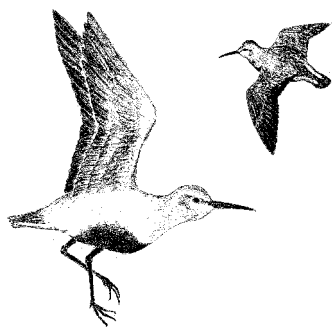


Условия гнездования и численность птиц на юго-восточном Таймыре в 1994-1996 гг.

Итоговой отчет по проекту мониторинга куликов на Таймыре.

М.Ю.Соловьев¹, В.В.Головнюк², М.Н.Дементьев¹, Т.А.Пронин¹,
Т.В.Свиридова³



¹ Кафедра зоологии позвоночных и общей экологии
биологического факультета МГУ, 119899, Москва,
Российская Федерация

² Кафедра биогеографии географического факультета
МГУ, 119899, Москва, Российская Федерация

³ Союз охраны птиц России, комн. 110, д.6/5,
ул.Кибальчича, Москва, 129278, Российская
Федерация

Ноябрь 1996 г.

1. Введение.

Стратегия изучения перелетных водно-болотных птиц, согласно проекту международного договора по мигрирующим водно-болотным птицам Западной Палеарктики в рамках Боннской конвенции, предполагает исследование этих птиц везде вдоль их миграционных путей для контроля состояния популяций и определения их лимитирующих факторов. Важность научных исследований и мониторинга популяций мигрирующих водоплавающих была также недавно подчеркнута в Афро-Евразийском соглашении по водно-болотным птицам - техническом договоре в рамках Боннской конвенции. Важнейшие водно-болотные угодья Восточно-Атлантического пролетного пути включают (1) прибрежные участки Северного моря - Wattenmeer, служащие зимовкой и остановочным пунктом для мигрирующих птиц, и (2) крупнейший тундровый регион Евразии Таймыр, используемый куликами для гнездования. В конце 80-ых - начале 90-ых годов на Таймыре проводились интенсивные орнитологические исследования, в целом подтвердившие гипотезу Соммерса-Розелаара о зависимости успеха гнездования куликов и водоплавающих в первую очередь от интенсивного разорения гнезд песцами в годы низкой численности леммингов. Эти результаты (Underhill *et al.* 1993, Томкович, Соловьев, Сыроечковский *мл.* 1994), однако, в основном были получены в подзоне арктических тундр, представляющих лишь часть разнообразия таймырских куликов. Проект мониторинга куликов был начат благодаря совместным усилиям национального парка Schleswig-Holsteinisches Wattenmeer (Германия), Таймырского государственного заповедника, Арктической экспедиции РАН и Рабочей группы по куликам (СНГ) для восполнения этого пробела путем создания базы для долгосрочного мониторинга популяций тундровых куликов на юго-восточном Таймыре. Программа работ была ориентирована на выяснение зависимости межгодовых колебаний численности и репродуктивного успеха тундровых куликов и водоплавающих от условий гнездования.

В таком исследовании адекватный выбор методики учета птиц приобретает решающее для успеха значение. В разных секторах Арктики приобрели популярность различные методы учета тундровых птиц, что затрудняет сравнение получаемых результатов. В связи с этим были проведены учеты птиц при помощи разных методик с целью определения сравнительных недостатков и преимуществ каждой из них и выбора оптимальной с точки зрения качества получаемых результатов и трудозатрат.

Анализ условий гнездования предполагает сбор данных о влиянии разнообразных абиотических (погодные условия) и биотических (численность хищников, их потенциальной добычи и конкурентов) факторов на успех размножения птиц. Это влияние может быть оценено непосредственно через успех гнездования, однако, и некоторые не прямые воздействия (выбор местообитания, физическое состояние, степень гнездового консерватизма) также оценивались. Кольцевание и цветное мечение куликов стало таким образом необходимым элементом исследований.

2. Район и методы работ.

2.1. Характеристики района исследований.

Работу проводили с 11 июня по 5 августа 1994 г., с 11 июня по 21 августа 1995 г. и с 14 июня по 9 августа 1996 г. в окрестностях поселка Новорыбное на юго-восточном берегу р.Хатанга, на юго-восточном Таймыре ($72^{\circ}51' \text{ С}$, $106^{\circ}02' \text{ В}$). Район работ располагался в 4 км от р.Хатанга и в 500 м от правого берега ее притока, р.Блудная (Рис. 1), на границе между равнинной водораздельной тундрой с возвышенностями, не превышающими 40 м по высоте, и полностью заливаемой в паводок во второй половине июня поймой р.Блудная. Район работ принадлежит к переходной полосе между подзонами южной и типичной тундры (Чернов 1985), поскольку ерник *Betula exilis*, хотя и присутствует на водоразделе, редко имеет проективное покрытие более 50 %, не поддерживая таким образом предложенный Черновым и Матвеевой (1979) признак южной тундры. Растительность района работ была детально описана Александровой (1937), которая проводила исследования в 15 км к северо-востоку. Следующие типы тундр, выделенные Александровой (1937), были обнаружены в нашем районе на водораздельных склонах:

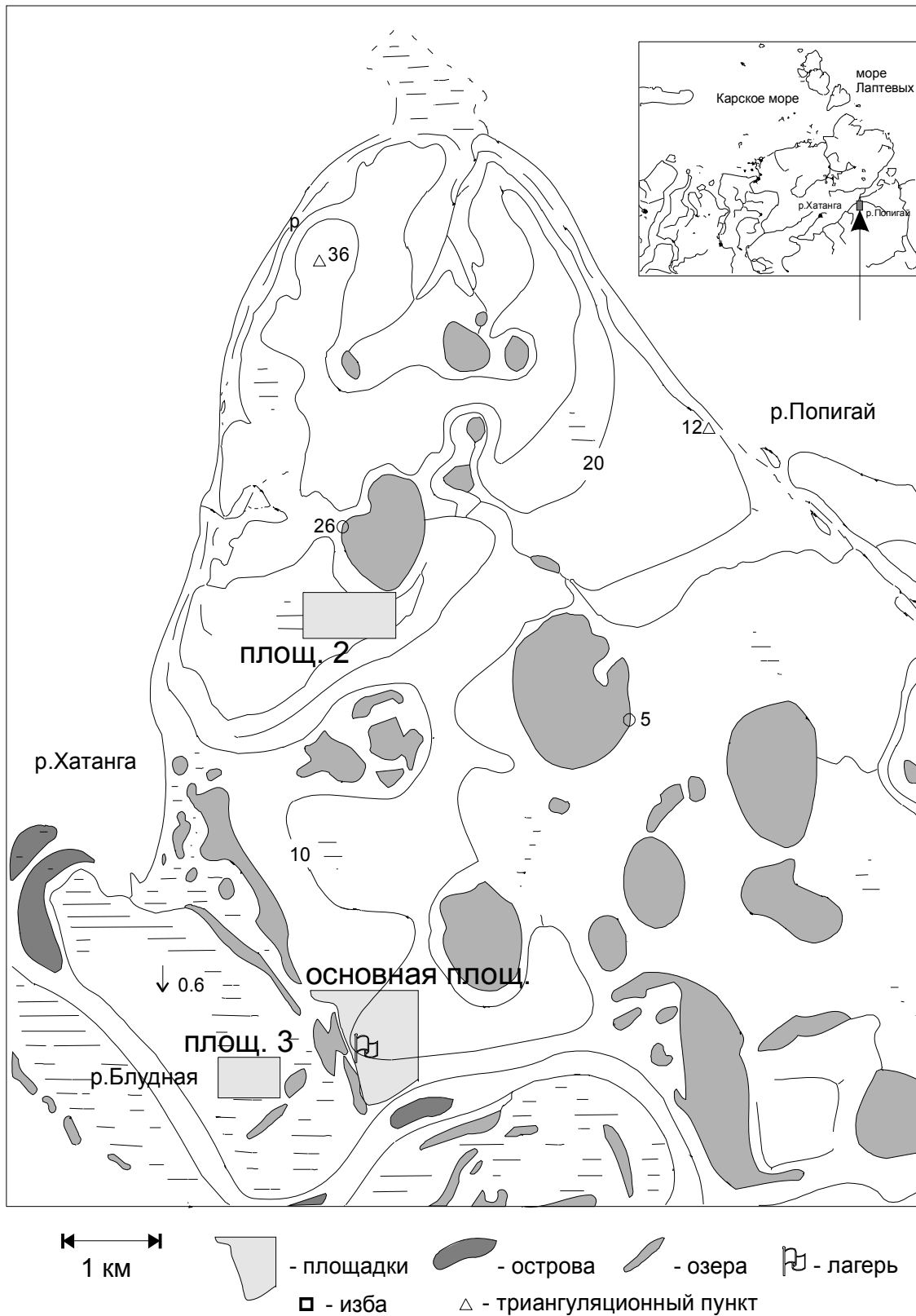


Рисунок 1. Топографическая карта района исследований.

Дриадовая тундра: занимала относительно небольшую площадь (7.2 % площадки), приуроченную к крутым грядам на границе поймы и водораздельного склона. Редкая

растительность этой наиболее сухой тундры была представлена в основном дриадой *Dryas punctata* и кассиопеей *Cassiope tetragone*, при незначительном развитии мохового и лишайникового покровов.

Пятнистые осоково-лишайниково-моховые тундры занимали вершины увалов и верхние части пологих склонов гряд и характеризовались низкой влажностью и незначительным снеговым покровом зимой. В растительности преобладали кассиопея, мхи и лишайник *Cetraria cucullata*, тогда как пушица *Eriophorum vaginatum* была редка. Микрорельеф представлен бугорками 1-2 м в диаметре, в центре которых часто присутствовали пятна голого грунта. На площадке отсутствовала.

Моховая пятнистая осоково-пушицевая тундра: растительный покров этого достаточно увлажненного типа, замещающего предыдущий в нижних частях склонов, в основном сформирован осокой *Carex rigida*, пушицей и мхами, на поверхности которых всегда присутствовал лишайник *Cetraria cucullata*, хотя и в меньшем количестве, чем в осоково-лишайниково-моховой тундре. Ерник встречался в понижениях между буграми, но имел низкую высоту и плотность. Пятна голого грунта встречались в этой тундре, но в нашем районе они занимали менее 15 % ее площади. Полигональная структура лучше была выражена в микрорельефе данного типа, чем в более выровненных дриадовой или пушицево-моховой тундрах. Занимала 27.3 % территории площадки в основном в ее наиболее южной части на границе с поймой р.Блудная.

