубокими взмахами крыльев, раскатываясь из стороны в сторону. Стреконущая трель	- +
	Лопатень		Охраняемые участки становятся в размерах. Территориальность сохраняется почти до вылупления птенцов	Высокий трепещущий полет с непрерывной трелью	+ +
	Белохвостый пе- сочник	Моногамия с тенденцией к последовательной полигандрии	Размеры индивидуальных участков сильно изменяются. Территориальность исчезает до вылупления птенцов	Высота полета резко изменяется с плотностью популяции. Трепещущий полет, непрерывная трель	+ +
	Перепончатоногий песочник	Моногамия	Стабильные охраняемые участки сохраняются почти до вылупления птенцов	Высокий полет, периодически сопровождаемый песней во время планирования	+ +

Таблица 19 (продолжение)

Гнездование HABITATZWECKEN	Вид птицы	Брачные отношения самцов и самок	Территориальное размещение	Характерные черты воздушных демонстраций	
				Wing-up display	Специфические черты с демонстрацией в зоне участков
3	Берингийский песочник	Моногамия	Размеры охраняемых участков относительно стабильны. Территориальность, видимо, сохраняется еще некоторое время после вылупления птенцов	Довольно низкий полет, сопровождаемый периодической звонкой трелью	+ +
	Бурокрылая ряжанка		Индивидуальные участки стабильны в размерах. Разрушаются, видимо, вскоре после вылупления птенцов	Высокий полет с медленными глубокими взмахами крыльев. Иаредка песня при планировании	- +
	Малый веретеник		Индивидуальные участки активно охраняются, видимо, лишь в период брачных игр	Очень высокий с двухслойным полетом. Перि�одически короткая песня. При посадке изредка звонкая трель	+ +
4	Галстучник	Моногамия	Размеры индивидуальных участков нестабильны. Территориальность разрушается из стороны в сторону с медленными глубокими взмахами прямых крыльев. Непрерывный двухслойный крик	Низкий полет, раскачиваясь из стороны в сторону с медленными глубокими взмахами прямых крыльев.	- +
5, 6	Чернозобик	Моногамия	Стабильные охраняемые участки. Территориальность после вылупления птенцов поведение разрушается мелким трепетанием крыльев. ПерIODическое планирование с песней. При посадке звонкая трель	Довольно высокий полет с + +	+ +

Таблица 19 (окончание)

Городок на северо-востоке	Вид птицы	Брачные отношения <sup>a</sup> самцов и самок	Территориальное размещение	Характерные черты воздушных полетов			
				Индивидуальные участки устанавливаются только на время брачных игр. Их размеры сильно изменяются	«Дребезжащий взлет». Низкие круговые полеты	Способность к полетам с места с мгновенным прыжком вверх, зависящая от требований	Wing-up display
Плоскноносый плавунчик	Моногамия с тенденцией к полигандрии				—	+	+
Туррухтан	Моногамия	Моногамия	Охранные территории нет. То же	Непродолжительный высотный полет. Короткая песня	—	—	—
Американский бекасовидный ветреник	Дутын, острохвостый песочник	Полигамия, иногда моногамия	Самцы охраняют участки для демонстраций. Индивидуальных гнездовых территорий нет. Охранные участков нет.	Волнообразный полет с глухими двухсложными криками. Высота полета сильно меняется	—	—	+
Щеголь	Моногамия	Моногамия	Самцы охраняют участки для демонстраций, терриории «самцов» территории «самцов» для демонстрации	Высокий полет с двухсложным позывом. Иновда высокообразанный полет со своеобразными прерывателями и песней	—	—	?
Бекас	Круглоносый плавунчик		Охранные гнездовых участков нет. Самцы охраняют территории для демонстрации	Высокий круговой полет с характерным звонким сопровождением	—	—	+
			Моногамия. В плотных сообществах тенденции к полигандрии	Самки имеют участки для демонстрации, размеры которых зависят от плотности популяций	«Дребезжащий взлет». Низкие круговые полеты		

<sup>a</sup> Примечание. Характеристика охотников районов исследований см. в табл. 8

Размеры индивидуальных территорий определяются, видимо, исходя из наличия корма, необходимого для выкармливания птенцов. Варосые кулики в период насиживания часто летают короться на берега озер, расположенных за пределами охраняемых территорий довольно далеко от гнезд. Выводки же тулесов кочуют большей частью в пределах гнездовых участков, причем они довольно подвижны. Возможно, именно эти миграции выводков и определяют минимальные размеры охраняемых территорий у тулесов [Flint, Kondratjew, 1977].

Сходно территориальное распространение у бурокрылых ржанок, только у них индивидуальные участки гораздо меньше. Во всех районах Чаунской низменности и на южном побережье Ко-лючинской губы охраняемые участки имели близкие размеры и занимали немногим менее 0,1 км<sup>2</sup>.

У галстучников размеры охраняемых участков могут быть заметно различными даже в не очень удаленных местах. В районах, где эти кулики сравнительно редки, например в дельте Чауп-Палываам, галстучники охраняли участки около 1,5–2,0 га. В то же время в некоторых местах им присущее полукононимальное гнездование и здесь их плотность может достигать трех пар на 1 га.

Для всех тундровых ржанок характерна моногамия с примерно равным участием членов пары в воспитании потомства. Все кулики имеют развитое брачное и территориальное поведение, осуществляемое посредством воздушных и наземных демонстративных реакций. Наиболее характерным элементом брачного и территориального поведения являются воздушные полеты со звуковым сопровождением. Эти полеты могут выполнять три основные функции: поиски и привлечение партнера, охрана гнездового участка и показ готовности демонстранта к копуляции.

Полеты, имеющие функции охраны занятых участков и привлечение партнера, протекают в общем одинаково. Туlessы на высоте до 40–50 м, а ржанки несколько ниже [Sauer, 1962] обследуют границы занятого участка, издавая звонкий двухсложный позыв. Различие заключается в том, что самец, еще не имеющий пары, просто сопровождает каждую пролетающую мимо крупную ржанку, будь это концептрическая особь или близкий по облику кулик, но не нападает на нее. Агрессивность самцов после объединения в пары заметно возрастает; в это время они изгоняют не только самцов своего вида или хищников, но даже и пролетающих мимо самок. У холостых самцов туlessов и бурокрылых ржанок привязанность к занятым территориям поначалу весьма невелика. Обычно после нескольких суток безуспешных попыток привлечения самок кулики бросают свои участки. Гораздо более привязаны к своим индивидуальным территориям галстучники.

Галстучники совершают свои рекламные полеты чаще всего на высоте порядка 5–10 м. Самец в полете медленно и глубоко взмахивает крыльями и издает непрерывный двухсложный крик

(смотри повидовые очерки). Подобные полеты как правило не продолжительны, однако часто повторяются и в разгар брачных игр могут исполняться до 18–19 ч в сутки.

Непрошеные гости немедленно подвергаются нападению галстучника, при этом хозяин с писком преследует не только птиц своего вида, но также других мелких куликов и воробышных птиц: трясогузок, лапландских подорожников, пурпурочек. Изредка преследованиям подвергаются даже гуси и журавли.

Камнешарки по характеру размещения на гнездовой территории и ритуальному поведению брачного периода наиболее близки к ржанкам, особенно к галстучникам. Разделение на пары у этих куликов в местах наших наблюдений происходило в основном вскоре после прилета и протекало сравнительно мирно. Гнездовые территории занимали уже пары камнешарок и в это время активность их резко возрасла. На севере Чукотки камнешарки гнездятся как парами, так и рассеянными небольшими сообществами до шести-семи семей, однако и в последнем случае каждая пара имеет свой небольшой участок, который ревностно охраняет от соседей и от всех птиц, пролетающих неподалеку. Заметим, что камнешаркам свойственно также гнездование под защитой колоний серебристых чаек.

Песочники, охраняющие индивидуальные гнездовые территории, обладают многими общими чертами брачного и территориального поведения: для них характерны песенные воздушные демонстрации, ритуальное изготовление «ложных» гнезд, по единому плану протекают также наземные конfrontации.

Практически все эти кулики могут прибывать на места гнездования парами, в одиночку или стайками. Занимают ли индивидуальные участки пары куликов или же самка позднее присоединяется к самцу на охраняемом им участке, это не является видоспецифическим признаком, а зависит от множества факторов: от места наблюдений, характера весны, хода весеннего прилета и т. д.

Наиболее сухие, часто щебнистые участки тундр населяют исландские песочники. К сожалению, материалы по территориальному распределению и особенностям брачных отношений у этих куликов очень отрывочны ввиду крайней редкости исландских песочников в районах работы. В период брачных игр эти кулики охраняли большие территории, во всяком случае патрульные полеты самцов захватывали площадь не менее 1 км<sup>2</sup>.

Рекламное поведение исландских песочников было подробно описано различными исследователями [Бируля, 1907; Salomonsen, 1951; Hobson, 1972]. К этим описаниям мы практически ничего не можем добавить и поэтому в кратце коснемся лишь некоторых наблюдений за токованием этого вида. В весенне время мы часто наблюдали исландских песочников, летавших на высоте 20–30 м с негромкими мелодичными криками вроде «уик-уик», повторявшихся через три-четыре секунды. Сравнивая рекламный полет исландских песочников с полетами других представителей групп-

пы, можно видеть большое сходство в рисунке воздушных демонстраций этого вида и некоторых других песочников.

Берингийские песочники прилетают на места гнездования одними из первых среди куликов и сразу приступают к брачным играм. Так как участки тундр, используемые этими куликами для гнездования, бывают скрыты под снегом, начало брачных игр протекает на кормных участках, на проталинах прибрежной полосы; здесь же они разделяются на пары. В начальный период токования наиболее заметной формой рекламного поведения самца берингийского песочника является резкий крутой взлет на высоту 10–15 м с последующим планированием к земле на поднятых в-образно крыльях.

Берингийским песочникам больше, чем какому-либо другому виду куликов, присуще демонстрирование поднятыми крыльями, показ светлой подложки крыла, так называемые «wing-up» или «wing-lifting»-демонстрации. Эти показы используются в самых различных ситуациях: после окончания полетов, при встрече партнера, при появлении опасности и т. д. При этом белый испод крыла почти всегда бывает обращен в сторону причины такого поведения. Кулик может манипулировать обоими крыльями вместе, но чаще тем или другим крылом, в зависимости от направления побудительной причины. У берингийских песочников, в отличие от большинства других куликов, демонстрирование поднятыми крыльями свойственно не только самцам, но и самкам.

По наблюдениям на Западном Шпицбергене [Bengtson, 1970], морские песочники исполняли рекламные полеты на большой высоте. У берингийских песочников высота воздушных полетов не превышала 15–20 м. Рекламные полеты самцов сопровождались своеобразной песней, состоящей из звонких повторяющихся позывов вроде «у-лю, у-лю...», перемежаемых странными «кашляющими» звуками. Малая высота рекламных полетов в исследованном районе, возможно, объясняется небольшими размерами охраняемых участков у берингийских песочников, размеры индивидуальных территорий близ Колючинской губы не превышали, видимо, 3–4 га.

Рекламное поведение чернозобиков весьма близко напоминает такое у берингийских песочников, заметно отличаясь лишь звуковым сопровождением. Часть чернозобиков появляется на гнездовых участках уже парами. Возможно, это относится к ранее гнездившимся здесь куликам, так как у чернозобиков пары нередко сохраняются в течение ряда лет и селятся на одной территории [Soikkeli, 1967, 1970].

Довольно большой процент самцов, однако, приобретает подругу видимо, лишь после занятия гнездовых участков. Размеры индивидуальных участков у чернозобиков, по наблюдениям у Колючинской губы, были близки к 1 га, что в общем сходно с результатами исследований на западе Аляски [Holmes, 1970].

Группа мелких песочников и кулик-лопатень по типам территориальных демонстраций близки между собой и довольно хоро-

что отличаются от уже рассмотренных куликов. Кулик-красношайка спорадически гнездится в местах наших работ как на востоке, так и на западе Чукотки. Наши наблюдения за рекламным поведением красношек, к сожалению, весьма неполные мало что добавляют к наблюдениям Н. А. Гладкова [1957, 1958] в северной Якутии. Рекламные полеты этих куличков весьма своеобразны. После быстрого крутого взлета, характерного для большинства песочников, самец красношайки на широко расставленных, опущенных чуть ниже уровня тела крыльях летает кругами над гнездовой территорией. Горизонтальные участки полета довольно часто сменяются крутыми подъемами и спусками, так что траектория полета кулика волнообразна. При скольжениях вниз красношайка издает характерный заунывный крик, тут же круто набирает высоту мелко трепеща крыльшками и т. д. Иногда во время рекламных полетов самцы издают своеобразные глухие звуки вроде «чфы-чфы-чфы...» с интервалом в одну-две секунды. После посадки кулик несколько мгновений держит крылья поднятыми над туловищем вертикально вверх, вытянув вперед шею. Фрагментарность наших наблюдений не позволяет судить с определенностью о размерах охраняемых территорий, но, вероятно, амплитуда рекламных полетов красношек отнюдь не соответствует размерам их наземных индивидуальных территорий.

У кулика-воробья, гнездование которого было установлено на востоке Чукотки, нам вообще не удалось наблюдать рекламные полеты, однако при беспокойстве кулики порхали над наблюдателем, издавая звонкую трель.

В северо-восточной части Чукотского полуострова довольно обычен на гнездовые в приморских тундрах *перепончатопалый песочник* [Кондратьев, 1974б]. Эти кулики прибывают на места гнездования в небольших смешанных стайках, самцы и самки вместе. Стайки вскоре распадаются, и песочники распределяются по гнездовым участкам. Размеры индивидуальных участков, по наблюдениям на косе Беляка, составляли около 1 га. Перепончатопалые песочники придерживаются строгой моногамии в брачных отношениях. Рекламные демонстрации у этих куликов великолепно описаны Холмсом [Holmes, 1971, 1973]. ТERRиториальное поведение хорошо развито. При плотном гнездовании перепончатопалых песочников у них довольно часто стычки самцов на границах участков. Самцу свойственны разнообразные воздушные и наземные демонстрации, которые мы вкратце рассмотрим, так как они типичны и для некоторых других представителей этой группы. Как и у других песочников, наиболее заметными проявлениями демонстративного поведения у перепончатопалых песочников являются рекламные полеты. Полеты происходят на небольшой высоте, как правило 5–10 м, и сопровождаются звуковыми сигналами. Брачная песня самца перепончатопалого песочника длится 1–5 с и во время интенсивного токования повторяется через каждые 4–5 с [Holmes, 1973]. Песня состоит из двух частей. Сначала слышна серия высоких

свистящих звуков «ти-ти-ти...», следующих в быстрой последовательности. Затем следует резкое «тэярру». Эти песни мы слышали только в полете.

Резкие свистящие звуки, составляющие вводную часть брачной песни часто издают самцы во время воздушных погонь при территориальных конфликтах. Во время рекламного полета самец медленно движется кругами над своим участком. Крылья его выпрямлены и направлены параллельно земле, амплитуда их движения еще больше, чем у чернозобика или берингийского песочника. Песня звучит во время кратковременного планирования, после чего опять продолжается машущий полет в замедленном темпе. Эта характерная особенность – отсутствие неподвижного зависания в воздухе на трепещущих крыльях, резко отличает перепончатопалых песочников от лопатней и очень напоминает брачное поведение бэрдовых песочников [Drury, 1961; Holmes, 1972]. После окончания песни самец довольно полого планирует к земле на горизонтально вытянутых крыльях.

Охрана гнездовых участков у перепончатопалых песочников, видимо, осуществляется лишь в период насиживания, постепенно угасая, и совершенно исчезает после вылупления птенцов. Мы не замечали у этих куликов воздушных демонстраций в период окончания инкубации, как это свойственно, например, лопатням.

Сразу после прилета на месте гнездования лопатни держались поодиночке или группами по три-четыре кулика. Столкновения между членами этих групп поначалу редки и ограничиваются демонстрацией угрожающих поз во время кормежки. Постепенно агрессивность самцов нарастает, и кулики распределяются по гнездовым участкам. В районе Колючинской губы площадь индивидуальных участков у этих куликов составляла 0,25–0,5 га [Кондратьев, 1974а]. Большая часть самцов обзаводится подругами, видимо, уже после распределения по территориям. ТERRиториальное поведение у лопатней развито очень хорошо и проявляется в различных воздушных и наземных показах. Охрана территорий, как и у других песочников, заключается, в основном, в рекламных полетах и погонях. Во время демонстративного полета лопатень на высоте от 30 до 50 м медленно летает кругами над своим участком (рис. 41). Через краткие промежутки времени он на несколько секунд неподвижно зависает в воздухе. При этом кулик быстро трепещет выпрямленными крыльями вверх-вниз от горизонтали. Звонкая жужжащая трель раздается непрерывно. Не переставая петь, лопатень через неправильные промежутки времени круто планирует к земле, но чаще не садится, а вновь резко взмывает вверх и продолжает токовать. Рекламный полет самца продолжается от 1–2 до 15 мин. Для лопатней, как и для красношек, характерны резкие подъемы и спуски во время токования. Вообще, по характеру токового поведения лопатни, на наш взгляд, наиболее близки к красношайкам, хотя имеют много специфических осо-

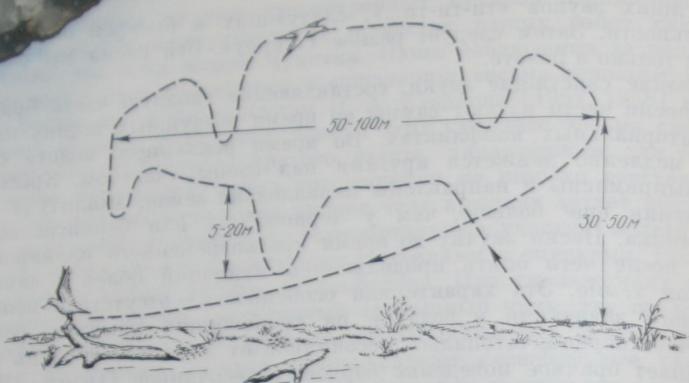


Рис. 41. Схема рекламного полета лопатня

бенностей. При спуске на землю лопатень планирует, держа крылья над телом так, что угол между ними составляет около  $60^{\circ}$ . Посадка в брачный период заканчивается wing-up-демонстрациями. При этом одно крыло часто складывается быстрее второго, направленного к объекту показа, большей частью к самке. Такие демонстрации присущи лопатням главным образом в брачный период, хотя встречаются и позднее.

Малые веретенники на юге Чаунской низменности гнездились разреженно, не ближе чем в 250–300 м друг от друга. Чаще всего веретенники встречались парами, но 30 мая 1978 г. наблюдали стайку куликов этого вида из 16 особей, из которых 14 почти наверное были самками. Это наблюдение позволяет думать, что весенние миграции малых веретенников происходят раздельно, а объединение самцов и самок происходит на последних этапах перелета или сразу после прибытия. В это время можно наблюдать рекламные полеты самцов, которые происходят на большой высоте и сопровождаются непрерывно издаваемым хриплым позывом.

Индивидуальные территории у малых веретенников сохраняются, видимо, и после начала насиживания, но интенсивность демонстраций снижается. Иногда по три-четыре кулика кормится неподалеку без проявления агрессии. Нападениям хозяев территории подвергаются лишь веретенники, приблизившиеся вплотную или пролетающие над гнездом. Наблюдения показывают, что летящая птица подвергается всегда более яростным нападкам, нежели сидящая на земле.

## 2. Кулики, не имеющие гнездовых участков, охраняющие лишь «самцовые» территории для привлечения партнера.

К этой группе можно отнести четыре вида куликов, обитающих в местах исследований: турухтана, дутыша, острохвостого

песочника и американского бекасовидного веретенника. Самцы этих куликов в весеннеое время демонстрируют занятость какой-либо территории, размеры которых могут быть самыми разнообразными: от нескольких гектаров в отдельных популяциях дутышей до крошечного клочка порядка  $0,5 \text{ м}^2$  на токовище турухтана. Общим у всех этих участков является то, что они служат для привлечения партнера, для обеспечения успеха копуляции. У всех этих куликов (у американских бекасовидных веретенников не всегда) самцы прилетают на места гнездования раньше самок и занимают какие-то участки тундр, где начинают демонстрации, как бы указывая самкам оптимальные для выведения значительные (до десятков раз) колебания численности гнездящихся птиц в одном и том же месте в разные годы. Очень интересные данные получаются при сопоставлении численности мигрантов и гнездящихся куликов этого вида в каком-либо месте на протяжении ряда лет. Например, в Банкарском низменности в течение трех лет наблюдений в окрестностях базы ежегодно пролетало в пору весенних миграций сравнимое количество дутышей. Минимальная численность мигрантов в 1972 г. составляла не менее двух третей от максимума в 1973 г. В те же годы численность гнездящихся в этом районе птиц изменялась в десятки раз. Подобные примеры можно привести для любого географического пункта исследований. Многочисленные наблюдения свидетельствуют о том, что у куликов этой группы всплески и спады численности в разных районах, как правило, не совпадают по времени, т. е. увеличение плотности гнездования в одном месте сопровождается падением численности в другом.

Сопоставление всех этих (и многих других) наблюдений с несомненностью указывает на то, что мы имеем дело не с действительной динамикой численности куликов, отражающей соотношение смертности и рождаемости животных, а с ежегодным перераспределением гнездящихся популяций в пределах ареала вследствие ослабления гнездового консерватизма.

Брачные отношения и территориальные системы у дутышей подробно освещались как отечественными, так и зарубежными исследователями. Наиболее полные и интересные наблюдения приведены в работах Л. А. Портенко [Portenko, 1968], А. А. Кишинского [1974], В. Е. Флинта и П. С. Томковича [1978] и некоторых американских учёных [Pitelka, 1959; Holmes, 1966a]. Как правило, разгар демонстраций у дутышей наступает довольно поздно, после освобождения от снега значительных участков низинных тундр, их излюбленных местообитаний.

Впрочем, в некоторые годы элементы рекламного поведения можно наблюдать и у мигрирующих дутышей. Так, ранней весной 1974 г., наступившей после малоснежной зимы, проталины в самых различных типах тундр появились уже в двадцатых числах мая, к моменту появления первых стай этих куликов. Дутшки медленно передвигались от проталины к проталине,

питаясь исключительно личинками *Prionocera* (*Tipulidae*), основных объектов их питания [Кишинский, 1974]. В первые дни после прилета стайки эти состояли из одних самцов, между которыми, в отличие от предыдущих лет, были часты агрессивные столкновения и можно было даже наблюдать элементы токования.

В том случае, когда к кормящейся стайке подлетали новые кулики, иногда случалось наблюдать, как ближайший к пришельцу самец принимал позу, характерную для возбужденной птицы [Кишинский, 1974] и с хриплым карканьем, качая вверх-вниз передней частью туловища, неторопливо наступал на «новичка». Тот с плотно прижатым к телу оперением, пригнувшись, отбегал на метр-полтора, после чего кулики продолжали кормиться. Часты были характерные волнообразные патрульные полеты самцов, сопровождаемые токовыми гудящими криками. Кстати, в 1972 г. на мысе Ямрыккай, где численность дутышей была очень низка, самцы, издавая токовой крик, летали на значительно большей высоте, нежели при высокой плотности этих куликов, и их демонстрации захватывали больший участок, пожалуй, не менее 0,5 км<sup>2</sup>. У дутышей не образуется сколько-нибудь постоянных брачных пар. Самки до начала откладки яиц не придерживаются какой-либо определенной территории и, видимо, могут последовательно спариваться с несколькими самцами.

Наиболее близок к дутышу по характеру брачного и территориального поведения другой обитатель увлажненных кочкарниковых и полигональных тундр — *острохвостый песочник*. Подробный разбор экологии и поведения этих интереснейших куликов сделан в последние годы отечественными исследователями [Кишинский, Флинт, 1973в; Флинт, Томкович, 1978]. Эти работы, особенно последняя, настолько полно и верно освещают вопрос, что нет нужды останавливаться на нем еще раз. Следует отметить лишь полную идентичность острохвостых песочников дутышам в плане территориального поведения и брачных отношений.

Очень интересным и классическим объектом для описания брачного поведения и территориальных реакций является турухтан. Территориальность у этого вида куликов почти полностью редуцирована. Территориальное поведение самцов турухтанов сводится к охране клочка общего токовища, на котором кулик занимается демонстрациями. При этом охраняется не территория как таковая, а часть пространства вокруг кулика. Дело в том, что на токовище относительно постоянных участников придерживается лишь небольшая часть куликов, в то время как большинство турухтанов многократно меняет места демонстраций. В равнинных тундрах большая часть токов вообще блуждающие, когда агрегации токующих самцов постоянно перемещаются в пределах довольно обширных участков (в Чаунской низменности около 3–5 км<sup>2</sup>).

Редукция охраняемых индивидуальных участков привела к исчезновению всяких воздушных демонстраций из ритуального поведения самцов турухтанов. Рекламное поведение этих куликов

сводится к системе активных и пассивных показов, демонстрации токующими особями ярких участков оперения.

Впрочем, 29 мая 1979 г. в приколымской тундре удалось наблюдать интересное поведение демонстрирующего самца, кото- вратившийся после длительного похолодания самец (первый и пока единственный на току) в течение часа дважды взлетал над местом токования и, поднявшись на высоту около двух метров, зависал в воздухе примерно на 1,5 с, после чего опускался на землю.

Самки на токах присутствуют обычно недолго, однако их роль не ограничивается ритуальной чисткой оперения (см. повидовые очерки). В разгар токования самки начинают вести себя активно, стимулируя самцов к копуляции. Самки турухтанов могут посещать места токования самцов уже после начала насиживания и иногда даже копулируют. Тока турухтанов действуют вплоть до последней декады июня, но откочевка части самцов начинается обычно на полмесяца раньше.

