

УДК 598.33+591.521 (571.511)

РАЗМЕЩЕНИЕ ГНЕЗДЯЩИХСЯ КУЛИКОВ В ТУНДРАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ТАЙМЫРА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПЛОЩАДИ И КОРМНОСТИ БИОТОПОВ**Т.А. Кирикова¹, С.П. Харитонов², Т.И. Варлыгина³, Т.П. Переладова⁴, И. Тульп⁵, Г. Шеккерман²**

1. Азово-Черноморская орнитологическая станция, Мелитополь (Украина);
2. Центр кольцевания птиц Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН, Москва (Россия);
3. Ботанический сад МГУ, Москва (Россия);
4. Институт биохимии и молекулярной биологии МГУ, Москва (Россия);
5. Институт Альтерра (Нидерланды)



Distribution of breeding waders in tundra of the North-Western Taimyr according to the area and food capacity of habitats. Т.А. Kirikova¹, S.P. Kharitonov², T.I. Varlygina³, T.P. Pereladova⁴, I. Tulp⁵, H. Schekkerman⁵. - 1. Azov-Black Sea Ornithological Station, Melitopol (Ukraine); 2. Bird Ringing Center of the Institute of Ecological and Evolutionary Problems named after Severtsov A.N. of Russian Academy of Sciences, Moscow (Russia); 3. Botanical Garden of Moscow State University (Russia); 4. Institute of Biochemistry and Molecular Biology of Moscow State University (Russia); 5. Institute Alterra (the Netherlands).

In this paper we tried to analyze relationships, which connect habitat distribution of waders with food capacity of these habitats and with the area available for breeding. The research was taken in two summer field seasons of 2001-2002 in a coastal Arctic tundra of the North-Western Taimyr (Medusa Bay, Willem Barents Biostation).

До настоящего времени многие аспекты зависимости пространственного распределения куликов в тундрах от обилия корма, размера территории, пригодной для гнездования, остаются невыясненными, а имеющиеся сведения часто противоречивы (Чернов, 1967; Ланцов, Чернов, 1987; Гаврилов, 1988; Кокорев, 1989).



По мнению ряда авторов, изучающих пространственную структуру популяций куликов на местах гнездования, размеры индивидуальных участков определяются наличием доступного корма (Кишинский, 1974; Флинт, Томкович, 1978; Кондратьев, 1982), массой тела гнездящейся птицы (Гаврилов, 1988), запасами корма для птенцов (Holmes, Pitelka, 1968; Хлебосолов, 1986) или характером весны и сроками снеготаяния (Рябицев, 1993; Свиридова, 2000). Некоторые авторы считают, что выбор куликами гнездовых территорий обусловлен защитными свойствами территорий (Панов, 1983; Мельников, 1988), доступностью пищи и наличием свободных от снега участков (Summers, Underhill, 1996), а также площадью местообитаний на весеннем пролете (Гаврилов, 1996).

В предлагаемой работе мы попытались проанализировать возможные зависимости между характером распределения участков обитания куликов и кормовыми условиями их местообитаний, а также площадью, пригодной для гнездования.

О терминологии. Биотоп - относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство. Местообитание - биотоп или его часть с соответствующим биоценозом. За биотоп-местообитание мы принимаем в нашей работе выделенные группы растительных ассоциаций.

Под "участком обитания" особи (группы) мы понимаем жизненное пространство индивида или группировки, подразделяемое на центральную, активно охраняемую зону и периферическую область, которая утилизируется и охраняется в меньшей степени или же не охраняется вообще (Панов, 1983). Представление о том, что защищаемая территория в классическом варианте является местом расположения гнезда, достаточно традиционно. Именно этим, в первую очередь, определяется происхождение таких терминов, как "гнездовая территория" или "гнездовой участок", что по сути одно и то же (Рябицев, 1993). Поэтому, анализируя распределение гнезд, мы с известными допущениями делаем вывод о распределении гнездовых участков (Харитонов, 1982), т.е. в нашем случае, участков обитания.

Под "поселениями" мы понимаем группы из гнездящихся по соседству птиц, отделенных от других птиц своего вида большими расстояниями (Рябицев, 1993).

Характеристика района исследования

Characteristics of the investigated area

The investigation was carried out at Willem Barents Biostation of the Bol'shoy Arcticheskiy Reserve (73°21'N, 80°32'E) (see fig.1). The area is situated at the coast of Yeniseiskiy Bay of the Kara Sea, near 750 km to the north of the Polar Circle, in the south zone of Arctic tundra. A typical feature of the landscape is a hilly-ridged plain, broken by valleys of rivers and creeks.

Исследования проводили в течение двух летних полевых сезонов 2001-2002 гг. в окрестностях стационара им. Виллема Баренца заповедника "Большой Арктический" (73°21'N, 80°32'E) (рис. 1.)

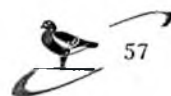


Рис. 1. Район исследований.
Fig. 1. Area of investigation.

Район исследований находится на побережье Енисейского залива Карского моря примерно на 750 км севернее Полярного круга, 18 км южнее пос. Диксон. Характерным ландшафтом является холмисто-увалистая равнина, прорезанная долинами рек и ручьев. Часто здесь встречаются выходы коренных пород, образующие на некоторых участках гряды, которые вытянуты обычно в широтном направлении. Таяние и сход снега начинается на хорошо прогреваемых южных склонах выходов коренных пород, затем на возвышенных участках плакора, южных склонах долины, значительно позже - на склонах северной экспозиции. У подножия гряд и в глубоких долинах до начала августа, а местами до выпадения нового снега, сохраняются снежники.

Район расположен в южной полосе арктических тундр (Чернов, Матвеева, 1979). Климатические условия арктических тундр весьма суровы: средняя температура самого теплого месяца - июля колеблется от $+2^{\circ}\text{C}$ до $+5^{\circ}\text{C}$, а иногда до $+6^{\circ}\text{C}$. Количество дней, когда температура воздуха достигает или превышает $+5^{\circ}\text{C}$ градусов всего 12 (Климатический справочник, 1969). Снежный покров сохраняется в течение 240-280 дней, а безморозный период составляет всего 50-70 дней, при этом заморозки и выпадение снега возможны в любое время. В приморских районах осадков может выпасть более 350 мм в год (Стишов, Чернов, 1989).

Стационар расположен в зоне сплошной мерзлоты грунтов. Влияние мерзлоты сказывается на формировании растительности, создает условия для образования пятнистых тундр с участками открытой почвы, солифлюкционных террас на пологих склонах к долинам рек и т.д.



Климатические особенности сезонов 2001-2002гг.
Climatic characteristics of seasons 2001-2002.

Except for a colder beginning of the season (Table 1) (mean temperature of June +4°C in 2001 and +2°C in 2002) the temperatures were similar to those in 2001, though reached maximum several days later, and the monitoring plot cleared from the snow cover two weeks later than in 2001. The year 2002 was less sunny, but much wetter: from 6 June to 9 August there were not less 132 mm of precipitation, while only 59 mm in 2001. Both number of rainy days and quantity of precipitation in those days exceeded indices of previous years (Schekkerman et al., 2003).

Сезон 2001 года был очень теплым и благоприятным для развития растений. Число дней с температурой больше 5°C достигало 32. Моховый и лишайниковый покровы были сильно иссушены из-за большого количества солнечных дней. Сезон 2002 г. был значительно холоднее и влажнее предыдущего. По всем показателям он приближался к среднегодовой норме.

2001 г. В начале июня большая часть (>80%) района работ была все еще покрыта снегом (табл.1). Июнь был гораздо теплее обычного, и снег таял быстро, сохраняясь на 50% поверхности к 11 июня и на 10% к 16 июня (Turp et al., 2002). Средняя температура воздуха в июне составила +4°C, а максимальная достигала +15°C. Большинство дней были солнечными с устойчивым, часто сильным северо-восточным ветром. Два дня характеризовались продолжительными дождями.

2002 г. От снежного покрова мониторинговая площадка освободилась 2 неделями позже, чем в предшествующий год (табл.1). Таяние снега было вызвано не высокими температурами, а сильным дождем. Лето 2002 г. было в среднем несколько холоднее, чем в 2001 г. Помимо более холодного начала сезона (средняя температура июня +4°C в 2001 г. и +2°C в 2002 г.) ход температур воздуха был сходен с наблюдавшимся в 2001 г., хотя пик был достигнут несколькими днями позже. Однако 2002 г. был отчетливо менее солнечным.

Таблица 1. Климатические особенности начала сезонов 2001-2002 гг.

Table 1. Climatic characteristics of the beginning of seasons of 2001-2002.

Годы Years	СС	ПР	Т	О	V	S	S ₁	S ₂	S ₃
2001	5.06	6-7.06	-1.8	4.7	3.4	0.76	25.1	16.1	19.6
	-21.06	7-14.06	3.7	5.0	5.9	2.2	67.3	56.5	68.6
		14-21.06	5.4	16.2	9.9	3.9	100.0	100.0	100.0
2002	8.06	9-10.06	0.4	2.5	5.3	0.14	6.3	0	0
	-2.07	10-17.06	-0.6	3.2	6.0	0.69	22.4	16.1	17.6
		17-24.06	3.7	38.9	5.6	1.60	44.8	48.3	58.8

Примечание: СС - сроки снеготаяния; ПР - периоды регистрации данных; Т - температура воздуха (средняя за период), °C; О - количество осадков (максимальное за период), мм; V - скорость ветра, м/с; S - общая площадь свободных от снега участков тундры на мониторинговой площадке (400га), %; S₁ - площадь оттаявшей тундры с ивово-осоково-дриадовой ассоциацией, %; S₂ - площадь оттаявших участков с осоково-пушицево-моховыми ассоциациями, %; S₃ - площадь оттаявших участков злаково-разнотравных луговин, %.