Некоторые типы тундр развивались в условиях ограниченного дренажа, в пределе приводившего к формированию тундрового болота.

Пушицево-моховая тундра соответствовала наиболее увлажненным участкам вблизи русел ручьев. Типичным здесь было отсутствие голого грунта и лучшее развитие растительности, в основном высокой пушицы, ерника и кустарников ивы *Salix reptans*. Лишайники, напротив, становились редки. На площадке занимала около 5.9 % территории.

Пушицевая тундра развивалась местами вблизи водораздельных озер и имела микрорельеф, представленный кочками пушицы 15-20 см высотой. В отличие от предыдущего типа кустарники и кустарнички отсутствовали. На площадке не представлена.

Плоскобугристое болото занимало большую часть плоских водораздельных низин между грядами и представляло собой мозаику перемежающихся мочажин и плоских бугров высотой в среднем около 0.5 м и от нескольких метров до 20-30 м в диаметре. Равным образом мочажины и бугры могли сливаться в длинные полосы, тянущиеся вниз по склону и в итоге распадающиеся в моховую осоково-пушицевую тундру. Плоские русла мочажин имели густой покров осоки *Carex stans*, вместе с другими видами осоки и пушицы, тогда как моховые кочки, лишайники и кустарнички практически отсутствовали. Плоские бугры были покрыты толстым слоем мхов и довольно густым ярусом ерника *Betula exilis*. Переходная полоса от бугра к мочажине могла быть представлена пушицево-моховой или мохово-осоково-пушицевой тундрой. В связи с резкими физиономическими различиями мы выделяли мочажины и бугры плоскобугристого болота как отдельные местообитания при описании гнезд. Бугры и мочажины занимали 41.6 и 16.6 % общей территории площадки, соответственно.

Полигональные болота развивались в поймах, регулярно заливаемых весной. Внешне местообитание представляло собой мозаику полигонов размером 10-15 м, окруженных грядами 25-50 см высотой и до 5 м шириной. В растительности грядок доминировали осока *Carex stans*, ивы *Salix reptans* и дриада *Dryas punctata*, тогда как на залитых водой в течение большей части сезона полигонах присутствовали лишь редкая осока над тонким моховым ярусом. Поскольку площадка не спускалась в пойму Блудной, это местообитание занимало лишь 0.6 % ее площади поблизости от маленького ручья.

Берега ручьев и острова рек были покрыты **мохово-кустарниковой ассоциацией** с наиболее сомкнутым и высоким (до 50 см) в районе работ ярусом кустарников ивы *Salix reptans*. Рис. 2 показывает пространственное размещение биотопов разного типа на площадке.

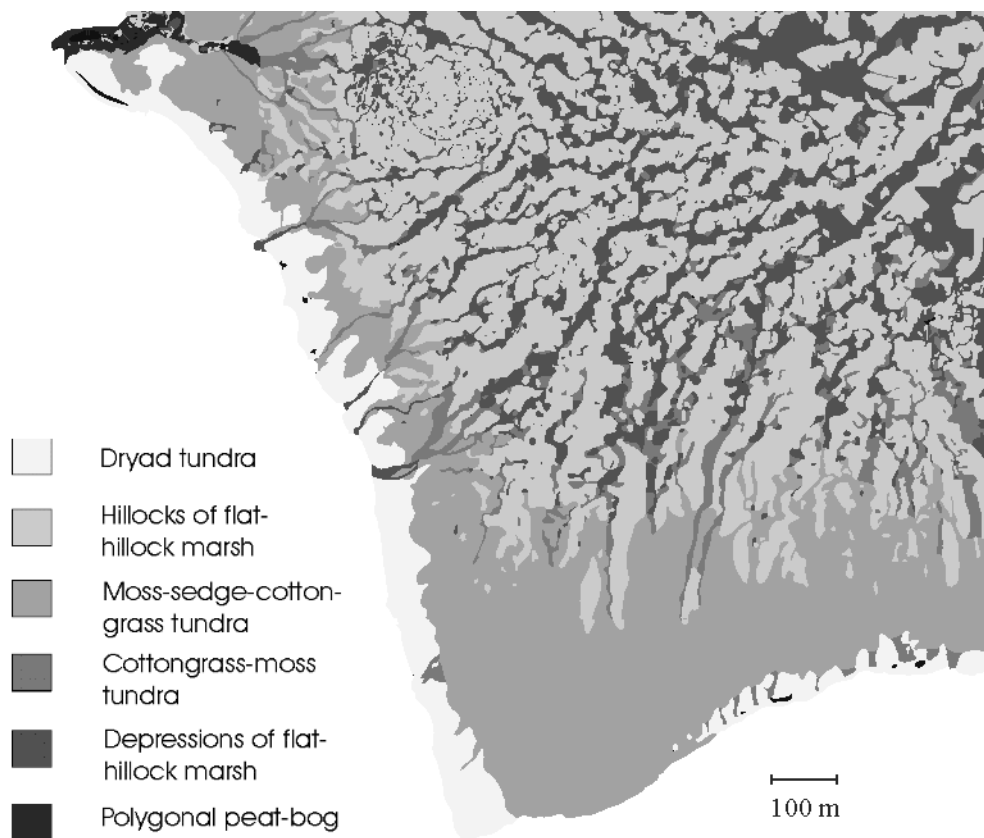


Рисунок 2. Размещение биотопов разного типа на площадке. Увеличение интенсивности серого цвета соответствует относительному росту увлажненности.

2.2. Методы исследования.

Площадка для учетов гнезд была размечена на площади 1.26 км² шестами высотой от 1 до 1.5 м, расположенными на расстоянии 100 м в линии с севера на восток и с востока на запад. Местообитания на площадке были закартированы в период с 18 июля по 5 августа 1995 г. с точностью до 2 м. В соответствии с межгодовыми различиями в сроках снеготаяния первые гнезда куликов были найдены на площадке 25 июня 1994 г., 14 июня 1995 г. и 28 июня 1996 г., после чего площадка в течение 10 дней ежедневно обследовалась 2-3 орнитологами, ищущих гнезда, прослеживая возвращающихся на них после спугивания птиц. Гнезда маркировали деревянными палочками 10-30 см длиной на расстоянии 3-5 м от гнезда. Положение каждого гнезда на площадке определяли по расстояниям до ближайшего шеста после разорения гнезда или вылупления с точностью до 1 м. Плотность размножавшихся ржанок дополнительно оценивали подсчетом территориальных пар на прилегающей к площадке территории 5.89 км².

Поиск гнезд с веревкой проводили в течение 5 дней с 11 по 15 июля в 1994 г., 5 дней с 27 июня по 3 июля в 1995 г. и 4 дней с 13 по 16 июля в 1996 г. Во все годы период учета соответствовал второй половине инкубации у куликов и концу инкубации-началу выкармливания птенцов у воробьиных. Метод включал протаскивание голубой синтетической веревки длиной 54 м и диаметром 6 мм с запада на восток и обратно вдоль размеченных линий площадки. 7 консервных банок объемом 250 мл с мелкими камешками внутри были прикреплены к веревке на равном расстоянии друг от друга.

Метод финских линейных трансект (Järvinen & Vidingen 1976) использовали для маршрутных учетов. Учеты проводили не в период между 4 и 9 часами утра, оптимальный для воробьиных птиц в лесной зоне, а не ранее 10 часов утра в соответствии с предложением Reed et al. (1983) избегать раннеутренних учетов при широкомасштабных обследованиях для уменьшения вариаций обнаруживаемости птиц. Поскольку уровень активности птиц изменялся в течение сезона обработка результатов учетов была проведена отдельно для предгнездового периода и периода начала инкубации. Временные рамки этих периодов в различные годы и длины пройденных маршрутов приведены в таблице 1.

Таблица 1. Учеты методом финских линейных трансектов в 1994-95 гг.

Характеристика	1994	1995
Средняя дата начала насиживания у куликов	1.07.94	22.06.95
Средняя дата начала насиживания у лапландских подорожников	29.06.94	24.06.95
Предгнездовой период	<1.07.94	<24.06.95
Период начала инкубации	>30.06.94, <10.07.94	>23.06.95, <4.07.95
Длина пройденных маршрутов в предгнездовой период, км	41.9	49.3
Длина пройденных маршрутов в период начала инкубации, км	71.1	33.6

В 1996 г. при проведении маршрутных учетов птиц не только относили к одному из поясов по методике финских трансект, но и определяли радиальное расстояние до птиц от учетчика с тем, чтобы впоследствии иметь возможность рассчитать плотность в соответствии с формулами преимущественно используемой российскими орнитологами методики Haune (1949) в модификации Равкина (Челинцев 1993). Оценки плотности и их стандартные ошибки оценок были получены с помощью

метода “складного ножа” (Magurran 1988), запрограммированного для учетных данных на языке PAL реляционной базы данных Paradox 3.5.

Куликов ловили для кольцевания и цветного мечения флажками из пластика DARVIK при помощи автоматических лучков (Приклонский 1960) на гнездах и при выводках. Мы пытались окольцевать всех насидивающих птиц на площадке и в окрестностях, т.к. отсутствие выводков куликов с маленькими птенцами и немечеными взрослыми *a posteriori* подтверждает отсутствие пропущенных при поисках гнезд. Результаты кольцевания обобщены в таблицах Приложении 3-1 и 3-2. Пойманных куликов взвешивали с точностью до 0.1 г (мелкие песочники) или до 0.5 г (прочие виды) при помощи пружинных весов фирмы Pesola. Данные по массе тела единичных самок, пойманных или добытых в период откладки яиц, не использовали в анализе. Для избежание излишнего стресса при переотлове птиц не взвешивали повторно в течение сезона.

У куликов также измеряли максимально выпрямленное крыло (Svensson 1984) линейкой с упором с точностью до 0.5 мм, длину клюва от конца до границы оперенья и длину цевки (± 0.1 мм). Определение пола у видов со слабым половым диморфизмом в поле производили путем осмотра гонад при вскрытии у добытых экземпляров, измерения ширины клоаки с точностью до 0.5 мм у пойманных птиц, а также анализа особенностей брачного и территориального поведения. Дискриминантный анализ линейных размеров позволил определить с вероятностью более 0.9 пол части пойманных куликов-воробьев. Все процедуры определения пола описаны в деталях в работе Soloviev & Tomkovich (1995).

