

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

Монография посвящена изучению одной из самых многочисленных групп тундровой авифауны — 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 добывчи 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 насиживающих птиц у различных видов куликов.

Табл. 36, библ. 258 назв., илл. 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. Якубовская
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-04574. Формат 60×90^{1/1}.
Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 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». 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10.

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 был охвачен район приморских тундр Банкаремской 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

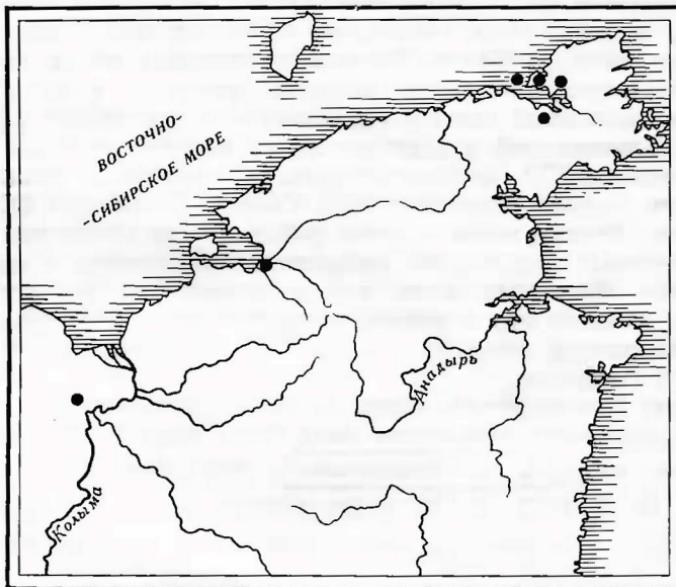


Рис. 1. Схема районов исследований

Кружками обозначены места стационарных работ

Таблица 2. Оценка численности куликов

Группа	Степень обилия	Количество гнезд на 1 км ²
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	4	68	11
Бурокрылая ржанка	5	39	—
Галстучник	2	21	4
Камнешарка	6	45	13
Круглоносый плавунчик	9	53	13
Плосконосый плавунчик	11	95	21
Турухтан	10	39	16
Дутыш	9	57	13
Кулик-острохвост	2	31	8
Кулик-лопатень	2	36	6
Белохвостый песочник	6	31	8
Краснозобик	3	39	6
Чернозобик	11	69	18
Берингийский песочник	1	2	—
Перепончатопалый песочник	2	22	2
Щеголь	6	58	15
Фифи	1	7	—
Грязовик	1	2	—
Обыкновенный бекас	2	19	—
Малый веретенник	1	15	—
Американский бекасовидный веретенник	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.

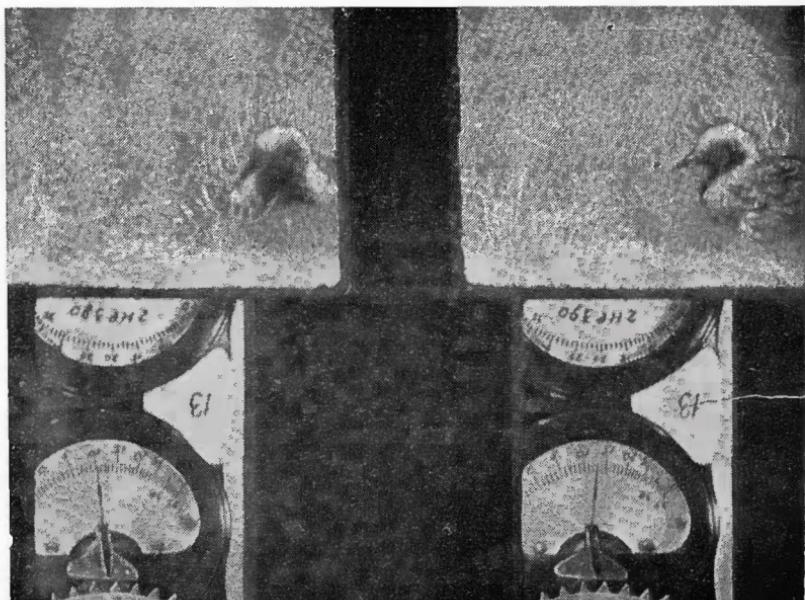
Одним из важных направлений в полевых исследованиях был учет обилия куликов в различных ландшафтах и в разное время летнего периода. Во время экскурсионной работы был использован маршрутный метод учетов, где за основу были приняты методики А. П. Кузякина [1962] и Ю. С. Равкина, последняя была неоднократно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