Notes: CC - Timing of snowmelting; ПР - Periods of data registration; T°C - air temperature (mean for the period); O - quantity of precipitation (maximum for the period), mm; V - wind velocity, m/sec; S - total area of snow-free tundra patches on the monitoring plot (400 ha), %; S₁ - area of thawed tundra with a willow-sedge-dryas association; S₂ - area of thawed tundra with a sedge-cottongrass-moss associations, %; S₃ - area of thawed tundra with a gramineous-forb meadows.



Наиболее примечательной чертой 2002 г. оказалась его влажность: с 6 июня по 9 августа выпало не менее 132 мм осадков, тогда как в 2001 г. только 59 мм. Как число дождливых дней, так и количество осадков в дождливые дни превышали показатели прежних лет (Schekkerman et al., 2003).

Прилет куликов в 2002 г. задержался из-за холодной погоды и сохранения снежного покрова. Гнездование началось на 7-10 дней позже, чем в 2001 г. (25 июня у ранних видов).

Краткое описание групп ассоциаций - местообитаний
Brief description of groups of associations-habitats

Breeding waders used five types of habitats (figures in brackets is a habitat percentage regarding to the whole mapped territory): 1-willow-sedge-dryas moss-lichen tundras on a plakor (62.3); 2-wet ridge-hollow complexes with sedge-cottongrass-moss associations on ridges and gramineous-forb hollows (17.8); 3-gramineous-forb meadows in river valleys and in deepenings on a plakor (14.5); 4-moss-lichen tundras with a scattering of large stones on a plakor (4.8); 5-rubby willow-dryas-sandwort tundra (0.4). Other 0.2 % is wet meadows along tracks of a cross-country vehicle and along creek valleys, rocky ridges and outcrops; also patches with erosion processes and laida-creek habitats.

В период гнездования кулики использовали пять типов местообитаний (в скобках указано, какой процент занимало отдельное местообитание от общей закартированной площади): 1 - ивково-осоково-дриадовые мохово-лишайниковые тундры на плакоре (62.3); 2 - сырые грядово-мочажинные комплексы с осоково-пушицево-моховыми ассоциациями на грядах и злаково-разнотравными мочажинами (17.8); 3 - злаково-разнотравные луговины по долинам рек и в западинах на плакоре (14.5); 4 - мохово-лишайниковые тундры с россыпью крупных камней на плакоре (4.8); 5 - щебнистые ивково-дриадово-минуарцевые тундры (0.4). Оставшиеся 0.2% принадлежат к сырым луговинам вдоль вездеходных следов и по долинам ручьев, скальным грядам, останцам, участкам с эрозионными процессами и лайдово-ручьевым биотопам.

1 - общее проективное покрытие (ОПП) - 80-90%, травяно-кустарничковый ярус - 20-25%, моховой - 40%, лишайниковый - 20-25%. Доминирующие виды: *Salix polaris* Wahlenb., *Dryas punctata* Juz., *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. var. *obtusifolium* (Geh.) Paris, *Thamnochloa vermicularis* (Sw.) Schaer., *Dactylina arctica* (Richardson) Nyl., *Cladonia pyxidata* (L.) Hoffm.. В состав субдоминантов травяно-кустарничкового яруса в некоторых ассоциациях входят астрагал зонтичный, луговик северный, лисохвост альпийский и др.

2 - ОПП - 90-100 %, соотношение площади гряд и мочажин очень изменчиво. На грядах доминируют мхи (70-75%), среди которых преобладают различные виды рода *Polytrichoides*, а местами встречаются различные по размеру пятна из сфагнумов; покрытие лишайникового яруса - до 20%, травяно-кустарничкового яруса - 5%, но оно значительно возрастает в местах, где встречаются заросли *Salix reptans*. В мочажинах преобладают гипновые мхи - до 60%, травы - 35-40%, где доминируют пушица, осоки, мытник, сердечник и злаки.



3 - ОПП - почти 100%, травяной ярус - 90-95%, моховой - 5-10%, лишайники отсутствуют.

Доминирующие виды: *Dupontia fisheri* R. Br. (25%), *Eriophorum polystachion* L., *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem., *Ranunculus nivalis* L.

4 - ОПП - 50-65%, травяно-кустарничковый ярус - 10%, моховой - 20%, лишайниковый - до 35%. Доминирующие виды: различные виды из рода *Saxifraga*, *Deschampsia borealis* Juz. *Salix polaris* Wahlenb., *Dryas punctata* Juz., различные виды родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Thamnia vermicularis* (Sw.) Schaer. и др.

5 - ОПП - 35-50%, травяно-кустарничковый ярус - 20-35%, моховой - 10%, лишайниковый - 20%. Доминирующие виды: *Salix polaris* Wahlenb., *Dryas punctata* Juz., *Minuartia arctica* (Stev. ex Ser.) Graebn., *Novosieversia glacialis* (Adams) F. Bolle, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. var. *obtusifolium* (Geh.), *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Thamnia vermicularis* (Sw.) Schaer.

Материал и методы Material and methods

Картирование гнезд и оценка территориальных связей Mapping of nests and estimation of territorial links

*Nests were mapped using a navigation unit "Garmin"-GPS-12. We analyzed choice of the nesting place for five common wader species on the monitoring plot, divided them in two groups: 1) species that have a big breeding territory, protect it and involve both sexes in incubation - Pacific Golden Plover (*Pluvialis fulva*), Turnstone (*Arenaria interpres*), Dunlin (*Calidris alpina*); 2) species that have no territory or almost do not protect it; incubation carried out solely - Curlew Sandpiper (*Calidris ferruginea*), Little Stint (*Calidris minuta*).*

Ежедневный поиск гнезд на мониторинговой площадке (400 га) проводили с середины июня до середины июля. При этом все свободные от снега участки тундры посещали по зигзагообразному маршруту, пересекая каждый квадрат (250 x 250 м) три-пять раз. Кроме того, поиск гнезд куликов вели на соседних участках, площадь которых принимали во внимание при оценке распределения куликов на исследуемой территории. Картирование гнезд осуществляли с помощью навигационного прибора "Garmin"-GPS-12.

К настоящему времени в районе наших исследований зарегистрировано 23 вида куликов, из них гнездящихся - 11.

Нами проанализирован выбор места для гнезда у фоновых видов куликов, обитающих на мониторинговой площадке: азиатской бурокрылой ржанки (*Pluvialis fulva*), камнешарки (*Arenaria interpres*), чернозобика (*Calidris alpina*), краснозобика (*Calidris ferruginea*), кулика-воробья (*Calidris minuta*).

Кулики по типу территориального поведения Ф.А. Пителкой (Pitelka et al., 1974) и П.С. Томковичем (1984) поделены на две группы: имеющие большую охраняемую территорию (тип А, по: Nice, 1941) и не имеющие территории или почти её не охраняющие. Наши материалы хорошо укладываются в эту схему.



Каждая пара птиц первой группы имеет участок обитания, границы которого охраняются не только во время брачных игр, но и, как правило, до конца инкубации, а зачастую и более длительное время. Размеры участков обитания могут значительно варьировать не только у разных видов, но и у одного вида птиц в разных частях ареала. К первой группе можно отнести азиатскую бурокрылую ржанку, камнешарку, чернозобика. Это моногамные виды, у которых в инкубации участвуют как самец, так и самка. Размеры охраняемых территорий у камнешарки составляют около 0.1 га; варьируют от 1 га (Кондратьев, 1982) до 2.9 га (Томкович, 1994) у чернозобика; от 4.3 га до 41.4 га - у бурокрылой ржанки (Свиридова, 2000).

Ко второй группе можно отнести два вида куликов: краснозобика и кулика-воробья. Самцы этих видов лишь в предгнездовой период демонстрируют занятость какой-либо территории и охраняют самку. Насиживающая же птица при необходимости сама охраняет гнездо. Нередко несколько гнезд находятся в непосредственной близости друг от друга.

У краснозобика только самки насиживают кладки (Cramp, Simmons, 1983; Томкович, 1988). В тундрах северо-восточной оконечности азиатского материка самцы краснозобика занимали небольшие участки, чуть менее 1 га (Кондратьев, 1982).

У кулика-воробья отсутствуют ярко выраженные охраняемые территории. Территориальность заканчивается с началом инкубации (Томкович, 1980; Cramp, Simmons, 1983).

Самка откладывает две кладки. Первая кладка насиживается самцом, вторая - самкой (Cramp, Simmons, 1983; Tulp, Schekkerman et al., 2002).

Оценка размеров гнездовых территорий *Estimation of the size of breeding territories*

To estimate distribution of breeding territories within a settlement we used the method of the closest neighbour (Clark & Evans, 1954) that can be applied for any distribution of points (here - nests) on the flat.

В.К. Рябицев (1993) считал наиболее приемлемым метод точечного картирования демонстрируемых (опевасмых, токовых) территорий. По его же мнению, в некоторые периоды репродуктивного сезона точечное картирование становится неоперативным и неприемлемым из-за динамичности обстановки. В этих случаях лучший путь выявления территориальной структуры - ее "эскизное" нанесение на картосхему, но и тогда показателями размеров территорий можно оперировать ограниченно.

В нашей работе для оценки распределения участков обитания куликов в поселении мы использовали метод ближайшего соседа (Clark & Evans, 1954), применяемый для любого распределения точек (в частности - гнезд) на плоскости.

Картирование биотопов *Mapping of habitats*

As a mapping unit it was taken a group of associations united according to dominated species of vegetation and lichens, their composition and structure. Borders of associations were mapped using "Garmin - GPS-12". Groups of



association were further used to distinguish habitats (fig.2). The area of habitats and distance from a nest to the border of the closest habitat were estimated using the program "MapInfo Professional 5.5".