Американские бекасовидные веретенники прилетают на места гнездования в районах исследований небольшими стайками, в которых, однако, часть птиц держится уже парами. Активизация брачных игр происходит после освобождения от снега участков низинных кочкарных и полигональных тундр, где они гнездятся. Как и у дутышей, токовые трели веретенников во время очень ранней весны могут быть слышны уже с самого прилета этих куликов. Плотность гнездования американских бекасовидных веретенников может сильно изменяться из года в год, как и у других куликов той группы. Система брачных и территориальных отношений изучена пока недостаточно, некоторая ясность появилась лишь в последние годы благодаря работам Е. П. Спангенберга [1960] и особенно А. А. Кишинского и В. Е. Флинта [1973в]. Сейчас можно достаточно уверенно сказать, что связь в парах у американских веретенников непрочная и у них можно ожидать случаев последовательной полиандрии. Пары распадаются в начальный период инкубации.

Территориальное поведение у этих куликов также развито слабо. Хотя в весенне время самец показывает занятость небольшой территории, где он кормится и токует, индивидуальных гнездовых территорий американские бекасовидные веретенники не имеют. В подходящих местах веретенники могут гнездиться в непосредственной близости один от другого. Сразу после исполнения демонстративных полетов самцы часто продолжают кормиться неподалеку друг от друга. Правда, агрессивные проявления у них все же изредка встречаются, когда другой самец подойдет очень близко (на метр-полтора) к хозяину участка. В этом случае хозяин бросается на него, выставив навстречу клюв. Большая часть столкновений на этом и заканчивалась. При воздушных демонстрациях самец круто взлетает вверх на высоту 10–20 м, переходит на горизонтальный полет, мелко

трепеща крыльями, опущенными ниже уровня тела, затем в парящем полете, приподняв голову, издает звонкую булькающую трель, состоящую из немногих колен продолжительностью около 2 с. Е. В. Козлова [1962] передает звучание этой трели как «пинт-пинт, пин-тер-ви-туу, ви-туу». После исполнения песни самец круто плавирует к самке, держа крылья также ниже уровня тела. Гнездовые ямки изготавливаются, вероятно, совместно самцом и самкой. Впоследствии границы гнездового участка никак не охраняются.

3. **Кулики с «уклоняющимся» поведением.** В эту большую и разнородную группу отнесены виды птиц, у которых характер размещения на гнездовых территориях и специфика брачного и территориального поведения очень своеобразны или резко отличаются в зависимости от конкретных условий окружающей среды, главным образом от обилия и доступности корма. Сюда же отнесены кулики, сведений об образе жизни которых пока недостаточно для того, чтобы разобраться в специфике их рекламного поведения. К этой группе можно отнести хрустана, краснозобика, белохвостого песочника, плавунчика, бекасов, улитов и, вероятно, грязовика.

Белохвостые песочники в местах наблюдений гнездились разреженно. Максимальная плотность была отмечена в 1980 г. в дельте Чаун-Палываам, когда гнезда этих куликов встречались через каждые 150–200 м, береговой полосы.

Токовые трели белохвостых песочников звучат уже в стайках, вскоре после прилета. 28 мая 1975 г. в одной из таких стаек на окраине пос. Рыткучи столкновения куликов происходили в среднем каждые полторы минуты. При этом кулик, подвергшийся нападению, обычно взлетал на несколько метров с характерной токовой трелью. Через некоторое время стало ясным, что эта стайка из восьми куликов состоит только из самцов белохвостых песочников. После распределения по гнездовым территориям звонкая щебечущая трель *C. temminckii* звучит почти непрерывно. Характерно, что самцы часто «поют» сидя на каком-нибудь возвышении, будь это обломок бревна в приморской полосе плавника или телеграфный столб в поселке. Участок, занимаемый патрульным полетом белохвостого песочника в Ванкаремской низменности, имел площадь не менее 1,5–2,0 га. В Чаунской низменности индивидуальные территории этого вида, пожалуй, составляли около 1 га.

Достоверных случаев сдвоенного гнездования белохвостых песочников [Hilden, 1965; Коханов, 1973] в районах исследований не отмечено, как не замечено и проявлений последовательной полигандрии [Hilden, 1975].

Одним из наиболее интересных и малоизученных куликов в тундрах Чукотки является краснозобик. Наиболее полные описания брачного поведения и экологии этих куликов на севере азиатского материка были сделаны А. А. Бирулей [1907] еще в начале века. В последние годы наблюдения за небольшой гнездя-

щейся популяцией краснозобиков были произведены на западной Аляске [Holmes, Pitelka, 1964]. Рекламное поведение *C. ferrugineus* описано этими авторами довольно подробно, но характер размещения краснозобиков на гнездовой территории и специфика брачных связей еще далеки от ясности.

По наблюдениям в Чаунской низменности, самцы краснозобиков показывали занятость небольших участков (чуть менее 1 га) еще некоторое время после окончания кладки. На гнездах насиживали лишь по одной птице (самец или самка). В то же время при части выводков держалось по две птицы.

Бекас не имеет индивидуальных гнездовых участков, у него есть лишь территория для токования. Вероятно, общезвестные и неоднократно описанные [Reddig, 1978] рекламные полеты бекасов имеют функцией лишь привлечение и стимуляцию партнера. Эта роль становится немаловажной при скрытом образе жизни бекаса и обитании в заросших густой высокой растительностью биотопах.

Весьма похожи на бекаса в этом отношении щеголь и, вероятно, фифи. Оба эти кулика имеют высокие и сопровождаемые звонким криком рекламные полеты, но не охраняют индивидуальных участков. Вероятно, эти черты рекламного поведения куликов вообще надо рассматривать как приспособление к жизни в кустарниковых тундрах и северотаежных ландшафтах. Заселение щеголем типичных тундр, видимо, является сравнительно недавним явлением.

Система брачных отношений у плавунчиков довольно лабильна [Кишинский, 1973б]. Распределение этих куликов на местах гнездования и, видимо, соотношение их полов значительно изменяются из года в год. От плотности гнездования зависит в значительной мере и характер их территориального поведения. При малой численности плавунчиков они вскоре после прилета разбивались на пары, державшиеся по тундровым озерам. Все самки при этом исполняли круговые полеты, используемые плавунчиками для привлечения партнеров и «маркировки» территорий [Bengtson, 1968; Friksen, 1969]. Площадь участков, охваченных самками во время таких полетов, для плосконосых плавунчиков составляла приближенно около 1 га. У круглоносых плавунчиков самки совершали круговые полеты над очень малыми участками (около 0,01 га) даже при низкой плотности этих куликов. При малой численности у плавунчиков не наблюдали ни территориальных конfrontаций, ни столкновений из-за партнеров. При высокой численности плавунчиков наблюдается жестокая конкуренция самок из-за партнеров. В этих условиях самки вообще не рекламировали занятость какого-либо участка.

Самец хрустана, не имеющий пары, видимо, не занимает определенный участок, а летает в поисках партнера, захватывая большую территорию. Поисковый полет токующего хрустана проходит на большой высоте, как правило, не менее 50 м. Птица медленно летит, непрерывно повторяя звонкое «тьян-тьян»

таянь...». Пара хрустиков заселяет такой-то участок, где они занимается брачными играми и устраивают гнездо, однако впоследствии эта территория не охраняется.

### Период инкубации

Инкубация является одним из важнейших этапов в жизни любого вида птиц. От того, насколько успешно прошел этот период, во многом зависит прирост, а значит, и успешное существование популяции. Поведение куликов у гнезд, температурный режим инкубации и особенности насиживания в различной степени затронуты в работах довольно многих исследователей. В большей части публикаций, однако, приведены лишь отрывочные наблюдения по этим вопросам и, в лучшем случае, выявлены некоторые общие закономерности, например, такие, как увеличение интенсивности обогрева гнезд от начала к концу инкубации или зависимость продолжительности насиживания от погодных условий. Тщательное и подробное изучение интимных сторон гнездовой жизни птиц очень затруднено и стало широко доступным лишь в недавнее время, с развитием инструментальных методов исследования в орнитологии [Промптов, 1956; Семенов-Тян-Шанский, 1960; Долбик, 1965; Королев, 1968, 1970; Болотников, Королев, 1969; Королев, Болотников, 1969; Семенов-Тян-Шанский, Брагин, 1969; Кремчар, 1974; Kendeigh, 1963; Weller, Derksen, 1972; Southwick, 1973; Langley, 1978; и т. д.]. Несмотря на свою молодость инструментальное направление в изучении гнездовой биологии птиц получило к настоящему времени широкое признание у орнитологов всего мира, что само по себе уже говорит о его перспективности.

Успешность выведения потомства у тундровых куликов зависит в первую очередь от температурного режима инкубации. Температура, поддерживаемая в гнездах, помимо интенсивности обогрева яиц определяется параметрами нагревающей поверхности (наседного пятна) расположения гнезда, погодных условий и ряда характеристик кладки и гнезда [Петров, 1977], которые будут затронуты в ходе рассмотрения вопроса.

При сравнении массы насиживающих куликов и их кладок (табл. 20) видно, что масса полной кладки может равняться, а иногда и несколько превышает массу тела насиживающей птицы. При этом, как показывают наблюдения, масса яиц не увеличивается пропорционально весу тела куликов [Ross, 1979], а в большинстве случаев существенно отстает от него. Так, если у мелких песочников масса кладки сравнима с массой хозяина гнезда, а в ряде случаев и заметно превышает последнюю, то у бекасов, американских бекасовидных веретенников, турухтанов и других сравнительно крупных видов масса кладки составляет как правило 60–70% от массы наседки.

Занимаемая кладкой площадь (точнее, площадь проекции кладки на горизонтальную плоскость) больше площади обогревающей поверхности птиц почти у всех видов тундровых кули-

Таблица 20. Сравнение массы ненасижденных кладок и участвующих в насиживании куликов

Вид	Самцы		Самки		Количество кладок	Ср. масса кладок (г)*
	экс.	ср. вес (г)	экс.	ср. вес (г)		
Тулес	4	212	3	228	13	136,8
Бурокрылая ржанка	5	108	3	122	2	100,0
Галстучник	6	52	8	56	6	42,6
Камнешарка	7	101	10	106	9	€4,0
Щеголь	1	156	2	180	7	€4,0
Круглоносый плавунчик	23	34	—	—	4	25,6
Плосконосый плавунчик	13	52	—	—	6	23,2
Турухтан	—	—	6	110	12	78,0
Лопатень	2	30	3	33	9	32,0
Белохвостый песочник	8	24	12	25	8	24,8
Краснозобик	1	53	—	?	2	46,0
Чернозобик	86	49,5	45	54	14	47,2
Перепончатопалый песочник	2	25	1	27	7	27,6
Грязовик	1	33	—	?	1	28,4
Бекас	—	—	8	106	3	56,0
Американский бекасовидный веретенник	8	105	2	104	4	76,0

\* Рассмотрены полные кладки по 4 яйца.

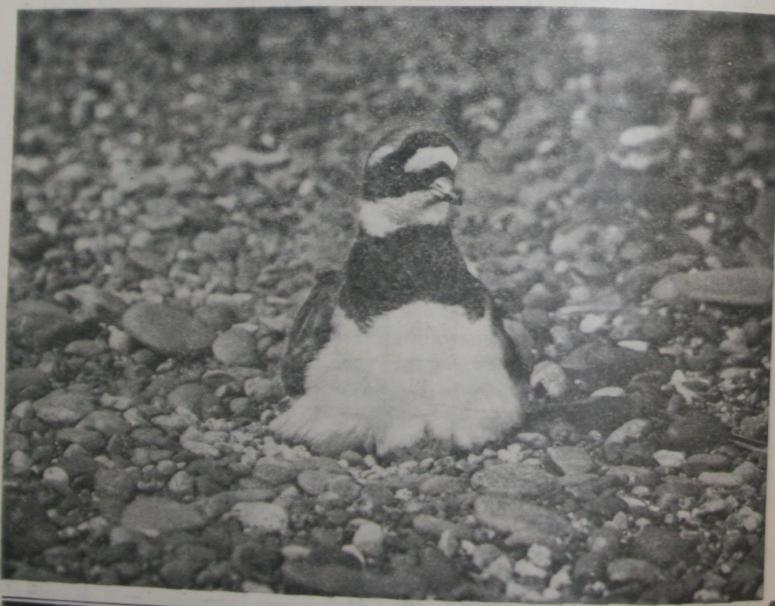
Таблица 21. Температура наседевых пятен у куликов

Вид	Самцы		Самки		Пол неопределен	
	кол-во изм.	ср. ℃	кол-во изм.	ср. ℃	кол-во изм.	ср. ℃
Тулес	10	40,9	10	41,2	—	—
Бурокрылая ржанка	6	41,5	4	41,3	—	—
Галстучник	—	—	—	—	10	41,3
Камнешарка	10	40,1	10	41,8	—	—
Щеголь	10	41,0	—	—	—	—
Круглоносый плавунчик	10	41,0	—	—	—	—
Плосконосый плавунчик	10	41,5	—	—	—	—
Турухтан	—	—	10	40,8	—	—
Лопатень	10	41,5	—	—	—	—
Белохвостый песочник	—	—	10	41,8	—	—
Перепончатопалый песочник	6	40,5	10	39,0	—	—
Краснозобик	—	—	5	41,2	—	—
Чернозобик	10	41,0	10	41,2	—	—
Берингийский песочник	—	—	2	40,7	—	—
Острохвостый песочник	—	—	4	40,5	—	—
Дутыш	—	—	10	41,8	—	—
Американский бекасовидный веретенник	10	41,5	—	—	—	—

ков, за исключением хрустана. Так что тупые концы лиц часто выглядывают из-под тела насиживающих куликов (рис. 42). Кроме того, теплоизолирующие качества гнезд многих куликов весьма низки, а иногда гнездовая выстилка совсем отсутствует. Все это говорит об относительно больших энергетических затратах, необходимых для инкубации яиц куликами, а кроме того, предполагает зависимость температурного режима насиживания от изменений погоды.

Результаты измерений температуры наседных птенов у различных куликов (табл. 21) позволяют сделать некоторые выводы. Обычно температура колеблется в пределах трех градусов, в среднем от 39,0 до 42,0°. Для большей части куликов температура наседных птенов составляет от 40,5 до 41,5° и не является видоспецифическим признаком [Кондратьев, 1980а]. Такие же значения температур получены и при изучении более южных видов куликов [Каменский и др., 1980]. Птицы, у которых оба члена пары принимают примерно равное участие в инкубации, имеют в общем одинаковую температуру наседных птенов у самцов и самок. К подобным же выводам пришел Вальтерс [Walters, 1958] в результате измерения температуры наседных птенов у морского и малого зуйков. Для куликов, у которых роль самцов и самок в обогреве гнезд заметно различается, температура на-

Рис. 42. Насиживающий галстучник. Из-под оперения птицы видны тупые концы лиц



134

седного пятна больше у партнера, несущего основные заботы по насиживанию яиц (например, у камнешарок). У перепончатопалых песочников визуально определить пол насиживающего кулика при измерениях температуры пятна не представляется возможным, однако существуют достаточно большие различия в значениях этих температур при измерениях в различное время суток: около полудня и в полночь. У других куликов, например у галстучников, подобных различий обнаружено не было. Основу перепончатопалых песочников самец насиживает в дневное время, а самка ночью, можно предположить, что у самцов этого вида, несущих основную тяжесть заботы о потомстве, температура наседных птенов выше, нежели у самок.

Нам не удалось заметить достоверно различных колебаний температуры наседных птенов куликов в течение суток, как это было показано например, для *Nuclea scandiaca*, за исключением случая с перепончатопалыми песочниками, у которых, видимо, измеряли температуру разных партнеров. Не обнаружилось и увеличения их температуры в процессе насиживания [Walters, 1958].

Прежде, чем говорить о характере инкубации у различных куликов и ее зависимости от внутривидовой организации и факторов внешней среды, необходимо уточнить, что же принимать за начало и конец инкубации. В специальной литературе по вопросу продолжительности периода насиживания до сих пор можно встретить самые противоречивые сведения. Это касается буквально всех куликов (для которых есть какие-то материалы по этому вопросу). Например, несмотря на множество наблюдений о том, что длительность насиживания различных птиц зависит от окружающей среды, в первую очередь от температуры [Kendeigh, 1940; Soikkeli, 1967; Рольник, 1968; Neim, 1974], все же во многих работах приводится продолжительность сроков насиживания куликов без указания погодных условий, при которых эта длительность отмечена.

Вслед за некоторыми отечественными зоологами [Болотников и др., 1969] мы рассматриваем период инкубации, начиная с откладки первого яйца. За последние годы накопилось довольно много данных о том, что многие, если не все группы птиц, в той или иной степени насиживают яйца еще до завершения кладок [Болотников и др., 1970; Болотников и др., 1974; Шураков и др., 1974; Добродеева, 1974; и т. д.]. По поведению куликов у гнезд и режиму обогревания ими яиц весь период инкубации отчетливо делится на три этапа:

- 1) яйцекладка — от сплеснения первого яйца до завершения кладки;
- 2) собственно насиживание — от окончания кладки до начала освобождения птенцов от скорлупы;
- 3) завершение инкубации и вылупление — до полного освобождения от скорлупы всех птенцов.

Каждый из этих этапов характеризуется ясно выраженным специфическими чертами в поведении насиживающих куликов и в режимах обогрева ими кладок, что отражается в свою очередь на температурных режимах инкубации.

**Этап яйцекладки.** Как уже неоднократно отмечалось различными исследователями [Болотников и др., 1969; Болотников и др., 1974; Norton, 1972; и т. д.], кулики осуществляют прерывистую инкубацию со времени откладки первого яйца. Вообще, в период выведения потомства поведение птицы определяется двумя доминантами — насиживания и пищевой [Дольник, 1960, 1962]. При этом кормовой стимул можно считать относительно стабильным, тогда как доминанта насиживания изменяется во времени, достигая максимума к концу второго этапа инкубации и постепенно уменьшаясь до нуля к моменту полного развития терморегуляции у птенцов, т. е. через одну-две недели после их вылупления. В незначительной степени стереотип насиживания проявляется еще до откладки куликами первого яйца [Литвинов, Калинин, 1977]. Зачастую приходится наблюдать, как различные виды Limicolae: туlessы, камнешарки, берингийские песочники и т. д.— при изготовлении гнездовых лунок или заполнении их подстилочным материалом присаживались и сидели в гнездах неподвижно какое-то время. Судя по характерным насиживавшим позам, это не был просто отдых уставших птиц. Кроме того, такое поведение часто встречалось незадолго перед яйцекладкой, тогда гнезда были почти совсем готовы. Кроме двух перечисленных доминант, определяющих суточные ритмы куликов в период насиживания, необходимо в этот же ряд поставить стереотип защитного поведения у гнезд. Пресс хищников и специфика поведения куликов, направленного на снижение этого воздействия, могут в значительной степени влиять на режим насиживания (подробно см. ниже).

Интервалы между откладкой яиц в одной отдельно взятой кладке (табл. 22) очень изменчивы. Какую-то зависимость можно установить лишь на большом числе наблюдений. Можно сказать, что в среднем интервалы яйцекладки постоянны для каждого вида куликов, возможно даже, для каждой конкретной популяции вида. Во всяком случае, при сравнении финской [Soikkeli, 1967] и североамериканских [Holmes, 1971] популяций чернозобиков выяснилось, что они заметно отличаются по этому показателю. Надо сказать, что при наблюдениях вблизи Колючинской губы и в Чаунской низменности никаких различий в продолжительности периода откладки яиц заметить не удалось, так что для простоты будем говорить о межвидовых, а не о межпопуляционных различиях этого показателя. У различных особей одного вида первые три яйца чаще откладываются через одинаковые промежутки времени, однако отклонения бывают довольно часты. В общем можно сказать, что наиболее стабилен интервал между откладкой средних яиц в кладке. Различия в интервалах между откладкой последних и предпоследних яиц в

Таблица 22. Длительность периода инкубации яиц у некоторых куликов

Вид	Число гнезд под наблюдением	Период яйцекладки			Заверше- ние инку- бации, (сут.) *
		интервал откладки первых 3 яиц	между предпос- ледним и послед- ним яи- цами	насижи- вание до появле- ния тре- щин, (сут.)	
Туless	11	40—48	60—96	23—26	—
Бурокрылая ржанка	3	24—48	48—72	22—24	2—6
Галстучник	9	24—48	48	18—19	2—5,5
Камнешарка	9	24—72	48—96	19—20	3—4
Щеголь	6	22—30	48—96	19—21	2—3
Круглоносый плавунчик	10	24	24—48	18	1—3
Плосконосый плавунчик	27	24	24—48	16—18	1—4
Турухтан	14	22—48	48—72	21—22	2—3,5
Лопатень	6	24	24—48	17—21	2—3
Белохвостый песочник	8	18—26	20—48	18—19	2—5
Чернозобик	12	24	24—72	18—20	2—5
Дутыш	10	24	24—48	19—20	2—3,5
Американский бекасовидный веретенник	8	24—60	48—72	21—22	2—3
Перепончатопалый песочник	4	24	24	18—19	1,5—3

\* Время от появления первых трещин на скорлупе яиц до вылупления последнего птенца.

кладке наиболее велики, длительность этого промежутка времени может изменяться до трех раз у различных особей одного вида. Сам промежуток времени между откладкой предпоследнего и последнего яиц в гнезде, как правило, бывает более длительным, чем для первых яиц. Только у перепончатопалых песочников яйца всегда откладывались с примерно суточным промежутком времени. Вообще из таблицы видно, что кулики, имеющие меньшие размеры тела, не только заканчивают кладки в более сжатые сроки, но и имеют меньшие различия в интервалах откладки яиц разными особями. Яйцекладка у куликов не приурочена к какому-то определенному часу, так что интервалы, приведенные в табл. 22, определены весьма приблизительно, с точностью от получаса до двух-трех часов. В то же время почти все яйца были отложены куликами в утренние (с 4 до 10 часов) или в послеполуденные (с 16 до 20 часов) часы.

Промежуток времени между откладкой двух последовательно спесенных яиц зависит, видимо, от возможности кулика восполнить энергетические затраты на овуляцию, т. е. прежде всего связан с обеспеченностью самки кормом в предгнездовый период. Для большей части куликов одного вида, обитающего в каком-то

локальном участке, обилие пищи одинаково, и как следствие, они могут иметь в среднем равные интервалы откладки яиц. Задержки в яйцекладке у отдельных самок могут происходить, вероятно, из-за каких-либо физиологических отклонений от нормы. Мы не замечали, чтобы внешние условия как-то могли повлиять на интервалы откладки яиц в том случае, если она уже началась. В литературе имеются наблюдения, что резкое ухудшение погоды в этот период может приостановить яйцекладку или даже вызвать резорбцию фолликулов [Лихачев, 1953; Heim, 1974; Ильинко, 1975]. Правда, такое явление отмечено у птиц в умеренных широтах, для куликов Субарктики подобные наблюдения нам не известны.

Разгар яйцекладки у куликов в районах работ приходился на июнь месяца. В это время температура окружающего воздуха часто опускается ниже точки замерзания, а иногда может упасть до  $-5$ ,  $-7^{\circ}$ . Естественно, что при таких низких температурах кулики не могут оставить свои гнезда с незаконченными кладками совсем без обогрева. Появление кристаллов льда в белковых коллоидах яйца вызывает немедленную гибель эмбриона [Рольник, 1968; Moreng, Bryant, 1955]. Мы ни разу не отмечали длительной паузы между комплектованием кладки и ее насиживанием, как это наблюдали некоторые исследователи у белохвостых песочников [Коханов, 1973; Hilden, 1965, 1975] и песчанок [Parmelee, 1970; Parmelee, Payne, 1973]. Возможно, причиной этого явились именно часто случающиеся заморозки в районах наших работ. Следует, однако, иметь в виду, что эмбрионы куликов, особенно на ранних стадиях развития, обладают очень высокой холодаустойчивостью [Matthevs, 1954; Norton, 1970]. Во всяком случае, не происходит заметного снижения жизнеспособности зародышей в недавно спесенных яйцах при двух-трехчасовых охлаждениях до температуры  $0-1^{\circ}$  [Кондратьев, 1977б]. Тем не менее значительное похолодание во время яйцекладки может вызвать заметное увеличение обогрева гнезд куликами (рис. 43).