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



Рис. 3. Кадры кинофильма, 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 ней 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 пами 988 гнезд

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



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



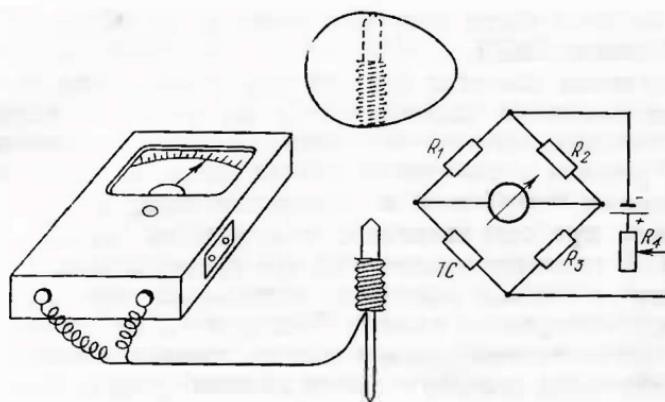


Рис. 6. Схема устройства для измерения температуры наседных птенцов куликов

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, Кицинский, 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 [Bub, 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. Теристоры монтировали на поверхности искусственного яйца, изготовленного из малотеплопроводного материала (пеноопласт), 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. Okolo 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 характеристики 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 моховообразные 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].

локальном могут име-
ки в яйце из-за каких замечали, интервалы В литерату- в этот пе- вать резо- [ко, 1975]. широтах, известны.

Разгар июня мес- часто опу- упасть до турах кул- кладками ковых кол [Рольник, длительной ванием, ка- стых песоч- [Parmelee, этого явил наших раб- ков, особен- кой холод всяком слу- ности заро- вых охла- Тем не ме- может вы- (рис. 43).

—7
чес

дствие, они ящ. Задерж-
ь, вероятно, мы. Мы не
свлиять на
е началась.
ние погоды
даже выз-
174; Ильен-
умеренных
ния нам не

ходился на
го воздуха
гда может
их темпера-
онченными
льда в бел-
ь эмбриона
е отмечали
ее насижива-
у белохвост-
и песчанок
причиной
в районах
зоны кули-
чены высока-
1970]. Во-
знесспособ-
х-трехчасо-
ев, 1977б].
ий цикл кладки
куликами

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-

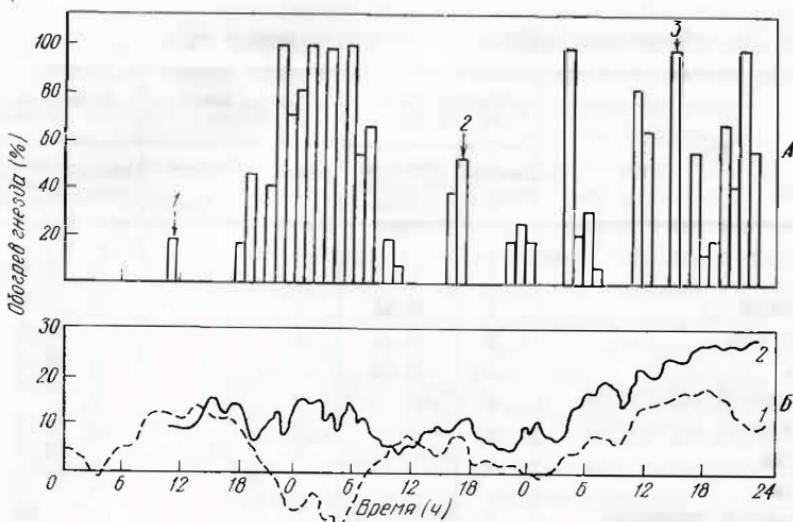


Рис. 43. Увеличение интенсивности обогрева неоконченной кладки в гнезде камнешарки при значительном похолодании

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 незаконченных 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)
Тулеc	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 веретенник	3	0.15—1.10	4	0.20—2.05	4	0.50—4.30

И р и м е ч а н и е . В таблице приведены крайние значения интенсивности обогрева неоконченных кладок.