Для анализа пространственного распределения куликов на участке приморской арктической тундры, площадью в 400 га, ограниченном с севера и юга руслами рек, были определены границы растительных ассоциаций. Растительный покров здесь отличается большим фитоценотическим разнообразием и мозаичностью, особенно на тундровых участках. Поэтому в качестве основной единицы картирования была принята группа ассоциаций, объединенных по доминирующим видам растений и лишайников, составу и структуре. На площадках 2x2 кв.м по стандартной методике были сделаны геоботанические описания. Для выделения растительных ассоциаций использована классификация В.Д.Александровой (1977, 1983).

Картирование границ ассоциаций проводили методом координатной съемки прибором "Garmin - GPS-12". В дальнейшем группы растительных ассоциаций были использованы для выделения биотопов (рис.2).

Определение площади биотопов и расстояния от гнезда до границы ближайшего биотопа для детального анализа размещения куликов выполнено с помощью программы "MapInfo Professional 5.5".

Оценка пищевых ресурсов куликов *Estimation of forage reserves of waders*

To estimate how a food factor influenced on choice of habitats by waders in their breeding period we took into account only the results of examination of soil samples as we had suggested that surface insects could not sufficiently influence on distribution of adult birds. The first reason was unfavourable conditions for growing insects during the whole period of wader's breeding in 2002 (Schekkerman et al., 2003). The second was coincidence of mean many years' peak of insect activity with the hatching time of wader chicks (the report by I.Tulp and H.Schekkerman "Timing of wader breeding in relation to the insect burst", Denmark, 21-23 November 2004).

In June, July and August in each habitat where the waders were the most numerous (1-3) there were taken three soil samples of 25x25 cm (n=27) according to the standard method (Chernov, 1972). All species of invertebrates detected in samples are potential foraging items of waders in Arctic and sub-Arctic tundra (Chernov, 1967; Kishchinskiy, 1978; Andreyeva, 1988; Lantsov, Chernov, 1987; Ryabitsev, 1993; Kirikova, 2002).

Пищевые ресурсы куликов на оттаявших участках арктической тундры в начале гнездования представлены наземными и водными кормами.

В группе наземных кормов выделено две подгруппы:

- 1) поверхностные;
- 2) почвенные.

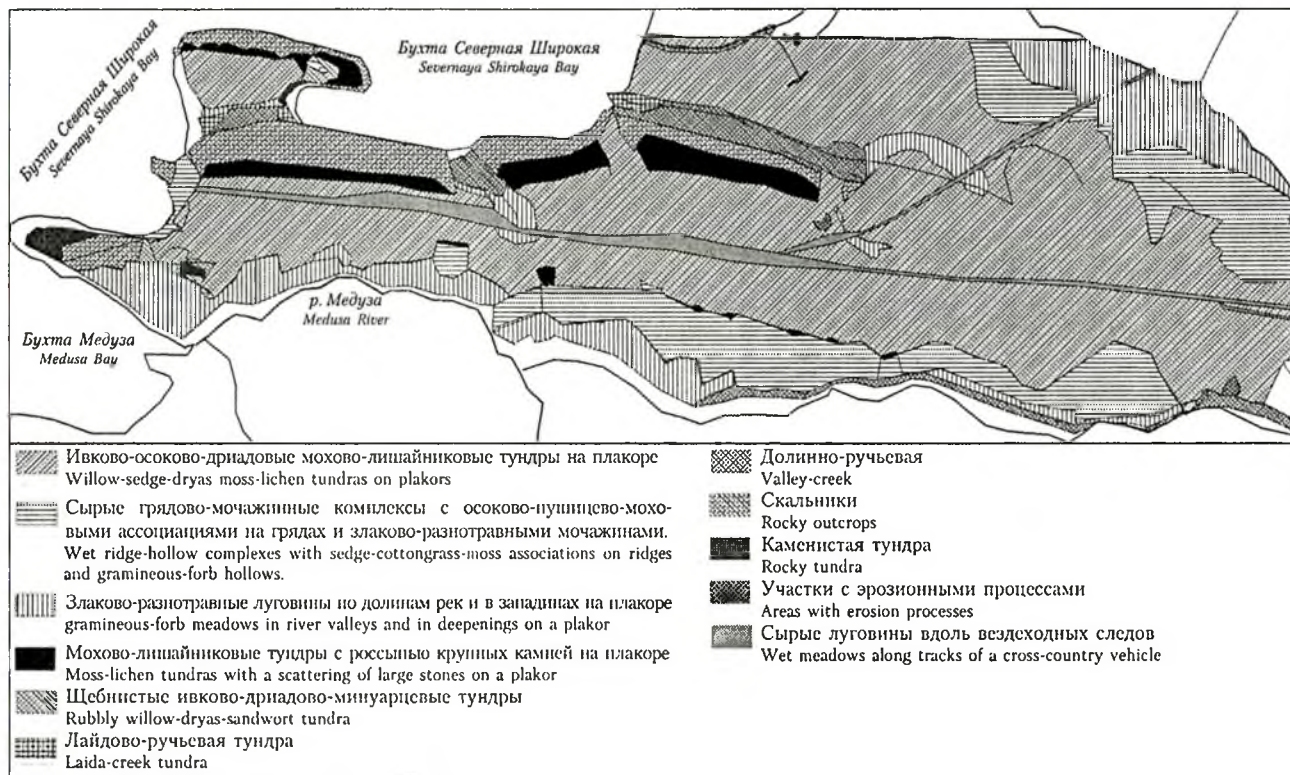


Рис. 2. Карта биотопов.

Fig. 2. Map of habitats.



К первой подгруппе отнесены пауки, большинство жесткокрылых, взрослые формы двукрылых; ко второй - олигохеты (*Enchytraeidae* и *Eisenia nordenskioldi*), личинки типулоидных двукрылых (*Tipula carinifrons*) и др.

В группе водных кормов нами выделены бентосные корма, к которым отнесены личинки некоторых двукрылых (*Prionocera*, *Chironomidae*).

Влияние кормового фактора на выбор куликами мест обитания в гнездовой период мы оценивали только по результатам исследования почвенных проб, полагая, что поверхностно обитающие насекомые не могли существенно влиять на распределение взрослых птиц по нескольким причинам. Во-первых, это неблагоприятные условия для развития насекомых в течение всего периода размножения куликов в 2002 г. (Schekkerman et al., 2003). Во-вторых, это совпадение среднего многолетнего пика активности насекомых со сроками выдупления птенцов куликов (из материалов доклада И. Тульп и Г. Шеккермана "Timing of wader breeding in relation to the insect burst" на международном совещании "Travelling to Breed" в Дании, 2004).

Почвенные пробы позволили оценить распределение и динамику беспозвоночных в местообитаниях куликов. В наиболее населенных куликами биотопах (1-3) в июне, июле и августе по общепринятой методике (Чернов, 1972) было взято по три почвенные пробы размером 25 x 25 см (n=27). Взятие малого количества почвенных проб в июне оправдано небольшой площадью территории (2,7 га), свободной от снега, и используемой куликами для кормежки. Из-за трудоемкости почвенно-зоологических исследований не удалось взять большое количество проб в июле и в августе, что не позволяет экстраполировать полученные результаты по плотности населения беспозвоночных на обширные территории.

Все виды беспозвоночных, обнаруженные в пробах, служат потенциальными кормовыми объектами куликов в субарктических и арктических тундрах (Чернов, 1967; Кищинский, 1978; Андреева, 1988; Ланцов, Чернов, 1987; Рябицев, 1993; Кирикова, 2002).

Сбор метеоданных *Weather indices*

Weather conditions were indicated using an automatic meteo-station WMR-900 H. Indices of temperature, moisture content, precipitation, wind direction and velocity, air pressure were registered every thirty minutes throughout the season.

Осуществляли при помощи автоматической метеостанции WMR-900H. Данные температуры, влажности, осадков, скорости и направления ветра, атмосферного давления регистрировались каждые полчаса в течение всего сезона.

Математическая обработка *Mathematic analysis*

To estimate nest distribution in settlements we used the method of the closest neighbour (Clark & Evans, 1954). Distribution was viewed as random, group or regular. The area of the breeding settlement was evaluated using a

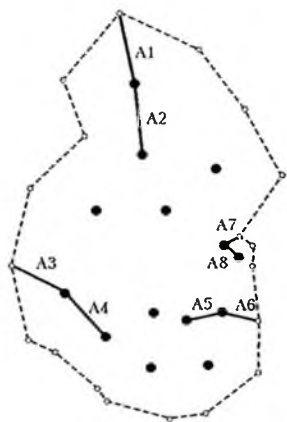
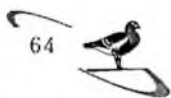


Рис. 3. Определение площади гнездового поселения птиц. Черные точки - гнезда, серые точки - краевые точки поселения (вычислены компьютерной программой, разработанной С. П. Харитоновым), штриховая линия - примерная граница гнездового поселения.

Fig. 3. Estimation of the area of a breeding settlement of birds.

Black dots indicate nests, grey dots show marginal points of the settlement (estimated with a help of the computer programme developed by S.P.Kharitonov). The dashed line shows an approximate border of the breeding settlement.

Результаты Results

Плотность и характер распределения гнездящихся куликов Density and distribution of breeding waders

Random distribution was recorded for species with low breeding density (Dunlin, Pacific Golden Plover). Little Stint was characterized by high breeding density and group distribution, which may be explained by its spring fidelity to thawed patches (Table 2).

У видов с низкой плотностью гнездования (чернозобик, ржанка) отмечен случайный тип распределения, свидетельствующий об относительно однородных

computer program developed by Kharitonov S.P. (Kharitonov & Siegel-Causey, 1988) (fig. 3). Habitat selectivity was analyzed by comparing the habitat area and a share of nests in it (Tables 3, 4).