Статистические тесты и графики были выполнены в пакетах Systat 5.0 и Sygraph 5.0 (Wilkinson 1990а,б). Точный тест Фишера использовали для анализа взаимодействий в таблицах сопряженности 2×2 , а критерий χ^2 ПEARсона применяли, если фактор имел более двух категорий. Иерархический логлинейный анализ (Аптон 1982) использовали для трехфакторной таблицы. Карта площадки была создана и проанализирована с использованием географической информационной системы IDRISI (Eastman 1992).

3. Условия размножения птиц.

3.1. Погода.

Следующие параметры были выбраны для характеристики погодных условий:

температура, сила ветра, его направление, облачность и осадки. Максимальную,

минимальную и текущую температуру

измеряли ежедневно в 9.00 в лагере на

высоте 15 см над землей в тени. Силу ветра

определяли как слабую, среднюю или

сильную, тогда как облачность описывали

категориями ясно и облачно, первая

включала при этом периодическое

появление солнца в течение дня. Процент

снегопокрытой поверхности определяли в 1996 году ежедневно для площадки

глазомерно с точностью до 5%, а каждые 5 дней измеряли глубину снега рядом с

колами, образующими равномерную сетку.

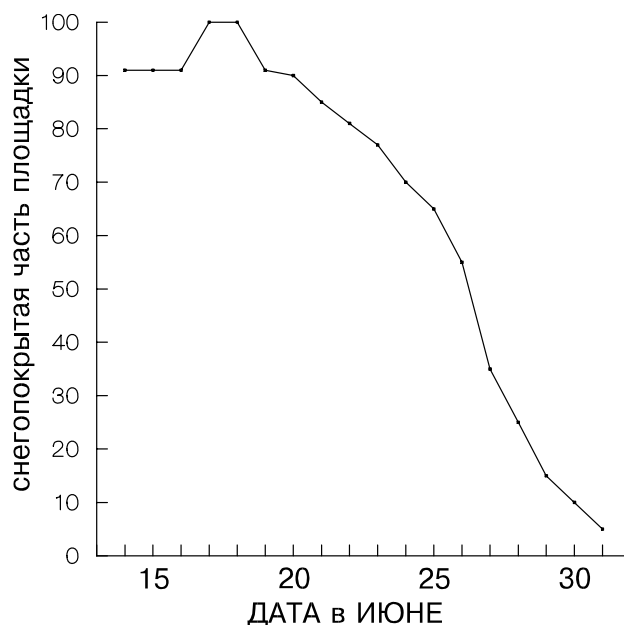


Рисунок 3. Динамика схода снежного покрова на площадке в 1996 г.

На момент прибытия 11 июня около 10 % тундры было свободно от снега в 1994 г., тогда как в 1995 г. этот показатель достиг по крайней мере 70 %, в соответствии с фенологически более ранним сезоном. В 1996 г. в день прибытия 14 июня более 90 % площадки было под снегом, что было сходно с ситуацией 1994 г. Сезоны 1994 и 1996 гг. оказались похожи и снегопадами, продолжавшимися с 13 по 18 июня в первом и с 17 по 18 июня в последнем годах и заставившими отлететь уже прибывших птиц с последующим возвращением только 19-20 июня. В 1996 г. тундра освободилась от снега после 11 дней постепенного таяния (Рис. 3).

Рисунок 4 дает сравнительную характеристику изменений температурного режима в течение каждого из трех сезонов. Сложный вид зависимости температуры от календарной даты предопределил выбор для сглаживания температурной кривой скользящего взвешенного среднего соседних значений при ширине окна равным половине наблюдений (Cleveland 1979, 1981). Равным образом максимальные и минимальные температуры были с очевидностью ниже в июне 1994 и 1996 гг., чем в

июне 1995 г., в соответствии с более поздней весной в первый и последний из трех сезонов исследований. Июнь в 1996 г. был лишь слегка холоднее, чем в 1994 г. Наиболее теплый период июля пришелся на начало месяца в 1994 г. и на его конец в 1995 и 1996 гг. Сравнивая сезоны в целом, можно констатировать, что совпадающий для всех трех лет период с 14 июня по 5 августа был теплее в 1995 г., чем в 1994 г. или 1996 г. ($P < 0.08$, для сравнений каждой из температур в попарных между сезонами тестах Мэнна-Уитни=MW).

Подъем воды в пойме к западу от учетной площадки (Рис. 1) начался 24 июня в 1994 г., 21 июня в 1995 г. и 27 июня в 1996 г. Трехдневная разница также сохранилась для дат максимального уровня воды для всех трех сезонов (27.6.94, 24.6.95, 30.6.96) и для дат практически полного обсыхания, после которого вода сохранилась только в постоянных озерах и болотах, для 1994 и 1995 гг. (1.7.94 и 28.6.95). В 1996 г. уровень паводка был выше, чем в предыдущие годы, что привело к не наблюдавшемуся ранее полному заливанню косы в устье р.Блудной и более позднему обсыханию поймы около 7-8 июля.

В период с 14 июня по 5 августа было 49 % дней с осадками в 1994 г., 28 % - в 1995 г. и 38 % - в 1996 г. Разница доли дней с осадками достоверна для 1994 и 1995 гг. ($P = 0.045$, по точному тесту Фишера=FT).

Сезоны не различались по облачности ($P = 0.409$, по критерию χ^2), что в среднем соответствовало 43 % дней сплошной облачности.

Умеренный ветер преобладал во все годы и наблюдался от 60 до 74 % дней в течение сезона. В 1996 г. сильный ветер был зарегистрирован лишь однажды, тогда как в 1994 и 1995 гг., его отмечали в течение 8 и 7 дней, соответственно, что представляет достоверную разницу с 1996 г. ($P = 0.06$, по критерию χ^2).

В целом сезон 1995 г. был более ранним и теплым, чем два другие. Что касается последних, то 1996 г. был чуть позже 1994 г., но менее ветренный, чем два предыдущих года. Сезон 1994 г. был также влажнее, чем сезон 1995 г.

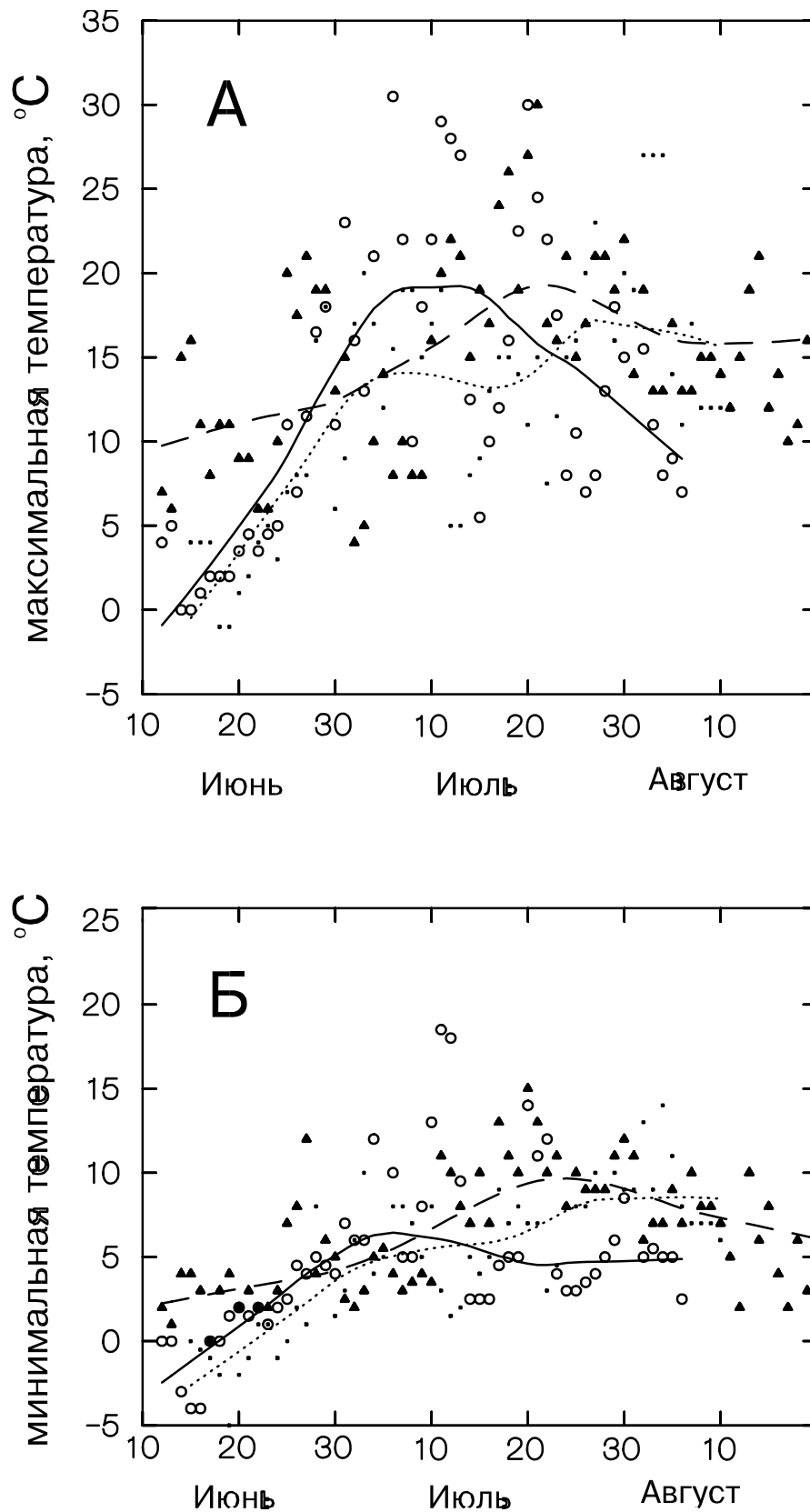


Рисунок 4. Межсезонная динамика максимальной (А) и минимальной (Б) температур в 1994 г. (сплошная линия), 1995 г. (прерывистая линия) и 1996 г. (пунктир). Открытые кружки, залитые треугольники и точки соответствуют отдельным измерениям температуры в 1994, 1995 и 1996 гг., соответственно.