Таблица 24. Температурные пределы в гнездах куликов во время яйцевладки

Вид	Число записей ¹ , сут.	Температура внутри искусственных яиц, град.	
		макс.	мин.
Тулеc	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 веретенник	6	22	5

поморники и крупные чайки. Эти птицы при охоте пользуются в основном зрением. Наблюдения показывают, что криптическая окраска верхней части тела насиживающего кулика более действенно 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 происходили, когда птица отсутствовала на гнезде (мы не включаем сюда случаи, когда хищники уничтожали гнезда в результате беспокойства насиживающего кулика человеком). Необходимость защиты гнезд от крылатых хищников, вероятно, может явиться 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, а напоминает скорее режим плавунчиков и дутышей. Объяснение 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 яйцекладки, 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, туlessa может продолжаться около недели, станет ясным, что птенцы в каждом гнезде рождались бы существенно разновозрастными. Различие в развитии, растянутое выпущение птенцов у куликов может явиться причиной их повышенной смертности [Norton, 1972; Parsons, 1975], так как одним из важнейших показателей жизнеспособности выводка является время, прошедшее от выпущения птенца до покидания семьей гнезда и начала самостоятельной добывчи корма птенцами.

С другой стороны, согласно табл. 23, даже неоконченные кладки кулики обогревают столь 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

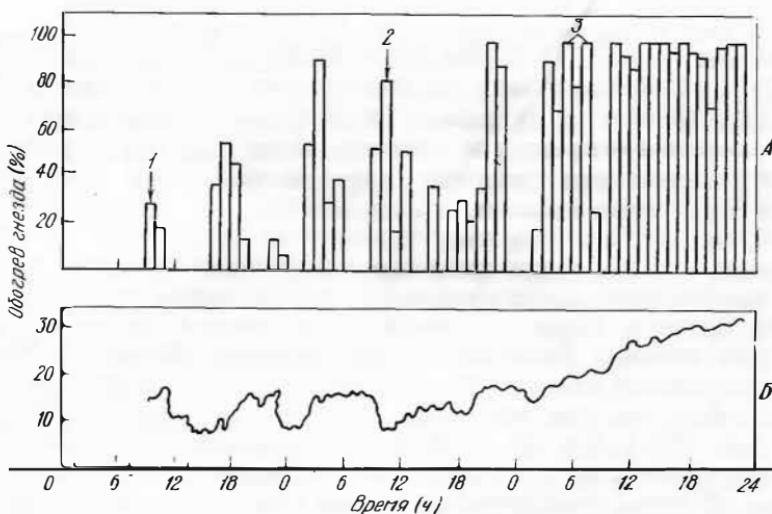


Рис. 44. Обогрев кладки лопатия в период откладки яиц и после ее завершения

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 яиц	воздух у гнезда	внутри макетов яиц
1	,5	26,5	6,5	18,0
2	12,5	28,0	12,0	18,5
3	8,0	29,0	8,5	25,0
4	10,5	31,0	10,0	29,0
5	8,5	30,5	9,5	28,0
6	5,5	30,5	7,0	27,0
7	9,0	30,0	10,5	28,5
8	14,0	30,5	13,0	29,0
9	10,0	31,0	9,5	29,5
10	13,5	30,5	13,0	29,0
11	14,0	31,0	14,0	28,5
12	13,5	30,0	13,5	29,0
13	9,5	31,0	8,5	28,0
14	10,0	30,0	10,5	29,0
15	12,5	31,0	12,0	27,5
16	11,0	29,5	10,5	29,5
17	12,5	30,5	11,0	29,0
18	10,0	30,0	9,5	28,0
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 «певдовзятворенными», 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:

- а) насиживают оба партнера;
- б) пасиживает 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 [Rouy, 1974; Heyder, 1962–1963; Rittinghaus, 1962], у этих куликов пасиживает 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 равноценно; 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 партнером на гнезде	Продолжительность насиживания одного члена пары между сменами, ч, мин.	
					макс.	мин.
Туес	11	♂, ♀	50	2—16	13.00	1.30
Бурокрылая ржанка	3	♂, ♀	50	10—12	8.00	4.30
Галстучник	9	♂, ♀	50	10—12	5.00	4.30
Камнешарка	9	♀, ♂	20—30	0—3	23.00	0.40
Щеголь	6	♂, ♀	80—90	0—2	24.00	0.30
Круглоносый плавунчик	10	♂	100	—	—	—
Плосконосый плавунчик	27	♂	100	—	—	—
Турухтан	14	♀	—	—	—	—
Лопатень	5	♂, ♀	80—90	0—2	?	?
Белохвостый песочник	8	♂ или ♀	0—100	0—2	?	?
Краснозобик	4	♂ или ♀	0—100	—	—	—
Чернозобик	12	♂, ♀	50—70	2—4	14.00	0.35
Берингийский песочник	2	♀, ♂	25	0—2	22.30	3.00
Острохвостый песочник	2	♀	—	—	—	—
Дутыш	10	♀	—	—	—	—
Американский бекасовидный веретенник	8	♂, ♀	80—90	0—2	24.00	0.20
Малый веретенник	1	♂, ♀	50	2	13.30	6.00
Бекас	2	♀	?	—	—	—

П р и м е ч а н и е. «?» — означает отсутствие данных.

даже гнездящихся по соседству. Например, у некоторых пар туесов 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 одного-двух 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 туесов, 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

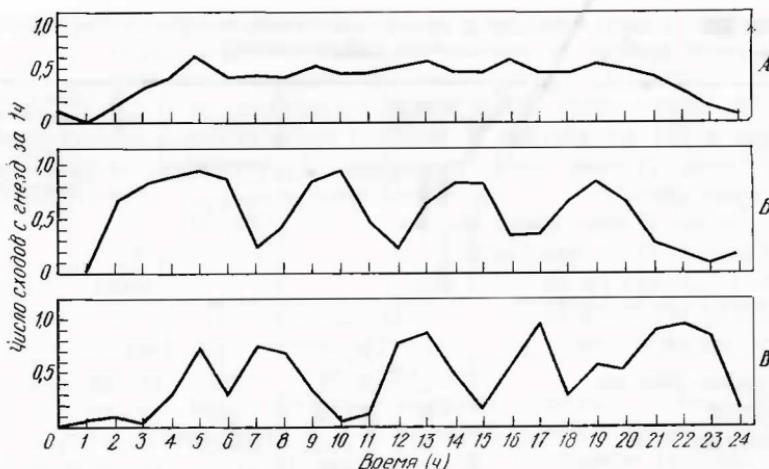


Рис. 45. Режимы гнездовых отлучек у различных куликов в течение суток
А — тулес; Б — белохвостый песочник; В — турухтан. Для каждого вида куликов приведены осредненные значения за 5 дней в середине срока насиживания