При оценке распределения гнезд в поселении использован метод ближайшего соседа (Clark & Evans, 1954). Тип распределения определяли по вычисленному показателю R: если $R=1$ или отклонения R от единицы были недостоверными, то распределение гнезд рассматривали как случайное; если R было достоверно меньше единицы, распределение считали групповым; если R достоверно больше 1, то распределение считали равномерным. Из-за небольшого объема данных достоверными приняты значения при $P<0.1$.

Площадь гнездового поселения вида рассчитана компьютерной программой, разработанной С.П. Харитоновым (Kharitonov & Siegel-Causey, 1988). При вычислениях плотности гнездования учитывались все найденные гнезда, включая разоренные. Метод проиллюстрирован на рис. 3.

Выбор куликами участка обитания в зависимости от размера пригодных для гнездования биотопов анализировали на основе сравнения площади биотопа и доли в нем гнезд (компьютерная программа "Оценка разности выборочных и генеральных долей по критерию Стьюдента"), табл.3, 4.



условиях тундры. Кулик-воробей характеризовался самой высокой плотностью гнездования и групповым распределением (табл.2), что, возможно, объясняется его привязанностью к проталинам весной.

Таблица 2. Распределение гнезд отдельных видов куликов в 2001-2002 гг. на обследованной территории.

Table 2. Distribution of nests of some wader species on the investigated area in 2001-2002.

Виды Species	Год Year	S	N	L	K	R	t	P	a
Calidris ferruginea	2001	8.38	15	363.2±50.5	1.8	0.97	-0.21	0.84	c
	2002	4.97	12	297.0±48.6	2.4	0.92	-0.51	0.62	c
Calidris alpina	2001	3.64	23	222.3±21.7	6.3	1.12	1.08	0.29	c
	2002	9.38	27	318.6±29.7	2.9	1.08	0.80	0.43	c
Calidris minuta	2001	9.13	96	139.2±8.2	10.5	0.901	-1.83	0.07	c'
	2002	10.00	138	109.9±6.0	13.7	0.81	-4.17	0.0001	g
Pluvialis fulva	2001	9.60	23	398.3±35.2	2.4	1.23	2.14	0.04	г
	2002	7.18	23	312.2±30.5	3.2	1.12	1.07	0.29	c

Примечание: S - площадь поселения, км²; N - число гнезд в поселении; L - среднее минимальное расстояние между гнездами, м; K - плотность поселения, гнезд/км²; R - коэффициент оценки распределения (Clark, Evans, 1954); t - критерий Стьюдента; P - достоверность отличия распределения гнезд от случайного; a - тип распределения; c - случайное распределение; г - равномерное распределение; g - групповое распределение; c' - случайное распределение с тенденцией к групповому.

Notes: S - area of a settlement, km²; N - number of nests in a settlement; L - mean minimal distance between nests, m; K - density of a settlement, nests/km²; R - coefficient of distribution estimation (Clark, Evans, 1954); t - Student's criteria; P - reliability of difference of nest distribution from random; a - type of distribution; c - random distribution; г - regular distribution; g - group distribution; c' - random distribution with tendency to a group one.

Избирательность куликов по отношению к биотопам *Habitat selectivity of waders*

In 2001 Dunlins preferred nesting in gramineous-forb meadows (P=0.035), (Table.3). In 2002 almost all Dunlin settlements were in willow-sedge-dryas moss-lichen tundra on a plakor P=0.07), Table 4.

Little Stints did not change their habitats in spite of seasonal conditions: on plots of willow-sedge-dryas moss-lichen tundra the share of nests in 2001 and 2002 respectively was 0.48 и 0.49 (P=0.03); in wet ridge-hollow complexes 0.36 and 0.45 (P<0.001); in meadows 0.16 and 0.06 (P=0.75; P=0.05).

Curlew Sandpipers, Turnstones and Pacific Golden Plovers did not show significant differences in habitat selectivity though preferred willow-sedge-dryas moss-lichen tundra.



Чернозобик в 2001 году предпочитал устраивать гнезда на участках злаково-разнотравных луговин ($P=0.035$) по соседству с доминирующим биотопом ивково-осоково-дриадовой ассоциации (ИОД) мохово-лишайниковой тундры на плакоре (табл.3).

В 2002г. поселение чернозобика практически полностью размещалось в наиболее значительном по площади биотопе ИОД ($P=0,07$), табл.4.

Таблица 3. Распределение гнезд куликов по биотопам мониторинговой площадки в 2001 г.
Table 3. Distribution of wader nests per habitats of the monitoring plot in 2001.

Вид Species	N	Типы биотопов / Types of habitats																			
		ИОД ($P_{ген}=0,62$)				ОПМ ($P_{ген}=0,18$)				ЗРЛ ($P_{ген}=0,15$)				МЛТ ($P_{ген}=0,05$)			ИДМ ($P_{ген}=0,01$)				
		M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	t	P
<i>C. alpina</i>	9	2	0.22	2.48	0.04	3	0.33	1.21	0.26	4	0.44	2.54	0.04	0	0.00	0.68	0.52	0	0.00	0.19	0.85
<i>C. ferruginea</i>	14	10	0.71	0.70	0.49	1	0.07	1.05	0.31	3	0.21	0.73	0.48	0	0.00	0.84	0.41	0	0.00	0.24	0.81
<i>C. minuta</i>	56	27	0.48	2.17	0.03	20	0.36	3.49	0.001	9	0.16	0.32	0.75	0	0.00	1.68	0.09	0	0.00	0.49	0.63
<i>Pl. fulva</i>	18	14	0.77	1.35	0.19	2	0.11	0.75	0.46	1	0.05	1.09	0.29	1	0.05	0.14	0.88	0	0.00	0.27	0.78

Примечание: $P_{ген}$ - доля площади, занимаемой биотопом, от общей площади всех биотопов на исследуемой площадке; M - количество гнезд в данном биотопе; N - общее число гнезд на всех биотопах; $P_{выб}$ - доля гнезд куликов в данном биотопе от общего числа гнезд; t - критерий Стьюдента; P - достоверность отличия $P_{выб}$ от $P_{ген}$. **Типы биотопов:** ИОД - ивково-осоково-дриадовые мохово-лишайниковые тундры на плакоре; ОПМ - сырые грядово-мочажинные комплексы с осоково-пушицево-моховыми ассоциациями на грядах и злаково-разнотравными мочажинами; ЗРЛ - злаково-разнотравные луговины по долинам рек и в западинах на плакоре; МЛТ - мохово-лишайниковые тундры с россыпью крупных камней на плакоре; ИДМ - щепнистые ивково-дриадово-минуарцевые тундры.

Notes: $P_{ген}$ - a share of the habitat area out of total area of all habitats of the investigated area; M - numbers of nests in the habitat; N - total numbers of nests in all habitats; $P_{выб}$ - a share of wader nests in the habitat out of total number of nests; t - Student's criteria; P - reliability of difference $P_{выб}$ from $P_{ген}$. **Types of habitats:** ИОД - willow-sedge-dryas moss-lichen tundras on a plakor; ОПМ - wet ridge-hollow complexes with sedge-cottongrass-moss associations on ridges and graminaceous-forb hollows; ЗРЛ - graminaceous-forb meadows in river valleys and in deepenings on a plakor; МЛТ - moss-lichen tundras with a scattering of large stones on a plakor; ИДМ - rubbly willow-dryas-sandwort tundra.

Таблица 4. Распределение гнезд куликов по биотопам мониторинговой площадки в 2002 г.
Table 4. Distribution of wader nests per habitats of the monitoring plot in 2002.

Вид Species	N	Типы биотопов / Types of habitats																			
		ИОД ($P_{ген}=0,62$)				ОПМ ($P_{ген}=0,18$)				ЗРЛ ($P_{ген}=0,15$)				МЛТ ($P_{ген}=0,05$)			ИДМ ($P_{ген}=0,01$)				
		M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	t	P	M	$P_{выб}$	T	P	M	$P_{выб}$	t	P
<i>C. alpina</i>	15	13	0.87	1.95	0.07	1	0.07	1.13	0.27	1	0.07	0.87	0.39	0	0.00	0.87	0.39	0	0.00	0.25	0.80
<i>C. ferruginea</i>	6	4	0.67	0.22	0.83	1	0.17	0.08	0.94	1	0.17	0.14	0.89	0	0.00	0.55	0.60	0	0.00	0.16	0.88
<i>C. minuta</i>	65	32	0.49	2.18	0.03	29	0.45	5.63	0.00002	4	0.06	1.93	0.05	0	0.00	1.81	0.07	0	0.00	0.52	0.60
<i>Pl. fulva</i>	17	11	0.65	0.20	0.84	2	0.12	0.66	0.52	2	0.12	0.32	0.75	2	0.12	1.34	0.20	0	0.00	0.27	0.79
<i>A. interpres</i>	3	1	0.33	1.04	0.41	2	0.67	2.20	0.16	0	0.00	0.71	0.55	0	0.00	0.38	0.73	0	0.00	0.11	0.92

Примечание: см. табл.4.

Notes: see Table 4.



Кулик-воробей, в отличие от чернозобика, сохранил свои биотопические предпочтения независимо от условий сезона: на участках ивково-осоково-дриадовой мохово-лишайниковой тундры доля гнезд в 2001-2002 гг, соответственно, 0.48 и 0.49 ($P=0.03$); в сырых грядово-мочажинных комплексах 0.36 и 0.45 ($P<0.001$); на луговинах 0.16 и 0.06 ($P=0.75$; $P=0.05$).

У краснозобика, камнешарки и бурокрылой ржанки не установлено достоверных отличий в выборе биотопа, хотя преимущественно они устраивали гнезда в биотопе ИОД.