3.2. Обилие леммингов и песцов.

Сибирские лемминги *Lemmus sibiricus* встречались несколько чаще летом 1994 г., чем летом 1995 г. В первый сезон их впервые наблюдали 23 июня, после чего они встречались ежедневно каждому наблюдателю до 6 июля 1994 г., будучи очевидно вымыты дождями и талой водой. В течение остальной части сезона лемминги были встречены всего лишь еще 4 раза. В 1995 г. леммингов встречали ежедневно с 13 по 16 июня, после чего их опять таки встретили лишь 4 раза за остаток сезона. В 1996 г. численность леммингов выросла существенно по сравнению с двумя предыдущими сезонами. После первой встречи лемминга 25 июня их продолжали ежедневно наблюдать до завершения полевых работ. Общее число встреч леммингов составило 35, 9 и 151 в 1994, 1995 и 1996 гг., соответственно. Пик встреч леммингов летом 1996 г., как и в предыдущие сезоны, пришелся на момент снеготаяния и непосредственно последовавший за ним период, но и позднее - в середине июля встречи леммингов не стали редким событием (Рис. 5), как это было в 1994-95 гг.

В 1996 г. большинство (100 особей) из встреченных леммингов, вид которых удалось определить, были сибирскими, однако, 15 животных были с уверенностью идентифицированы как копытные лемминги *Dicrostonyx torquatus*.

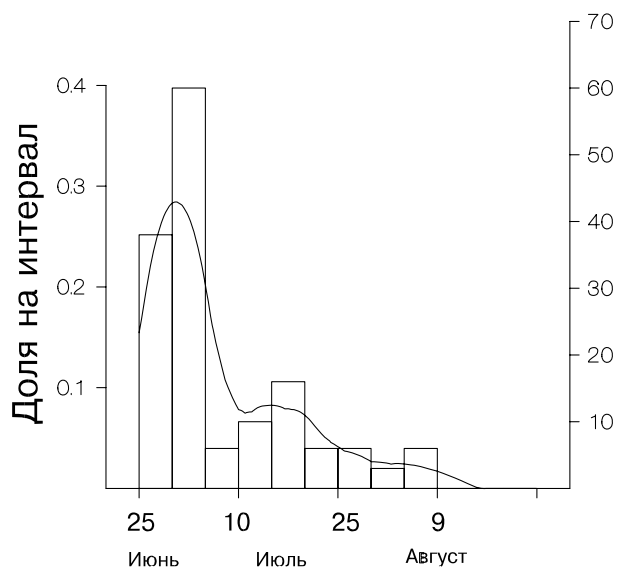


Рисунок 5. Гистограмма распределения встреч леммингов летом 1996 г. Кривая представляет “кERNEL”-функцию плотности распределения (Silverman 1986).

Песцы *Alopex lagopus*

периодически встречались в течение лета с одинаковой частотой в 1994 и 1995 гг. ($P > 0.4$, FT для доли дней, когда их встречали). 13 дней со встречами в 1994 г. и 12 таких дней в 1995 г. были равномерно распределены между календарными периодами, насколько позволили судить ничтожные выборки ($P > 0.2$). В 1996 г. 5 встреч песцов пришлось на период между 14 и 24 июня, т.е. до первых встреч леммингов. Медианы дат встреч пришлось на 5 и 3 июля 1994 и 1995 гг., соответственно, разница не

достоверна ($P=0.223$, MW). Напротив, встречи песцов в 1996 г. (медиана 22 июня) происходили достоверно раньше, чем в любой из предыдущих сезонов ($P=0.009$, MW, и $P=0.035$, MW, при сравнении с 1994 и 1995 гг., соответственно). Жилых нор обнаружить не удалось ни в один из сезонов.

Эти наблюдения наводят на мысль, что в сезоны с низкой численностью леммингов (1994 и 1995 гг.) район исследований посещали кочующие в поисках пищи песцы. В 1996 г. песцов также встречали до появления обильной и доступной пищи, которая возможно позднее позволила им осесть на достаточном удалении от стоянок людей.

3.3. Активность пернатых хищников.

Хотя в 1995 и 1996 гг. гнезда зимняка *Buteo lagopus* были обнаружены на расстоянии 5 км от лагеря, а гнездо сапсана *Falco peregrinus* - в 1995 г. в 10 км, длиннохвостый поморник *Stercorarius longicaudus* был единственным видом, ежегодно гнездившимся в окрестностях площадки, чье хищничество на птичьих яйцах могло бы оказать реальное влияние на результат размножения. Гнездовые пары были разрежены и, хотя достоверно разорили некоторое число гнезд, в целом явились второстепенным хищником, поскольку большинство гнезд куликов и воробьиных, найденных пустыми до вылупления в 1994 и 1995 гг., содержали помет песка. Кочующие пары короткохвостого поморника *Stercorarius parasiticus* периодически предпринимали успешные попытки поимки взрослых куликов, и, видимо, по крайней мере часть брошенных гнезд может быть связана с этой активностью поморников. Гнездо короткохвостых поморников и два гнезда средних поморников *Stercorarius pomorinus* были найдены в 1996 г. в районе исследований, что несомненно связано с ростом численности леммингов. Поскольку ни одно из этих гнезд не находилось ближе 3 км к полевому лагерю, принадлежащие к этим парам птицы не могли существенно влиять на выживаемость яиц, птенцов или взрослых куликов на площадке.

3.4. Активность северных оленей.

В 1994 и 1995 гг. северные олени *Rangifer tarandus* завершили миграцию после таяния снега, в обычные для данного района (по опросным сведениям) сроки, и в июле площадку лишь изредка посещали группы до 10 оленей или одиночные животные. Насколько можно судить они растоптали в 1995 г. единственное гнездо,

принадлежащее дутьшу. В 1996 г. произошла задержка миграции оленей, которые перемещались по району работ с конца июня до 24 июля стадами от 50 до 150 животных. Они неизбежно приходили на площадку, по крайней мере по ночам, и стали основной причиной гибели гнезд в этот год. В ряде случаев лишь одно или два яйца из кладки бывали раздавлены, но этого могло быть достаточно, чтобы гнездо было брошено.

4. Сравнение методик учета птиц.

4.1. Основные проблемы, связанные с учетом птиц в тундре.

Для учетов птиц в Арктике используют разные методики, однако, ни для одной из них не были в достаточной степени изучены условия применимости. Эффективность обычно применяемого на Аляске и в Канадской Арктике поиска гнезд протягиванием веревки по площадкам небольшого размера (см. напр. TERA 1992) не была проверена в тундровых условиях, и отношение получаемой этим методом оценки численности к абсолютной остается неясной. В Российской Арктике птиц обычно учитывают методом линейных трансект, исходно разработанным для учетов воробьиных в лесной зоне, что делает адекватную интерпретацию результатов таких исследований почти невозможной. Хотя скандинавские орнитологи и предприняли ряд попыток проверить эффективность учета на трансектах в открытых местообитаниях (напр., Hildйн 1981, Keles & Вугkjedal 1984), последние не принадлежали к тундровой зоне, а полученные результаты не были обнадеживающими с точки зрения точности метода. Следует отметить, что российские и скандинавские исследователи применяют разные модификации трансектного метода, основанные на регистрации радиальных и перпендикулярных расстояний до птиц, соответственно. Изредка применяемые в России учеты на площадке (Рябицев 1993, Томкович, Соловьев, Сыроечковский, мл. 1994) предположительно дают наиболее близкую к абсолютной оценку численности, однако, требуют значительных трудозатрат, тогда как качество оценки для “трудных” - немногогамных плотно населяющих видов куликов остается по-прежнему не ясным.

Мы провели сравнение результатов учетов тундровых птиц разными методами, а именно: 1) на линейных трансектах; 2) населяющих птиц при помощи веревки; и 3) интенсивного поиска гнезд на площадке без веревки.

4.2. Эффективность учетов методом линейных трансект в тундре.

Предварительный анализ результатов, полученных в 1994 г., показал, что маршрутные учеты на трансектах позволяют получить не более, чем индексы обилия птиц, подверженные выраженной внутрисезонной изменчивости (Soloviev 1995). После второго полевого сезона появилась возможность сопоставления данных маршрутных учетов 1994 и 1995 гг. между собой (Таблица 2) и с данными учетов гнезд на постоянной площадке.

Таблица 2. Плотности птиц, рассчитанные методом “складного ножа” по данным учетов методом финских линейных трансект. Плотность в парах на км² ± стандартная ошибка.

Вид	Предгнездовой период		Период начала инкубации	
	1994	1995	1994	1995
<i>Calcarius lapponicus</i>	114.7±3.5	28.2±1.3	21.1±1.1	23.6±0.5
<i>Calidris alpina</i>	30.6±0.9	7.4±0.4	3.1±0.1	4.4±0.6
<i>Calidris ferruginea</i>	10.4±0.4	3.2±0.2	0.6±0.1	0.6±0.1
<i>Calidris melanotos</i>	9.6±0.5	26.6±0.7	9.1±0.3	19.0±0.9
<i>Calidris minuta</i>	34.2±0.7	16.2±0.5	6.7±0.2	2.3±0.2
<i>Eremophila alpestris</i>	9.3±0.7	.	.	.
<i>Lagopus lagopus</i>	13.9±0.4	1.3±0.1	3.6±0.1	3.6±0.2
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	1.1±0.1	5.0±0.8	1.1±0.1	0.9±0.1
<i>Limosa lapponica</i>	6.2±0.3	1.2±0.1	1.8±0.1	2.1±0.2
<i>Phalaropus fulicarius</i>	7.1±0.5	53.4±1.6	15.9±0.5	32.1±2.1
<i>Phylomachus pugnax</i>	6.6±0.5	27.4±2.9	7.4±0.4	12.2±1.9
<i>Pluvialis fulva</i>	18.3±0.8	2.6±0.1	4.3±0.1	2.1±0.4
<i>Pluvialis squatarola</i>	5.0±0.3	1.3±0.2	1.0±0.1	1.1±0.3
<i>Stercorarius longicaudus</i>	0.7±0.1	0.9±0.2	1.0±0.1	2.1±0.4
<i>Sterna paradisaea</i>	0.0±0.0	0.4±0.1	1.1±0.1	0.6±0.1

В целом стандартные ошибки оценок невелики для обычных видов, но сами значения плотности во многих случаях демонстрируют резкое отклонение от значений, определенных на площадке (Таблицы 2 и 7). Отмеченные для площадки тенденции изменений численности кочующих поздно гнездящихся видов (дутьш, турухтан, плосконосый плавунчик и кулик-воробей) были более или менее адекватно отражены в данных маршрутных учетов, особенно для периода начала инкубации. Напротив, моногамные рано гнездящиеся виды (лапландский подорожник, чернозобик, бурокрылая ржанка, тулес, малый веретенник), имевшие на площадке относительно

постоянную плотность в оба года, показали крайне высокую численность на трансектах для предгнездового периода 1994 г. Мы предполагаем, что это связано с особенностями фенологии начала сезона размножения 1994 г., когда птицы были вынуждены покинуть район из-за весенней пурги, а после возвращения продемонстрировали повышенный уровень территориальной активности, приведший к завышению оценок при учетах. Это также может быть справедливо и в отношении численности краснозобика и белой куропатки.