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 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 темнолия червеобразная. Полье 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 единновременной отлучки (мин)			Сходы с гнезд (% от времени суток)			О средненное суммарное время перерывов в насиживании (ч)			О средненный обогрев гнезд (% от времени суток)		
	начало	середина	конец	начало	середина	конец	начало	середина	конец	начало	середина	конец	начало	середина	конец
Тулес	3	4	4	2—30	5—30	0,5—15	8—10	2—12	5—26	1,5	0,7	1,0	93,7	97,1	95,8
Бурокрылая ржанка	—	3	1	—	5—15	1,5—12	—	1,4	6—18	—	0,3	0,7	—	98,8	97,1
Галстучник	2	2	2	2—12	3—7	0,5—5	25—30	15—24	24—40	1,8	1,3	1,2	92,5	94,6	95,0
Кампепарка	4	5	4	4—45	8—20	0,5—10	8—16	2—6	15—30	2,5	0,9	0,5	89,6	96,25	97,9
Круглоносый плавунчик	6	8	8	10—50	8—140	2—30	10—14	12—18	12—26	4,2	3,9	3,0	82,5	93,75	87,5
Шлосконосый плавунчик	8	9	7	15—35	10—100	5—40	8—15	8—21	10—23	3,6	3,0	3,2	85,0	87,5	86,7
Турухтан	6	9	8	15—30	10—85	2—50	10—14	6—12	12—17	4,0	2,5	2,2	83,3	89,6	88,3
Лопатень	2	2	2	3—10	6—15	0,5—8	18—28	10—12	21—35	2,8	1,5	1,5	88,3	93,75	93,7
Белохвостый песочник	8	6	6	10—24	5—20	2,5—12	10—18	8—16	16—27	3,0	2,0	2,2	87,5	91,7	90,8
Чернозобик	7	8	8	2—10	3—12	1—5	7—25	3—7	17—21	2,0	0,3	0,7	91,7	98,75	97,1
Берингийский песочник	—	—	1*	—	—	1—24	—	—	1—29	—	—	1,3	—	—	94,6
Дутыш	4	8	8	10—34	10—65	5—37	10—16	10—18	15—30	4,2	3,2	3,5	82,5	86,7	85,4
Американский бекасо-видный веретенник	7	7	4	20—30	10—45	5—25	8—11	10—12	13—17	3,8	3,0	3,2	84,2	87,5	86,7
Перепончатопалый песочник	1	2	2	5—12	6—15	0,5—12	13—17	6—13	18—29	1,6	1,0	0,9	93,3	95,8	96,25
Малый веретенник		1	1	—	10—45	5—30	—	2—6	6—17	—	1,7	1,8	—	92,9	92,5
Щеголь	2	6	6	5—160	3—45	5—30	8—15	10—19	13—24	4,0	2,5	3,5	83,3	89,6	85,4

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

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

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
Камнепарка	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
Перепончатопальмый 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 Чаунской 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

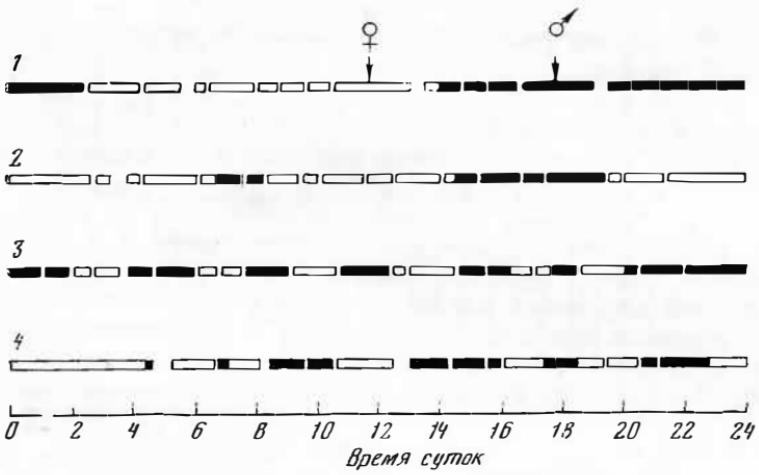


Рис. 46. Изменчивость частоты смен тулесов на гнездах

Гнезда 1 и 2 одной и той же пары куликов в Чаунской низменности в 1975 и 1976 гг.; гнездо 3 на побережье Колючинской губы в 1974 г.; гнездо 4 в приколымской тундре в 1978 г.