Пищевые ресурсы куликов Forage reserves of waders

First days after their arrival waders had to feed on small thawed patches (Table 1) with low density of invertebrates (Table 5), because richer patches were covered with snow or melt-water. In 2002 on rare thawed patches of ridge-hollow complexes (with sedge-cottongrass-moss associations on ridges and gramineous-forb hollows) the density of *Oligochaeta* and *Enchytraeidae*, and larvae of *Tipula* and *Prionocera* was four times and for *Eisenia nordenskioldi* Eis. 1.5 times greater than on plots of willow-sedge-dryas moss-lichen tundra. Wet ridge-hollow complexes with sedge-cottongrass-moss associations were characterized by relatively stable forage reserves for waders throughout the season (Table 5).

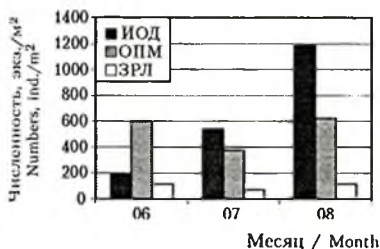


Рис. 4. Плотность беспозвоночных в основных биотопах мониторинговой площадки в 2002.

ИОД - ивково-осоково-дриадовые мохово-лишайниковые тундры на плакоре; ОПМ - сырые грядово-мочажинные комплексы с осоково-пушицево-моховыми ассоциациями на грядах и злаково-разнотравными мочажинами; ЗРЛ - злаково-разнотравные луговины по долинам рек и в западинах на плакоре.

Fig. 4 Density of invertebrates in main habitats of the monitoring plot in 2002.

ИОД - willow-sedge-dryas moss-lichen tundras on plakors; ОПМ - ridge-hollow complexes with sedge-cottongrass-moss associations on ridges and gramineous-forb hollows; ЗРЛ - gramineous-forb meadows in river valleys and in deepenings on a plakor.

В первые дни после прилета кулики вынуждены кормиться на свободных от снега небольших по площади (табл.1) участках ивково-осоково-дриадовой мохово-лишайниковой тундры (ИОД) с невысокой плотностью беспозвоночных (табл.5), поскольку более богатые кормом участки грядово-мочажинных комплексов с осоково-пушицево-моховыми ассоциациями на грядах и злаково-разнотравными мочажинами (ОПМ) покрыты снегом или талой водой. На редких проталинах грядово-мочажинных комплексов ОПМ плотность энхитрид (*Oligochaeta*, *Enchytraeidae*) и личинок двукрылых (*Tipula*, *Prionocera*) в 2002 г. была в 4 раза, а дождевого червя (*Eisenia nordenskioldi* Eis.) в 1.5 раза выше, чем на участках ИОД (рис. 4).

Вероятней всего, перечисленные виды беспозвоночных могли служить потенциальными кормовыми объектами для куликов не только в раннегнездовой период, но и в период насиживания.

Таблица 5. Биотопическое распределение плотности почвенных беспозвоночных в пределах исследуемой площадки (экз/м², средняя \pm SD), 2002 г.**Table 5.** Habitat distribution of density of soil invertebrates on the investigated plot (ind/m², mean \pm SD), 2002.

Виды Species	Июнь / June			Июль / July			Август / August		
	ИОД (n=3)	ОПМ (n=3)	ЗРЛ (n=3)	ИОД (n=3)	ОПМ (n=3)	ЗРЛ (n=3)	ИОД (n=3)	ОПМ (n=3)	ЗРЛ (n=3)
Enchytracidae	144 \pm 112	565 \pm 234	117 \pm 51	512 \pm 115	331 \pm 117	27 \pm 5	1141 \pm 285	560 \pm 200	16 \pm 9
Eisenia nordenskioldi	10.7	16.0	0	10.7	16.0 \pm 9.2	0	0	10.7	0
Личинки Diptera sp.	5.3	21.3	0	10.7 \pm 5.3	10.7 \pm 5.3	32.0 \pm 9.2	0	10.7 \pm 5.3	26.7 \pm 14.1
Личинки	0	0	0	0	0	0	26.7	0	26.7 \pm 14.1
Chironomidae									
Личинки	14.1	0	0	5.3	16.0 \pm 9.2	0	16.0 \pm 9.2	42.7 \pm 34.9	0
Tipula carinifrons									
Личинки Prionocera	0	0	0	0	0	10.7 \pm 5.3	0	0	48.0 \pm 16.0
Общая численность Total numbers	187 \pm 110	603 \pm 252	117 \pm 51	539 \pm 135	373 \pm 117	69 \pm 5	1184 \pm 296	624 \pm 168	117 \pm 46

Примечание: ИОД - ивково-осоково-дриадовые мохово-лишайниковые тундры на плакоре; ОПМ - сырые грядово-мочажинные комплексы с осоково-пушицево-моховыми ассоциациями на грядах и злаково-разнотравными мочажинами; ЗРЛ - злаково-разнотравные луговины по долинам рек и в западинах на плакоре; "n" - количество проб; "0" - не обнаружено в пробах.

Notes: ИОД - willow-sedge-dryas moss-lichen tundras on a plakor; ОПМ - wet ridge-hollow complexes with sedge-cottongrass-moss associations on ridges and graminaceous-forb hollows; ЗРЛ - graminaceous-forb meadows in river valleys and in deepenings on a plakor; "n" - number of samples; "0" - not discovered in samples.

Самыми многочисленными в почвенных пробах во всех биотопах, кроме щепнистой тундры, были энхитреиды длиной от 10 до 15 мм, наибольшие значения плотности которых в июне отмечены в сырых ОПМ (табл. 5). Обилие энхитреид сохранялось на сравнительно высоком уровне.

Среди других кормовых объектов максимальными значениями плотности отличались личинки размером от 15 до 25 мм в августе на влажных участках злаково-разнотравных луговин (ЗРЛ); личинки длиной от 10 до 20 мм в августе в сырых ОПМ; дождевой червь Норденшельда длиной от 40 до 70 мм в июле в сырых ОПМ (табл.5).

Сырые ОПМ отличались относительно стабильными запасами пищевых ресурсов для куликов на протяжении сезона.

Распределение гнезд куликов относительно кормности биотопов *Distribution of wader nests according to food capacity of habitats*

In June only Little Stint and Turnstone demonstrated the relationship between density of potential foraging items and density of nests (fig. 5), though it was not statistically proved because of the small data set. Food

abundance in a breeding habitat did not influence on distribution of Dunlin, Pacific Golden Plover and Curlew Sandpiper.

Установлена зависимость между плотностью потенциальных кормовых объектов и плотностью гнезд в июне для кулика-воробья и камнешарки (рис. 5). Однако, из-за небольшого объема данных для камнешарки эта зависимость статистически недостоверна.

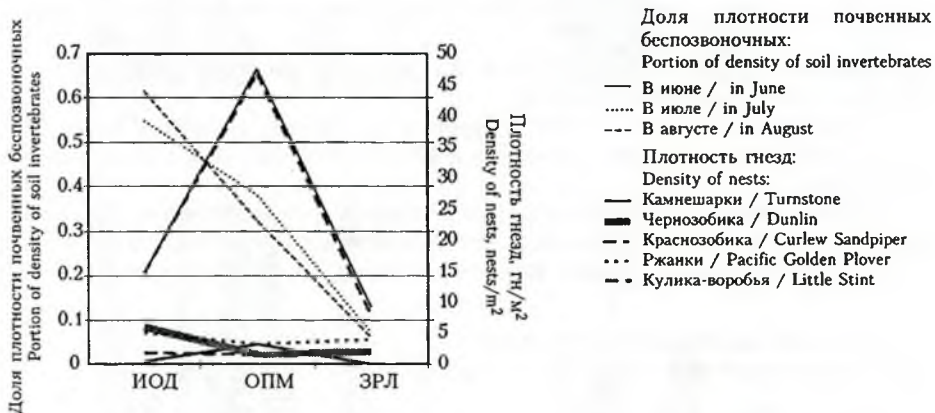


Рис. 5. Плотность почвенных беспозвоночных и гнезд куликов (2002 г.). (Условные обозначения см. на рис. 4).

Fig. 5. Density of soil invertebrates and nests of waders (2002). (See legend explanation in fig. 4).

Плотность гнезд кулика-воробья оказалась выше в тех биотопах, где была выше плотность энхитреид, причем ход линий относительной плотности беспозвоночных в июне и плотности гнезд кулика-воробья практически одинаков (коэффициент корреляции 0.88).

На размещение чернозобика, ржанки и краснозобика обилие корма в гнездовом биотопе не влияло.

Особенности размещения гнезд куликов в пределах биотопов Distribution of wader nests in habitats

Dunlin. In 2002 did not show any selectivity to choose a nesting place within a habitat (fig.6). In 2001 the data set were not enough because of low breeding density.

Little Stint. In 2001-2002 there was a tendency to locate nesting places near habitat borders (fig.6)



Pacific Golden Plover. In 2001 chose places for nests without reference to a habitat border, but in 2002 birds nested along the border of willow-sedge-dryas tundra (fig.6).

Curlew Sandpiper. In 2001 Curlew Sandpiper chiefly nested at a habitat border (fig.6). In 2002 there were not enough data because of low numbers of breeding birds.

Чернозобик. В 2002г. отсутствовали предпочтения в выборе места для гнезда внутри биотопа (рис.6). В 2001 г. из-за низкой плотности гнездования данных было недостаточно.

Кулик-воробей. В 2001-2002гг отмечена тенденция размещения участков обитания у границ биотопов (рис. 6).

Бурокрылая ржанка. В 2001г. бурокрылые ржанки выбирали место для гнезда независимо от границы биотопа, а в 2002 г. они гнездились вдоль границы ИОД (рис.6).

Краснозобик. В 2001г. краснозобик гнезвился преимущественно у границы биотопа (рис. 6). Низкая численность гнездящихся птиц этого вида в 2002 г. не позволила оценить свойственные этому году особенности размещения гнезд.