Значения плотности для этих видов различаются для предгнездовых периодов 1994 и 1995 гг. с высоким уровнем значимости (по меньшей мере 0.001 во всех случаях). Таким образом, даже применение робустного метода “складного ножа” при вычислении плотностей может привести к ошибочным результатам, если не возможно в достаточной степени выполнить необходимые предпосылки сбора данных.

Межгодовые сравнения индексов плотности птиц, рассчитанных отдельно по местообитаниям, в большинстве случаев соответствовали результатам сравнения объединенных выборок (Таблицы Приложения 1-1, 1-2, 1-3 и 1-4). Выраженные биотопические различия в обилии большинства видов предполагают использование при проведении мониторинговых работ отдельного пересчета по местообитаниям вместо обследования местообитаний в пропорциях их представленности в изучаемом регионе и объединения всех данных. Однако, уменьшение размера выборок при отдельных пересчетах приводит к существенному возрастанию ошибок и появлению в предельных случаях отрицательных оценок плотности и стандартных ошибок сравнимых с ними по абсолютной величине. Длина трансекты, необходимая для получения приемлемой ошибки оценки плотности обычного или обильного вида, как правило, должна быть не менее 5-10 км (Таблицы Приложения 1-1, 1-2, 1-3, 1-4 и 2).

Вышеизложенные результаты свидетельствуют о том, что использование учетов на линейных трансектах в тундровой зоне возможно при выполнении следующих условий:

⇒ оценки плотности для предгнездового периода и периода начала инкубации вычисляются отдельно и не сравниваются непосредственно друг с другом, что возможно также потребует отдельных расчетов для ранне- и позднегнездящихся видов;

- ⇒ сравнение данных, полученных в предгнездовой период в различных местах или сезонах, возможно при уверенности в наличии близкого сходства фенологии размножения в этих местах или сезонах;
- ⇒ оценки плотности для периода инкубации возможны при условии низкого пресса хищников, поскольку в противном случае различные доли насиживающих и потерявших кладку птиц в сравниваемых выборках могут существенно исказить реальные соотношения между ними;
- ⇒ длина трансект должна быть достаточно велика для получения оценок плотности с незначительными стандартными ошибками.

В целом, выполнение перечисленных условий при проведении исследований тундровых птиц маловероятно, что должно ограничить широкое использование маршрутных учетов на линейных трансектах в Арктике.

4.3. Эффективность использования веревки для поиска гнезд тундровых птиц.

Поиск гнезд принадлежит к базовым методам оценки численности тундровых птиц, поскольку информация об адекватности применения таких методик, как учеты на трансектах или картирование территорий отсутствует для многих гнездящихся в Арктике видов. Однако, гнезда многих тундровых видов крайне трудно найти в связи с криптической и плотным насиживанием. Протягивание веревки по предполагаемому гнездовому биотопу признается полезным для поиска гнезд в открытых ландшафтах, но редко используется в качестве метода оценки численности. Например, Bibby (1992) кратко отметил протягивание веревки как частный случай учета на трансекте для вспугивания затаивающихся птиц, но не сообщил каких-либо подробностей об особенностях применения метода. Это связано скорее всего с недостатком данных по межвидовым различиям в обнаруживаемости птиц и ее связи с характеристиками веревки, местообитания и стадии инкубации. Единственная известная нам работа Summers & Nicoll (1982) выявила низкую эффективность протягивания 50-метрового синтетического шнура диаметром 4 мм для обнаружения взрослых чернозобиков (*Calidris alpina*) и их гнезд в осоковом болоте в Исландии. Различные методы поиска гнезд, опробованные в течение двух полевых сезонов на ограниченной площади на юго-востоке Таймырского полуострова в Сибири, позволили изучить некоторые из

проблем, возникающих в связи со сравнительной эффективностью использования веревки для поиска гнезд в тундре.

При приближении наблюдателей с веревкой к известному гнезду они отмечали, слетела ли с него птица, и на основании этого и ее последующего поведения характеризовали гнездо как “выявленное” или “не выявленное”. Гнездо считали “выявленным”, если птица была замечена слетевшим с него, выполняла рядом отвлекающие демонстрации, пыталась покинуть окрестности, прячась от наблюдателей между кочек, или продолжала при их приближении издавать крики беспокойства на одном примерно месте, не улетая. Гнездо считали “не выявленным”, если птицу вообще не заметили в его окрестностях, либо ее наблюдали спокойно кормящейся или уходящей от приближающихся наблюдателей, не пытаясь спрятаться, что обычно для птиц без гнезд. К “не выявленным” были также отнесены гнезда, с которых птицы не слетели, позволив веревке пройти над ними. Дистанцию спугивания определяли для известных и найденных во время протягивания веревки гнезд. Последних было найдено 22 в 1994 г и 47 в 1995 г. Новое гнездо попадало в категорию “быстро найденных”, если его удавалось обнаружить сразу после слета птицы, и в категорию “найденного в результате специального поиска”, если нам приходилось дожидаться возвращения птицы на гнездо после спугивания.

Для характеристики погодных условий во время учета с веревкой были выбраны температура, сила ветра, облачность и осадки. Поскольку учеты проводили во второй половине дня (с 11.00 до 21.00), максимальная температура, измеренная на следующий день в 9.00, была принята адекватной характеристикой температурного режима во время учета. Силу ветра определяли как слабую, умеренную или сильную, тогда как для облачности были оставлены категории “ясно” и “облачно”. Хотя учеты не проводили во время сильного дождя, слабая морось периодически происходила во время 4 из 10 учетных дней.

Зависимость результатов от индивидуальных особенностей учетчиков не оценивали, поскольку 4 из 5 учетов в 1994 г. и 3 из 5 учетов в 1995 г. были выполнены одной и той же парой наблюдателей, один из которых также принимал участие в двух оставшихся учетах 1995 г.

Гнезда следующих видов присутствовали на площадке во время учетов веревкой (число в скобках): белая куропатка *Lagopus lagopus* (1), морянка *Clangula*

hyemalis (1), турпан *Melanitta fusca* (1), малый веретенник *Limosa limosa* (2), чернозобик *Calidris alpina* (28), краснозобик *Calidris ferruginea* (1), дутьш *Calidris melanotos* (47), кулик-воробей *Calidris minuta* (34), белохвостый песочник *Calidris temminckii* (1), американский бекасовидный веретенник *Limnodromus scolopaceus* (2), турухтан *Philomachus pugnax* (19), плосконосый плавунчик *Phalaropus fulicarius* (39), бурокрылая ржанка *Pluvialis fulva* (2), тулес *Pluvialis squatarola* (1), лапландский подорожник *Calcarius lapponicus* (45) and рогатый жаворонок *Eremophila alpestris* (1).

Для большего числа из этих видов, представленных лишь одним или двумя гнездами, возможно дать лишь описательную характеристику выявляемости. Самка куропатки на гнезде пропустила веревку через себя, равно как и белохвостый песочник. Морянка и турпан сошли со своих до этого неизвестных гнезд за 0 и 1 м до веревки, соответственно. Оба гнезда малых веретенников были успешно выявлены при приближении к ним на 0 и 2 м. Один из американских бекасовидных веретенников также покинул гнездо при подходе на 2 м, тогда как гнездо другого было обнаружено лишь в конце сезона. Краснозобик сошел заранее и исчез из окрестностей гнезда. Рогатый жаворонок и одна из бурокрылых ржанок были замечены слетевшими на расстоянии около 50 м, тогда как другая покинула неизвестное до этого гнездо при подходе на 20 м.

Данные по выявляемости более обильных видов обобщены в таблице 3. Хотя доля “не выявленных” гнезд с очевидностью была разной у разных видов, эта тенденция не получила подтверждения как статистически значимая ($P=0.141$, χ^2 тест Пирсона), т.к. во всех случаях число “не выявленных” гнезд было меньше или равно числу “выявленных”. Тем не менее, полученная величина вероятности является достаточно “подозрительной” для проведения дополнительных исследований индивидуально по видам. Аналогичное тестирование для новых гнезд не представляется возможным, поскольку ожидаемые частоты во всех ячейках таблицы сопряженности оказываются меньше 5. “Не выявленные” гнезда включали гнезда, оставленные птицами заранее при приближении, и гнезда, на которых птицы затаились, позволив веревки пройти над ними. Поскольку последняя группа была представлена лишь 4 гнездами подорожников, 2 гнездами куликов-воробьев и 1 гнездом плавунчика, мы объединяли их с прочими “не выявленными” гнездами в последующем анализе.

Таблица 3. Выявляемость гнезд тундровых птиц при протягивании веревки.

Вид	число известных гнезд		число новых гнезд	
	“выявленных”	“не выявленных”	легко обнаруженных	обнаруженных после поиска
Чернозобик	18	2	1	5
Дутыш	16	8	13	8
Кулик-воробей	18	11	4	3
Турухтан	7	5	5	1
Плосконосый плавунчик	18	8	11	3
Лапландский подорожник	18	16	8	2

Доля “не выявленных” гнезд не зависела от облачности или осадков ни в одном из видов ($P > 0.2$, FT). Поскольку более половины гнезд было проверено при средней силе ветра, возможным было лишь сравнить обнаруживаемость этих гнезд со всеми прочими. Разница была не значимой для всех видов ($P > 0.2$, FT). Максимальная температура в период учета не обнаружила связи с вероятностью для гнезда быть выявленным ($P > 0.05$, в логистической регрессии=LREG). Обнаруживаемость не зависела от времени суток ($P > 0.3$, LREG).