До завершения кладок кулики обогревают гнезда от 2–3 до 55% времени суток, т. е. время обогрева колеблется в очень широких пределах. Причины этих колебаний весьма многообразны, но все же, сочетая анализ записей температурных режимов с наблюдениями у гнезд, можно уловить некоторые закономерности. Одна из них уже рассмотрена: при значительных похолоданиях кулики держатся у неоконченных кладок большее время, нежели в теплую погоду. У всех куликов интенсивность обогрева гнезд возрастает по мере откладки новых яиц (табл. 23). В таблице приведены только записи, полученные в гнездах, где откладка яиц началась не позднее 20 июня, поэтому можно утверждать, что это были первые кладки. И в этом случае обогревание гнезд колеблется в широких пределах, различаясь по времени более чем в 10 раз. Кроме индивидуальных различий в обогреве у разных особей одного вида, можно заметить, что кулики, имею-

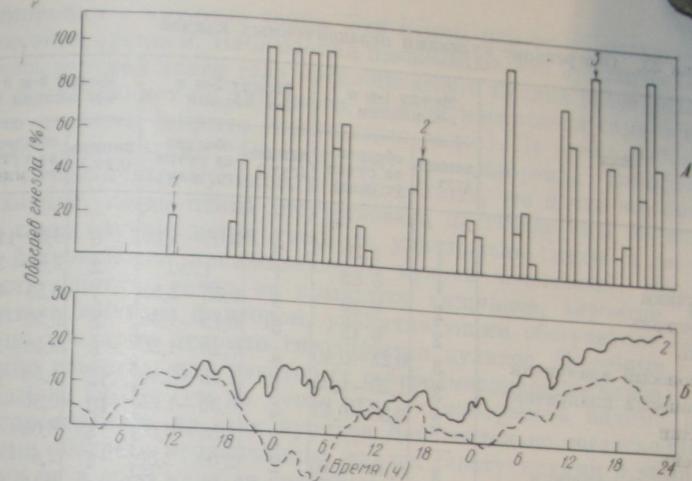


Рис. 43. Увеличение интенсивности обогрева неоконченной кладки в гнезде камнешарки при значительном похолодании

А — обогрев кладки — время, когда на гнезде был один из членов пары: 1 — время установки прибора; 2 — откладка 2-го яйца; 3 — откладка 3-го яйца;  
Б — температурный режим: 1 — температура приземного слоя воздуха у гнезда; 2 — температура внутри искусственного яйца

щие открыто расположенные гнезда, проводят на них при прочих равных условиях больше времени по сравнению с укрыто гнездящимися.

Наконец, время, которое кулики проводят у гнезд до окончания кладок, заметно выше у повторно гнездящихся птиц. Например, по наблюдениям у пяти гнезд чернозобиков, найденных с 10 по 20 июня, кулики обогревали неполные кладки в среднем около 14% времени суток, а в пяти гнездах этого же вида, где откладка яиц происходила с 1 по 10 июля — 54%, о том же говорят данные некоторых других исследователей [Nisbet, Cohen, 1975]. Наблюдения проводились в одном и том же районе вблизи Колючинской губы.

Подводя итог наблюдениям за обогревом гнезд куликами в период яйцекладки, можно сказать, что в это время птицы вынуждены придерживаться компромиссного поведения под влиянием альтернативных стимулов, одни из которых заставляют куликов проводить у гнезд как можно больше времени, а другие напротив, препятствуют интенсивному обогреванию незаконченных кладок. Насиживать кладку до ее завершения птицу заставляет несколько причин: возрастание доминанты насиживания, резкие похолодания, могущие вызвать замерзание яиц, и, наконец, пресс хищников.

Рассмотрим несколько подробнее последнюю причину. Большой ущерб гнездам куликов в исследованном регионе наносят

Таблица 23. Обогревание куликами неоконченных кладок

Вид	Между 1-м и 2-м яйцами		Между 2-м и 3-м яйцами		Между 3-м и 4-м яйцами	
	запись (сут.)	обогрев за сутки (ч, мин)	запись (сут.)	обогрев за сутки (ч, мин)	запись (сут.)	обогрев за сутки (ч, мин)
Тулес	1	1.20	4	3.05—4.10	8	8.30—11.00
Галстучник	1	0.45	1	1.30	2	2.00—3.30
Камнешарка	2	0.30	4	0.35—2.55	7	0.55—4.05
Щеголь	2	0.15	5	0.15—1.30	8	0.50—3.40
Круглоносый плавунчик	3	0.25—0.40	4	0.20—1.30	6	0.40—2.50
Плосконосый плавунчик	3	1.20—1.55	6	1.05—2.10	12	1.50—3.50
Турухтан	2	0.30—0.45	4	0.30—1.05	10	0.50—4.45
Лопатень	—	—	2	4.30—6.50	4	8.05—9.30
Белохвостый песочник	2	0.00—1.10	2	2.00—2.30	4	2.40—6.10
Краснозобик	—	—	2	0.20—2.50	4	2.15—6.45
Чернозобик	2	0.30—0.45	6	0.20—2.05	10	1.30—6.10
Дутыш	—	—	3	0.20—0.55	10	0.45—4.20
Перепончатопалый песочник	—	—	1	1.15	1	2.45
Американский бекасовидный веретениник	3	0.15—1.10	4	0.20—2.05	4	0.50—4.30

Примечание. В таблице приведены крайние значения интенсивности обогрева неоконченных кладок.

Таблица 24. Температурные пределы в гнездах куликов во время яйцевкладки

Вид	Число записей, сут.	Температура внутри искусственных яиц, град.	
		макс.	мин.
Тулес	6	24	-1
Галстучник	4	20	-2
Камнешарка	3	24	0
Щеголь	6	20	3
Круглоносый плавунчик	10	20	1
Плосконосый плавунчик	15	22	1
Турухтан	8	21	0
Лопатень	6	19	-1
Белохвостый песочник	—	18	0
Перепончатопалый песочник	2	22	3
Чернозобик	6	24	-1
Дутыш	3	19	0
Американский бекасовидный веретениник	6	22	5

поморники и крупные чайки. Эти птицы при охоте пользуются основным зрением. Наблюдения показывают, что криптическая окраска верхней части тела насиживающего кулика более эффективно предохраняет от хищников, нежели маскировка самого гнезда (это касается открыто гнездящихся видов). За время работы мы были свидетелями десятков случаев разорения поморниками гнезд различных куликов, и надо сказать, что почти все они проходили, когда птица отсутствовала на гнезде (мы не исключаем случаи, когда хищники уничтожали гнезда в результате беспокойства насиживающего кулика человеком). Необходимо отметить важным фактором, увеличивающим обогревание неоконченных кладок открыто гнездящихся куликов. Подобные наблюдения известны для некоторых североамериканских видов куликов [Norton, 1972]. Тем не менее эту закономерность, видимо, нельзя распространять на всех куликов. Действительно, согласно табл. 23, время обогрева неоконченных кладок галстучниками и камнешарками ни в коей мере не сравнимо с режимом обогрева у лопатней, этому можно найти, рассмотрев специфику защитного поведения куликов у гнезд.

Несмотря на воздействие различных факторов, вызывающих усиленную заботу куликов о неоконченных кладках, все виды этих птиц находятся у гнезд в пору яйцевкладки, видимо, минимальное время. Дело в том, что интенсивное обогревание ранее отложенных яиц может вызвать развитие эмбрионов в них. Если же учесть, что весь период откладки яиц в гнезде, например, тулеся может продолжаться около недели, станет ясным, что птенцы в каждом гнезде рождались бы существенно разновозрастными. Различие в развитии, растянутое выплупление птенцов у куликов может явиться причиной их новорожденной смертности [Norton, 1972; Parsons, 1975], так как одним из важнейших показателей жизнеспособности выводка является время, прошедшее от выплупления птенца до покидания семьи гнезда и начала самостоятельной добычи корма птенцами.

С другой стороны, согласно табл. 23, даже неоконченные кладки кулики обогревают стол длительное время (до 55% времени суток), что, казалось бы, это должно вызвать значительные различия в сроках развития птенцов. Действительно, показано [Шураков и др., 1974; Шураков, 1977; Болотников и др., 1977], что разновременность развития эмбрионов в одном гнезде в результате инкубации неоконченной кладки для куликов может достигать почти двух суток. Тем не менее при анализе записей температурных режимов в гнездах куликов с незавершенными кладками можно заметить, что температура внутри искусственных яиц в это время не поднимается выше 24°, будучи в норме гораздо ниже. Часто она не отличается от температуры наружного воздуха, хотя кулик сидит на гнезде (табл. 24). Такое явление, несомненно, объясняется неплотным контактом тела наседки с

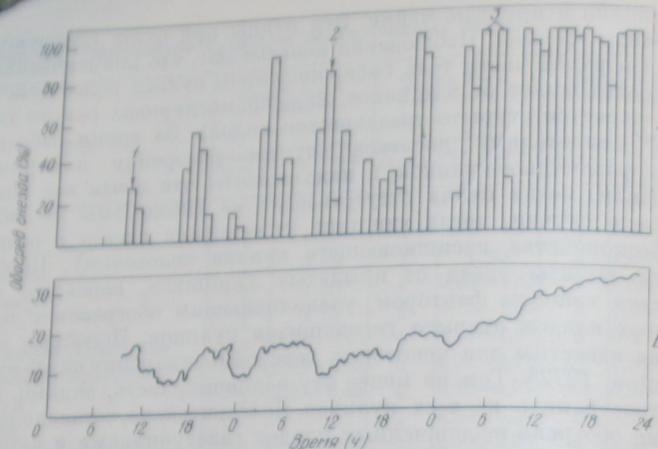


Рис. 44. Обогрев кладки лопатня в период откладки яиц и после ее завершения

А — обогрев кладки; Б — температура внутри искусственного яйца; 1 — время установки прибора (в гнезде 2 яйца); 2 — время откладки 3-го яйца; 3 — завершение кладки

яйцами, так как наследные пятна у куликов развиваются полностью только после окончания кладки. Верхняя граница температуры в гнезде до завершения яйцекладки, вероятно, имеет глубокий смысл. Исследований, посвященных температурному порогу начального развития эмбрионов у северных птиц, мы не знаем, однако при экспериментах с эмбрионами домашних птиц установлено [Billier, 1944; Harrison, Irving, 1954], что даже для начального развития зародышей необходима температура порядка 25–26°. Таким образом, находясь на гнезде, кулик может сохранять в нем температуру, недостаточную для интенсивного развития эмбрионов.

**Собственно насиживание.** После завершения яйцекладки интенсивность обогрева гнезд куликами скачкообразно повышается и в основном стабилизируется вскоре после снесения последнего яйца (рис. 44). Соответственно выравнивается и температурный режим инкубации. В каждом конкретном гнезде режим насиживания остается в общих чертах неизменным на протяжении всего периода собственно насиживания.

У разных особей и различных видов куликов кладки обогреваются от 83,9 до 98,8% времени суток. Интенсивность насиживания помимо видовой и индивидуальной специфиичности зависит от множества факторов, наиболее важные из которых мы и постараемся рассмотреть в этом разделе.

Прежде всего необходимо сказать, что режим инкубации яиц у всех куликов зависит от комплектности кладки, точнее, от ее конфигурации [Norton, 1972]. Общая для всех куликов за-

Таблица 25. Среднесуточные температуры в двух гнездах чернозобиков (в град.)

Дни инкубации	Кладка из 4 яиц		Кладка из 3 яиц	
	воздух у гнезда	внутри макетов лиц	воздух у гнезда	внутри макетов лиц
1	,5	26,5	6,5	
2	12,5	28,0	12,0	18,0
3	8,0	29,0	8,5	18,5
4	10,5	31,0	10,0	25,0
5	8,5	30,5	9,5	29,0
6	5,5	30,5	7,0	28,0
7	9,0	30,0	10,5	27,0
8	14,0	30,5	13,0	28,5
9	10,0	31,0	9,5	29,0
10	13,5	30,5	13,0	29,5
11	14,0	31,0	14,0	29,0
12	13,5	30,0	13,5	28,5
13	9,5	31,0	8,5	29,0
14	10,0	30,0	10,5	28,0
15	12,5	31,0	12,0	29,0
16	11,0	29,5	10,5	27,5
17	12,5	30,5	11,0	29,5
18	10,0	30,0	9,5	29,0
19	—	—	10,0	28,5

кономерность будет такова: кладки, содержащие не четыре, а меньшее количество яиц, обогреваются птицами менее интенсивно на протяжении всего времени инкубации. Для иллюстрации можно привести таблицу с записью среднесуточных температур насиживания в двух гнездах чернозобиков (табл. 25). Как видно из таблицы, среднесуточные температуры в гнезде с кладкой из трех яиц были на 1,0–3,5° ниже, а время обогрева в течение суток на 5–12% меньше, чем в гнезде с комплектной кладкой. В результате от завершения кладки до появления трещин на скорлупе яиц прошло на сутки с лишним больше времени. В гнезде, содержавшем четыре яйца, температурный режим в основном установился в течение одних суток после окончания кладки, в три раза быстрее, чем во втором. Кулики чувствуют себя как бы «невдовлетворенными», отложив некомплектные кладки, и меньше заботятся о гнездах. Надо, однако, оговориться, что и в этом случае индивидуальные различия бывают очень велики. Встречаются птицы, обогревающие кладку из трех яиц интенсивнее, чем их соседи кладку из четырех яиц. Учитывая такие различия в заботе о гнездах в зависимости от количества яиц в них, в дальнейшем при сравнении режимов инкубации у различных куликов в

случаях, не оговоренных специально, речь пойдет о полных кладках, содержащих по четыре яйца.

Наблюдения показывают, что температурный режим в гнездах все же устанавливается не сразу, а на протяжении не менее суток с момента завершения кладки. У многих куликов стабилизация режима насиживания занимает около недели. Дело в том, что сразу после яйцекладки кулики еще очень возбуждены и насиживают яйца неплотно. Особенно это относится к видам, у которых самцы принимают участие в инкубации. При появлении в пределах гнездового участка «чужака» кулик срывается с гнезда с токовой трелью. По наблюдениям у гнезда лопатня установлено, что в первый день после откладки яиц самец покидал гнездо в четыре раза чаще, чем на десятый день.

У различных видов куликов степень участия членов пары в насиживании может быть самой разнообразной. Прежде всего по этому показателю следует выделить две основные группы птиц:

- насиживают оба партнера;
- насиживает только один член пары.

Анализируя наблюдения, касающиеся степени участия в инкубации партнеров у различных куликов, можно встретить самые противоречивые суждения. Часть из них несомненно основана на ошибках; например, имеются сведения [Haftorn, 1958], что у круглоносых плавунчиков забота о потомстве в основном возложена на самок. Однако существует множество тщательных наблюдений образа жизни куликов, которые не позволяют сомневаться в их достоверности и тем не менее противоречат друг другу. Примером может служить вопрос об участии в насиживании самцов и самок хрустана. По данным некоторых исследователей [Rou, 1974; Heyder, 1962–1963; Rittinghaus, 1962], у этих куликов насиживает только самец. В то же время другими учеными [Hilden, 1966; Pulliainen, 1970] установлено участие в заботах о потомстве также и самок. Следует присоединиться к мнению тех исследователей, которые считают, что популяционная структура хрустанов гораздо более пластична, чем может показаться на первый взгляд [Hable, 1973–1974]. Эти слова можно полностью отнести почти ко всем куликам, обитающим в тундрах Северо-Востока. Однако, несмотря на многочисленные аномалии, большая часть куликов одного вида придерживается обычно какого-то определенного режима насиживания, с характерным для данного вида участием членов пары в заботах о потомстве. Об этом специфичном «разделении труда» при инкубации и пойдет речь.

К первой группе относится большая часть куликов, значительно различающихся как расположением гнезд, так и образом жизни (табл. 26). В свою очередь куликов, входящих в эту группу, можно разбить на две категории: а) участие партнеров в инкубации примерно равнозначно; б) доля одного из членов пары в насиживании заметно больше. Заметим опять, что равное участие самцов и самок в насиживании, характерное для вида в целом, не исключает изменений этого показателя у индивидуальных пар.

Таблица 26. Участие самцов и самок некоторых куликов в инкубации яиц  
(по записям приборов и визуальным наблюдениям)

Вид	Число гнезд под наблюдением	Пол	Участие самца в инкубации (%)	Количество смен партнеров на гнезде		Продолжительность насиживания одного члена пары между сменами, ч.	мин.
				макс.	мин.		
Тулес							
Бурокрылая ржанка	11	♂, ♀	50	2–16	13.00	1.30	
Галстучник	3	♂, ♀	50	10–12	8.00	4.30	
Камнешарка	9	♂, ♀	50	10–12	5.00	4.30	
Щеголь	9	♂, ♀	20–30	0–3	23.00	0.40	
Круглоносый плавунчик	6	♂, ♀	80–90	0–2	24.00	0.30	
Плосконосый плавунчик	10	♂	100	—	—	—	
Турухтан	27	♂	100	—	—	—	
Лопатень	14	♀	—	—	—	—	
Белохвостый песочник	5	♂, ♀	80–90	0–2	?	?	
Краснозобик	8	♂ или ♀	0–100	0–2	?	?	
Чернозобик	4	♂ или ♀	0–100	—	—	—	
Берингийский песочник	12	♂, ♀	50–70	2–4	14.00	0.35	
Острохвостый песочник	2	♀, ♂	25	0–2	22.30	3.00	
Дутыш	2	♀	—	—	—	—	
Американский бекасовидный веретенник	10	♀	—	—	—	—	
Малый веретенник	8	♂, ♀	80–90	0–2	24.00	0.20	
Бекас	1	♂, ♀	50	2	13.30	6.00	
	2	♀	?	—	—	—	

Причайне. «?» — означает отсутствие данных.

даже гнездящихся по соседству. Например, у некоторых пар тулеев более интенсивно кладку обогревает самец, а у других — самка. Больше того, при гибели одного из партнеров оставшийся кулик может и один вывести птенцов. По наблюдениям у одногрупповых гнезд невозможно составить полное впечатление о доли самцов и самок в инкубации яиц. Только сопоставив результаты наблюдений у нескольких гнезд одного вида, можно правильно оценить роль партнеров в насиживании.

Равное участие в заботах о потомстве характерно прежде всего для тулеев, бурокрылых ржанок и галстучников. Эти кулики имеют много общих черт в ритмике насиживания и температурных режимах инкубации, вытекающих из сходства в устройстве гнезд и поведении их «хозяев». Все эти кулики в норме относительно часто сменяются у гнезд. Кормежка у них приходится в основном на свободное от насиживания время, так что

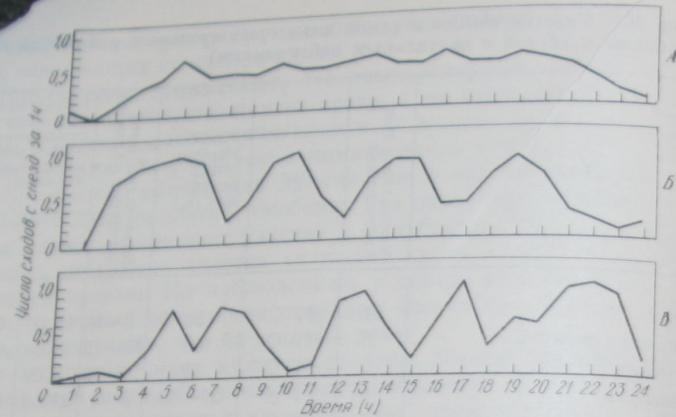


Рис. 45. Режимы гнездовых отлучек у различных куликов в течение суток  
A — тулес; B — белохвостый песочник; C — турухтан. Для каждого вида куликов приведены осредненные значения за 5 дней в середине срока насиживания

инкубация идет практически непрерывно, как это было отмечено и для золотистой ржанки [Семенов-Тян-Шанский, Брагин, 1969] в тундрах европейской части СССР. Сменяются у гнезд ржанки, как и все другие кулики, очень быстро, часто в течение считанных секунд. Перерывы в насиживании бывают только при беспокойстве птиц. Все эти виды куликов, как правило, очень осторожны; задолго до приближения источника беспокойства покидают гнезда и долго не возвращаются. В связи с этим перерывы в насиживании у куликов этой группы лишены какой-либо периодичности (рис. 45) и значительно изменяются по продолжительности (от 2 минут до 2–3 часов в сутки). Чаще других ржанок покидают гнезда галстучники, но в то же время они быстрее успокаиваются и возвращаются на гнездо, так что суммарное время обогрева яиц за сутки у них почти такое же, как у тулесов (табл. 27). Для всех этих куликов, особенно для галстучников, характерна большая изменчивость температурных режимов в гнездах, что, несомненно, объясняется их открытым расположением. К тому же у тулесов и галстучников гнезда не имеют выстилки и часто бывают устроены на обдуваемых ветрами возвышенных грядах. Наиболее благоприятное в микроклиматическом отношении расположение из этой группы имеют гнезда бурокрылых ржанок. Кроме того, гнезда бурокрылых ржанок снабжены богатой выстилкой, основным компонентом которой бывает темнопolia червеобразная. Полые слоевища этих лишайников, видимо, обладают высокими теплоизоляционными качествами [Flint, 1972]. Действительно, у *T. dominica* температурный режим инкубации более стабилен, чем у других представителей этой группы. Колебания температуры яиц, превышающие 3°, у них встречаются 5–8 раз в сутки,

Таблица 27. Режимы обогрева гнезд куликами

Вид	Число гнезд под наблюдением		Продолжительность единовременной отлучки (мин)		Схолы с гнезд (% от времени суток)		Среднее суммарное время первого в насиживании (ч)		Средний обогрев гнезд (% от времени суток)	
	режимы	периоды	режимы	периоды	режимы	периоды	режимы	периоды	режимы	периоды
<b>Тулес</b>										
Бурокрылая ржанка	3	4	2–30	0,5–30	8–40	2–12	5–26	1,5	0,7	1,0
Галстучник	—	3	1	—	5–15	1,5–42	1,4	6–18	0,3	0,7
Камнепарка	2	2	2–42	3–7	0,5–5	25–30	15–24	40	1,8	1,3
Круглоносый плавунчик	4	5	4–45	8–20	0,5–10	8–16	2–6	15–30	2,5	0,9
Плосконосый плавунчик	6	8	10–50	8–140	2–30	10–14	42–48	12–26	4,2	3,9
Турухтан	8	9	15–35	10–100	5–40	8–45	8–24	10–23	3,6	3,0
Лопатень	6	9	15–30	10–85	2–50	10–14	6–42	12–47	4,0	2,5
Белохвостый песочник	2	2	3–40	6–15	0,5–8	18–28	10–12	24–35	2,5	2,2
Чернозобик	8	6	10–24	5–20	2,5–12	10–48	8–16	16–27	3,0	1,5
Берингийский песочник	7	8	2–40	3–42	4–5	7–25	3–7	17–21	2,0	2,2
Дутыши	—	1*	—	—	1–24	—	—	1–29	0,3	0,7
Американский бекасо-видный вертеник	4	8	10–34	40–65	5–37	10–46	10–18	45–30	4,2	1,3
Перепончатопальый песочник	7	7	4	20–30	10–45	5–25	8–14	10–12	13–17	3,8
Малый вертеник	1	2	5–42	6–45	0,5–12	13–47	6–13	18–29	1,6	4,0
Щеголь	2	6	6	5–160	3–45	5–30	—	2–6	6–17	1,7
										2,5

\* У берингийского песочника записаны 2 сут. последнего периода инкубации.

Приимечание. Для каждого этапа инкубации проанализированы записи 3 сут. насиживания.

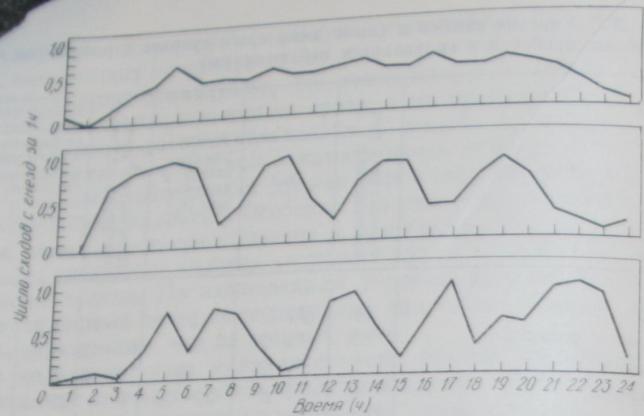


Рис. 45. Режимы гнездовых отлучек у различных куликов в течение суток  
A — тулес; Б — белохвостый песочник; В — турухтан. Для каждого вида куликов приведены осредненные значения за 5 дней в середине срока насиживания

инкубация идет практически непрерывно, как это было отмечено и для золотистой ржанки [Семенов-Тян-Шанский, Брагин, 1969] в тундрах европейской части СССР. Сменяются у гнезд ржанки, как и все другие кулики, очень быстро, часто в течение считанных секунд. Перерывы в насиживании бывают только при беспокойстве птиц. Все эти виды куликов, как правило, очень осторожны, задолго до приближения источника беспокойства покидают гнезда и долго не возвращаются. В связи с этим перерывы в насиживании у куликов этой группы лишены какой-либо периодичности (рис. 45) и значительно изменяются по продолжительности (от 2 минут до 2–3 часов в сутки). Чаще других ржанок покидают гнезда галстучники, но в то же время они быстрее успокаиваются и возвращаются на гнездо, так что суммарное время обогрева яиц за сутки у них почти такое же, как у тулесов (табл. 27). Для всех этих куликов, особенно для галстучников, характерна большая изменчивость температурных режимов в гнездах, что, несомненно, объясняется их открытым расположением. К тому же у тулесов и галстучников гнезда не имеют выстилок и часто бывают устроены на обдуваемых ветрами возвышенных грядах. Наиболее благоприятное в микроклиматическом отношении расположение из этой группы имеют гнезда бурокрылых ржанок. Кроме того, гнезда бурокрылых ржанок снабжены богатой выстилкой, основным компонентом которой бывает темнолия червеобразная. Польевые слоевища этих лишайников, видимо, обладают высокими теплоизоляционными качествами [Flint, 1972]. Действительно, у *Pl. dominica* температурный режим инкубации более стабилен, чем у других представителей этой группы. Колебания температуры яиц, превышающие 3°, у них встречаются 5–8 раз в сутки,

Таблица 27. Режимы обогрева гнезд куликами

Вид	Число гнезд под наблюдением	Продолжительность еженощерстной отлучки (мин)		Сходы с гнезд (% от времени суток)	О средненное суммарное время пребывания в насиживании (ч)	О средненний обогрев гнезд (% от времени суток)
		рекорд	среднее			
Тулес						
Бурокрылая ржанка	3	4	2–30	0,5–45	8–10	2–12
Галстучник	—	3	—	5–30	1,5–26	1,5
Камнепарка	2	2	2–12	1,5–12	—	0,7
Круглоносый плавунчик	4	5	3–7	0,5–5	25–30	1,8
Плосконосый плавунчик	6	8	4–45	8–20	0,5–40	1,3
Турухтан	8	9	10–50	8–140	2–30	2,5
Лопатень	6	9	15–35	10–100	5–40	0,9
Белохвостый песочник	2	2	3–40	10–85	2–50	0,5
Чернозобик	8	6	10–24	6–15	0,5–8	0,5
Берингийский песочник	7	8	2–10	2–12	2,5–12	0,5
Дутыш	—	—	1*	—	7–25	3–7
Американский бекасо-	4	8	10–34	10–65	5–37	10–16
видный веретеничик	7	7	20–30	10–45	5–25	10–14
Перепончатопальый пе-	1	2	5–42	6–15	0,5–12	13–17
со尼克						
Малый веретеничик	1	1	—	10–45	5–30	6–17
Щеголь	2	6	5–460	3–45	5–30	8–15

\* У берингийского песочника записаны 2 сут. последнего периода инкубации.