Распределение гнезд куликов относительно вездеходного следа *Distribution of wader nests regarding to a track of the cross-country vehicle*

Little Stint. Nested both at borders of willow-sedge-dryas tundra and along tracks of a cross-country vehicle, though preferred the border of other habitat than the track (P=0.013).

Curlew Sandpiper. Almost equally nested at a border of the dominant habitat and along tracks of the cross-country vehicle (fig.7).

На участках тундры, нарушенных вездеходными следами, усиливается протаивание почвы, что приводит к заболачиванию и развитию на них луговой растительности. Эти участки активно используются куликом-воробьем и краснозобиком как место кормежки и гнездования.

Особенности размещения гнезд относительно вездеходного следа отмечены только у двух видов куликов.

Кулик-воробей. Поскольку вездеходные следы проходили, в основном, по возвышенным участкам мохово-лишайниковой тундры, размещение гнезд кулика-воробья относительно следа было проанализировано только в ИОД. Птицы гнездились как у границ ИОД, так и вдоль вездеходных следов, однако предпочитали устраивать гнезда вблизи границы с каким-либо другим биотопом чаще, чем вблизи вездеходного следа (P=0.013).

Краснозобик. Птицы примерно с одной и той же частотой устраивали гнезда у границы доминирующего биотопа и у вездеходного следа (рис. 7).

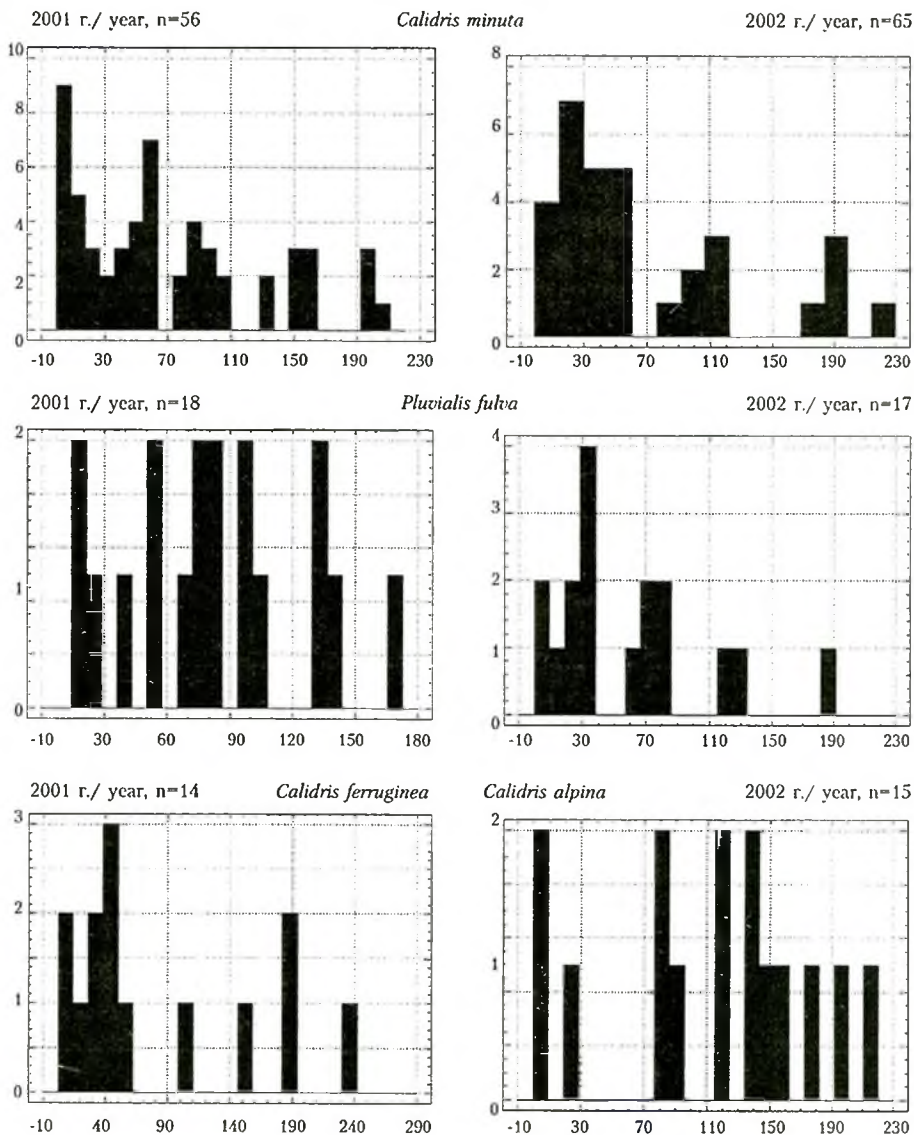


Рис. 6. Размещение гнезд тундровых куликов относительно границ биотопов в 2001-2002 гг. По оси абсцисс - расстояние от границы биотопа (м), по оси ординат - количество гнезд.

Fig. 6. Distribution of nests of tundra waders relative to borders of habitats in 2001-2002. Distance from a border of the habitat (m) is shown along the abscissa axis, quantity of nests is shown along the ordinata axis.

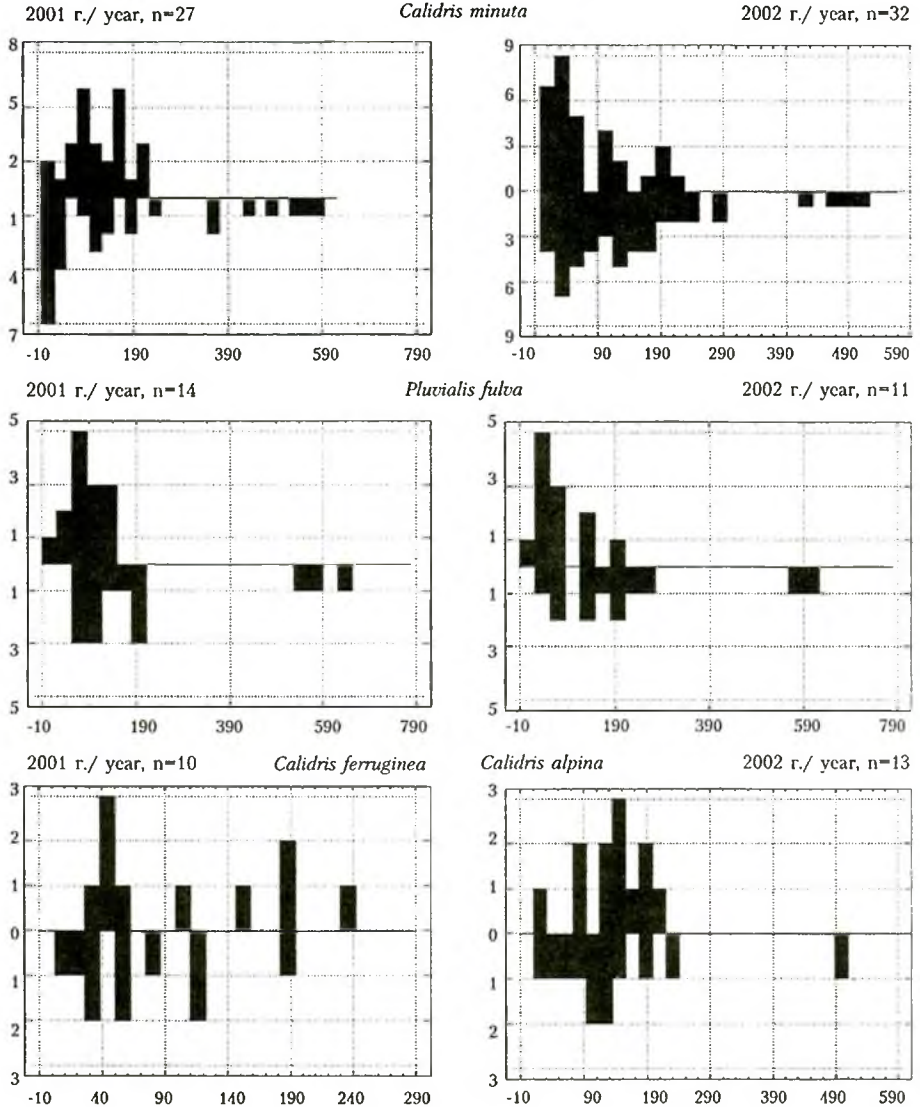


Рис. 7. Размещение гнезд куликов относительно границы ивово-осоково-дриадовой мохово-лишайниковой тундры на плакоре (верхняя гистограмма) и границы вездеходного следа (нижняя гистограмма) в 2001-2002 гг. По оси абсцисс - расстояние (м) (верхняя гистограмма - от границ биотопа; нижняя гистограмма - от границ вездеходного следа); по оси ординат - количество гнезд.

Fig. 7. Distribution of wader nests in relation to a border of the willow-sedge-dryas moss-lichen tundra on a plakor (top histogram) and border of a cross-country vehicle track (bottom histogram) in 2001-2002. The distance (m) is shown along the abscissa axis (top histogram - from a border of the habitat; bottom histogram - from a border of a cross-country vehicle track), quantity of nests is shown along the ordinata axis.



Обсуждение Discussion

Основные отличия биотопов в начале гнездования связаны с сезонным уровнем увлажненности. Первостепенное значение для куликов в июне играет биотоп ИОД из-за раннего освобождения от снега и хорошей прогреваемости (табл.1). Это позволяет куликам использовать его для кормежки и для формирования гнездовых территорий. Участки луговин на плакоре и в долинах рек освобождаются от снега во второй половине июня и до начала июля остаются влажными, их кулики заселяют преимущественно по границе биотопа.

Влияние размеров территории, пригодной для гнездования, на распределение куликов

Influence of the territory available for breeding on wader distribution

A group distribution of Little Stint along a border of the dominant habitat - willow-sedge-dryas moss-lichen tundra on a plakor - is determined by higher density of foraging items (in particular soil invertebrates) in neighbouring areas such as ridge-hollow complexes with sedge-cottongrass-moss associations on ridges and gramineous-forb hollows..