Хотя гнезда большинства видов могли быть найдены в 3 или 4 различных местообитаниях, 72 % гнезд чернозобика, 73 % гнезд лапландского подорожника, 73 % гнезд дутыша и 58 % гнезд плосконого плавунчика были приурочены к какому-либо одному местообитанию, различному в разных видах. Для этих видов обнаруживаемость сравнили между “предпочитаемым” и объединенной группой прочих местообитаний. 93 % гнезд кулика-воробья и 100 % гнезд турухтана были в примерно равном соотношении распределены между двумя местообитаниями, которые и сравнили по обнаруживаемости гнезд. Обе группы тестов не показали значимой взаимосвязи между местообитанием и обнаруживаемостью для каждого из видов ($P > 0.2$, FT).

Доля “выявленных” гнезд чернозобиков, куликов-воробьев, плосконосых плавунчиков и лапландских подорожников не различалась между 1994 г. и 1995 г. ($P > 0.25$, FT). В 1994 г. были “выявлены” все 5 известных гнезд дутыша, тогда как в 1995 г. не удалось наблюдать птиц в окрестностях 8 из 24 гнезд этого вида ($P = 0.130$, FT). Хотя и не значимая из-за малой выборки ($P = 0.192$, FT), похожая тенденция

снижения обнаруживаемости со 100 % в 1994 г. до 44 % в 1995 г. проявилась и у турухтана.

Данные по дистанциям спугивания представлены в таблице 4. Поскольку распределение этих расстояния для ряда видов было заметно асимметричным, в таблице приведены медианы наряду с параметрическими статистиками. Попарное сравнение расстояний у разных видов показало, что лапландские подорожники оставляют гнезда при подходе на значимо более короткую дистанцию, чем другие виды ($P < 0.05$, MW), за исключением чернозобика ($P = 0.128$, MW). Последний может быть объединен с куликом-воробьем и плосконосый плавунчиком в группу, каждый член которой не отличался по дистанции спугивания от другого ($P > 0.7$, MW), но имел ее значимо более короткой, чем равным образом дутыш и турухтан ($P < 0.05$, MW). Эти два вида покидали гнезда на примерно одинаковых расстояниях ($P = 0.443$, MW). В целом дистанция оставления гнезда имела тенденцию увеличения с размером вида.

Таблица 4. Дистанция оставления гнезда при учете с веревкой.

Вид	Дистанция схода с гнезда, м				
	мини-мальная	макси-мальная	средняя (SD)	медиана	n
Чернозобик	0	40	12.9 (12.6)	12.5	12
Дутыш	0	70	27.4 (19.2)	25.0	24
Кулик-воробей	0	50	13.4 (13.4)	12.5	16
Турухтан	0	100	37.3 (32.3)	35.0	13
Плосконосый плавунчик	0	30	12.6 (10.4)	15.0	22
Лапландский подорожник	0	70	8.7 (17.1)	2.0	22

Поскольку два вида с наибольшими дистанциями оставления гнезда (дутыш и турухтан) одновременно проявили некоторую тенденцию к межгодовым различиям в обнаруживаемости, была проведена проверка взаимосвязи обнаруживаемости, дистанции спугивания и года. Для этого виды разделили на 3 группы, а именно виды с короткой (лапландский подорожник), средней (чернозобик, кулик-воробей и плосконосый плавунчик) и длинной (дутыш и турухтан) дистанцией спугивания. Логлинейный анализ использовали для исследования взаимосвязей в таблице сопряженности с факторами группа по дистанции, год и обнаруживаемость известных гнезд. Анализ показал значимое трехфакторное взаимодействие ($P = 0.054$, LLM). Оно было связано с межгодовыми различиями обнаруживаемости видов с большой

дистанцией спугивания, поскольку после исключения этой группы и пересчета, анализ не обнаружил вообще каких-либо значимых взаимодействий факторов ($P=0.210$, LLM).

Анализ объединенных за два года данных по обнаруживаемости гнезд показал особое положение чернозобика среди прочих видов (Табл. 3), которой имел наивысшую долю “выявленных” гнезд среди известных (90 %) и преобладание гнезд, обнаруженных после специальных поисковых усилий среди вновь найденных. Эти черты, вероятно, связаны с тем, что чернозобики после схода с гнезда на еще достаточно большом расстоянии до приближающихся учетчиков часто оставались неподалеку и при подходе даже начинали издавать крик беспокойства, подтверждая таким образом наличие гнезда. Это поведение может быть связано с сохранением рудиментов территориальности у представителей этого моногамного вида в том числе до конца периода насиживания. Беспокойство в окрестностях гнезда было также обычным у лапландских подорожников, но обнаруживаемость их хорошо укрытых гнезд была ниже, поскольку эти птицы чаще, чем кулики допускали проход веревки над насиживающей птицей, или не сходили настолько долго, насколько было возможно, что проявилось в наиболее коротких дистанциях спугивания. Кроме того, беспокойство подорожников у гнезд было менее полезным для их последующего обнаружения, чем беспокойство чернозобиков, поскольку высокая плотность первых затрудняла отнесение беспокоившейся птицы к уже известному или еще не найденному гнезду.

Остальные 4 обильных вида куликов имели сходную обнаруживаемость от 58 до 69 %, при меньших значениях у дутьшей и турухтанов. Два последних вида также продемонстрировали наибольшие дистанции спугивания и снижение обнаруживаемости в 1995 г. по сравнению с 1994 г. Это может быть связано с двукратным ростом гнездовой плотности птиц в 1995 г., что ограничило возможность наблюдателей успешно отслеживать птиц, покидающих гнезда в 30-40 м впереди, когда одновременно другие слетали на гораздо более близком расстоянии. Высокая доля легко обнаруженных гнезд турухтана объясняется теми же причинами, поскольку у этого вида можно было найти только гнезда птиц, слетавших близко к веревке.

Зависимость обнаруживаемости гнезд от погоды, времени суток или местообитания не удалось установить. Отсутствие влияния погоды может быть отчасти связано с тем, что большая часть учетов была проведена в сходных условиях - без

сильного ветра, осадков или выраженных колебаний температурного режима, что в общем признается оптимальным для учетов птиц различными методами (Bibby 1992). Выбранное время учетов должно было обеспечить снижение дисбаланса в обнаруживаемости за счет исключения утреннего пика активности (Reed *et al.* 1983) и увеличить вероятность присутствия птицы на гнезде, поскольку смена партнеров, по крайней мере у чернозобика, происходит рано утром (Soikelli 1967). Судя по отсутствию связи между временем суток и обнаруживаемостью, последняя не убывала от полудня к вечеру.

Отсутствие связи между местообитанием и обнаруживаемостью гнезд, по крайней мере, отчасти обусловлено невозможностью ранжировать выделенные местообитания по их защитным свойствам, поскольку даже в одном и том же биотопе гнезда могли быть укрыты существенно различающейся по густоте и высоте растительностью. Количественное описание защитных свойств местообитания является трудоемкой задачей, не рассматриваемой в данной работе.

Учет с веревкой не позволил провести абсолютный подсчет гнезд ни для одного из видов, будучи похожим в этом плане на другие методы учета. Однако, недоучет от 10 до 47 % у разных видов представляет существенную разницу, что определяет необходимость введения видоспецифичных корректирующих коэффициентов для оценки реальной численности. Зависимые от плотности различия в обнаруживаемости затрудняют использование поправок, но они все же позволяют предложить оценку интервала реального значения. Этот расчет, однако, будет адекватным лишь в сходных условиях окружающей среды и при использовании одинаковой методики учета. Можно только догадываться, были ли различия в обнаруживаемости чернозобиков в Исландии (Summers & Nicoll 1982) и на Таймыре (данная работа) связаны с различиями в структуре местообитаний (исландские болота похоже имели более густую растительность) или с различиями в использованном для учета инструменте (нейлоновый шнур в сравнении с веревкой с привязанными банками). По результатам настоящей работы использование в тундровых условиях блестящих и звякающих банок представляется существенным, поскольку даже тогда многие птицы имели короткие дистанции спугивания, а некоторые оставались на гнездах практически до момента касания банкой спины птицы.

Эффективность поиска гнезд с веревкой может быть проанализирована не только через оценку межвидовых отличий, но и в сравнении с использованным до него методом интенсивного поиска на площадке путем прослеживания возвращающихся на гнезда после спугивания птиц. Эффективность последнего резко упала после первых 10 дней поиска, когда каждый исследователь начал находить лишь по 1-2 гнезда ежедневно, и переключение на протягивание веревки стало единственным возможным путем достижения ощутимого прогресса. Таблица 3 показывает, что учет с веревкой позволил увеличить число известных гнезд на величину от 24 до 30 % у чернозобиков, куликов-воробьев и лапландских подорожников, тогда как новые гнезда турухтанов, плосконосых плавунчиков и дутышей составили 50, 58 и 88 % от известных, соответственно. Таким образом, протягивание веревки внесло существенный вклад в поиск гнезд последней группы видов, позволив избежать сильного недоучета.

В настоящем исследовании не был рассмотрен ряд важных проблем, связанных с использованием веревки для поиска гнезд. Влияние стадии насиживания на обнаруживаемость не исследовали, поскольку в оба года учет проводили в фенологически сходные и достаточно поздние сроки. Этот выбор определялся желанием предварительно провести достаточно тщательное обследование площадки без веревки. Однако, если метод будет применяться для поиска гнезд в многовидовом сообществе птиц, желание обнаружить гнезда поздно гнездящихся видов предопределяет сдвиг периода учета на середину или даже конец насиживания рано гнездящихся птицами. Слабо синхронизированное размножение в 1995 г. создало ситуацию, близкую к той, когда становится необходимым проведение двух последовательных учетов, поскольку птенцы в гнездах многих лапландских подорожников уже были почти готовы к вылету, тогда как некоторые дутыши и турухтаны только еще начинали или готовились к началу откладки яиц. В целом, учет, ориентированный на преимущественный поиск гнезд воробьиных, должен давать лучшие результаты при проведении до вылупления, так как наличие птенцов повышает вероятность того, что самка будет занята сбором корма и отсутствовать в гнезде.