Таблица 28. Стабильность температурных режимов в гнездах куликов  
(внутри искусственных яиц)

Вид	Суточные колебания температуры		
	от 3 до 5°	от 5 до 10°	свыше 10°
Тулес	5—15	1—5	0—1
Бурокрылая ржанка	5—8	0—2	—
Галстучник	10—17	6—12	0—6
Камнешарка	5—8	2—3	—
Щеголь	1—5	0—1	—
Круглоносый плавунчик	2—3	0—3	—
Плосконосый плавунчик	1—3	0—4	—
Турухтан	1—2	0—2	—
Лопатень	3—6	1—2	0—1
Белохвостый песочник	2—6	0—3	0—1
Перепончатопалый песочник	1—4	—	—
Краснозобик	2—5	0—1	—
Чернозобик	2—5	0—3	0—1
Берингийский песочник	2	—	—
Острохвостый песочник	2—5	0—2	—
Дутыш	2—4	0—1	—
Американский бекасовидный веретенник	1—4	0—2	—
Малый веретенник	0—2	0—1	—

тогда как у тулесов 5—15, а у галстучников 10—17 раз в течение суток (табл. 28). Надо заметить также, что яйца галстучников быстрее остывают по сравнению с кладками бурокрылых ржанок и тулесов вследствие своей малой величины.

Частота смен партнеров на гнезде у куликов этой группы может значительно изменяться в разных парах. Тулесы, например, могут сменять друг друга на гнезде от 2 до 16 раз в течение суток. Этот показатель, на наш взгляд, настолько же зависит от видов принадлежности куликов, насколько определяется условиями обитания в районе наблюдений. Частота смен на гнезде для конкретного места и, вероятно, конкретного года, была относительно одинакова у всех особей данного вида. У некоторых куликов она мало изменялась даже в различных районах. Возможно, объяснение этому надо искать в степени обеспеченности кормом и уровне беспокойства насиживающих птиц. Например, в Чапской низменности тулесы гораздо реже сменялись на гнезде по сравнению с гнездами вблизи Колючинской губы (рис. 46). В то же время наблюдения показали, что при редкой смене партнеров насиживающий кулик без всякого беспокойства иногда покидал гнездо для кормежки. Кормился он близко от гнезда, обычно в течение 5—8 мин, после чего возобновлял насиживание. В этих

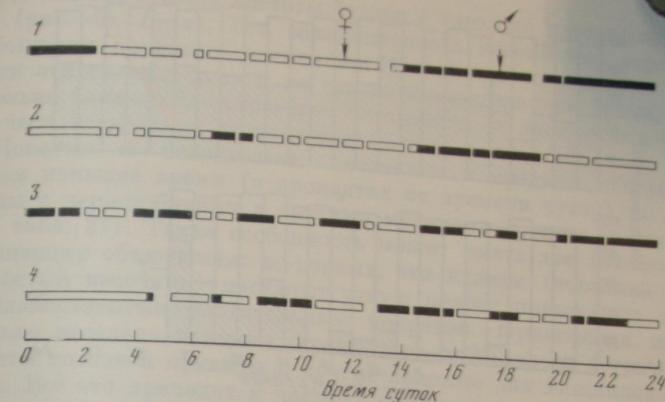


Рис. 46. Изменчивость частоты смен тулесов на гнездах

Гнезда 1 и 2 одной и той же пары куликов в Чапской низменности в 1975 и 1976 гг.; гнездо 3 на побережье Колючинской губы в 1974 г.; гнездо 4 в приколымской тундре

условиях тулесы вполне могли обеспечивать себя пищей, сменяясь на гнезде два — четыре раза в сутки. Близ Колючинской губы, где кормовая база для этих куликов, видимо, была хуже, тулесы не могли прокормиться, продолжая обогрев кладок, поэтому были вынуждены чаще сменяться.

Кроме отлучек с гнезд, все кулики совершают во время насиживания в течение суток множество (пожалуй, не менее сотни) различных передвижений на гнезде: переворачивание яиц, чистка оперения, ловля насекомых и т. д. Все эти движения также вызывают некоторые колебания температуры внутри яиц.

Для большей части куликов, у которых насиживают оба члена пары, характерно различное участие партнеров в инкубации. Учитывая значительную индивидуальную изменчивость режимов гнездования [Steiniger, 1959; Dathe, 1963], какие-либо выводы можно делать, только опираясь на многоразовые наблюдения у нескольких гнезд одного вида, о чем уже упоминалось ранее.

У многих куликов можно заметить постепенное увеличение роли самца в обогреве гнезд от начала к концу инкубации. Наиболее ярко эта тенденция проявляется у камнешарок (рис. 47). В первые дни насиживания самцы камнешарок несут большей частью сторожевые функции, почти не принимая участия в обогреве гнезд. Постепенно, однако, их роль в насиживании увеличивается, и к моменту появления птенцов главная забота о них ложится на самцов. Сходное поведение камнешарок у гнезд отмечено на Баффиновой Земле [Nettleship, 1973]. По мере угасания агрессивного поведения самцов после брачных игр ему на смену приходит забота о потомстве. В целом у камнешарок сам-

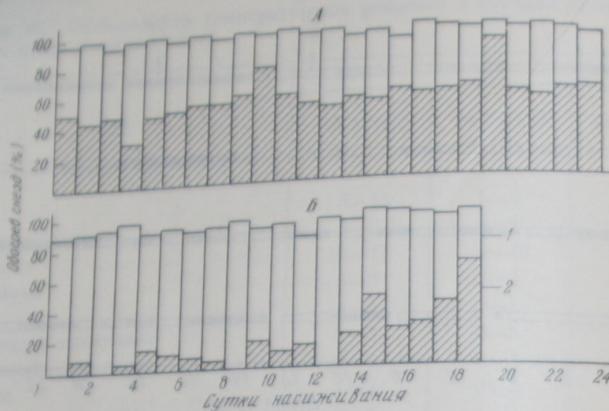


Рис. 47. Доля участия партнеров в насиживании кладок  
A — тулес; B — камнешарка; 1 — на гнезде самка, 2 — самец

цы проводят на гнездах 20–40% времени, затраченного на выведение потомства. Что же касается температурного режима, то он в гнездах камнешарок мало стабилен и схож с таковым в гнездах тулесов и галстучников (см. табл. 28). Кроме камнешарок увеличение роли самцов в выведении потомства от начала к концу инкубации отмечено для чернозобиков, в некоторой степени для бурокрылых ржанок и особенно для щеголей и американских бекасовидных веретенников. Вероятно, что при накоплении большего количества материалов по ритмике насиживания у тундровых птиц, выяснится, что тенденция возрастания роли самца от начала к концу инкубации существует у всех куликов, где обогревают кладки оба члена пары. К категории куликов, у которых в насиживании принимают участие оба пола, относятся большая часть куликов, исключение составляют лишь дутыш, турухтан и два вида плавунчиков. Песочники демонстрируют различные образцы степени участия партнеров в насиживании от почти равного у чернозобиков, до практически полного освобождения одного из членов пары от тягот инкубации (у белохвостых песочников, лопатней и, вероятно, у краснозобиков). Обогрев гнезд у песочников довольно интенсивный и в общем схож с таковым у ржанок, однако отличается некоторыми существенными чертами. Все эти кулики периодически прерывают насиживание для корежки, а в первые дни после завершения кладок и для демонстраций. Эти перерывы, как правило, продолжаются менее 10 мин. Температура внутри яиц за время отсутствия кулика обычно не опускается больше чем на 5° против нормы. Хотя по сравнению с предыдущей группой песочники не реже покидают гнезда (см. табл. 26), важным отличием режимов насиживания этих куликов от ржанок является то, что у них можно проследить неко-

торую закономерность частоты сходов с гнезд на протяжении суточности кормовых ритмов насаживающих песочников. Комплементы эти кулики, хотя и не строго в определенное время, но в довольно близкие часы, разброс составляет, на наш взгляд, один-два часа, независимо от этапа инкубации.

Лопатни и белохвостые песочники в среднем обогревают гнезда меньшее время (в процентах от времени суток) по сравнению с чернозобиками и другими куликами группы песочников (см. табл. 27). Такая особенность может иметь два взаимно дополняющих объяснения: во-первых, эти кулики (лопатень и белохвостый песочник) населяют узкую полосу приморских тундр обильно населена птицами, кроме того, здесь часто встречаются остатки песцовой привады и другие лакомые для хищников предметы. Все это приводит к частому посещению песцами гнездового биотопа лопатни и белохвостого песочника. При появлении в поле зрения четвероногих хищников кулики заблаговременно покидают свои гнезда, поэтому обилие песцов внутри гнездового биотопа может существенно влиять на режим насиживания. Второе объяснение заключается в том, что у лопатней и белохвостых песочников один из членов пары совсем или почти не участвует в насиживании, так что вся тяжесть инкубации ложится на одного партнера.

Наши наблюдения за режимами насиживания у берингийского и исландского песочников весьма отрывочны. На их основании с привлечением литературных сведений [Bent, 1925–1929; Козлова, 1962; Hobson, 1972] можно лишь отметить, что у этих куликов, видимо, существует большая изменчивость в степени заботы о потомстве самцов и самок в разных парах, хотя насиживанием у обоих видов заняты как самцы, так и самки.

Бросается в глаза сходство в распределении родительских обязанностей между самцами и самками у лопатни и краснозобика. На основании имеющихся материалов пока не представляется возможным полностью раскрыть роль разных полов в инкубации у этих видов. Однако кое-какие заключения сделать можно.

Установлено, что большую часть забот о гнездах берут на себя самцы. Самки принимают (и то весьма небольшое) участие в инкубации, видимо, лишь в какой-то части гнезд. В некоторые годы, вероятно наиболее благоприятные, самка откладывает одну за другую две кладки, первую из которых насаживает самец, а другую она сама. Для лопатни возможность такого «разделения труда» между самцом и самкой доказана установлением случая сдвоенного гнездования (см. повидовые очерки). Для краснозобика это предположение основывается на ряде косвенных доказательств. Во-первых, при тщательных наблюдениях за четырьмя гнездами краснозобиков было замечено только по одной насаживающей краснозобиков были самцы и в одном — самка. Установлено, что как самцы, так и самки краснозобиков вполне спо-

собы в одиночку вывести птенцов и «воспитать» их. У выводков встречаются как самцы, так и самки, хотя последние гораздо реже.

По характеру распределения заботы о потомстве к этим двум куликам наиболее близок белохвостый песочник, образ жизни которого изучен весьма подробно [Hilden, 1965, 1975, 1979; Коханов, 1973].

У малого веретенника самцы и самки, видимо, принимают примерно равное участие в насиживании, сменяясь на гнезде четыре раза в сутки.

У американского бекасовидного веретенника в насиживании принимают участие главным образом самцы, но в некоторой степени и самки, как это было показано А. А. Кищинским и В. Е. Филиппом [1973в]. Самка у этого вида обогревает гнездо во время откладки яиц (самец в этот период также изредка посещает гнездо) и еще некоторое время после завершения кладки (видимо, около пяти—семи дней). В последующее время все заботы о потомстве ложатся на одного самца.

По степени участия самцов и самок в насиживании американские бекасовидные веретенники наиболее схожи со щеголями. Самки *T. erythropterus* также покидают гнезда через несколько дней после завершения кладок, оставляя их на попечение самцов.

Режим насиживания у американских бекасовидных веретенников, однако больше всего напоминает обогрев гнезд плавунчиками. Эти кулики имеют довольно много сходного в поведении у гнезд, так же как в их устройстве и расположении. Гнезда, имеющие богатую выстилку, хорошо укрыты от врагов и непогоды. Птицы насиживают очень упорно, при опасности взлетая из-под ног; покидают гнезда обычно только на время кормежки.

Кормятся плавунчики и американские бекасовидные веретенники обычно более десяти минут (время разовой кормежки) по 10–15 раз в сутки. Им, как, впрочем, и многим другим куликам, у которых вся тяжесть инкубации ложится на одного партнера, свойствен ряд специфических особенностей в режимах гнездования. При насиживании только одного члена пары кулики находятся в большей зависимости от условий окружающей среды, что и отражается на устройстве их гнезд (табл. 16) и поведении. Для всех этих куликов характерно так называемое «экономное насиживание» [Дольник, 1962]. В наиболее холодное время суток активность плавунчиков, дутышей и т. д. резко снижается. Кормежка происходит преимущественно в наиболее теплые времена суток. Это происходит, однако, не за счет изменения количества кормовых отлучек при разной температуре, а за счет увеличения времени одноразовой отлучки при теплой погоде (табл. 29).

Щеголи ведут себя у гнезд более беспокойно. При появлении опасности кулики заблаговременно покидают гнезда и вылетают навстречу непрощенным гостям с беспрерывными криками. На голос потревоженного кулика обычно собираются щеголи, гнездящиеся неподалеку. Вероятно, не менее 50% перерывов в на-

Таблица 29. Зависимость продолжительности гнездовых отлучек куликов от наружной температуры (по записям приборов)

Вид	Температура воздуха у поверхности земли в р-не гнезд			
	-5...+5°	+5...+15°	15...+25°	Выше 25°
Туес	12(184)	15(554)	10(326)	2(40)
Бурокрылая ржанка	6(75)	9(391)	7(252)	-(26)
Галстучник	4(84)	6(218)	6(93)	0,5(13)
Камнешарка	11(62)	13(122)	17(89)	3(15)
Круглоносый плавунчик	-(56)	14(187)	25(136)	65(5)
Плосконосый плавунчик	-(98)	12(369)	30(243)	50(10)
Турухтан	12(64)	18(227)	16(135)	48(6)
Лопатень	8(136)	12(341)	10(233)	2(10)
Белохвостый песочник	6(71)	14(253)	20(101)	3(7)
Перепончатопалый песочник	8(89)	11(250)	9(132)	14(9)
Чернозобик	7(159)	7(457)	18(253)	4(19)
Берингийский песочник	-(3)	18(23)	4(22)	-(—)
Дутыш	14(83)	21(237)	28(124)	40(12)
Американский бекасовидный веретенник	-(76)	12(261)	23(150)	32(17)
Малый веретенник	-(41)	14(193)	24(116)	-(10)
Щеголь	-(5)	9(81)	22(71)	48(11)

Примечание. В таблице указана средняя продолжительность одной отлучки в минутах. В скобках приведено суммарное время инкубации (после завершения кладки), записанное у гнезд данного вида птиц при том или ином интервале температур.

сиживании у щеголя происходит за счет беспокойства. Во всяком случае, у этих куликов не удается уловить какой-либо закономерности в суточных графиках гнездовых отлучек, хотя наблюдения показывают, что у них существуют излюбленные часы кормежки.

Режим обогрева гнезд самками дутышей и турухтанов напоминает таковой у плавунчиков. Для этих куликов тоже характерна определенная зависимость частоты сходов с гнезд от времени суток, являющаяся следствием распорядка их кормежки (рис. 46, в). Кормятся они довольно длительное время, причем при теплой погоде гораздо дольше, нежели при похолоданиях (табл. 29).

Влияние наружной температуры на режимы инкубации у куликов большей частью опосредованно, через доступность и обилье пищи. Количество поверхности активных членистоногих, главной пищи куликов, при низкой температуре воздуха резко сокращается [MacLean et al., 1971]. С другой стороны, поддержание стабильного температурного режима в гнезде требует большего расхода энергии при холодной погоде. К подобным неприятностям кулики приспособливаются различными путями. Во-первых, клад-

ка куликов имеет такую конфигурацию, чтобы при данной массе максимально снизить теплопотери [Norton, 1972]. К таким приспособлениям можно отнести и особенности кормовых режимов и устройство гнезд, о чем уже упоминалось. Все кулики, у которых насиживает один член пары, имеют гнезда с обильной выстилкой, к тому же расположенные под прикрытием. Это существенно снижает скорость остывания яиц.

Так, на рисунке (рис. 48) изображены кривые охлаждения яиц в гнездах плосконосого плавунчика и галстучника. Несмотря на то, что яйца галстучника в среднем тяжелее яиц плосконосого плавунчика более, чем на 2 г, остывают они быстрее. Надо учитывать, наконец, стойкость эмбрионов куликов к холода. Во всяком случае, мы наблюдали получасовые отлучки самки дутыша во вторую половину срока насиживания при температуре окружающего воздуха около  $0^{\circ}$ . Впоследствии все птенцы в этом гнезде были благополучно выведены.

Непосредственное воздействие окружающих условий на режим инкубации проявляется только при очень значительных изменениях температуры и длительных осадках. Это воздействие проявляется в нарушении ритмики насиживания. Низкие температуры, часто сопровождаемые выпадением дождя или мокрого снега, могут оказаться пагубное воздействие на тех куликов, где в насиживании принимает участие один партнер, да и то очень редко. Даже случающиеся в июне обильные снегопады, когда снег покрывает толстым слоем и гнезда и насаживающих куликов (рис. 49), сами по себе не причиняют птицам особого вреда. Задавить кулика бросить гнездо может лишь длительная непогода (исключая случаи, когда ухудшение погоды сочетается с беспокойством птицы). Случай бросания гнезд из-за непогоды наблюдали у американских бекасовидных веретенников, турухтанов и белохвостых песочников. Во всех пяти известных случаях температура не менее трех суток держалась около  $0^{\circ}$  и временами шел мокрый снег при северном ветре от 5 до 15 м/с. Обычно при такой погоде кулики неохотно покидают гнезда и сокращают число переворачиваний яиц, редко меняют положение на гнезде, чаще сидят неподвижно, распустив перья для уменьшения теплоотдачи.

В жаркую погоду температура приземного слоя воздуха близи гнезд может иногда превышать  $30^{\circ}$ . В этих случаях кулики ведут себя по-разному, в зависимости от расположения их гнезд. Птицы, имеющие хорошо укрытые гнезда, в такую погоду особенно надолго покидают их для кормежки. Иногда они отсутствуют

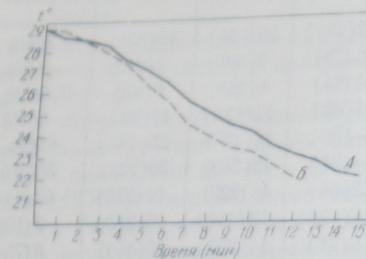


Рис. 48. Скорость охлаждения яиц в гнездах плосконосого плавунчика (A) и галстучника (B)

более двух часов (табл. 30). Противоположная тенденция наблюдается у открыто гнездящихся куликов. Количество и продолжительность гнездовых отлучек у них сокращается. Переносит высокую температуру тундровые кулики тяжело: насаживающая птица открывает клюв и тяжело дышит, часто встает с гнезда и вновь усаживается. У тулесов и бурокрылых ржанок наблюдалась, как кулики стоят около гнезд, загораживая кладки от лучей солнца. Во время значительных повышений температуры задача на седок заключается не в обогреве кладок, а напротив, в защите смотря на усилия куликов, высокие наружные температуры вызывают заметные нарушения температурных режимов в гнездах.

Зависимость температурного режима в гнездах от температуры окружающего воздуха в большей или меньшей степени характерна для всех куликов [Рольник, 1968; Шилов, 1968]. Эта закономерность хорошо выражена (см. табл. 30). При высоких значениях температуры наружного воздуха она проявляется яснее всего. Если обычно повышение температуры наружного воздуха на  $1^{\circ}$  вызывает изменение температуры в гнезде примерно на  $0,1^{\circ}$ , то в том случае, если наружная температура выше  $25^{\circ}$ , дальнейшее ее повышение на  $1^{\circ}$  вызывает повышение температуры кладки у открыто гнездящихся куликов на  $0,2-0,3^{\circ}$ . Ин-

Рис. 49. Гнездо дутыша после снегопада. Приколымская тундра, июнь, 1978 г.



Таблица 30. Зависимость температурного режима в гнездах куликов от температуры окружающего воздуха (по записям приборов)

Вид	Количество записей (сушки насиживания)	Средняя температура в искусственном яйце при температуре воздуха	
		-5°...+5°	+20° и выше
Туес	46	29,5	30,8
Бурокрылая ржанка	31	29,4	30,2
Галстучник	17	28,7	31,5
Камнешарка	12	29,3	31,3
Круглоносый плавунчик	16	28,5	30,0
Плосконосый плавунчик	30	28,2	30,8
Турухтан	18	29,0	30,5
Лопатень	30	28,8	30,6
Белохвостый песочник	18	28,4	30,7
Перепончатопалый песочник	20	29,2	31,0
Чернозобик	37	28,3	31,8
Берингийский песочник	2	29,8	30,6
Дутыш	19	28,1	31,0
Американский бекасовидный веретеник	21	28,8	30,3
Малый веретеник	15	29,6	31,0
Щёголь	7	29,1	30,8

тересно, что подобную зависимость (изменение температуры в гнезде на 0,1° при изменении температуры воздуха на 1°) В. В. Рольник [1939] обнаружила при изучении температурного режима инкубации у страусов нанды.

Температура окружающего воздуха в 25–30° при безветренной солнечной погоде является своего рода рубежом, выше которого кулики, имеющие укрытые гнезда, не стремятся насиживать кладки, а открыто гнездящиеся виды защищают яйца от перегрева.

В заключение необходимо сказать о том, что продолжительность второго периода инкубации весьма зависит от режима обогрева кладки. Например, установлено [Hobson, 1972; Norton, 1972], что поздние кладки кулики насиживают в течение меньшего промежутка времени. Это согласуется с более интенсивным обогревом поздних гнезд, о чем уже упоминалось. В одном из гнезд плосконосого плавунчика мы искусственно снижали температуру путем регулярного беспокойства насиживающего кулика. Это вызвало удлинение второго периода инкубации почти на двое суток по сравнению с нормой. Имеются сведения [Nisbet, 1975] о том, что беспокойство крачек хищниками может увеличить продолжительность периода насиживания на неделю. Наконец, как было показано в табл. 25, гнезда, содержащие некомплектные

кладки, кулики обогревают более длительное время, и это явление менее интенсивное насиживание кладок из трех и меньше яиц.

**Завершение инкубации.** Поведение насиживающих куликов и появления птенцов на свет. Эти изменения происходят перед появлением трещин на скорлупе яиц за несколько часов, а иногда и за двое суток. Происходящие в режимах насиживания куликов изменения означают наступление завершающего этапа инкубации. Для четкой временной привязки за начало этого этапа можно считать время появления первых трещин на скорлупе яиц. С наступлением последнего этапа в обогреве гнезд кулики гораздо меняют положение на гнезде, покидают его на краткое время, трогают клювом яйца и т. д. Например, перепончатопалый песочник в одном из гнезд, бывших под наблюдением, вставал с гнезда до 15–20 раз в течение часа. Вообще, количество перемещений куликов на гнездах возрастает перед вылуплением птенцов в десятки раз по сравнению с предыдущим периодом, столь же резко увеличивается частота кратковременных отлучек из гнезд. При этом общее время обогрева гнезд в целом остается постоянным, у разных видов оно может слегка возрасти или снизиться, но также незначительно. Увеличение числа гнездовых отлучек идет параллельно с уменьшением их продолжительности. На рис. 50 представлены кривые изменения частоты сходов насиживающих птиц и обогрева гнезда у пары чернозобиков от завершения кладки до появления птенцов.

Видно, что изменения в поведении хозяев гнезда начались раньше появления трещин на скорлупе яиц. Также можно заметить, что участвующие отлучки незначительно повлияли на общее время обогрева гнезда в течение суток.

Дэвид Нортон [Norton, 1972] в результате изучения режимов насиживания у некоторых песочников на Аляске пришел к выводу, что основную роль в разрушении стереотипа инкубационного поведения играет нарушение конфигурации кладки из-за появления трещин на скорлупе яиц, воспринимаемое чувствительным наследным пятном кулика. В подтверждение своей точки зрения Нортон приводит данные о том, что при гибели эмбрионов кулики могут обогревать кладку значительно более длительное время, нежели нормальная продолжительность инкубации. Мы в своей работе также наблюдали подобные случаи и вместе с Нортоном считаем, что при завершении инкубации кулики руководствуются конкретной обстановкой в гнезде. Жесткой временной протяженности действия стереотипа насиживания у куликов не обнаружено. Тем не менее, признавая влияние тактильных стимулов на поведение насиживающих куликов, мы все же отводим им далеко не главную роль.