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-

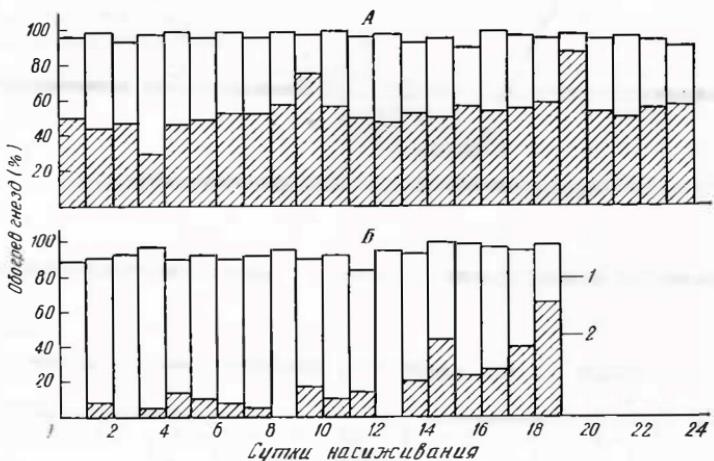


Рис. 47. Доля участия партнеров в насиживании кладок

А — тулес; Б — 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 дутыши, 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 коромежки, а в первые дни после завершения кладок и для демонстраций. Эти перерывы, как правило, продолжаются менее 10 миц. 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 пеко-

торую закономерность частоты сходов с гнезд на протяжении суток (рис. 46, *Б, в*). Эта закономерность несомненно отражает особенности кормовых ритмов насиживающих песочников. Корчатся 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 со слаборазвитым растительным покровом. Приморская полоса 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 лопатня 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 псландского 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 лопатня 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 другой две кладки, первую из которых насиживает самец, а другую она сама. Для лопатня 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 насиживающей птице, в трех случаях это были самцы и в одном — самка. Установлено, что как самцы, так и самки краснозобиков вполне спо-

собны 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 веретеника самцы и самки, видимо, принимают примерно равное участие в насиживании, сменяясь на гнезде четыре раза в сутки.

У американского бекасовидного веретеника в насиживании принимают участие главным образом самцы, но в некоторой степени и самки, как это было показано А. А. Кицинским и В. Е. Флиппом [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 веретеники наиболее схожи со щеголями. Самки *T. erythropterus* также покидают гнезда через несколько дней после завершения кладки, оставляя их на попечение самцов.

Режим насиживания у американских бекасовидных веретеников, однако больше всего напоминает обогрев гнезд плавунчиками. Эти кулики имеют доволюко 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 веретеники 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» [Долыник, 1962]. В наиболее холодное время суток активность плавунчиков, дутышей и т. д. резко снижается. Кормежка происходит преимущественно в наиболее теплое время 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 непрошенным 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)

П р и м е ч а н и е. В таблице указана средняя продолжительность одной отлучки в минутах. В скобках приведено суммарное время инкубации (после завершения кладок), 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. 41, 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 обилие 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 теплоотдачи [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.

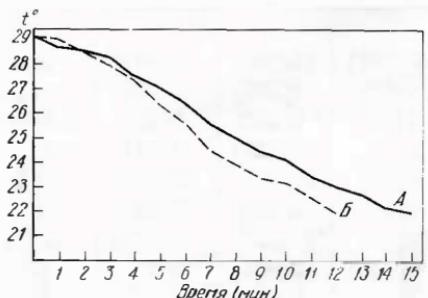


Рис. 48. Скорость охлаждения яиц в гнездах плосконосого плавунчика (A) и галстучника (B)

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 к холоду. Во всяком случае, мы наблюдали получасовые отлучки самки дутыша во вторую половину срока насиживания при

температуре окружающего воздуха около 0°. 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 насижающих куликов (рис. 49), сами по себе не причиняют птицам особого вреда. Заставить кулика бросить гнездо может лишь длительная непогода (исключая случаи, когда ухудшение погоды сочетается с беспокойством птицы). Случаи 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° 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 вблизи гнезд может иногда превышать 30°. 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