Оценка уровня разоряемости гнезд и его постоянства во времени является очевидной предпосылкой экстраполяции гнездовой плотности из данных по протягиванию веревки. Выраженное хищничество на гнездах является сильным аргументом за сдвиг учета на более ранние сроки, поскольку даже при постоянном и

известном уровне разоряемости выборки обнаруженных гнезд будут уменьшаться в течение сезона.

4.4. Метод оценки абсолютной численности гнездящихся в тундре птиц.

Большинство современных методик учета птиц позволяют получить индексы обилия, а не абсолютные оценки, которые крайне трудно предложить. При некоторых исследованиях, однако, получение абсолютной численности становится принципиально важным (напр., при исследованиях в целях охраны природы и экологических работах с акцентом на определение биомассы и потока энергии в экосистеме). Предполагается, что оценки, близкие к абсолютным, могут быть получены совмещением картирования, цветного мечения и поиска гнезд (Bibby *et al.* 1992). Однако, некоторые птицы и, в частности, многие тундровые кулики игнорируют предпосылку метода картирования, требующего обитания птиц в парах на постоянных, четко отграниченных и не перекрывающихся участках. Определение абсолютной гнездовой численности такого немногогамного вида, как кулик-воробей или плосконосый плавунчик, представляет собой сложнейшую задачу.

Для определения абсолютной численности популяции у позвоночных часто используют метод мечения и переотлова (Seber 1982). Он основан на мечении части животных из популяции, выпуске их и повторном отлове группы животных, в которой помеченные особи должны представлены в таком же отношении как общее число исходно помеченных животных к численности всей популяции. Ниже мы попытались применить такую же методологию для расчета абсолютного числа гнезд, последовательно проводя поиск гнезд двумя различными методами на одной и той же тундровой территории.

Процедура расчета числа гнезд.

Изучение эффективности поиска гнезд с веревкой предоставило в наше распоряжение своеобразный контрольный набор данных, позволяющий в определенных условиях предсказать количество гнезд, не найденных орнитологами в различные периоды сезона размножения. Рисунок 6 показывает возможные отношения между группами гнезд, сооруженных на площадке к моменту начала учетов с веревкой. Внешнее кольцо соответствует найденным гнездам, а внутреннее - неизвестным орнитологам гнездам.

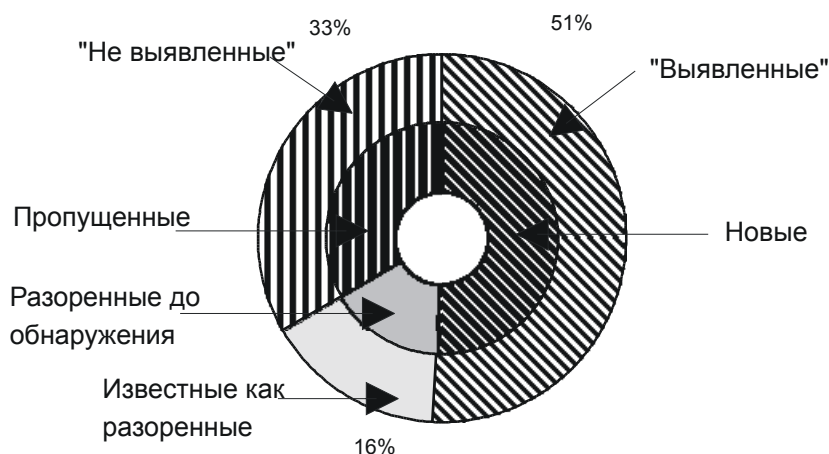


Рисунок 6. Отношения, выявленные после протягивания веревки, между группами гнезд, присутствовавших на площадке к моменту начала учетов с веревкой. Проценты относятся к данным 1995 г.

Можно предположить, что в процессе учетов с веревкой были пропущены некоторые ранее неизвестные гнезда, и, что отношение числа этих пропущенных гнезд (MSS) к известным, но “не выявленным” гнездам (UND), такое же как отношение вновь найденных гнезд (NEW) к “выявленным” из известных (DET):

$$\frac{MSS}{UND} = \frac{NEW}{DET}, \text{ что может быть переписано как } MSS = \frac{NEW \times UND}{DET} \quad (1)$$

Это позволяет дать оценку числа гнезд, находившихся на площадке, но не найденных в процессе обследования с веревкой. Некоторые гнезда были разорены еще до начала протягивания веревки, и они также могут быть разделены на категории известных (PKN) и неизвестных (PUN). Предположив, что доля разоренных гнезд среди известных и неизвестных была одинакова (см. допущение 2 ниже), можно следующим образом связать эти группы разоренных гнезд:

$$\frac{PKN}{DET + UND} = \frac{PUN}{NEW + MSS}, \text{ и затем получить } PUN = \frac{PKN \times (NEW + MSS)}{DET + UND},$$

а с учетом уравнения (1) переписать это как

$$PUN = \frac{PKN \times NEW}{DET} \quad (2)$$

Общее число гнезд, не найденных к моменту завершения учетов с веревкой, представляет сумму пропущенных при учете и разоренных до него гнезд:

$$ULC = MSS + PUN = \frac{NEW}{DET} \times (UND + PKN) \quad (3)$$

Эти элементарные расчеты позволяют оценить общее число кладок, отложенных на площадке к моменту начала учетов с веревкой. Обоснованность таких арифметических выкладок, однако, с очевидностью зависит от выполнения определенных допущений, которые как минимум включают следующие:

- (1) пятидневный период учета рассматривается как мгновенное событие, в течение которого популяция гнезд “закрыта”, т.е. не появляется новых кладок, а уже существующие не разоряются;
- (2) вероятность для гнезда быть разоренным не увеличивается после его обнаружения орнитологами;
- (3) вероятность для гнезда быть “выявленным” в процессе учета с веревкой не зависит от его принадлежности к уже известным или еще не найденным гнездам.

Пример расчета по полевым данным.

Попытка рассчитать общее число необнаруженных в 1994-95 гг. гнезд по формуле (3) встретила то затруднение, что в силу технических причин мы оба года не проверяли во время протягивания веревки часть известных гнезд (“не проверявшиеся” гнезда в таблице 5). Они должны были бы быть в некоторой неизвестной пропорции распределены между разоренными (*PKN*) и “не выявленными” (*UND*) гнездами, влияя таким образом как на расчеты по уравнению (1), так и (2). Однако, поскольку *PKN* и *UND* входят в уравнение (3) в виде суммы, число непроверенных гнезд может быть просто прибавлено к этому члену уравнения для получения адекватной оценки общего числа не обнаруженных гнезд (*ULC*). Оно составило 36.1 гнезд в 1994 г. и 51.6 гнезд в 1995 г. После суммирования со всеми категориями найденных гнезд (*DET*, *UND*, *NEW*, *PKN* и “не проверявшимися”) мы получили 153.1 и 223.6 гнезд, населявавшихся на площадке к моменту обследований с веревкой в 1994 и 1995 гг., соответственно.

Таблица 5. Число гнезд, найденных до- и в результате обследований с веревкой.

Год	Найденные до учетов с веревкой				Найденные с веревкой (<i>NEW</i>)	Найденные после учетов с веревкой*	Всего найдено
	выявленные (<i>DET</i>)	не выявленные (<i>UND</i>)	разоренные (<i>PKN</i>)	не проверившиеся			
1994	36	11	30	18	22	2	119
1995	58	42	15	16	41	19	191

* эти гнезда были лишь найдены после учетов с веревкой в отличие от отложенных после учетов поздних кладок, количество которых рассчитано ниже.

В 1995 г. часть птиц приступила к насиживанию уже после завершения обследований с веревкой. Отношение числа этих поздних гнезд (*LAT*) к общему числу “ранних” гнезд, уже насиживавшихся к моменту учетов с веревкой (сумма *ULC*, *DET*, *UND*, *NEW*, *PKN* и не проверившихся), должно равняться отношению чисел известных гнезд с датами завершения кладки до и после учетов с веревкой. В 1995 г. на площадке было 33 и 4 гнезда с рассчитанными датами завершения кладки до и после 3 июля, соответственно, что позволяет определить число поздних гнезд равным 27.1. Таким образом, общее расчетное число гнезд на площадке в 1995 г. равнялось 250.7, а общая эффективность усилий орнитологов по поиску гнезд составила 76.2 % для этого сезона и 77.8 % для 1994 г. (Таблица 5).

Связь предлагаемого подхода к расчету абсолютного числа гнезд с методом мечения и переотлова может быть проиллюстрирована при помощи Рисунка 6. Группы выявленных и не выявленных гнезд вместе соответствуют изначально помеченным и выпущенным животным популяции. Вновь найденные и выявленные (“переотловленные”) гнезда являются аналогом второй выборки из популяции, тогда как ее абсолютная численность (индекс Линкольна в модели мечения и переотлова (Bibby *et al.* 1992)) составляется из выявленных, не выявленных, вновь найденных и пропущенных гнезд. Последующие расчеты числа разоренных гнезд и поздних кладок аналогичным образом могут быть описаны в терминах модели мечения и переотлова.

Разные модификации моделей мечения и переотлова в настоящее время интенсивно используются при изучении птиц (Greenwood *et al.* 1993). Недавно данный подход был использован при изучении тундровых птиц для определения абсолютного числа выводков исландского песочника *Calidris canutus* в Канадской Арктике (Whitfield *et al.* 1996). Применение моделей мечения и переотлова для расчета числа

гнезд плотно насиживающих птиц было ограничено, вероятно, необходимостью повторно искать уже известные гнезда, что в общем случае мало оправдано в связи с высокой трудоемкостью. В нашем исследовании повторное обнаружение известных гнезд являлось побочным результатом обследований той же самой территории при помощи другой методики, и таким образом, было дополнением к ранее выполненным работам.