Помещение в гнезда различных куликов искусственных яиц из пенопласта или яичной скорлупы, залитой парафином, не изменили заметно поведение куликов на гнездах, хотя такие яйца

Рис. 50. Режим обогрева гнезда у чернозобика на протяжении периода инкубации (с момента завершения кладки)

А — число перерывов в насиживании в течение суток; В — интенсивность насиживания (часть времени суток, когда на гнезде присутствует кто-либо из партнеров); 1 — появление трещин на скорлупе яиц

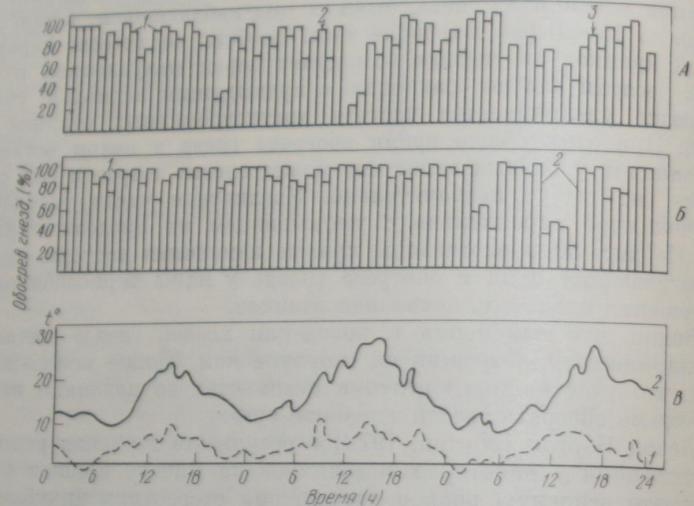


Рис. 51. Завершение инкубации в двух гнездах дутышей

Кривая 1 на рисунке В показывает температуру наружного воздуха, которой соответствовал обогрев гнезда, изображенный на диаграмме Б, а кривая 2 — температуру воздуха, которой соответствует диаграмма А; А и Б: 1 — появление трещин на скорлупе яиц; 2 — первый проклев; 3 — вылупление первого птенца

имели различные дефекты поверхности, которые должны были восприниматься куликами как проклевки. Резкие изменения, которые происходят в поведении насиживающих птиц на завершающем этапе инкубации, связаны, видимо, с установлением двусторонней связи между эмбрионами и наседкой в этот период [Кондратьев, 1977б]. На завершающем этапе инкубации эмбрионы издают своеобразные «щелкающие» звуки и комфортные сигналы [Мальчевский, 1959; Driver, 1965; Parsons, 1975; Тихонов, Фокин, 1979; и др.]. Птенцы начинают активно двигаться

внутри яиц, освобождаясь от подскорлуповых звуков воспринимаются насиживающей птицей. Большое влияние звуковой сигнализации птенцов на поведение взрослых птиц найдено также у чаек [Jmrkocen, 1973].

Поведение всех куликов на завершающем периоде инкубации сходно и сильно зависит от погодных условий. Например, у дутышей во время холодной погоды число перерывов в насиживании остается почти таким же, как на предыдущем этапе инкубации, т. е. гораздо ниже, чем в теплую погоду в другом гнезде этого вида (рис. 51). В то же время скорость вылупления птенцов при плохой погоде была гораздо ниже. Так, если в солнечную погоду от появления трещин до вылупления первого птенца прошло двое суток, то при холодной погоде за это время появился лишь проклев на одном из яиц. Количество тепла, сообщенное куликом кладке, было в обоих случаях практически одинаковым. Причина такого явления заключается, видимо, в следующем.

По исследованиям некоторых отечественных и зарубежных зоологов, различные сигналы (например, колебания температуры, свет, звуки) могут стимулировать вылупление птенцов, тогда как отсутствие сигналов (при плотном насиживании), напротив, замедляет его [Болотников и др., 1970; Oppenheim, 1968; Norton, 1972; Тихонов, 1980; и др.]. Наблюдения показывают, что завершающий период инкубации у одного и того же вида куликов может при различных погодных условиях различаться по продолжительности в три раза, например, у лопатней от 2,5 до 7,5 суток. При этом погодные условия, главным образом температура и осадки, имеют большое значение для поведения куликов у гнезд и, следовательно, для продолжительности завершающего этапа инкубации [Nethersole-Thompson, 1973]. Так, при случающихся иногда резких похолоданиях наклонутые уже яйца куликов могут оставаться без видимых изменений длительное время, иногда по трое суток, но как только погода наладится, вылупление птенцов происходит интенсивно. Некоторые наблюдения, касающиеся связи завершающего периода насиживания и температуры окружающего воздуха, приведены в табл. 31. Видно, что после окончания непогоды вылупление птенцов обычно происходит в два-три раза быстрее, чем обычно при средних погодных условиях.

Мы предполагаем, что насиживающая птица, ориентируясь на внешние условия, своим поведением в некоторой степени может регулировать сроки появления птенцов на свет.

Со временем на месте появления трещин в яичной скорлупе образуется отверстие, появление которого означает, что до вылупления птенцов остается обычно от половины по полутора суток. К этому времени птенцы уже активно общаются друг с другом и родителями, подавая голосовые сигналы. Такое общение птенцов может, вероятно, способствовать синхронизации их появления на свет [Vince, 1966, 1968; Norton, 1972; Nettleship, 1973; Тихонов, 1976]. В результате звукового общения происходит замедление развития птенцов, опережающих в развитии, и «под-

Таблица 31. Длительность появления птенцов на свет \* при различных погодных условиях

Вид	Гнездо	Длительность вылупления, (сутки)	Погодные условия
Тулец	1	2,0	Солнце, ветер 2—5 м/с, $t_{ср.}$ 12,4°, $t_{мин.}$ 5,2°
	2	2,5	Солнце, тихо, $t_{ср.}$ 8,4°, $t_{мин.}$ 2,8°
	3	5,0	Пасмурно, временами дождь, ветер 5—12 м/с, $t_{ср.}$ 6,7°, $t_{мин.}$ 3,0°
Исландский песочник	1	>2,0	Солнце, тихо, $t_{ср.}$ 10,4°, $t_{мин.}$ 4,2°
	1	~2,0	Солнце, ветер 2—8 м/с, $t_{ср.}$ 12°, $t_{мин.}$ 3,0°
Бурокрылая ржанка	1	~3,0	Солнце, ветер 5—15 м/с, $t_{ср.}$ 8,9°, $t_{мин.}$ 1,0°
	2	3,5	Временами солнце, ветер 2—12 м/с $t_{ср.}$ 7,7°, $t_{мин.}$ 1,2°
	3	4,0	Пасмурно, временами дождь, ветер 3,12 м/с, $t_{ср.}$ 7,4°, $t_{мин.}$ 0,5°
Камнешарка	1	2,0	Солнце, ветер 0—5 м/с, $t_{ср.}$ 9,9°, $t_{мин.}$ 3,4°
	2	2,5	Пасмурно, ветер 2—10 м/с, $t_{ср.}$ 7,6°, $t_{мин.}$ 2,2°
	3	5,5	Пасмурно, временами снег, ветер 5—10 м/с, $t_{ср.}$ 5,0°, $t_{мин.}$ 0,2°
Галстучник	1	2,0	Солнце, ветер 0—5 м/с, $t_{ср.}$ 7,2°, $t_{мин.}$ 3,4°
	2	3,5	Пасмурно, временами дождь, ветер 0—6 м/с, $t_{ср.}$ 5,1°, $t_{мин.}$ 1,0°
	3	5,0	Пасмурно, временами снег, ветер 2—8 м/с, $t_{ср.}$ 3,2°, $t_{мин.}$ 0,5°
Лопатень	1	2,0	Солнце, ветер 0,7 м/с, $t_{ср.}$ 8,4°, $t_{мин.}$ 3,4°
	2	2,5	Временами солнце, ветер 2—6 м/с, $t_{ср.}$ 7,2°, $t_{мин.}$ 2,0°
	3	5,0	Солнце, ветер 0—8 м/с, $t_{ср.}$ 9,8°, $t_{мин.}$ 1,2°
Берингийский песочник	1	2,0	Временами солнце, ветер 5—8 м/с, $t_{ср.}$ 7,9°, $t_{мин.}$ 0,3°
	2	2,5	Пасмурно, временами мокрый снег, ветер 2—14 м/с, $t_{ср.}$ 6,1°, $t_{мин.}$ 1,5°
	3	5,0	Солнце, ветер 0—3 м/с, $t_{ср.}$ 14,3°, $t_{мин.}$ 5,2°
Перепончатопалый песочник	1	1,5	

\* Продолжительность указанного периода рассмотрена со времени появления трещин на скорлупе яиц до полного освобождения всех птенцов в гнезде.

Таблица 31 (продолжение)

Вид	Гнездо	Длительность вылупления, (сутки)	Погодные условия
Перепончатопалый песочник	2	3,0	Пасмурно, ветер 0—5 м/с, $t_{ср.}$ 7,9°, $t_{мин.}$ 0,8°
Чернозобик	1	2,0	Солнце, ветер 3—6 м/с, $t_{ср.}$ 10,4°, $t_{мин.}$ 1,6°
	2	3,0	Временами солнце, дождь, ветер 0—8 м/с, $t_{ср.}$ 3,8°, $t_{мин.}$ 0,7°
	3	3,5	Пасмурно, дождь, временами со снегом, ветер 5—7 м/с, $t_{ср.}$ 3,2°, $t_{мин.}$ 1,3°
Плосконосый плавунчик	1	1,0	Солнце, тихо, $t_{ср.}$ 13,0°, $t_{мин.}$ 4,8°
	2	2,5	Пасмурно, тихо, $t_{ср.}$ 5,9°, $t_{мин.}$ 2,6°
	3	4,0	Пасмурно, временами снег с дождем, ветер 6—13 м/с, $t_{ср.}$ 4,8°, $t_{мин.}$ 1,0°
Круглоносый плавунчик	1	1,0	Солнце, ветер 0—2 м/с, $t_{ср.}$ 12,5°, $t_{мин.}$ 3,2°
	2	1,5	Пасмурно, временами солнце, ветер 10—20 м/с, $t_{ср.}$ 7,5°, $t_{мин.}$ 0,2°
	3	3,0	Пасмурно, временами дождь, ветер 10—16 м/с, $t_{ср.}$ 8,0°, $t_{мин.}$ 0°
Турухтан	1	>2,0	Солнце, ветер 6—14 м/с, $t_{ср.}$ 10,5°, $t_{мин.}$ 2,1°
	2	>3,0	Временами солнце, ветер 5—12 м/с, $t_{ср.}$ 9,5°, $t_{мин.}$ 8,9°
Американский бекасовидный веретенник	1	2,0	Солнце, ветер 5—11 м/с, $t_{ср.}$ 7,6°, $t_{мин.}$ 0,5°
	2	3,0	Пасмурно, редко солнце, временами дождь, ветер 0—7 м/с, $t_{ср.}$ 5,4°, $t_{мин.}$ 2,0°
Щеголь	1	2,0	Солнце, ветер 0—6 м/с, $t_{ср.}$ 12,2°, $t_{мин.}$ 0,8°
	2	3,0	Временами солнце, ветер 5—8 м/с, $t_{ср.}$ 6,4°, $t_{мин.}$ 2,6°

тягивание» отстающих. В норме вылупление всех четырех птенцов в гнездах различных куликов (начиная от разламывания скорлупы) занимают обычно от нескольких часов до двух суток или чуть больше. Если учесть данные А. И. Шуракова [Шураков и др., 1974] о значительной разновозрастности эмбрионов куликов к моменту завершения кладки, то существование механизма синхронизации вылупления птенцов представляется для куликов необходимым.

Взрослые кулики никогда не помогают птенцам освобождаться от скорлупы. Нам случалось только наблюдать, как тулесы, галстучники и кампешарки касались клювами клювика птенца, торчащего из проклевавшегося отверстия. После того, как скорлупа разломилась и птенец освободился от нее, взрослый кулик берет в клюв половинки скорлупы (по очереди) и уносит от гнезда в низком полете над поверхностью земли. При этом случается, что птица вытягивает скорлупу из-под птенца. Кулики бросают скорлупу довольно далеко от гнезда, обычно в 50–150 м. Интересную особенность поведения пришло наблюдать у тулесов. Эти кулики не бросали скорлупу, а, сев на землю, засовывали ее в ямку или под прикрытие кустика травы, после чего сразу возвращались к гнезду.

Завершение инкубации и появление птенцов возбуждающее действует на взрослых куликов. У самцов (а в некоторой степени и у самок) возрастает агрессивность, и их поведение в эти дни напоминает первые дни инкубации. У песочников вновь наблюдаются патрульные полеты и другие элементы рекламного поведения.

Какой-либо видовой специфики длительности вылупления птенцов у различных куликов уловить не удалось. Анализируя данные таблицы 22, можно лишь сказать, что в более сжатые сроки появляются на свет птенцы у мелких видов куликов, и, кроме того, при прочих равных условиях выводят птенцов скорее кулики, имеющие хорошо укрытые от непогоды гнезда.

Новорожденные птенцы куликов, обсохнув, еще некоторое время остаются в гнездах. Это время зависит прежде всего от систематической принадлежности куликов. Так, наиболее подвижны птенцы галстучников и мелких песочников рода *Calidris*, а пуховики веретениников остаются в гнездах более длительное время. На длительности пребывания птенцов оказывается и время суток, к которому закончилось вылупление. В случае, если последний птенец в гнезде появился утром, выводок может покинуть гнездо уже к полудню, если речь идет о галстучниках, плавунчиках и т. д., или же к вечеру, как у американских бекасовидных веретениников и тулесов. Если же вылупление произошло ближе к вечеру, птенцы задерживаются в гнезде до утра. Влияют также и погодные условия во время вылупления птенцов. Кулики стремятся переждать непогоду в гнездах. Ухудшение погоды в момент появления птенцов на свет может привести к очень тяжелым для них последствиям. Неоднократно у самых различных видов находили в оставленных гнездах погибших птенцов, задержавшихся с вылуплением. Некоторые из них еще не успели освободиться от скорлупы, другие уже вылупились и даже успели обсохнуть. Видимо, во время ухудшения погоды у куликов не хватает энергии на одновременное обогревание уже вылупившихся птенцов и сообщение необходимой температуры птенцу, еще не свободившемуся от скорлупы. Уже вылупившиеся птенцы неизбежно ухудшают контакт тела наседки с оставшимися яйцами. Птенцы не могут оставаться в гнезде длительное время, так как

и они, и взрослая птица нуждаются в корме. В такой ситуации родители бросают птенцов, которые не могут их сопровождать. Пагубным может оказаться во время ухудшения погоды и беспокойство куликов. Мы не располагаем наблюдениями, чтобы оценить роль беспокойства в смертности птенцов при вылуплении, но несомненно, эта роль может быть иногда значительной.

Подводя итог сказанному, можно отметить некоторые специфические черты инкубационных режимов и поведения наседящих куликов. Прежде всего, температура наседных птиц куликов не имеет какой-либо видовой специфичности, а колеблется в зависимости от этапа насиживания, степени участия партнера в инкубации, и, возможно, от физиологического состояния птицы, примерно в одних пределах у всех видов куликов. В силу этого кулики разных видов обладают практически равными возможностями обогрева гнезд и, вероятно, способны генерировать почти одинаковое количество тепла на единицу массы тела.

Продолжительность периода инкубации колеблется в довольно широких пределах, так как зависит от интенсивности обогрева кладки, а плотность насиживания определяется многими факторами: обилием пищи, погодными условиями, фактором беспокойства, физиологическим состоянием птиц, сроками гнездования и, наконец, индивидуальными особенностями особей.

По поведению куликов у гнезд и характеру насиживания весь период инкубации отчетливо делится на три этапа. Во время яйцекладки кулики вынуждены в силу различных причин обогревать кладку некоторое время, которое они, однако, «стремятся» сократить до минимума. Это стремление вызвано тем, что слишком сильный обогрев неоконченной кладки может вызвать разновозрастность птенцов, а это, в свою очередь, является причиной повышенной гибели в период вылупления. Кроме минимального времени обогревания неконченных кладок, существует и другой путь, снижающий опасность преждевременного развития зародышей — слабая интенсивность обогрева в результате отсутствия наседных птиц во время откладки яиц.

После завершения кладки режим обогревания гнезд куликами довольно быстро стабилизируется. От начала к концу инкубации имеется, однако, некоторая тенденция к сокращению перерывов в насиживании и увеличению заботы о гнездах. У всех куликов, где самцы принимают участие в заботе о потомстве, их роль от начала к концу инкубации увеличивается. Кулики заселяют самые различные биотопы, условия их жизни резко различны как по микроклимату в районе расположения гнезд, так и по обилию кормовых объектов. Можно заметить такую закономерность: наиболее широко расселены кулики, у которых участвуют в инкубации оба члена пары. Гнезда этих видов часто бывают расположены в местах, где нет укрытия от непогоды, сами гнезда устроены более примитивно. Такое явление, несомненно, связано с тем, что нагрузка на каждого из членов пары ослаблена и эти кулики меньше зависят от окружающих условий. Исключение составляет

только хрустан. У него участвуют в насиживании только самцы, и гнезда бывают расположены на открытых участках и не имеют сколько-нибудь обильной выстилки. У хрустанов, однако, кладка не содержит больше трех яиц, и энергетические расходы куликов на обогрев гнезд, естественно, снижены.

Частота смены партнеров на гнездах и продолжительность перерывов в насиживании варьируют в широких пределах в зависимости от пищевой специализации и системы связей в парах не только у куликов разных видов, но и в пределах вида. Внутривидовая изменчивость этих показателей, вероятно, зависит прежде всего от обилия пищи в каждом конкретном месте гнездования и индивидуальных особенностей птиц. Благодаря прimitивному устройству гнезд куликов и большому весу кладок относительно массы насиживающих птиц погодные условия оказывают существенное влияние на режим насиживания.

Период инкубации у куликов является наиболее напряженным моментом в их жизни, требующим больших расходов энергии. Ритмика насиживания зависит в основном от двух факторов внешней среды: обилия пищи и погодных условий. Опираясь на популяционную структуру и кормовую специализацию, различные виды тундровых куликов по-разному приспосабливают синхронные ритмы к условиям обитания в том или ином биотопе.

### Послегнездовая жизнь

Большая часть куликов заканчивает инкубацию в конце июня—начале июля (см. повидовые очерки). Окончание инкубации и появление птенцов — переломный момент в жизни куликов, отныне птицы уже не привязаны к одному месту, а постоянно кочуют в более или менее широких границах. С другой стороны, кулики предъявляют теперь более высокие требования к кормовой базе. Появление птенцов в корне меняет поведение взрослых куликов: происходит ослабление брачных связей, распадаются пары, постепенно отмирает стереотип насиживания и т. д.

После вылупления птенцов выводки некоторое время остаются в гнезде. У разных куликов и при различных погодных условиях это время изменяется от восьми—десяти часов до суток или даже немного дольше.

Продолжительность пребывания выводка в гнезде зависит от нескольких причин, прежде всего от времени вылупления птенцов. Наблюдения показывают, что выводки, где пуховички появляются на свет после полудня, как правило, остаются в гнездах на ночь. Вторым фактором, определяющим подвижность выводка с новорожденными птенцами, являются погодные условия. В теплую солнечную погоду семьи куликов гораздо быстрее начинают свои кочевки. При прочих равных условиях минимальное время остается в гнездах птенцы галстучников. У этих куликов зачастую один из родителей уводит птенцов, вылупившихся первыми, в то время как партнер обогревает оставшиеся яйца. Это явление, вероятно, достаточно широко распространено у тех куликов, где

Таблица 32. Забота о потомстве

Вид	Пол «воспитателя» птенцов	Наличие охраняемых территорий	Тенденция к групповому воспитанию птенцов	Продолжительность роста птенцов, сут. (до подъема на крыло)
Тулес	♂, ♀	+	—	34—35
Хрустан	♂	—	—	?
Камнешарка	♂, ♀	—	+	21
Лопатень	♂ (?)	—	—	15—18
Белохвостый песочник	♂ или ♀	+	—	17—18
Кулик-воробей	♀, ♂	—	—	?
Красношайка	♂, ♀	—	—	Менее 20
Перепончатопалый песочник	♂, ♀	—	—	20—24
Бурокрылая риканка	♂, ♀	—	—	Около 30
Малый веретенник	♂, ♀	—	—	Более 30
Краснозобик	♂ или ♀	—	+	Около 20
Галстучник	♂, ♀	—	—	24—27
Чернозобик	♂, ♀	—	+	21
Плосконосый плавунчик	♂	—	—	16—18
Турухтан	♀	—	—	23—30
Американский бекасовидный веретенник	♂	—	+	?
Острохвостый песочник	♀	—	?	?
Дутыш	♀	—	+	Около 21
Щеголь	♂	—	—	Около 30
Круглоносый плавунчик	♂	—	—	18
Бекас обыкновенный	♀ (♂?)	—	—	18—20

в воспитании потомства принимают обе птицы. Обычно такое разделение наблюдается при затянувшемся вылуплении последних птенцов. У тундровых куликов разделение достоверно установлено у тулесов, галстучников и камнешарок. Максимум через сутки после вылупления запоздавших птенцов выводки соединялись вновь.

Наименее подвижны новорожденные птенцы у американских бекасовидных веретенников, турухтанов, бекасов и некоторых других куликов, они же остаются в гнездах более длительное время.

Покинув гнезда, семьи начинают кочевки по кормовым местам, задерживаясь на богатых пищей участках, но никогда не оставаясь на одном месте. По особенностям воспитания птенцов всех куликов можно разделить на три группы (табл. 32):

- водят птенцов оба партнера;
- только самец;
- только самка.

К первой группе относится большая часть куликов исследованного района. Однако в пределах этой группы оба партнера почти никогда не заботятся о птенцах в равной степени, обычно один из членов пары покидает выводок гораздо раньше другого. Иногда откочевка второго партнера происходит почти сразу после вылупления птенцов. Здесь надо учитывать, что доля участия самцов и самок в потомстве изменяется не только у разных видов куликов, но и у одного вида в различных парах. Тем не менее, общая тенденция бывает выражена достаточно четко. Наиболее долго водят птенцов оба родителя у таких «вседядных» куликов, как тулесы, ржанки, галстучники, некоторые песочники, пластичные в методах кормодобывания.

Характер перемещения выводков может быть различным не только у разных видов куликов, но и при различной плотности популяций одного и того же вида. Строго на своих охраняемых территориях держатся семьи тулесов, ржанок и, возможно, некоторых песочников. Эти кулики во всех случаях гнездились рассейно и охраняли большие территории. Для большей части территориальных видов песочников характерны два типа распределения на гнездовой территории. В богатых кормом местах плотность популяций их значительна и кулики часто посещают ся «коммунальные» места кормежки. В этих местах выводки песочников, таких, как чернозобики, перепончатопалые песочники и красношайки, могут держаться вблизи друг от друга, не проявляя тенденции к агрегации. В более бедных пищей биотопах плотность гнездования этих куликов бывает значительно меньше, и в этом случае большой охраняемый участок служит для кормежки не только взрослых птиц во время инкубации, но и дает корм выводкам. Бывают, однако, и другие ситуации. Например, в 1974 г. в тундрах близ Колючинской губы численность популяции некоторых куликов, особенно перепончатопалых песочников и лопатней, была не менее чем в полтора раза выше по сравнению с предыдущим годом, однако плотность их гнездования осталась примерно прежней. Кулики, которым не досталось участков с благоприятными кормовыми условиями, занимали не свойственные им биотопы, проявляя значительную экологическую пластичность. В период насиживания они обычно кормились на нейтральных кормовых станциях. После вылупления птенцов выводки тоже держались неподалеку один от другого и, таким образом, вся популяция разделилась на две группы, из которых одна держалась на охраняемых участках в наиболее благоприятных местах, а «неудачники» довольствовались нейтральными территориями, используя более бедные кормом участки. Можно с достаточной достоверностью сказать, что недостаток пищи в этом случае может вызвать повышенную смертность птенцов.

У большей части тундровых куликов выводки кочуют, не придерживаясь каких-либо границ. В подходящих местах они могут встречаться по несколько семей на небольшом участке, однако без тенденций к групповому обитанию. Прежде всего, сюда от-

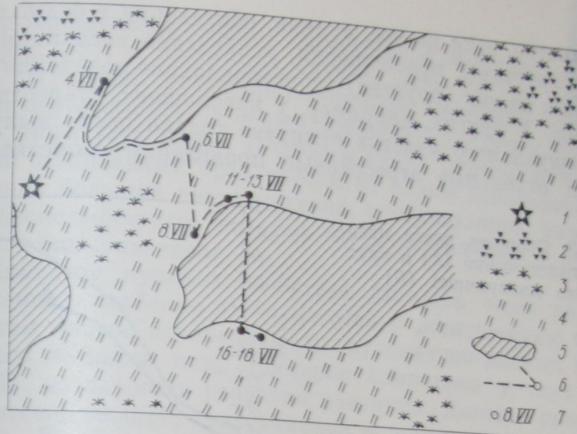


Рис. 52. Схема перемещений выводка круглоносых плавунчиков

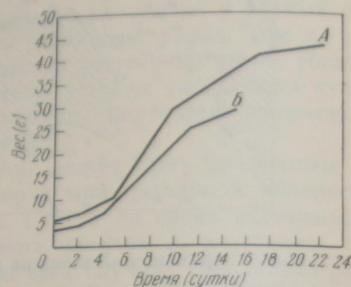
1 — расположение гнезда; 2 — щебнистые участки; 3 — кочкарники; 4 — заболоченные тундры; 5 — озера; 6 — «маршрут» выводка; 7 — места и даты наблюдений

Таблица 33. Масса новорожденных птенцов

Вид	Число взвешиваний	Масса (г)			% от массы ненасижденных яиц
		мин.	макс.	ср.	
Тулес	17	21,5	26,0	25,5	74,6
Галстучник	9	5,9	8,5	7,8	73,6
Камнешарка	10	9,8	12,8	11,5	70,2
Щеголь	14	14,5	17,8	16,5	70,2
Турухтан	12	19,5	15,5	14,6	73,0
Круглоносый плавунчик	10	3,8	4,5	4,0	60,3
Плосконосый плавунчик	16	4,3	5,3	5,0	60,2
Лопатень	23	4,1	5,7	5,2	66,7
Белохвостый песочник	18	3,6	4,8	4,0	64,5
Перепончатопалый песочник	6	4,6	5,2	5,0	72,4
Краснозобик	16	6,5	7,8	7,2	62,0
Чернозобик	16	6,5	7,5	7,3	61,9
Берингийский песочник	4	8,8	9,5	9,3	?
Дутыш	8	9,6	10,8	10,6	72,7
Малый веретенник	4	27,5	28,4	28,0	?
Американский бекасовидный веретенник	12	12,0	14,8	13,8	72,6

носятся многие, если не все, кулики, обитающие в бедных пищей биотопах: хрустаны, красношейки, исландские песочники и т. д. У некоторых из них (хрустан) территориальное поведение развито очень слабо. У других, например, у красношеек, стереотип охраны индивидуального участка отмирает только после вылупления птенцов и отдельные агрессивные проявления свойственны им

Рис. 53. Скорость роста птенцов у галстучника (A) и круглоносого плавунчика (B)



даже после концентрации на богатых кормом берегах мелководных озер. Без всяких границ передвигаются выводки многих куликов-стенофагов, таких, как дутыши, турухтаны и американские бекасовидные веретенники. Эти кулики обычно концентрируются в благоприятных местах по несколько семей.