О расселении куликов на местах размножения вдоль границы больших территорий, свободных от снега, было известно из исследований зарубежных орнитологов (Summers, Underhill, 1996), но значимость этого фактора для разных видов была невыясненной. Мы хотели уточнить, у каких видов куликов проявляются анализируемые тенденции и чем они вызваны.

По нашим данным для чернозобика и бурокрылой ржанки, прилетающих первыми в тундру и занимающих относительно крупные территории на первых проталинах мохово-лишайниковой тундры на плакоре немаловажное значение играла площадь территории, свободная от снега и удобная для устройства гнезда. О чем свидетельствовали синхронные изменения плотности гнездования этих видов в зависимости от сроков снеготаяния и условий увлажнения года.

Гнездовое размещение кулика-воробья и краснозобика определялось обилием и доступностью корма, поскольку независимо от условий сезона они избирали один и тот же биотоп или его ближайшие границы.

Однако лимитирующим фактором в выборе места для гнезда у всех исследуемых видов куликов служит по нашему мнению доступность пищи, связанная со степенью увлажненности местообитания.

Влияние обилия корма на распределение куликов

Influence of forage abundance on wader distribution

The highest food capacity of wet ridge-hollow complexes was apparently caused Little Stints breeding at borders of these areas.

По поводу возможной сопряженности плотности гнездования насекомоядных птиц с численностью беспозвоночных в Субарктике не раз высказывались сомнения (Данилов, 1966; Рябицев, 1975; Seastedt, Maclean, 1979, цит. по: Рябицев, 1993). Объяснялось это тем, что гнездовые поселения птиц и их плотность формируются весной зачастую до того, как растает снег и еще невозможно оценить или прогнозировать кормность местообитаний.

Однако, Р.Холмс (Holmes, 1970), изучая чернозобиков и запасы их главного корма - типулид и хирономид - в субарктических и арктических тундрах Аляски, утверждает, что высокая плотность гнездования чернозобиков в Субарктике связана с плотностью кормовых объектов.

В.К.Рябицев (1993) же считает, что зависимость плотности гнездования от обилия корма для чернозобиков и куликов-воробьев, питающихся типулидами, весьма сомнительна, поскольку плотность первого остается стабильной, а у второго "скачет" в зависимости от характера весны. Плотность кулика-воробья в районе исследования, в отличие от Ямала, независимо от разных погодных условий весен 2001-2002 гг. оставалась более или менее стабильной и отличалась групповым характером распределения.

У таких видов, как чернозобик и бурокрылая ржанка, предполагаемой зависимости нами не обнаружено, что могло быть действительно связано с более ранними сроками прилета и формирования гнездовых территорий.

Кроме того, слабая зависимость распределения куликов от обилия пищи обычно расценивается как следствие избытка кормовых ресурсов (Recher, 1966; Duffy et al., 1981, 1984; Gonzalez, 1996). Таким образом, отсутствие связи между плотностью гнезд и плотностью пищевых объектов у чернозобика, краснозобика, ржанки в нашем случае можно рассматривать как указание на то, что птицы в исследуемых гнездовых биотопах обеспечены кормом.

Наиболее кормными в районе исследования были сырые ОПМ, что, по-видимому, и обусловило выбор куликами-воробьями мест обитания у границы с этими участками.

Наши исследования по кулику-воробью в некоторой степени согласуются с предположением Р.В.Саммерса и Л.Г.Андерхилла о том, что выбор куликами мест для устройства гнезда вдоль периметра свободных от снега участков определялся лучшей обеспеченностью и доступностью пищи на этих участках (Summers, Underhill, 1996). Большие проталины в начале июня всегда образуются на участках мохово-лишайниковой тундры на плакоре (табл.1), и кулики-воробьи, действительно, размещались вдоль границы этих участков. Однако, наши взгляды разошлись по поводу кормовых объектов, определяющих размещение куликов. Р.В.Саммерс и Л.Г.Андерхилл предполагали (специально они не изучали кормовую базу куликов), что размещение птиц обусловлено более высокой питательностью и доступностью сдуваемых на близлежащий снег насекомых (в частности *Collembola*). Мы же считаем, что при быстро меняющейся ситуации с таянием снега для этого вида кулика важное значение в выборе участка обитания имеют почвенные корма, а именно, олигохеты и личинки двукрылых, добыча которых в приграничных со снегом участках более успешна.

Влияние границы биотопа на распределение куликов
Influence of a habitat border on wader distribution

Taking into account the tendencies, we registered in distribution of nests of Little Stint and Curlew Sandpiper along the border of willow-sedge-dryas tundra and our data on forage reserves (Kirikova, 2002), we came to a conclusion that 1) food capacity is a critical point in distribution of Little Stint, and also suggest that 2) distribution of nests of Curlew Sandpiper along the borders between willow-sedge-dryas tundra and wet ridge-hollow complexes and meadows may be explained by availability of forage reserves and specific features of feeding behaviour.

Выявленные нами тенденции в размещении гнезд кулика-воробья и краснозобика вдоль границы ИОД и наши данные по кормовым ресурсам участков обитания этих видов (Кирикова, 2002) позволяют: 1) сделать заключение о решающей роли фактора кормности в характере распределения кулика-воробья; 2) предположить, что причиной размещения гнезд краснозобика вдоль границы ИОД с сырыми ОПМ и луговинами могли служить фактор доступности пищевых ресурсов и видовые особенности кормового поведения. Во влажных биотопах краснозобику проще добывать пищу более тонким клювом, чем, например, чернозобику. Возможно, многолетние колебания численности краснозобика в арктических тундрах действительно связаны с циклами развития тинулид (Ланцов, Чернов, 1987), но прямой зависимости между распределением кормовых объектов в биотопах, в том числе и тинулид, и плотностью гнезд краснозобика в биотопах в течение одного гнездового сезона нами обнаружено не было.

По-видимому, территориальное распределение этих видов куликов обусловлено еще и особенностями их гнездовой жизни. Краснозобик и кулик-воробей, которые в отличие от чернозобика с ржанкой, насиживают кладку в одиночку, занимают небольшие по площади места обитания (кулик-воробей - 1.43 ± 0.39 га, $n=3$; краснозобик - 1.83 ± 0.33 га, $n=3$) в приграничных участках мохово-лишайниковой тундры на плакоре. Это обеспечивает им в период насиживания минимальные затраты времени на поиски пищи на соседних более кормных участках и разнообразие кормовых объектов. Ведь в период инкубации одиночно насиживающие птицы тратят на кормежку относительно меньше времени, чем в другие периоды (Гаврилов, 1993). Наши данные по размещению гнезд кулика-воробья и краснозобика на участках, граничащих с ОПМ (самыми продуктивными участками в тундре), на поиск корма в которых ориентированы обычно выводки этих видов, не противоречат мнению некоторых исследователей (Кондратьев, 1982; Хлебосолов, 1986) о том, что выбор территории зависит от количества и характера распределения птенцового корма.

Анализ распределения гнезд чернозобика и ржанки относительно условной границы ИОД показал, что в отличие от ржанки размещение гнезд чернозобика не связано с положением границы.

По нашему мнению, сырые луговины вездеходных следов создают на плакоре для кулика-воробья и краснозобика удобный микрорельеф для устройства гнезда и дополнительные места кормежки, особенно в засушливые летние сезоны, предоставляя возможность гнездования и в центральных зонах ИОД.

Заключение Conclusion

Our research detected relationships among forage abundance, breeding density and area of snow-free habitats, though these relationships vary for different species.

We suppose that territorial distribution of waders is connected with a system of their nuptial relations. Breeding distribution for monogamous species (Dunlin, Pacific Golden Plover), inhabiting low-productive tundra, is determined by the area available for breeding and for gathering of forage, when for the species where only one bird carries out incubation (Little Stint, Curlew sandpiper) the reason is abundance and availability of foraging items in the closest habitats.

Наши исследования в прибрежной арктической тундре северо-западного Таймыра выявили отчетливые связи между плотностью гнездящихся птиц, обилием корма и площадью свободных от снега биотопов, хотя эти связи различаются у разных видов.

На наш взгляд, территориальное распределение куликов связано с системой брачных отношений. Гнездовое размещение у моногамных видов (чернозобика, бурокрылой ржанки), населяющих малопродуктивные тундры, определяется площадью, пригодной для гнездования и сбора корма, а у одиночно насиживающих птиц (кулика-воробья, краснозобика) - обилием и доступностью кормовых объектов в ближайших биотопах.

Благодарности Acknowledgements

Field studies were carried out owing to a grant of the Netherlands' Ministry of Agriculture, Nature Management and Fisheries, and due to opportunity to participate in International Arctic expedition given by the Institute of Ecological and Evolutionary Problems named after A.N. Severtsov. The authors are grateful to authorities of the reserve "Bol'shoy Arcticheskiy" and to foreign colleagues Langevoord O., Peters L. (WIWO), Leeuw J. de (Holland), Calf K. (Capetown University, South African Republic) for their help in mapping of breeding territories. We sincerely thankful to Tomkovich P.S. and Chernichko I.I. for their valuable comments and detailed analytical proof-reading of the paper. The authors also appreciate the help of Bublichenko A.G. and Osipov D.V.