более двух часов (табл. 30). Противоположная тенденция наблюдается у открыто гнездящихся куликов. Количество и продолжительность гнездовых отлучек у них сокращается. Переносят высокую температуру тундровые кулики тяжело: насиживающая птица открывает клюв и тяжело дышит, часто встает с гнезда и вновь усаживается. У тулесов и бурокрылых ржанок наблюдали, как кулики стоят около гнезд, загораживая кладки от лучей солнца. Во время значительных повышений температуры задача паседок заключается не в обогреве кладок, а напротив, в защите их от инсолиации. Тем не менее, наблюдения показывают, что несмотря на усилия куликов, высокие наружные температуры вызывают заметные паружения 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 паружного воздуха она проявляется яснее всего. Если обычно повышение температуры паружного воздуха на 1° вызывает изменение температуры в гнезде примерно на $0,1^{\circ}$, то в том случае, если наружная температура выше $25-30^{\circ}$, дальнейшее ее повышение на 1° 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 (сутки насиживания)	Средняя температура в искусственном яйце при температуре воздуха	
		-5°...+5°	+20° и выше
Тулес	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 веретенник	21	28,8	30,3
Малый веретенник	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 наанду.

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. Причиной этого является менее интенсивное насиживание кладок из трех и меньше яиц.

Завершение инкубации. Поведение насиживающих куликов и режимы обогрева ими кладок резко изменяются незадолго до 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 чаще 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 участившиеся отлучки незначительно повлияли на общее время обогрева гнезда в течение суток.

Давид 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 наседным 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)

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

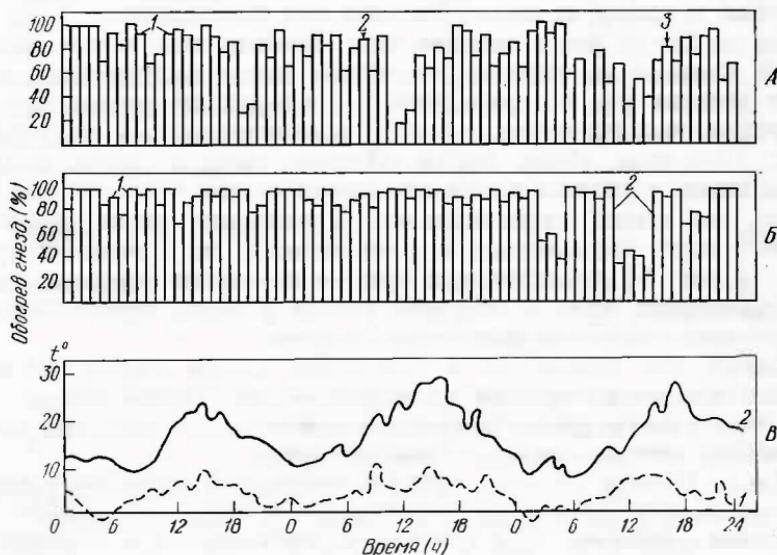
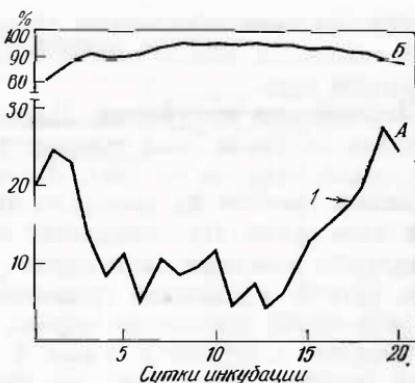


Рис. 51. Завершение инкубации в двух гнездах дутышней

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 бы 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 оболочек. Все эти звуки воспринимаются насиживающей птицей. Большое влияние звуковой сигнализации птенцов на поведение взрослых птиц найдено также у чаек [Jmrekoen, 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 пропшло 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 гнезда, 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 до 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-

Взрослые кулики никогда не помогают птенцам освобождаться от скорлупы. Нам случалось только наблюдать, как туlessы, галстучники и камнешарки касались клювами клювики птенца, торчащего из проклева. 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 пришлось наблюдать у туlessов. 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, веретениники 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 туlessов. 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 насиживающих куликов. Прежде всего, температура паседных 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 кладок 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, но гнезда бывают расположены на открытых участках и не имеют сколько-нибудь обильной выстилки. У хрустанов, однако, кладка не содержит болыше 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 примитивному 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 суточные 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 циты 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 остаются 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