Наконец, у некоторых видов проявляется явное тяготение к групповому образу жизни. Одиночные семьи таких куликов встречаются редко и только в неблагоприятных местах, где их численность очень низка. Сюда относятся камнешарки, галстучники и малые веретенники. Эти птицы не только концентрируются в кормовых местах, но и коллективно охраняют птенцов. Некоторые черты территориального поведения сохраняются, однако и у этих куликов, особенно вскоре после появления птенцов. Родители отгоняют чужих птиц, близко подошедших к птенцам.

Довольно многим территориальным видам куликов свойственна своеобразная форма поведения, которую мы, однако, разграничаем с коллективной защитой выводков. Например, при беспокойстве одного выводка щеголей, соседние кулики этого вида, покинув свои семьи, начинают отводить вместе с хозяевами участка. Такое поведение можно наблюдать не только у щеголей, но и у лопатней, ржанок и других куликов.

Характер кочевок семей куликов в период возмужания птенцов также различен. У одних куликов, например у исландских песочников и камнешарок, выводки сразу после рождения птенцов совершают довольно большие переходы, превышающие иногда километр, а в последующий период держатся на богатых пищей участках, передвигаясь лишь незначительно. У других видов, например у тулесов, семьи довольно равномерно передвигаются по кормовым местам, покрывая большие расстояния. У плавунчиков, чернозобиков и некоторых других куликов выводки, как

правило, держатся на берегах одного озера довольно длительные сроки (рис. 52), в некоторых случаях весь период возмужания птенцов. В случае истощения кормовых ресурсов этого водоема семья переселяется на берега ближайшего к нему озера и там остается, пока есть пища. Подобная схема передвижений с длительными остановками практически на одном небольшом участке свойственна большей части куликов, использующих для питания участках в большом числе.

Большинству куликов свойствен быстрый темп развития и роста птенцов, особенно это относится к плавунчикам и мелким песочникам. Масса новорожденных пуховичков разных видов, по отношению к массе яиц, примерно одинакова у всех куликов (табл. 33), но скорость развития различна. Дольше растут птенцы у тулесов, ржанок, галстучников и других всеядных куликов (рис. 53). Довольно долго развиваются также птенцы куликов, для которых характерны узко специализированные, требующие обучения способы охоты, например бекасы. Вероятно, ускоренный темп развития выработался в процессе эволюции, как адаптация к питанию водными и почвенными беспозвоночными (в основном личинками двукрылых), имеющими кратковременные вспышки численности.

## УСПЕШНОСТЬ ГНЕЗДОВАНИЯ И ЗАЩИТА ОТ ВРАГОВ

Ежегодный прирост популяции птиц зависит в основном от трех показателей: величины кладок, числа загнездившихся пар и размеров гибели яиц и птенцов [Лэк, 1957]. Под успешностью гнездования здесь понимается величина, выражаемая отношением числа доживших до подъема на крыло птенцов к количеству сплесенных яиц. В различной степени вопросами эмбриональной и птенцовой смертности тундровых куликов занимались многие исследователи [Гладков, 1962; Белопольский, Горяйнова, 1975; Soikkeli, 1970; Norton, 1972; Holmes, 1972, 1973; и др.]. Тем не менее, до настоящего времени этот вопрос остается очень неясным прежде всего из-за трудности определения размеров смертности птенцов у многих групп выводковых птиц, в частности у *Limicolae*. Кроме того, на наш взгляд, совершенно необходимо не только учитывать, какого успеха достиг при гнездовании тот или иной вид куликов, но и подробно указывать, в каком месте, в каком году и при каких условиях окружающей среды был отмечен этот уровень успеха в гнездовании. Первостепенное влияние на успешность гнездования тундровых куликов оказывают деятельность различных хищников и беспокойство, связанное с хозяйственной деятельностью человека. Оба эти фактора, их воздействие на птиц имеют разные значения в каждом конкретном месте и в каждом конкретном году. Поэтому сводкам, посвященным успеху гнездования больших групп птиц на обширных территориях [Jehl, 1971], обязательно должны предшествовать тщательные многолетние исследования этого вопроса на локальных участках.

Средняя величина кладок у куликов в тундрах Северо-Востока довольно велика (табл. 34). Необходимо учитывать, что размеры повторных кладок бывают ниже по сравнению с первыми, так что данные таблицы, где не разграничены первые и повторные кладки, должны быть несколько занижены. Так, в 15 гнездах чернозобиков, где кладки были окончены к 25 июня, величина их составляла 3,93, в то же время как десять кладок, укомплектованные после 1 июля, содержали в среднем 3,60 яиц. Величина кладки, видимо, определяется двумя факторами: условиями внешней среды и физиологическим состоянием самки, возможно, ее возрастом. Рядом исследователей [Леонович, Успенский, 1965; Успенский, 1969; Norton, 1972; и др.] отмечено влияние погодных условий, видимо, через пищевое обилие, на

величину кладок тундровых куликов. Процент оплодотворенных яиц также довольно высок. В достаточном количестве выборках величина этого показателя изменяется от 88,9 до 99,3% (см. табл. 34).

Наиболее важной причиной гибели гнезд и птенцов куликов, которых у разных видов куликов гибнут от 9,5 до 56,2% кладок. В годы депрессии численности мышевидных грызунов гибель гнезд куликов может достигать 90% и более, что намного превышает средний уровень хищничества. Подобные наблюдения имеются и для других районов Арктики и Субарктики [Larson, 1960; Рябицев и др., 1976]. Наиболее существенное воздействие на успешность гнездования куликов имеет хищническая деятельность бродячих собак, домашнего северного оленя *Rangifer tarandus* L., песца *Alopex lagopus* L., поморников р. *Sterco-*

Таблица 34. Некоторые показатели успешности гнездования у куликов

Вид	Число гнезд под наблюдением	Средняя величина кладки *	Инкубационные качества яиц			Размеры выводков в момент вылупления птенцов, мм	Число синеголовыми птенцами	Число синеголовых птенцов, %	Размеры выводков птенцов на крыло при взмужании, мм
			гнезд	вылупимость птенцов, %	число неоплодотворенных яиц				
Туес	29	3,66	18	97,2	2	—	3,7	14	2,5
Бурокрылая ржанка	11	4,00	4	100	—	—	4,0	6	2,0
Галстучник	26	3,92	18	97,2	1	1	3,8	15	3,0
Кампенарка	69	3,91	43	96,5	2	2	3,7	30	3,0
Чернозобик	89	3,89	60	94,9	4	6	3,5	24	2,2
Перепончатопалый песочник	20	3,85	12	89,1	1	4	3,4	6	2,5
Белохвостый песочник	38	3,95	21	96,3	1	2	3,4	8	1,5
Берингийский песочник	2	4,00	1	100	—	—	4,0	4	2,5
Лопатень	16	3,81	9	88,2	1	3	3,3	8	2,2
Острохвостый песочник	4	4,00	2	87,5	1	—	3,5	—	?
Дуты	49	3,89	30	98,3	2	1	3,8	5	2,0
Турухтан	55	3,93	36	94,9	2	5	3,6	4	2,5
Американский бекасовидный веретенник	39	3,95	24	90,6	8	1	3,5	6	2,0
Малый веретенник	3	4,00	2	100	—	—	4,0	4	2,5
Щеголь	17	4,00	7	89,2	1	2	3,6	6	2,7
Краснозобик	8	4,00	8	93,7	1	1	3,7	2	2,5
Бекас	3	4,00	2	100	—	—	4,0	5	3,0
Плосконосый плавунчик	126	3,83	61	97,1	1	3	3,7	25	2,5
Круглоносый плавунчик	78	3,78	44	98,3	1	2	3,8	15	2,5
Грязовик	1	4,00	—	?	—	—	?	—	?

\* В таблице не разграничены первые и повторные кладки.

*garicus* и в меньшей степени крупных чаек: бургомистра *Larus hyperboreus* Gunn и серебристой чайки *L. argentatus* Pont. В Чаунской низменности останки молодых малых веретенников, черноозобиков и плавунчиков находили у гнезд полярной совы *Nyctea scandiaca* (L.). Однако полярные совы так же, как соколы (*Falco peregrinus* Tunst., *F. gyrfalco* L., *F. columbarius* (L.), ястребы-тетеревятники *Accipiter gentilis* (L.) и зимяки *Buteo lagopus* (L.), были единичны в районах исследований и не могли оказать сколько-нибудь заметного давления на гнездящихся куликов. В южных частях Чаунской низменности были довольно обычны горностаи — *Mustela erminea* L. и ласки *Mustella nivalis* L. Относительно хищнической деятельности этих зверьков у гнезд птиц мы материалами не располагаем, хотя исследования на Аляске [Norton, 1972; Helott, 1974] показывают, что их роль в этом отношении может быть существенной.

Степень воздействия хищников на успех гнездования куликов в районах исследований и способы защиты куликами своих гнезд подробно обсуждались [Кондратьев, 1980], поэтому здесь приведены лишь некоторые наблюдения, не освещенные ранее.

Влияние поморников как важных врагов куликов отмечено многими исследователями в самых различных географических пунктах [Hobson, 1972; Norton, 1972; Nettleship, 1973; Maher, 1974; и др.]. В то же время поморники могут принести пользу гнездящимся птицам, в том числе и куликам, давая им защиту от песцов [Prince, 1973]. Конкретные наблюдения, подтверждающие положительную роль в гнездовании куликов были проведены в приколымской тундре в 1978 и 1979 гг. В эти годы в непосредственной близости (от 5 до 20 м) от гнезд двух пар длиннохвостых поморников *S. longicaudus* Vieill. были найдены: одно гнездо малых веретенников, три гнезда американских бекасовидных веретенников и по одному гнезду турухтанов и дутышей. В шести метрах от гнезда короткохвостых поморников — *S. parasiticus* [L.], найденного в 1979 г., загнездились две самки турухтана. Во всех этих случаях можно с уверенностью сказать, что инициаторами такого соседства были именно кулики, так как они отложили кладки позднее поморников.

Поведение куликов при появлении хищников сильно различается в зависимости от видовой принадлежности птиц, и ряда факторов внешней среды [Кондратьев, 1980].

В случае приближения хищных птиц все насаживающие кулики ведут себя одинаково — наседка затаивается на гнезде и покидает его только в случае угрозы гибели. Часть куликов: тулес, бурокрылая ржанка, камнешарка, малый веретенник — активно защищает свои гнезда. При этом отгоняет хищника только свободный от насаждивания член пары, насаживающий кулик гнезда не покидает. Щеголи также отгоняют хищных птиц от своих гнезд в том случае, если при появлении опасности кулик не находился на гнезде. В противном случае щеголь,

затаившись на гнезде, ничем не обнаруживает своего присутствия. Реакция куликов на появление в поле зрения четвероногих хищников сильно отличается. По этому признаку их можно разбить на три группы.

1. Плавунчики, бекас, американский бекасовидный веретенник. Для этих куликов при появлении любой опасности характерна только одна реакция — насаждивание до последней возможности. 2. Большая часть куликов. Птицы заблаговременно незаметно покидают гнезда и, возвратившись, применяют специфические отвлекающие демонстрации, подробно описанные В. Е. Флинтом [1973, 1974, 1976].

3. Тулес, бурокрылая ржанка, камнешарка, малый веретенник, щеголь. Кулики активно защищают свои гнезда. От наземных хищников активно защищают свои гнезда те же виды куликов, что и от хищных птиц. Различие заключается в том, что от насаждивания партнер стоят на возвышении, охраняя гнездо и подают сигнал при опасности. Насаживающий кулик задолго до приближения хищника незаметно покидает гнездо и присоединяется к своему партнеру. Если атаки на хищника были безуспешны, кулики этой группы также могут использовать отвлекающие демонстрации.

Около 85% погибших гнезд куликов разоряют хищные звери и птицы (табл. 35), остальные 15% гнезд погибают при затоплении водой или бываю брошены по разным причинам. Кулики могут бросить гнезда при резком продолжительном похолодании (такие случаи известны для ряда видов, у которых насаждивает один член пары: турухтанов, американских бекасовидных веретенников, белохвостых песочников). Гнезда могут быть покинуты в результате беспокойства птиц. По исследованиям на Аляске [Norton, 1972] фактор беспокойства может существенно увеличить эмбриональную смертность куликов.

Период завершения инкубации вылупления птенцов является, несомненно, самым напряженным временем в гнездовой жизни куликов. Об этом можно судить по высокой смертности в это время. По данным некоторых исследователей, птенцы куликов максимально гибнут, видимо, в первые дни после вылупления [Soikkeli, 1967; Norton, 1972]. Это обусловлено тем, что у новорожденных пуховичков неполно развита терморегуляция и они нуждаются в постоянном обогревании родителями. Запоздавшие в развитии, ослабленные птенцы как менее активные получают меньше тепла от родителей и могут добывать меньшее количество пищи. Кроме того, семьи куликов иногда совершают довольно большие переходы, во время которых слабые птенцы могут отстать и погибнуть от переохлаждения или становятся добычей хищников. Отбившиеся от выводков пуховые птенцы встречаются у различных по местам обитания и экологической специализации куликов, таких, как тулесы, галстучники, плавунчики и т. д.

Таблица 35. Материалы по гибели гнезд у различных куликов

Вид	Количество гнезд под наблюдением	Из них погибли			Общая гибель гнезд, %
		хищники	затоплено водой	брошены по различным причинам	
Тулес	29	3	1	—	13,8
Бурокрылая ржанка	8	1	—	2	37,5
Галстучник	19	6	—	—	31,6
Камнешарка	48	4	1	—	10,4
Чернозобик	51	16	3	2	41,2
Белохвостый песочник	18	5	2	—	38,9
Берингийский песочник	2	—	—	—	—
Перепончатопалый песочник	20	8	—	—	40,0
Лопатень	16	7	—	—	43,7
Дутыш	23	8	—	—	23,1
Турухтан	43	14	—	3	39,5
Американский бекасовидный веретенник	25	10	1	3	56,0
Малый веретенник	2	—	—	—	—
Щеголь	17	2	—	2	23,5
Плосконосый плавунчик	98	42	2	3	47,9
Круглоносый плавунчик	52	18	1	4	44,2

Выходки куликов полностью гибнут, видимо, редко. Данные учетов показывают, что на той площади, где производились наблюдения, удается найти при подъеме молодых на крыло 70–80% выводков от числа отмеченных при выплении птенцов. Количество птенцов в таких выводках колебалось от 1,5 у белохвостого песочника до 3,0 — у галстучника, для большинства видов оно составляло 2,2–2,5.

Важным механизмом, повышающим успех гнездования у куликов, являются повторные кладки. В случае гибели гнезд они могут встречаться у всех видов куликов, обитающих в районах нашей работы.

Безмозгность найти партнера для спаривания имеется не только у моногамных куликов, но и у видов, имеющих полигамные системы брачных отношений. После начала насиживания в гнездовой области всегда присутствуют готовые к спариванию самцы (или самки), активно занимающиеся брачными демонстрациями. Это характерно для всех куликов, начиная от турухтанов и кончая плавунчиками. В целом, наблюдения показывают, что повторные кладки чаще случаются у мелких моногамных куликов. В благоприятные годы у таких видов повторно гнездилось не менее 90% от пар, потерявших первые кладки.

В заключение коснемся такого интересного явления в гнездовой экологии куликов, как сдвоенное гнездование. В этих слу-

чаях самка откладывает не одну, а две кладки одну за другой, каждую из которых насиживает один член пары. Сдвоенное гнездование было отмечено различными наблюдателями у белохвостых песочников [Hilden, 1965, 1975; Коханов, 1973; Рыжановский, Рябицев, 1976], кулика-воробья [Кишинский, Green, 1976]. В 1974 г. при работе вблизи Колючинской губы Чукотского моря был зарегистрирован случай сдвоенного гнездования у кулика-лопатня (см. повидовые очерки). В нашем случае первая кладка была укомплектована 1 июля и ее начал насиживать самец, а 3 июля самка начала вторую кладку в гнездо, расположенное в 35 шагах от первого. Вторая кладка содержала три яйца. Впоследствии в обоих гнездах были благополучно выведены птенцы.

Сдвоенное гнездование, на наш взгляд, можно рассматривать как механизм повышения успешности гнездования у куликов, где один из членов пары почти полностью освобожден от забот по воспитанию птенцов. Случаи сдвоенного гнездования, вероятно, возможны в богатые кормом годы.

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ КУЛИКОВ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯМИ ИХ ОБИТАНИЯ

Анализ биотопического размещения тундровых куликов, выяснение их рациона и наблюдения за способами добычи корма, а также описание брачного поведения и изучение различных сторон биологии размножения дают основания заключить, что «набор» птиц, обитающих в том или ином типе тундр, отнюдь не случаен. Обитающие совместно кулики, часто весьма далекие филогенетически, обладают множеством сходных особенностей экологии и поведения, эволюционно привязаны и адаптированы к определенному типу экологических отношений. Это позволяет сгруппировать их в своеобразные сообщества, неразрывно связанные с окружающей их средой.

Все современные представители Limicolaе преимущественно животоядны. Эволюционируя от предковых всеядных птиц, собирающих корм с поверхности субстрата [Юдин, 1965], отдельные группы куликов освоили такие специфические приемы добычи корма, как глубинное обследование субстрата или ловля планктонных беспозвоночных. Спектр питания тундровых куликов весьма широк: сюда входят практически все группы членистоногих, моллюски, ракообразные и в некоторой степени рыбы и растительные корма.

В настоящее время можно считать доказанным [Чернов, 1975; Holmes, 1966а, б, 1971; Pitelka et al., 1974], что именно пища, ее обилие и доступность, определяют особенности размещения тундровых куликов на гнездовой территории, влияют на их биологию и сроки периодических явлений. В качестве примера можно привести краснозобика [Чернов, 1966, 1975], который питается главным образом личинками типулид, обитающих под моховой дерниной. В южной части тундр личинки скрыты под мощным слоем дернины и недоступны для куликов с таким сравнительно коротким клювом. Вероятно, как раз доступность этой группы кормов ограничивает распространение краснозобиков лишь приморской частью тундр на западе Чукотки. Важную роль в распределении куликов играет неоднородность среды обитания. При выборе мест гнездования птицы используют многочисленные элементы мезо- и микрорельефа, где все характеристики окружающих условий значительно изменены. В частности, эти особенности играют колоссальную роль в распределении насекомых — основной пищи куликов [MacLean, 1971]. Биомасса членистоногих на участках тундры, разделенных нем-

ногими метрами, может различаться в десятки раз и теснейшим образом связана со структурой растительного покрова [Чернов, 1965]. Таким образом, видовой состав куликов, обитающих в том или ином типе тундр, зависит прежде всего от трофических связей этих птиц, и с этой точки зрения мы рассматриваем различные стороны их биологии.

Говоря о группировках куликов, свойственных различным типам тундр, необходимо иметь в виду, что амплитуда экологий из них в высокой степени степеноподобна, другие могут населять различным будет и отношение куликов к населенному ими биотопу. Для некоторых видов данный тип тундр будет излюбленным или единственно приемлемым, такие птицы составляют «ядро» комплекса. Кроме них в пределах биотопа всегда обитают «сопутствующие виды», населяющие его нерегулярно, или же те кулики, для которых такой тип тундр не является наиболее благоприятным.

Эволюционная связь куликов с определенным типом тундр проявляется в самых различных особенностях их биологии — наиболее существенные из них мы рассмотрим подробнее.

Щебнистые тундры и галечные пляжи смогли освоить главным образом виды, сохранившие примитивные способы добычи корма — собирание с поверхности субстрата визуально видимой неутомимо бегать при кормежке, осматривая большие участки, явилась, видимо, наиболее приемлемым, если не единственным способом обеспечить себя пищей на обширных малопродуктивных пространствах, покрытых редкой растительностью или вовсе без нее. Широкий спектр питания проявляется прежде всего в значительном потреблении «ксерофильными» куликами растительных кормов особенно в весенне-летнее время. Характерно, что освоившие сухие, бедные пищей тундры песчанники, например *C. canutus*, в гнездовое время часто кормятся подобно ржанкам, обследуя большие площади и склевывая поверхности активных членистоногих. Другим важным приспособлением, позволяющим куликам заселить почти бесплодные щебнистые тундры, можно считать частичное разделение кормовых и гнездовых стаций. Сухие тундры часто не могут прокормить взрослых куликов и особенно птенцов. В наибольшей степени это относится к тем куликам, связи которых с плакорными участками не особенно тесны. На кормежку они могут летать довольно далеко от гнезд. Выводки этих куликов сразу после появления птенцов на свет совершают довольно длительные переходы к местам, богатым пищей. В то же время птенцы некоторых птиц, тесно связанных с малопродуктивными участками (тулес), большей частью держатся в пределах охраняемых индивидуальных территорий. Как уже отмечалось, кулики щебнистых тундр питаются в гнездовое время самыми разнообразными членистоногими от пауков до бабочек,

и поэтому суммарная плотность кормовых объектов в каком-то конкретном месте не изменяется значительно из года в год. Благодаря относительному постоянству кормовой базы сравнительно стабильным остается и население самих птиц.

Вседневность куликов, населяющих малопродуктивные тундры, позволяет им прибывать на места гнездования одними из первых и не зависеть от весенних «мироазисов».

Практически все кулики, гнездящиеся в малопродуктивных биотопах, моногамы. У многих видов (это доказано для тулесов, ржанок, камнешарок и др.) пары могут сохраняться в течение ряда лет. Этот момент, видимо, очень важен для куликов, гнездящихся разреженно, таким образом отпадает необходимость ежегодных поисков «супруга». Исключение составляет хрустан, вообще стоящий по характеру экологических отношений несколько особняком среди куликов сухих плакорных тундр. Пары у хрустанов распадаются вскоре после откладки яиц, а в некоторых случаях замечена склонность этих куликов к полигандрии. У хрустанов поиск партнера для выведения потомства приобретает большое значение, что накладывает отпечаток на характер их рекламного поведения. Холостые *E. morinellus* не имеют, видимо, постоянных мест токования, самец во время поисковых полетов постоянно перемещается по области гнездования до тех пор, пока не найдет пару.

В целом для всех обитателей малопродуктивных тундр характернейшей чертой рекламного поведения являются высокие полеты с голосовым сопровождением. Эти воздушные демонстрации полифункциональны, они служат как для привлечения партнера, так и в большинстве случаев для поддержания индивидуальных территорий. Надо заметить, что галстучники и камнешарки, хотя и селятся на сухих участках прибрежных тундр с бедной инсектофауной и чахлой растительностью, находятся в благоприятных условиях по сравнению с куликами предгорий и возвышенных плакорных территорий. Обилие мелководных озер в прибрежной полосе дает им возможность находить богатый корм неподалеку от мест гнездования. Этим двум видам куликов свойственна тенденция к групповым поселениям, и в подходящих участках плотность их гнездования может быть весьма велика. Отсюда понятно своеобразие брачных игр. Как у камнешарок, так и у галстучников велика доля наземных элементов брачного и территориального поведения, воздушные демонстрации невысоки и выражены слабо.

Как уже говорили, почти все кулики бесплодных биотопов моногамы, в насиживании и воспитании потомства у них участвуют оба члена пары. Естественно, что энергетические затраты на инкубацию яиц в пересчете на одну птицу у них снижены. С этим мы связываем целый ряд специфических особенностей их гнездовой жизни. Гнезда у этих куликов устроены наиболее примитивно, гнездовая подстилка зачастую практически отсутствует. Расположение гнезд не связано с выбором мест, защищенных

от непогоды. Ритмика насиживания не зависит от обилия пищи и погодных условий, и инкубация продолжается практически круглые сутки, прерываясь только при беспокойстве птиц. Следует заметить также, что у ржанкоподобных куликов период насиживания и воспитания птенцов наиболее длителен по сравнению с другими тундровыми *Limicolae*. Обитание в местах с бедной растительностью накладывает свой отпечаток и на характер отвлекающего поведения куликов, защиту ими потомства незаметный сход с гнездом при опасности, крупные кулики активно защищают свои гнезда. Широко развиты специфические отвлекающие демонстрации [Флинт, 1973б, 1974, 1976]. Родители остаются с птенцами до их полного возмужания.