Полевые исследования были выполнены благодаря финансовой поддержке департамента природного менеджмента и рыболовства Министерства сельского хозяйства, природопользования и рыбного промысла Королевства Нидерландов и благодаря предоставленной Институтом проблем экологии и эволюции им.А.Н.Северцова РАН возможности участвовать в Международной Арктической



экспедиции. Авторы выражают благодарность руководству заповедника "Большой Арктический", а также зарубежным коллегам за помощь в работе по картированию гнездовых территорий: Лангвеорду О., Петерсу Л. из Международной рабочей группы по изучению водоплавающих птиц и водно-болотных угодий (WIWO), Й. де Лейову (Голландия), Калф К. из Кейптаунского университета (ЮАР). Искренне благодарим Томковича П.С. и Черничко И.И. за ценные замечания. Авторы также очень признательны Бубличенко А.Г. и Осипову Д.В. за помощь в работе над статьей.

Литература

- Александрова В.Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. - Л.: Наука, 1977. - 188 с.
- Александрова В.Д. Растительность полярных пустынь СССР. - Л.: Наука, 1983. - С. 185.
- Андреева Т.Р. Основные особенности пищевых связей куликов в бассейне р.Щучьей // Кулики в СССР: Распространение, биология и охрана: Мат. Третьего совещания "Распространение, биология и охрана куликов" (Москва, 29-30 октября 1987 г.). - М.: Наука, 1988. - С. 13-18.
- Бируля А.А. Очерки из жизни птиц полярного побережья Сибири // Записки АН. - 1907. - Сер. 8. - Вып.18. - №2. - 157 с.
- Гаврилов В.В. Пространственная структура популяций и зависимость размеров индивидуальных участков от массы тела и кормности местообитаний у куликов северо-востока Якутии // Орнитология. - 1988. - Вып. 23. - С. 52-61.
- Гаврилов В.В. Биология и энергетика размножения куликов на северо-востоке Якутии // Автореферат дис. ...канд.биол.наук. - М.: 1993. - 24с.
- Гаврилов В.В. Зависимость видового разнообразия куликов от относительной площади местообитаний на весеннем пролете в Нижнеколымском районе Якутии // Орнитология. - 1996. - Вып. 27.- С. 284-287.
- Данилов Н.Н. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике // Птицы. - Свердловск. - 1966. - Т.2. - 148 с.
- Кишицкий А.А. Биология и поведение кулика-дутьша в восточносибирских тундрах // Бюл. МОИП. Серия биол. - 1974. - Т.79. - №1. - С.73-88.
- Кишицкий А.А. Трофические взаимоотношения птиц и некоторых беспозвоночных в тундровых экосистемах // Журнал общей биологии. - 1978. - Т.39. - № 2. - С. 213-226.
- Кирикова Т.А. Кормовое поведение кулика-воробья и краснозобика в гнездовой период в тундре северо-западного Таймыра // Бранта: Сборник науч. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. - 2002. - Вып. №5. - С.25-38.
- Кондратьев А.Я. Биология куликов в тундрах Северо-Востока Азии. - М.: Наука, 1982. - 192 с.
- Кокорев Я.И. Факторы пространственной организации населения воробьиных и куликов в типичных тундрах Таймыра // Птицы в сообществах тундровой зоны: Сборник науч. тр. / Под ред. Ю.И. Чернова - Москва: Наука, 1989. - С.152-187.
- Климатологический справочник СССР. Вып. 21. Красноярский край и Тувинская АССР. Части 2-3, 1969. - Красноярск. Кр-яр. упр. ГМС, 1973. - 235 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. - М.: Высшая школа, 1973. - 344 с.
- Ланцов В.И., Чернов Ю.И. Типулоидные двукрылые в тундровой зоне. - М.: Наука, 1987. - 175 с.
- Мельников Ю.И. Окраска пуховых птенцов и микробиотопическое распределение куликов в гнездовой период // Кулики в СССР: Распространение, биология и охрана: Мат.



- Третьего совещания "Распространение, биология и охрана куликов" (Москва, 29-30 октября 1987 г.) - М.: 1988. - С. 93-97.
- Папов Е.Н. Поведение животных и эволюционная структура популяций. - М.: Наука, 1983. - 406 с.
- Рябицев В.К. Факторы, определяющие плотность гнездования и численность птиц на Южном Ямале. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Свердловск. - 1975. - 32 с.
- Рябицев В.К. Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука. Урал.отделение, 1993. - 296 с.
- Свиридова Т.В. Использование пространства сибирскими бурокрылыми ржанками *Pluvialis fulva* в местах размножения на полуострове Таймыр //Русский орнитологический журнал. - 2000. - Экспресс-выпуск. - № 95. - С.12-26.
- Стишов М.С., Чернов Ю.И., Вронский Н.В. Фауна и население птиц подзоны арктических тундр // Птицы в сообществах тундровой зоны: Сборник науч. тр. /Под ред. Ю.И. Чернова - Москва: Наука, 1989. - С.5-39.
- Томкович П.С. О территориальном поведении и формировании брачных пар у куликов-воробьев на пролете // Новое в изучении биологии и распространении куликов. - М., 1980. - С. 170-172.
- Томкович П.С. Социально-пространственная организация песочников в репродуктивный период // Системные принципы и экологические подходы в изучении популяций. - Пушино, 1984. - С. 197-205.
- Томкович П.С. Брачные отношения и роль партнеров в заботе о потомстве у краснотопки на Таймыре // Изучение и охрана птиц в экосистемах Севера. - Владивосток, 1988. - С. 180-184.
- Томкович П.С. Территориальный консерватизм и пространственная структура популяций берингийского песочника *Calidris ptilocnemis* и чернозобика *Calidris alpina* на Чукотке // Русский Орнитологический журнал. - 1994. - 3 (1). - С. 13-30.
- Чернов Ю.И. Трофические связи птиц с насекомыми в тундровой зоне // Орнитология. - 1967. - Вып. 8. - С. 133-149.
- Чернов Ю.И. Принципы и методы биогеоценотического изучения беспозвоночных тундровой зоны // Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. - Л.: Наука, 1972. - С. 96-113.
- Флинт В.Е., Томкович П.С. Сравнительно-экологический очерк кулика-дутьша и острохвостого песочника // Птицы и пресмыкающиеся. - М., 1978. - С. 73-118.
- Харитонов С.П. Регуляция плотности гнездования в колонии озерной чайки // Биологические науки. - 1982. - № 10. - С.28-34.
- Хлебосолов Е.И. Пищевые ресурсы тундровых куликов и особенности их поведения в репродуктивный период // Зоологический журнал. - 1986. - Т.65. - Вып.7. - С. 1032-1039.
- Burger J. Shorebirds as marine animals // Shorebirds: Breeding behavior and population / Eds J.Burger, B.L.Olla. - N.Y.; L., 1984. - P.17-81.
- Cramp S., Simmons K.E.L. The Birds of the Western Palearctic. - Vol.3. Waders to gulls. - Oxford: Oxford University Press, 1983. - P.303-310.
- Clark, P.J., Evans, F.C. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. // Ecology. - 1954. - V.35. - № 4. - P.445-453
- Duffy D.C., Atkins N., Schneider D.C. Do shorebirds compete on their wintering grounds? // Auk. - 1981. - V.98. - P.215-229.
- Duffy D.C., Schneider D.C., Atkins N. Paracas Rejoined - Do Shorebirds Compete in the Tropics? // Auk. - 1984. - V.101. - №1. - P.199-201.
- Gonzalez P.M. Habitat partitioning and the distribution and seasonal abundances of migratory plovers and sandpipers in Los Alamos, Rio Negro, Argentina // International Wader Studies. - 1996. - V.8. - P.93-102.
- Holmes R.T. Differences in population density, territoriality and food supply of dunlin on Arctic



- and Subarctic tundra // *Anim. Pop. Relat. Food Resour.* - Oxford; Edinburgh, 1970. - P.303-317.
- Holmes R.T., Pitelka F.A. Food overlap among coexisting sandpipers on Northern Alaskan tundra // *Systematic Zool.* -1968. - №17. - P.305-318.
- Kharitonov S.P. & D.Siegel-Causey. Colony formation in seabirds // *Current Ornithology.* - 1988. - №5. - P.223-272.
- Nice M. The role of territory in bird life // *Amer. Midl. Nat.* - 1941. - №26. - P.441-487.
- Pitelka F.A., Holmes R.T, MacLean Jr. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers // *Amer.Zool.* - 1974. - V.14. - №1. - P.185-204.
- Recher H.F. Some aspects of the ecology of migrant shorebirds // *Ecology.* - 1966. -V. 47. - P.393-407.
- Scastedt T.R., MacLean S.F. Territory size and composition in relation to resource abundance in Lapland longspurs breeding in Arctic Alaska // *Auk.* - 1979. - V.96. - №1. - P. 131-142.
- Summers R.W. & L.G.Underhill. The dispersion of Arctic breeding birds according to snow-free patch dimensions during the spring thaw in the north-eastern Taimyr Peninsula, Russia. - *Polar Biol.* - 1996. - №16. - P.331-333.
- Schekkerman H, Berezin M., Bublichenko A., K. Calf, Kharitonov S.P., Kirikova T., J. de Leeuw, Pereladova T., Tulp I., Varlygina T. Arctic breeding condition: Medusa Bay, Taimyr Peninsula, Russia (73°21'N 80°32' E) // *Arctic birds: Newsletter of International Breeding Conditions Survey.* - 2003. - №.5. - P. 8-9.
- Tulp I., Schekkerman H., Chylarecki P., Tomkovich P., Soloviev M., Bruinzeel L., van Dijk, K., Hilden O., Hotker H., Kania W., van Roomen, M.W.J., Sikora A. & R.Summers. Body mass patterns of Little Stints at different latitudes during incubation and chick-rearing // *Ibis.* - 2002. - №144. - P.122-134.
- Tulp I., Berezin M., Bublichenko A., Kharitonov S.P., Kirikova T., Langevoord O., Peters L., Schekkerman H. Arctic breeding condition: Medusa Bay, Taimyr Peninsula, Russia (73°21'N80°32'E) // *Arctic birds: Newsletter of International Breeding Conditions Survey.* - 2002. - № 4. - P. 9-10.