Сухие травянистые тундры также сравнительно бедны беспозвоночными, обилие которых прямо зависит от степени увлажненности местности [Чернов, 1965, 1966]. Сухие участки населяют кулики, мало специализированные в кормовом отношении (берингийский и перепончатопалый песочники, кулик-красношапка и т. д.). Эти кулики в гнездовое время редко используют при коромежке зондирование, чаще собирают видимую глазом добычу.

Населяя бедные кормом биотопы, они вынуждены занимать большие индивидуальные участки, а это требует значительных расходов энергии и времени. Такие кулики также моногамы, и в воспитании потомства у них участвуют оба члена пары, правда в различной степени. Имея довольно широкий либо узкой группы беспозвоночных. Из года в год плотность гнездования таких куликов остается относительно постоянной для каждого места. Охрана индивидуальных территорий требует развитых воздушных игр, и токовые полеты занимают большое место в рекламном поведении. Охраняемые участки часто сохраняются еще некоторое время после рождения птенцов, т. е. дают корм и для потомства.

Имеются, однако, значительные различия в биологии куликов сухих травянистых тундр по сравнению с обитателями щебнистых участков. Можно видеть, что они гораздо менее вседневны и меньше приспособлены к обследованию больших участков местности при коромежке. Их основная пища — насекомые, которые заметно изменяют свою численность на протяжении сезона, поэтому для таких куликов становится весьма важным ослабление внутривидовой пищевой конкуренции. Достигается это тем, что самцы и самки покидают места гнездования неодновременно и так скоро, как это возможно. Обычно воспитанием потомства занимается только один взрослый кулик, чаще самец, другой партнер после вылупления птенцов откочевывает. Второй «родитель» также покидает птенцов, как правило перед их подъемом на крыло. Молодежь остается на местах гнездования до полного возмужания, а взрослые кулики мигрируют к побережью моря. Таким образом, сезонная смена кормовых объектов и кормовых

стаций находится в прямой связи с пищевой специализацией вида.

Влажные травянистые тундры, куда мы относим три последние типа местообитаний из табл. 8, населяют кулики, имеющие наиболее узкий спектр питания. Пищевые связи в тундровых сообществах непрочны, они могут рваться и устанавливаться вновь в зависимости от динамики обилия организмов [Наумов, 1963]. Время от времени различные ракообразные или насекомые дают вспышки численности, и тогда многие тундровые птицы, в первую очередь кулики, переключаются на питание ими. Есть, однако, птицы, приспособившиеся к постоянному питанию узкой группой беспозвоночных, которые наиболее обильны в том или ином месте в каждый конкретный год. Это населяющие наиболее богатые беспозвоночными биотопы кулики — дутыши, турухтаны и т. д. Их главным кормом являются личинки двукрылых, в массе развивающиеся в моховой дернине полигональных болот и заболоченных понижениях кочкарных тундр. Однако зависимость от узкой группы кормов влечет необходимость специфических черт биологии стенофагов. Прежде всего, обилие пищевых объектов из года в год может изменяться в сотни раз. В связи с этим кормовая специализация шла параллельно с ослаблением гнездового консерватизма по пути ежегодного перераспределения этих куликов в пределах области гнездования в поисках мест, богатых кормом. Их численность в каждом месте отражает обилие личинок типулид в этом году. Характерной деталью экологии этих куликов (в частности турухтанов и дутышей) является раздельный прилет самцов и самок на места гнездования. При этом самцы прибывают раньше самок и, найдя подходящие условия, приступают к токованию. Обитателям высокопродуктивных биотопов нет необходимости занимать большие индивидуальные участки. Самцы охраняют только территории токования. При большой плотности гнездования в местах, обильных кормом, воздушные элементы брачных игр теряют свое значение и поэтому редуцированы; у турухтанов они отсутствуют совсем. Единственной функцией брачного поведения является поиск или привлечение партнера для копуляции. Это делает не нужной моногамную связь между самцами и самками. Гнездясь в хорошо укрытых от ветра местах, где при обилии пищи время, затрачиваемое на кормежку, весьма незначительно, самки могут самостоятельно, без помощи самца вывести и воспитать потомство. В то же время зависимость от узкой группы кормов, обилие которых изменяется в течение лета, делает весьма актуальным вопрос внутривидовой конкуренции из-за пищи, и присутствие лишних потребителей нежелательно. К тому же при беспорядочном спаривании или полигинии найти партнера гораздо легче, что повышает успех гнездования. Поэтому самцы турухтанов и дутышей покидают область гнездования после окончания брачных игр, то же самое делают и самки плавунчиков. У этих куликов очень рано оставляет птенцов и второй «родитель», еще до того,

как молодые начнут подлетывать. Все эти особенности биологии призваны снизить пищевую конкуренцию.

Мозаичное распределение доступного корма определяет и характер кочевок выводков. Семьи этих куликов держатся в богатых пищей местах длительное время, не совершают больших переходов. Часто в подходящих местах собираются по несколько выводков.

Обитатели заболоченных высокотравных биотопов не имеют, как правило, специфических отвлекающих поз и не прибегают к активному отведению от гнезд.

В заключение хотелось бы еще раз подчеркнуть ту важную связь, которая имеется между типом тундр и населяющими его куликами, так как ~~распространение~~ эта тесная взаимосвязь, чувствительность куликов к малейшим шансам изменчивости растительного покрова и увлажненности среди обитания открывают возможность из использования в качестве прекрасного индикатора ненарушенности тундровых сообществ. Более того, тонкое знание особенностей биологии различных видов куликов позволит при беглом знакомстве с обликом района и составом населяющих его птиц определить степень нарушения равновесия в этом регионе.

## ЛИТЕРАТУРА

- Атрашкевич Г. И.* К познанию жизненного цикла *Arhythmorhynchus compactus* Van Cleave et Rausch, 1950 (Acanthocephala: Polymorphidae).— В кн.: Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток: Кн. изд-во, с. 241—246.
- Белопольский Л. О., Бианки В. В., Коханов В. Д.* Материалы по экологии куликов Белого моря.— Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск: Кн. изд-во, 1970, вып. 8, с. 37—44.
- Белопольский Л. О., Горяйнова Г. П.* Некоторые особенности экологии размножения камнешарки на Баренцевом, Белом и Балтийском морях в 1970 г.— В кн.: Сообщ. Прибалтийской комиссии по изучению миграций птиц Эст. ССР, 1975, № 8, с. 195—205.
- Бианки В. В.* Кулики, чайки и чистиковые Кандалакшского залива.— Тр. Кандалакшского гос. заповедника. Мурманск: Кн. изд-во, 1967, вып. 6, с. 362.
- Бирюл А. А.* Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири.— Записки АН. Сер. 8, 1907, вып. 18, № 2, с. 1—157.
- Биске С. Ф.* Палеоген и неоген Крайнего Севера-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975, с. 263.
- Бобринский Н. А., Кузнецова Б. А., Кузякин А. П.* Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965. 357 с.
- Болотников А. М., Королев В. К.* Температура насиживания у береговых ласточек.— Уч. записки ПГПИ, 1969, т. 69, с. 15—19.
- Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н., Королев В. К.* Адаптивное значение прерывистой инкубации в период яйцекладки.— Уч. записки ПГПИ, 1969, т. 69, с. 27—34.
- Болотников А. М., Добродеева А. А., Чистякова Л. А.* Темп вылупления птенцов у птиц разных отрядов.— Уч. записки ПГПИ, Пермь, 1970, т. 99, с. 3—29.
- Болотников А. М., Шураков А. И., Каменский Ю. Н.* Типы насиживания в период яйцекладки у птиц и разновременность вылупления птенцов.— Уч. записки ПГПИ. Пермь, 1974, т. 122, с. 41—45.
- Болотников А. М., Скрылева Л. Ф., Тарасов В. А.* Морфологическая и биологическая гетерогенность яиц одной кладки.— Материалы XII орнитологической конференции. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 177—179.
- Бондаренко С. К.* Зависимость гельминтофауны куликов от характера питания.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Магадан: Кн. изд-во, 1971, с. 85—92.
- Бутураин С. А., Дементьев Г. П.* Полный определитель птиц СССР. М.; Л.: КОИЗ, 1934—1941, тт. 1—5.
- Винокуров А. А., Кишинский А. А.* Методы мечения птиц.— В кн.: Миграция птиц. М.: ВИНИТИ, 1970, с. 184—218. (Зоология позвоночных; т. 9).
- Владышевский Д. В.* Значение трофического фактора для птиц в различных экологических ситуациях.— В кн.: Экология популяций лесных животных Сибири. Новосибирск: Наука, 1974, с. 119—165.
- Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. Справочник-определитель географа-путешественника. М.: Мысль, 1978. 365 с.
- Воробьев К. А.* Птицы Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 336 с.
- Воробьев К. А.* Орнитологические исследования на Алазее (северо-восточная Якутия).— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1967, вып. 8, с. 150—159.
- Гладков Н. А.* Новые сведения о позвоночных Заполярной Якутии (бухта Тикси).— Докл. АН СССР, 1957, т. 112, вып. 1, с. 159—162.
- Гладков Н. А.* Птицы Заполярной Якутии.— В кн.: Проблемы Севера. М.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 2, с. 169—193.
- Гладков Н. А.* Материалы по птицам окрестностей Воркуты (восток Большевемельной тундры).— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 4, с. 15—28.
- Гладков Н. А., Залегаев В. С.* Новые данные по распределению и биологии птиц Северо-Западной Якутии (р. Анабар).— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, вып. 5, с. 31—34.
- Гладков Н. А., Дементьев Г. П., Птушенко Е. С., Судиловская А. М.* Определитель птиц СССР. Ярославль: Высшая школа, 1964. 536 с.
- Гладков Н. А., Залегаев В. С.* Наблюдения над птицами Анабарских тундр (заполярная Якутия, северо-запад).— Тр. Зоомузея МГУ, 1965, вып. 9, с. 38—62.
- Горностаев Г. Н.* Насекомые СССР. Справочник-определитель географа-путешественника. М.: Мысль, 1970. 378 с.
- Данилов Н. Н.* Птицы.— Тр. Ин-та биологии. Свердловск: Кн. изд-во, 1966. 146 с.
- Добродеева А. А.* Температурный режим гнезд утиных в период яйцекладки, непрерывного насиживания и вылупления птенцов: Материалы VII орнит. конф. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 236—237.
- Долбик М. С.* Изучение температурного режима насиживания у рыбчика с помощью полупроводниковых датчиков.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 4, с. 389—393.
- Долбик М. С.* Испытание нового контактирующего устройства для изучения поведения насиживающих птиц.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1965, вып. 7, с. 365—369.
- Дольник В. Р.* О врожденных компонентах в инстинктивной деятельности птиц.— Вестник ЛГУ, 1960, с. 59—67.
- Дольник В. Р.* Экспериментальное изучение насиживания у некоторых птиц.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 5, с. 404—409.
- Житков Б. М.* О половом подборе и явлениях полового диморфизма у птиц.— Журнал министерства народного просвещения. Новая серия, 1910, т. 26, № 3, отд. 2, с. 97—154.
- Засыпкин М. Ю., Степнов А. П.* К фауне Чаунской низменности.— В кн.: Fauna и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973, вып. 2, с. 36—37.
- Иванов А. И.* Каталог птиц СССР. Л.: Наука, 1976. 275 с.
- Иванов А. И., Штегман Б. К.* Краткий определитель птиц СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 527 с.
- Иванова Н. С.* К биологии размножения и постэмбриональному развитию бекаса.— Вестник ЛГУ, 1970, № 15, с. 24—25.
- Иванова Н. С.* Постэмбриональное развитие турухтана.— Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 11, с. 1677—1682.
- Иванова Н. С.* О формировании кормовой специализации в постэмбриональном развитии некоторых видов куликов.— Тр. Кандалакшского заповедника, 1975, вып. 9, с. 129—143.
- Ильиненко А. И.* Экология домовых воробьев и их эктопаразитов. М.: Наука, 1974. 118 с.
- Каменский Ю. Н., Калинин С. С., Литвинов Н. А., Болотников А. М.* О характеристиках инкубации у куликов.— Материалы 2-го совещания по фауне и экологии куликов. М., 1980, с. 15—16.
- Капитонов В. И.* Орнитологические наблюдения в низовьях Лены.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 4, с. 40—63.
- Карташев Н. Н.* Систематика птиц. М.: Высшая школа, 1974. 367 с.
- Качалов А. А.* Деревья и кустарнички: (Справочник). М.: Лесная промышленность, 1970. 406 с.
- Кирющенко С. П.* Птицы некоторых ландшафтов Чукотки.— Тр. Владим.

- пед. ин-та им. Лебедева-Полянского. Владимир: Кн. изд-во 1973а, с. 305—308.
- Кирющенко С. П. О биологии и численности куликов Чукотского полуострова.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973, вып. 2, с. 37—44.
- Кишинский А. А. Материалы по питанию дутыша в тундре северо-восточной Якутии.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973а, вып. 1, с. 49—51.
- Кишинский А. А. Биология размножения и брачное поведение плосконогого плавунчика в восточно-сибирских тундрах.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973б, вып. 1, с. 51—52.
- Кишинский А. А. Биология и поведение кулика-дутыша в восточносибирских тундрах.— Бюл. МОИП. Биология, 1974, т. 79(1), с. 73—88.
- Кишинский А. А. Трофические взаимоотношения птиц и некоторых беспозвоночных в тундровых экосистемах.— Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 2, с. 212—226.
- Кишинский А. А., Флинт В. Е. Материалы по биологии турухтана в Яно-Индигирской низменности.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973а, вып. 1, с. 57—60.
- Кишинский А. А., Флинт В. Е. Случай сдвоенного гнездования у кулика-воробья.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973б, вып. 1, с. 56—57.
- Кишинский А. А., Флинт В. Е. Материалы по биологии американского бекасовидного веретенника в тундрах Восточной Сибири.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973а, вып. 1, с. 52—55.
- Клюкин Н. К. Климат.— В кн.: Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970, с. 101—129.
- Козлова Е. В. Ржанкообразные.— В кн.: Фауна СССР. М.; Л.: Наука, 1961—1962, т. 2, вып. 1, ч. 2—3, с. 432, 500.
- Кондратьев А. Я. К изучению гнездовой жизни лопатоносов.— Тр. V симпоз. по биол. пробл. Севера. Владивосток, 1974а, с. 119—126.
- Кондратьев А. Я. Особенности гнездовой экологии перепончатопалого песочника.— Тр. VI симпоз. по биол. пробл. Севера. Якутск, 1974б, вып. 1, с. 158—160.
- Кондратьев А. Я. О состоянии птичьих базаров на острове Колючин.— В кн.: Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука, 1975, с. 174—176.
- Кондратьев А. Я. Редкие птицы Чукотского полуострова и проблема их охраны.— В кн.: Проблема рационального использования природных ресурсов Дальнего Востока. Владивосток, 1977а, с. 157—159.
- Кондратьев А. Я. Этапы инкубации и гнездовое поведение куликов.— Зоол. журн., 1977б, т. 56, № 11, с. 1668—1675.
- Кондратьев А. Я. Новые данные по орнитофауне севера Восточной Чукотки.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1977в, вып. 13, с. 22—24.
- Кондратьев А. Я. Измерение температуры насиживающих птенцов некоторых куликов.— Материалы 2-го совещ. по фауне и экологии куликов. М.: Наука, 1980а, с. 18—20.
- Кондратьев А. Я. О режимах обогрева кладок куликами.— Материалы 2-го совещ. по фауне и экологии куликов. М.: Наука, 1980б, с. 20—22.
- Кондратьев А. Я. Сезонные явления в жизни птиц Чаунской низменности.— В кн.: Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980в, с. 95—105.
- Кондратьев А. Я. Защита от хищничества у тундровых куликов.— В кн.: Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980 г., с. 106—142.
- Королев В. К. К вопросу о регистрации температуры птичьих гнезд.— Уч. записки ПГПИ. Пермь, 1968, т. 58, с. 43—46.
- Королев В. К. Изучение температуры насиживания у птиц: Автореф... канд. дис. биол. наук. Казань, 1970.
- Королев В. К., Болотников А. М. Самописец для регистрации температуры и влажности в гнездах птиц.— Уч. записки ПГПИ, 1969, т. 69, с. 58—64.
- Коханов В. Д. Влияние особенностей гнездования куликов на сроки и характер их осенних миграций.— Зоол. журн., 1963, т. 44, вып. 5, с. 784—787.
- Коханов В. Д. Материалы по экологии белохвостого песочника в Кандакском заливе Белого моря.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973, вып. 1, с. 66—71.
- Крапивный А. П., Харченко Л. П., Ефимов В. И. Прибор для регистрации поведения птиц в гнездовой период.— Вестник зоологии, 1974, № 2, с. 76—77.
- ✓ Кречмар А. В. О сезонных явлениях в жизни птиц из района Норильских озер.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1963, вып. 6, с. 37—48.
- Кречмар А. В. Птицы Западного Таймыра.— В кн.: Биология птиц. М.; Л.: Наука, 1966, с. 185—311.
- Кречмар А. В. Прибор для экологических исследований гнездования птиц.— Зоол. журн., 1974, т. 53, № 6, с. 926—932.
- Кречмар А. В. Автоматическая фотосъемка в экологических исследованиях. М.: Наука, 1978, 110 с.
- Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. Я. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М.: Наука, 1978, 194 с.
- Кузякин А. П. Зоогеография СССР.— Уч. записки МОИП им. Н. К. Крупской, 1962, вып. 1, с. 3—182.
- Кузякин А. П., Леонович В. В. Птицы Беломорско-Сезенской лесотунды.— Уч. записки МОИП, 1958, т. 65, вып. 3, с. 119—140.
- Лебедев В. Д., Филин В. Р. Орнитологические наблюдения в Западной Чукотке.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1959, вып. 2, с. 122—129.
- Леонович В. В. Некоторые особенности распространения песочников.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973а, вып. 1, с. 17—20.
- Леонович В. В. Материалы к изучению кулика-лопатника.— В кн.: Фауна и экология куликов. М.: Изд-во МГУ, 1973б, вып. 1, с. 75—77.
- Леонович В. В., Успенский С. М. Особенности климата и жизни птиц в Арктике.— Тр. Ин-та биол. УФАН, Свердловск, 1965, т. 38, с. 85—89.
- Липин А. П. Пресные воды и их жизнь. М.: Учпедгиз, 1950. 673 с.
- Литвинов Н. А., Калинин С. С. Экология размножения некоторых куликов Зауралья.— Материалы VII орнит. конф. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 271—272.
- Лихачев Г. Н. Наблюдения над размножением большой синицы в искусственных гнездовьях.— Зоол. журн., 1953, т. 32, № 1, с. 563—566.
- Локинская М. А. Лишайники Магаданской области.— В кн.: Краеведческие записки. Магадан, 1966, вып. 6, с. 135—149.
- Луцюк О. Б., Сычев Е. В. Материалы к изучению орнитофауны Чукотского полуострова.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Якутск, 1974, вып. 1, с. 147—150.
- Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957. 400 с.
- Мальцевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959, 278 с.
- Малышевский Р. И. Летние наблюдения над птицами Терского берега Белого моря.— В кн.: Орнитология. М.: Изд-во МГУ, 1962, вып. 5, с. 21—34.
- Мамаев Б. М. Определитель насекомых по их личинкам. М.: Просвещение, 1972. 397 с.
- Наумов С. П. Млекопитающие и птицы Гыданского полуострова (северо-западная Сибирь).— Тр. Полярн. комис. АН СССР. Л., 1931, вып. 9, с. 1—206.
- Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 614 с.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. Изд. 2-е. М.: Сов. наука, 1953. 502 с.
- Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 543 с.
- Остапенко В. А. Авиафауна дельты реки Чаун (западная Чукотка).— Тр. Ин-та биол. пробл. Севера. Магадан, 1973, вып. 2, с. 59—73.
- Панов Е. Н. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1973. 375 с.
- Петров Б. Г. Методика определения энергии, потребляемой кладкой в пери-

- од насиживания.— Материалы VII орнит. конф. Киев: Наукова думка, 1977, ч. 1, с. 299—300.
- Портенко Л. А. Fauna Anadyrskogo kraя. Ptitsy, ch. 1.— Tr. In-ta poljarnykh zemledeliya, zhivotnovodstva i prom. khozyaistva. Ser. prom. khoz., 1939, vyp. 5, 209 s.
- Портенко Л. А. Zoologicheskie uchastki severo-vostochnoy okonechnosti Azii na osnovye raspredeleniya ptic.— Tr. ZIN AN SSSR. L.: Nauka, 1970, t. 47, s. 182—204.
- Портенко Л. А. Ptitsy Chukotskogo poluostrova i ostrova Brangelya. L.: Nauka, 1972—1973, ch. 1—2.
- Промылов А. И. Ocherki po probleme biologicheskoy adaptatsii povedeniya vorobyinnykh ptic. M.: L.: Izd-vo AN SSSR, 1956, 308 s.
- Ptitsy Sovetskogo Soyuza / Dement'ev G. P., Gladkov N. A., Ptushchenko E. S. i dr. M.: Sov. nauka, 1951—1954, tt. 1—6.
- Ravkin Yu. S. Opyt kol'uchestvennogo ucheta ptic v lesnykh lanshafatax v zimnykh i vesennix periodakh.— V kn.: Voprosy organizatsii i metoda ucheta resursov fauny nazeemykh pozvonochnykh. M., 1961, s. 71—76.
- Ravkin Yu. S., Ruddy A. C. Osobennosti ucheta ptic v oachakh kleshchevogo encefalita.— V kn.: Problemy zoologicheskikh issledovaniy Sibiri. Gorno-Altaisk, 1962, s. 204—206.
- Ravkin Yu. S., Dobrohotov B. P. K metodike ucheta ptic lesnykh lanshaf-tov vo vnegnездovom vremya.— V kn.: Organizatsiya i metody ucheta ptic i vrednykh gryzunov. M.: Izd-vo AN SSSR, 1963, s. 130—136.
- Reut A. T. Rastitel'noст.— V kn.: Sever Dal'nego Vostoka. M.: Nauka, 1970, s. 257—299.
- Rol'nik B. B. Temperaturnyy rezhim estestvennoy inkubatsii u nandu.— V kn.: Voprosy ekologii i biozenologii. M.: 1939, № 5, s. 6—236.
- Rol'nik B. B. Biologiya embrional'nogo razvitiya ptic. L.: Nauka, 1968, 423 s.
- Rubinshteyn H. A. Srovnilatel'naya charakteristika povedeniya nekotorykh kuliakov v period nasижivaniya.— V kn.: Fauna i ekologiya kuliakov. M.: Izd-vo MGU, 1973, vyp. 1, s. 134—137.
- Ryжановский B. N., Rabitshev V. K. O sdrovennom gnездovanii u belohvostogo pesochnika i kuliaka-vorobyia.— Inform. materialy In-ta ekol. rast. i zhivot. Sverdlovsk, 1976, s. 65—66.
- Sever Dal'nego Vostoka (prirodnye i estestvennye resursy SSSR). M.: Nauka, 1970, 486 s.
- Semenov-Tyan-Shanskij O. I. Izuchenie povedeniya dikih ptic na gnезde s pomoshch'yu samoapiscev.— Tr. problem. tematich. sovets. Zool. in-ta. M.: Izd-vo AN SSSR, 1960, vyp. 9, s. 81—95.
- Semenov-Tyan-Shanskij O. I., Bragin A. B. Uslusija inkubatsii nekotorykh vydvodkovykh ptic v Subarktike.— Bul. MOIP. Otd. biol., 1969, vyp. 74, s. 50—66.
- Smirnova Z. M. Kormovye лишайники Севера СССР: (Kratkij opredelitel'). L., 1962, 302 s.
- Sokolov B. E. Primenenie poluprovodnikovykh termosoprotivleñij dlya izmerenij temperatury hor zverey i gnезд ptic.— Zool. zhurn., 1960, t. 39, s. 751—754.
- Spannengberg E. P. Novye svedeniya po raspredeleniju i biologii ptic v nizoviyakh Kol'ymy.— Bul. MOIP. Otd. biol., 1960, vyp. 65, № 2, s. 31—34.
- Spravochnik po klimatu SSSR. L.: Gidrometeoizdat, 1968, vyp. 33, 431 s.
- Stepanjan L. S. Cestav i raspredelenie ptic fauny SSSR: (Nevorobinye). M.: Nauka, 1975, 368 s.
- Tikhonov A. B. Synchronizatsiya vylupleniya u vydvodkovykh ptic.— V kn.: Gruppovoe povedenie zhivotnykh. M.: Nauka, 1976, s. 380—382.
- Tikhonov A. B. Akusticheskaya signalizatsiya kuliakov v raninem ontogenese.— Materialy 2-go sovetskogo po faune i ekologii kuliakov. M.: 1980, s. 39—41.
- Tikhonov A. B., Fokin C. Yu. Akusticheskaya signalizatsiya i povedenie kuliakov v raninem ontogenese. I. Prenatal'nye stadii razvitiya.— Nauch.-tekhn. zhurn. 1979, № 10, s. 33—40.
- Tomkovich P. C. Materialy po gnezdovoy biologii shogolia.— V kn.: Fauna i ekologiya kuliakov. M.: Izd-vo MGU, 1973, vyp. 1, s. 95—96.
- Uspenskiy C. M. Materialy po faune ptic severa Anabarskikh tundr.— Tr. Zoolmuzeya MGU, 1965, vyp. 9, s. 63—97.
- Uspenskiy C. M. Zhizнь v vysochikh shirotkax (na primere ptic). M.: Myzly, 1969, 462 s.
- Uspenskiy C. M., Böme R. L., Priklonskiy C. G., Vekov B. I. Ptitsy Severo-Vostoka Jakutii.— V kn.: Ornithologiya. M.: Izd-vo MGU, 1962, vyp. 4, s. 64—86; vyp. 5, s. 49—67.
- Flint B. E. Osnovnye napravleniya v izuchenii kuliakov fauny SSSR.— V kn.: Fauna i ekologiya kuliakov. M.: Izd-vo MGU, 1973a, vyp. 1, s. 5—8.
- Flint B. E. Imitatsiya pticha kak osobaya forma otvlakaющej demonstratsii u kuliakov.— V kn.: Fauna i ekologiya kuliakov. M.: Izd-vo MGU, 1973b, vyp. 1, s. 23—24.
- Flint B. E. Otvlakaющaya demonstratsiya u ptic: biologicheskiy i etologicheskiy aspekty (na primere kuliakov).— Materialy VI ornit. konf., 1974, ch. 2, s. 52—56.
- Flint B. E. Otvlakaющaya demonstratsiya: ekologicheskiy i etologicheskiy aspekty (na primere kuliakov).— V kn.: Adaptivnye osobennosti i evoliutsiya ptic. M.: Nauka, 1976, s. 109—119.
- Flint B. E., Böme R. L., Kostenko Yu. B., Kuznetsov A. A. Ptitsy SSSR. M.: Myzly, 1968, 637 s.
- Flint B. E., Kondrat'yev A. Ya. Opyt otsenki total'noy chislennosti redkih stenotopnykh vidov (na primere kuliaka-lopatni — *Erythrocercus livingstonii*).— Materialy VII ornit. konf. Kiev: Naukova dumka, 1977, ch. 2, 250 s.
- Flint B. E., Tomkovich P. C. Srovnilatel'no-ekologicheskij ocherk kuliaka-dutysha i ostrokhvostogo pesochnika.— V kn.: Ptitsy i presmyakaющie-sya. M.: Izd-vo MGU, 1978, s. 73—118.
- Flint B. E., Chuzunov Yu. D., Smirin B. M. Mlekopitaющie SSSR. M.: Myzly, 1970, 436 s.
- Chernov Yu. I. Kompleks sinantropnykh dvukrylykh v tundrovoy zone SSSR.— Entomol. obzor., 1965, t. 44, № 1, s. 37—41.
- Chernov Yu. I. Kratkij ocherk zhivotnogo naseleniya tundrovoy zone SSSR.— V kn.: Zonal'nye osobennosti naseleniya nazeemykh zhivotnykh. M.: Nauka, 1966, s. 52—91.
- Chernov Yu. I. Prirodnaia zonal'nost' i zhivotnyi mir sushii. M.: Myzly, 1975, 220 s.
- Shaposhnikov L. K. Opyt klassifikatsii почv (otr. kuliakov) na osnove ikh pitanija.— DAN SSSR, 1952, t. 84, № 6, s. 787—790.
- Shaposhnikov L. K. Ekologo-morfologicheskie issledovaniya i sistematika kuliakov.— V kn.: Ornithologiya. M.: Izd-vo MGU, 1962, vyp. 5, s. 426—430.
- Shilov P. A. Regulyatsiya teploobmena u ptic. M.: Izd-vo MGU, 1968, 251 s.
- Shurakov A. I. Stadii razvitiya i periodizatsiya zarodyshevogo zvena ontogeniza nezrelorozhdaющихsya vorobyinnykh ptic.— Materialy VII ornit. konf. Kiev: Naukova dumka, 1977, ch. 1, s. 172—174.
- Shurakov A. I., Dobrodeeva A. A., Nikulin Yu. G. Razvitiye zarodyshej nekotorykh utok i kuliakov v period jaipckladki.— Uch. zapiski PGPI. Perm', 1974, t. 122, s. 46—52.
- Юдин K. A. Klassifikatsiya i filogeniya rjankooobraznykh. M.: Nauka, 1965, 256 s.
- Ashkenazie Shoshana, Safriel Uriel N. Breeding cycle and behavior of semi-palmated sandpiper at Barrow, Alaska.— Auk, 1979, vol. 96, N 1, p. 56—67.
- Baker M. C. Foraging behavior of black-billed plovers *Pluvialis squatarola*.— Ecology, 1974, vol. 55, N 1, p. 162—167.
- Belopolski L. Zur Avifauna des Anadyr. Gebietes.— J. für Ornith., 1933, vol. 71, N 3, s. 416—432.
- Bengtson S. Avel-Axel. Breeding behavior of the Grey Phalarope in West Spitsbergen.— Vär fôgelvarld, 1968, vol. 27, N 1, p. 1—13.
- Bengtson S. A. Breeding behavior of the Purple Sandpiper, *Calidris maritima*, in West Spitsbergen.— Ornis Scand, 1970, N 1, p. 17—25.

- Bent A. C. Life histories of North American shorebirds.—U. S. Nat. Museum, 1925—1929, bull. 130, p. 1—376; bull. 142, p. 1—420; bull. 146, p. 1—412.
- Bergmann G. Der Steinwalzer (*Arenaria interpres*) in seiner Beziehung und Ummelt.—Acta zool. fennica, 1946, N 47, p. 1—151.
- Blair H. The birds of East Finnmark, part 3.—Jbis, 1936, p. 651—674.
- Brandt H. Alaska bird trails. Bird Research Found. Cleveland: Ohio, 1943, p. 3—247.
- Bub H. Vogelfong und Vogel beringung zur Brutzeit.—Neue Brehm-Bücherei, 1976, 470, 112 S.
- Buturlin S. A. On the breeding-habits of the Rosy Gull and Pectoral Sandpiper.—Jbis, 1907, p. 570—574.
- Byrkjedal Ingvar. Smagnagerbein som kalsiumkilde ved eggproduksjon hos heilo.—Sterna, 1975, vol. 14, N 4, p. 197—200.
- Cole L. Behavior of Northern Phalarope with young.—Condor, 1943, vol. 43, N 39, p. 12—25.
- Craig G. H., Craig J. L. An automatic hest recorder.—Jbis, 1974, vol. 116, N 4, p. 557—561.
- Custer T. W., Pitelka F. A. Correction factors for prey taken by snow buntings.—Condor, 1975, vol. 77, N 2, p. 210—212.
- Datthe H. Zur Brutteiligung der Geschlechter beim Flusregenpfeifer (*Ch. dubius euronicus*).—Ornithol. Mitt., 1963, B. 15, N 9, S. 197—198.
- Dixon J. The nesting grounds and nesting habits of the spoonbilled Sandpiper.—Auk, 1918, vol. 35, N 4, p. 387—404.
- Driver P. M. Clicking in the egg-youth of nidifugous birds.—Nature (Engl.), 1965, vol. 206, N 4981, p. 315.
- Drury W. H. Jr. The breeding biology of shorebirds on Bylot Island, N. W. T., Canada.—Auk, 1961, vol. 78, N 2, p. 176—219.
- Flint V. E. The breeding of the Knot on Vrangelja (Wrangel) island, Siberia: comparative remarks.—Western Found. of vertebr. zoology, 1972, vol. 2, N 1, p. 27—29.
- Flint V. E., Kondratjew A. J. Materialien zur Biologie des Kiebitzregenpfeifers (*Pluvialis squatarola* L.).—Beiträge zur Vogelkunde, 1977, N 1704, S. 1—19.
- Friksson K. Weibchen schwärme des Odinswassertreters (*Ph. lobatus*) und die Datierung ihrer Gelege in Finisch Lappland.—Ornithol. Mitt., 1969, B. 21, N 8, S. 157—160.
- Funk E. M., Biller H. V. The minimum temperature for embryonic development of the domestic fowl.—Poultry Sciens, 1944, N 23, p. 6—538.
- Gilliland Lisel. Beobachtungen an einer Thorshünchenpopulation (*Phalaropus fulicarius*) in Südwest-Jsland (Aves: Charadriiformes: Phalaropodidae).—Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, 1972, B. 17, S. 55—83.
- Glutz v. Blotzheim U., Bauer K. M., Bezzel E. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Bd. 6, Charadriiformes (Teil 1). Wiesbaden, 1975, 385 S.
- Hamilton W. J. Aggressive behavior in migrant Pectoral Sandpiper.—Jbis, 1959, vol. 61, N 3, p. 161—179.
- Hable E. Der Mornellregenpfeifer (*Eudromias morinellus*) in Karintien.—Carnthia II, 1973—1974, N 83, S. 603—608.
- Haftorn S. Om fogdernes omsorg for egg og under has svommesnipe. *Ph. lobatus* og Temmincksnipe, *C. temminckii*.—Avbokkgl. norske vid. sel-skab, museet, 1958. Trondheim, 1958, s. 12—14.
- Harrison J. R., Irving K. Effect of lowered incubation temperature of the growth and differentiation of the chick embryo.—Biol. Bull., 1954, N 106, p. 1—48.
- Haviland M. D. Notes on the breeding habits of the Carlew Sandpiper.—Brit. birds, 1915, N 8, p. 178—183.
- Heim J. Einablage, Gelegegrösse und Brutdauer beim kiebitz *Vanellus vanellus*.—Ornithol. Beob., 1974, B. 71, N 5—6, S. 283—288.
- Heldt R. Zur Brutbiologie des Alpenstrandläufers, *Calidris alpina schinzii*.—Corax, 1966, N 1, S. 173—183.
- Heyder R. Nachlese zur Verbreitung und biologie des Mornellregenpfeifers *Eudromias morinellus*.—Abhandl. und Ber. Staatl. Museum Tierkunde Dresden. Zool. Abhandl., 1962—1963, B. 26, N 5—9, S. 103—111.
- Hilden Olavi. Zur Brutbiologie des Temminckstrandläufers, *Calidris temminckii*.—Ornis fennica, 1965, B. 42, N 1, S. 1—5.
- Hilden Olavi. Über die Brutbeteiligung der Geschlechter beim Mornellregenpfeifer. *Ch. morinellus* L.—Ornis fennica, 1966, vol. 43, N 1, p. 16—19.
- Hilden Olavi. Breeding system of Temminck's Stint, *Col. temminckii*.—Ornis fennica, 1975, vol. 52, N 4, p. 14—24.
- Hilden Olavi. Territoriality and site tenacity of Temminck's stint *Calidris temminckii*.—Ornis fennica, 1979, vol. 56, N 2—3.
- Ph. lobatus in Finland.—Ornis fennica, 1972, vol. 49, N 3—4, p. 57—82.
- Hobson W. M. D. The breeding biology of the Knot.—Western Found. of vertebr. zoology, 1972, vol. 2, N 1, p. 5—26.
- Hogan-Warburg A. J. Social behavior of the Ruff, *Philomachus pugnax*.—Ardea, vol. 54, N 3—4, p. 8—299.
- Höhn E. O. Observations on display and other forms of behavior of central arctic birds.—Auk, 1957, N 74, p. 203—214.
- Höhn E. O. Observations on the breeding behavior of Grey and Red-necked phalaropes.—Jbis, 1971, N 113, p. 335—348.
- Holmes R. T. Breeding ecology and annual cycle adaptations of the red-backed Sandpiper (*C. alpina*) in Northern Alaska.—Condor, 1966a, vol. 68, N 1, p. 3—46.
- Holmes R. T. Breeding ecology of the red-backed Sandpiper (*C. alpina*) in Arctic Alaska.—Ecology, 1966b, vol. 47, N 4, p. 32—45.
- Holmes R. T. Differences in population density, territoriality and food supply of Dunlin on Arctic and Subarctic tundra.—In: Animal regulations in Relation to their Food Resources. Oxford, Edthburg, 1970, p. 303—319.
- Holmes R. T. Density, habitat and the mating system of the Western Sandpiper (*Cal. mauri*).—Oecologia, 1971, N 7, p. 191—208.
- Holmes R. T. Ecological factors influencing the breeding season schedule of western Sandpipers (*Cal. mauri*) in Subarctic Alaska.—Am. Midl. Nat., 1972, N 87, p. 472—491.
- Holmes R. T. Social behavior of breeding Western Sandpipers. *Calidris mauri*.—Jbis, 1973, vol. 145, N 1, p. 107—123.
- Holmes R. T., Pitelka F. A. Breeding behavior and taxonomic relationships of the Carlew Sandpiper.—Auk, 1964, vol. 81, N 3, p. 362—379.
- Hussel D. J. T. Photographic records of predation at Lapland Longspur and Snow Bunting nests.—Can. Field-Natur., 1974, vol. 88, N 4, p. 503—506.
- Impekojen M. The response of incubating Laughing Gulls (*L. atricilla*) to calls of hatching chicks.—Behaviour, 1973, vol. 46, N 1—2, p. 94—113.
- Irving L. Arctic life of Birds and Mammals (including Man). Berlin, Heidelberg, New York, 1972, 192 p.
- Jahn H. Zur Oecologie und Biologie der Vögel Japans.—Journ. für Ornith., 1942, N 90, S. 6—302.
- Jehl J. R. Patterns of hatching success in subarctic birds.—Ecology, 1971, vol. 52, N 1, p. 109—173.
- Kendeigh S. Ch. Factors affecting length of incubation.—Auk, 1940, vol. 57, p. 4—499.
- Kendeigh C. S. Thermodynamics of incubation in the House Wren. *Troglodytes aedon*.—Proced. 13 Intern. Ornith. Congress, 1963, p. 884—904.
- Kirchner H. Beiträge zur Brutbiologie des Bruchwasserläufers (*Tringa glareola* L.).—Beitr. Fortpfl. Biol. der Vögel, 1935, N 11, S. 42—50.
- Kirchner H. Zur Ökologie und Brutbiologie des Bruchwasserläufers (*Tringa glareola* L.). in Schleswig-Holstein.—Journ. für Ornith., 1956, N 97, S. 21—30.
- Kistchinski A. Breeding biology and behaviour of the Grey Phalarope in east Siberia.—Jbis, 1975, vol. 117, p. 285—301.
- Kobus D. Das Verhalten des Kampfländer-weißchens (*Ph. pugnax*) während der Brutzeit.—Ornithol. Mitt., 1967, B. 19, N 6, S. 112—114.
- Langley C. H. Automatic recorder for nest visits over a twelve-hour period.—Ostrich, 1978, vol. 49, N 3, p. 144—145.

- Larson S. On the influence of the arctic fox *Alopex lagopus* on the distribution of arctic birds.—*Oikos*, 1960, vol. 11, N 2, p. 276—305.
- MacLean S. F. Population ecology and energetics of tundra soilarthropods.—*Tundra Biome Programm*, 1971, vol. 1, p. 126—133.
- MacLean S. F., J. R. Lemmingbones as a source of calcium for Arctic sandpipers.—*Ibis*, 1974, vol. 116, N 4, p. 552—557.
- MacLean S. F., Pitelka F. A. Seasonal patterns of abundance of tundra arthropods near Barrow, Alaska.—*Arctic*, 1971, N 24, p. 19—40.
- Maher W. J. Ecology of pomarine, parasitic and longtailed jaegers in northern Alaska.—*Cooper Ornithol. Soc. Pacif. Coast. Avifauna*, 1974, N 37, 148 p.
- Matthews G. V. T. Some aspects of incubation in the Manx sheawater.—*Ibis*, 1954, vol. 96, p. 432—440.
- Mildenberger H. Zur Fotoplanzungsbiologie des Kampfläfers.—*J. für Ornith.*, 1953, N 94, S. 128—143.
- Moreng R. E., Bryant R. L. The tolerance of the chicken embryo to periods of low temperature exposure.—*Poultry Sciens*, 1955, vol. 35, p. 4—753.
- Nelson E. W. The breeding habits of the Pectoral Sandpipers of Northern Alaska.—*Condor*, 1884, vol. 61, N 4, p. 7—18.
- Nethersole-Thompson D. The Dotterel. Cleveland, 1973, 288 p.
- Nettleship D. N. Breeding ecology of turnstones (*Arenaria interpres*) at Hazen Camp, Ellesmere Island, N. W. T.—*Ibis*, 1973, vol. 115, N 2, p. 202—217.
- Nettleship D. N. The breeding of the Knot (*Calidris canutus*) at Hazen Camp, Ellesmere Island, N. W. T.—*Zeitschrift der Deutsche Gesellschaft für Polarforschung*, Münster, 1974, N 1, S. 8—26.
- Nisbet J. C. T. Selective effects of predation in a tern colony.—*Condor*, 1975, vol. 77, N 2, p. 221—226.
- Nisbet J. C. T., Cohen M. E. Asynchronous hatching in Common and Roseate Terns.—*Ibis*, 1975, vol. 117, N 3, p. 374—379.
- Norton D. W. Thermal regime of nests and bioenergetics of chick growth in the Dunlin at Barrow, Alaska.—*Univ. of Alaska, Thesis*, Fairbanks, 1970.
- Norton D. W. Incubation schedules of four species of Calidridine Sandpipers at Barrow, Alaska.—*Condor*, 1972, vol. 74, p. 164—176.
- Oppenheim R. W. Light responsivity in chick and duck embryos just prior to hatching.—*Anim. behav.*, 1968, N 16, p. 276—280.
- Parmelee D. F. Breeding behaviour of the Sanderling in the Canadian high Arctic.—*The living bird*, 1970, vol. 9, p. 97—146.
- Parmelee D. F., MacDonald S. D. The birds of west-central Ellesmere Island and adjacent areas.—*Bull. Nat. Mus. Can.*, 1960, vol. 169, p. 1—103.
- Parmelee D. F., Stephens H. A., Schmidt R. H. The birds of southeastern Victoria Island and adjacent small islands.—*Bull. Nat. Mus. Can.*, 1967, vol. 222a, p. 1—229.
- Parmelee D. F., Payne R. B. On multiple broods and the breeding strategy of Arctic Sanderlings.—*Ibis*, 1973, vol. 115, N 2, p. 218—226.
- Parsons N. Crow predation on marked nests.—*J. wildlife Manag.*, 1975, vol. 39, N 1, p. 151—155.
- Pearson R. G., Parker G. A. Sequential activitiens in the feeding behaviour of some Charadriiformes.—*J. Natur. Hist.*, 1973, vol. 7, N 5, p. 573—589.
- Pienkowski M. W., Green G. H. Breeding biology of Sanderlings in northeast Greenland.—*Brit. birds*, 1976, vol. 69, N 5, p. 165—177.
- Pienkowski M. W., Greenwood J. D. Why chage mates? —*Biol. J. Linn. Soc.*, 1979, vol. 12, N 1, p. 85—94.
- Pitelka F. A. Numbers, breeding schedule and territoriality in Pectoral Sandpipers of Northern Alaska.—*Condor*, 1959, vol. 61, N 4, p. 233—264.
- Pitelka F. A., Holmes R. T., MacLean S. F. Ecology and Evolution of Social Organization in Arctic Sandpipers.—*Amer. Zool.*, 1974, vol. 14, N 1, p. 185—204.
- Portenko L. A. Studien an einiger seltenen Limicolen aus dem nördlichen und östlichen Sibirien. 1. Die Löffelschnepfe-Eurynorhynchus pugnalus.—*J. Ornith.*, 1957, N 98, S. 454—466.
- Portenko L. A. Der siechelstrandläufer, *Erolia ferruginea*.—*J. L. Ornith.*, 1959, vol. 100, N 2, p. 141—175.
- Portenko L. A. Studien an einigen seltenen Limicolen aus dem nördlichen und östlichen Sibirien. III. Der Graubruststrandläufer — *Heteropygia melanotos*.—*J. Ornith.*, 1968, B. 109, N 1, S. 96—115.
- Price L. W. The local ecological effect of long tailed Jaegers nesting in the Subarctic.—*Arctic*, 1973, vol. 26, N 3, p. 253—255.
- Pulliainen Erkki. On the breeding biology of the Dotterel, *Ch. morinellus*.—*Ornis fennica*, 1970, vol. 47, N 2, p. 69—73.
- Raner Lennart. Förekommer polyandri hos smalhäbbet sim snäppa (*Ph. lobatus*) och svartsnäppa (*Tringa erythropus*).—*Fauna och flora (Sver.)*, 1972, vol. 67, N 3, p. 135—138.
- Reddig E. Der Ausdrucksflug der Bekassine (*Capella gallinago*).—*J. Ornith.*, 1978, b. 119, N 4, S. 357—387.
- Rees G. H. Display of Spotted Redshank.—*Brit. birds*, 1955, vol. 48, p. 34—35.
- Regnell S. Kort bidrag till Känndomen om större strandpiparens (*Char. hiaticula*) häckningsbiologi.—*Vär Fögelvärld*, 1965, b. 24, N 4, s. 310—313.
- Rittinghaus H. Untersuchungen zur Biologie des Mornellregenpfeifers in Schwedisch-Lappland.—*Z. Tierpsych.*, 1962, B. 19, N 5, S. 539—558.
- Ross H. A. Multiple clutches and shorebird egg and body weight.—*Amer. Natur.*, 1979, vol. 113, N 4, p. 618—622.
- Roy D. Rare birds: the dotterel.—*Bird life*, oct.—dec., 1974, p. 2—5.
- Salomonsen F. The birds of Greenland. Copenhagen: Ejnar Munksgrard, 1950—1951, 276 p.
- Sauer E. G. F. Ethology and ecology of Golden Plovers on et. Lawrence Island, Bering Sea.—*Psychol. Forsch.*, 1962, N 26, p. 399—470.
- Sits E. Beobachtungen über *Phalaropus lobatus* ander Matsalu-Bucht. Tartu Ulkooli juures oleva Loodusuuri jate. Tartu, 1936, vol. 43, p. 16—23.
- Soikkeli M. Breeding cycle and population dynamiks in the Dunlin (*Calidris alpina*).—*Ann. Zool. Fenn.*, 1967, N 4, p. 158—198.
- Soikkeli M. Dispersal of Dunlin, *C. alpina* in relation to sites of birth and breeding.—*Ornis fennica*, 1970, vol. 47, N 1, p. 1—9.
- Southwick E. E. Remote sensing of body temperature in captive 25 g bird.—*Condor*, 1973, vol. 75, N 4, p. 464—466.
- Steiniger F. Die grossen Regenpfeifer.—*Neue Brehm-Bücherrei* (Wittenberg), 1959, 240 S.
- Thayer J. E., Bangs O. Notes on the birds and mammals of the Arctic Coast of East Siberia. Birds.—*Proc. New. engl. Zool. Club*, 1914, vol. 5, p. 1—48.
- Varney J. R., Ellis D. H. Telemetering egg for use in incubation and hesting studies.—*J. Wildlife Manag.*, 1974, vol. 38, N 1, p. 142—148.
- Vince M. A. Artifical acceleration of hatching in quail embryos.—*Anim. behav.*, 1966, vol. 14, p. 389—394.
- Vince M. A. Retardation as a factor in the synchronization of hatching.—*Anim. behav.*, 1968, vol. 16, p. 332—335.
- Walters J. Über die Brutflecktemperaturen bei See und Flussregenpfefern. Ch. alexandrinus und dubius.—*Ardea*, 1958, vol. 46, N 3—4, p. 124—128.
- Weller M. W., Derksen D. V. Use of time-lapse photography to study nesting activities of birds.—*Auk*, 1972, vol. 89, N 1, p. 196—200.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ . . . . .</b>	<b>3</b>
<b>РАЙОНЫ РАБОТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ</b>	<b>6</b>
<b>ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЕГИОНА</b>	<b>14</b>
<b>КРАТКИЕ ПОВИДОВЫЕ ОЧЕРКИ . . . . .</b>	<b>21</b>
Тулес . . . . .	21
Бурокрылая ржанка . . . . .	26
Галстучник . . . . .	28
Хрустан . . . . .	31
Камнешарка . . . . .	31
Фифи . . . . .	36
Большой улит . . . . .	37
Щеголь . . . . .	37
Перевозчик . . . . .	40
Мородунка . . . . .	41
Круглоносый плавунчик . .	41
Плосконосый плавунчик . .	45
Турухтан . . . . .	49
Лопатень . . . . .	53
Кулик-воробей . . . . .	57
Песочник-красношейка . .	57
Длиннопалый песочник . .	58
Белохвостый песочник . . .	58
Бэрдов песочник . . . . .	63
Краснозобик . . . . .	64
Чернозобик . . . . .	66
Берингийский песочник	70
Острохвостый песочник	72
Дутыш . . . . .	74
Исландский песочник . . .	77
Перепончатопалый песоч- ник . . . . .	78
Песчанка . . . . .	80
Грязовик . . . . .	81
Бекас . . . . .	82
Азиатский бекас . . . . .	84
Средний кроншнейп . . . .	84
Малый веретенник . . . . .	84
Американский бекасовид- ный веретенник . . . . .	88
<b>ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ И ПОВЕДЕНИЯ КУЛИКОВ НА КОРМЕЖКЕ</b>	<b>92</b>
<b>ТУНДРЫ СЕВЕРО-ВОСТОКА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ КУЛИКОВ</b>	<b>100</b>
Характер биотопического распределения . . . . .	100
Специфика устройства и размещения гнезд . . . . .	107
<b>БИОЛОГИЯ РАЗМОЖЕНИЯ . . . . .</b>	<b>112</b>
Предгнездовой период . . . . .	112
Прилет . . . . .	112
Брачное и территориальное поведение . . . . .	116
Период инкубации . . . . .	132
Послегнездовая жизнь . . . . .	164
<b>УСПЕШНОСТЬ ГНЕЗДОВАНИЯ И ЗАЩИТА ОТ ВРАГОВ . . . . .</b>	<b>170</b>
<b>ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ КУЛИКОВ В СВЯЗИ С УСЛОВИЯ- МИ ИХ ОБИТАНИЯ . . . . .</b>	<b>176</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА . . . . .</b>	<b>182</b>