При проведении исследований, ориентированных на максимально полное обнаружение гнезд птиц на некоторой территории, предлагаемый подход, хотя и требует существенных затрат труда и времени, может позволить произвести оценку абсолютной гнездовой плотности куликов и других плотно насиживающих птиц. Он не может быть, однако, использован непосредственно для расчета числа птиц или гнездящихся пар, поскольку не учитывает разницы между первыми и повторными кладками, и два гнезда одной и той же пары могут теоретически быть включены в расчеты дважды - например, сначала как рано разоренное гнездо, а затем как вновь найденное. Эта трудность преодолевается в случае, если возможно оценить долю пар с повторными кладками, что часто происходит при детальных исследованиях гнездовой биологии.

5. Численность и успех гнездования птиц в 1994-96 гг.

5.1. Фенология размножения птиц.

В соответствии с различиями в сроках снеготаяния и температурной динамике большинства видов начало гнездиться на 1-2 недели раньше в 1995 г., чем в 1994 г. (Таблица 6). В 1996 г, гнездование началось в те же сроки или до 5 дней позднее, чем в 1994 г. У видов куликов с синхронным размножением (напр., у чернозобика, тулеса и кулика-воробья) разница средних сроков вылупления между ранним и поздними сезонами была почти столь же велика, как разница дат начала вылупления, тогда как у видов с затянутым периодом размножения (дутьш и турухтан) разница средних сроков была значительно меньше.

Дутьш был единственным видов продемонстрировавшим отчетливо двухпиковый характер распределения дат вылупления даже в позднем 1996 г. (Рис. 7).

Таблица 6. Фенология размножения птиц.

Вид	Дата начала вылупления			Средняя дата вылупления			Число гнезд		
	1994	1995	1996	1994	1995	1996	1994	1995	1996
<i>Somateria spectabilis</i>			29-07			29-07	0		1
<i>Pluvialis fulva</i>			29-07			31-07	0	0	22
<i>Pluvialis squatarola</i>	24-07	16-07	27-07	25-07	19-07	27-07	2	5	3
<i>Tringa erythropus</i>		06-07			06-07			1	
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	01-08			01-08			1	0	0
<i>Phalaropus fulicarius</i>		09-07	22-07		12-07	23-07	0	4	21
<i>Phalaropus lobatus</i>			24-07			25-07			2
<i>Calidris alpina</i>	19-07	05-07	19-07	21-07	08-07	21-07	3	5	10
<i>Calidris melanotos</i>	21-07	09-07	22-07	21-07	17-07	26-07	2	6	30
<i>Calidris minuta</i>	20-07	09-07	23-07	20-07	10-07	24-07	4	3	6
<i>Calidris temminckii</i>			28-07			30-07	0	0	2
<i>Philomachus pugnax</i>	23-07	12-07	23-07	23-07	22-07	26-07	1	3	10
<i>Stercorarius longicaudus</i>			28-07			28-07	0	0	1
<i>Sterna paradisea</i>			27-07			27-07	0	0	1
<i>Calcarius lapponicus</i>	09-07	26-06	14-07	10-07	05-07	15-07	7	10	6
<i>Eremophila alpestris</i>		01-07			01-07			1	0

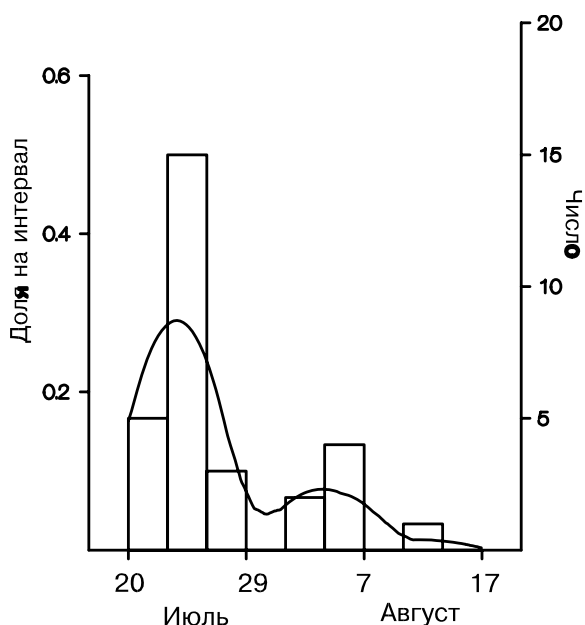


Рисунок 7. Даты вылупления дутьшей в 1996 г. Кривая представляет “кernel”-функцию плотности распределения.

Эта двухпиковость не может быть объяснена откладыванием повторных кладок птицами, потерявшими их в нашем районе, поскольку пресс хищничества был незначителен в 1996 г., и ни одна из самок помеченных на разоренных впоследствии гнездах не была обнаружена насиживающей более позднюю кладку. Детальное изучение брачных отношений у дутьшей в 1996 г. позволяет предположить, что двухвершинное распределение дат вылупления было связано с последовательной полигамией у этого вида.

5.2. Численность размножающихся птиц.

Данные по гнездовой численности на площадке в различные сезоны обобщены в Таблице 7. Поскольку отношения числа действительно найденных гнезд к их рассчитанному абсолютному числу были крайне близки (0.76-0.78 - см. выше) в сезоны с резко различающимися условиями гнездования, мы полагаем, что числа найденных гнезд могут быть адекватно использованы в качестве индексов гнездового обилия при межсезонных сравнениях.

Общая плотность птиц была с очевидностью наивысшей в 1995 г., минимальной в 1994 г. и промежуточной в 1996 г. Гнездовая плотность птиц и, в частности, куликов в 1995 г. была наивысшей известной для Арктики (см. напр. Рябицев 1993, TERA 1993, Underhill *et al.* 1993, Томкович, Соловьев, Сыроечковский, мл. 1994, Gratto-Trevor 1996). Тенденции изменения гнездовой численности наиболее обильных видов между сезонами графически представлены на Рис. 8.

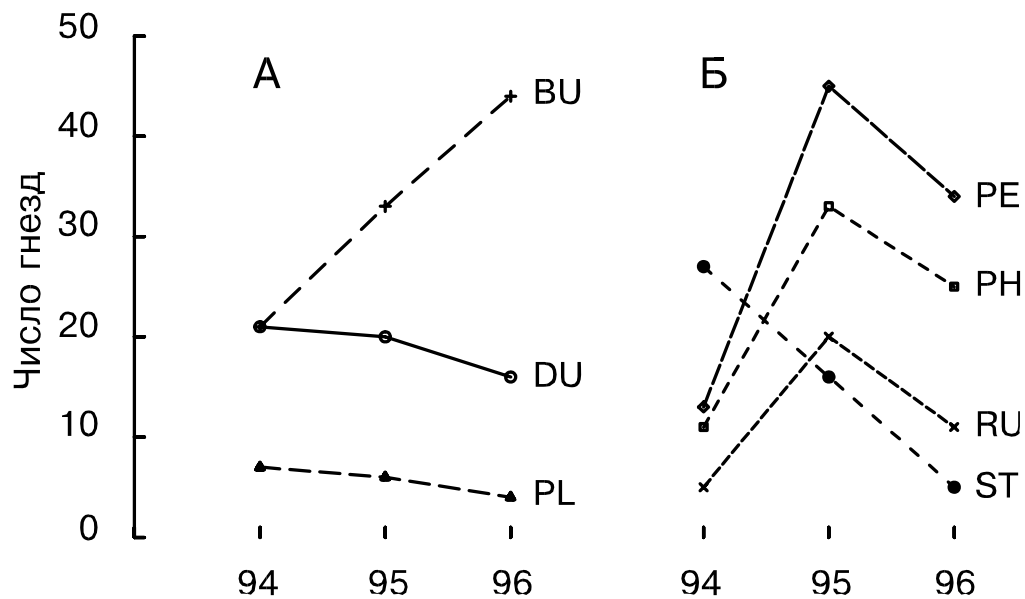


Рисунок 8. Межгодовая динамика числа гнезд наиболее массовых видов птиц на площадке; А - территориально консервативные виды: BU - лапландский подорожник; DU - чернозобик; PL - бурокрылая ржанка; Б - кочующие виды: PE - дутыш; PH - плосконосый плавунчик; RU - турухтан; ST - кулик-воробей.

Таблица 7. Гнездовая численность и плотность птиц на площадке (1.26 км²).

Повторные кладки 1995 г. исключены.

Вид	Число гнезд			Плотность гнезд		
	1994	1995	1996	1994	1995	1996
<i>Polysticta stelleri</i>	0	0	1	0.00	0.00	0.79
<i>Somateria spectabilis</i>	1	0	0	0.79	0.00	0.00
<i>Clangula hyemalis</i>	1	0	2	0.79	0.00	1.59
<i>Anas acuta</i>	0	0	1	0.00	0.00	0.79
<i>Lagopus lagopus</i>	3	1	2	2.38	0.79	1.59
<i>Pluvialis fulva</i>	7	6	4	5.56	4.76	3.17
<i>Pluvialis squatarola</i>	2	1	2	1.59	0.79	1.59
<i>Calidris alpina</i>	21	20	16	16.67	15.87	12.70
<i>Calidris ferruginea</i>	2	3	1	1.59	2.38	0.79
<i>Calidris melanotos</i>	13	45	34	10.32	35.71	26.98
<i>Calidris minuta</i>	27	16	5	21.43	12.70	3.97
<i>Calidris temminckii</i>	1	0	3	0.79	0.00	2.38
<i>Philomachus pugnax</i>	5	20	11	3.97	15.87	8.73
<i>Phalaropus fulicarius</i>	11	33	25	8.73	26.19	19.84
<i>Phalaropus lobatus</i>	0	0	2	0.00	0.00	1.59
<i>Limosa lapponica</i> *	1	2	0	0.79	1.59	0.00
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	1	3	0	0.79	2.38	0.00
<i>Sterna paradisea</i>	1	1	3	0.79	0.79	2.38
<i>Stercorarius longicaudus</i>	1	1	1	0.79	0.79	0.79
<i>Calcarius lapponicus</i>	21	33	44	16.67	26.19	34.92
<i>Eremophila alpestris</i>	0	1	1	0.00	0.79	0.79
Всего:	119	186	158	94.44	147.59	125.38

* - по крайней мере одна пара достоверно гнездилась в 1996 г., но гнездо не найдено.

Плотности двух территориально консервативных видов куликов (чернозобика и бурокрылой ржанки) были относительно постоянны в разные сезоны, хотя в наиболее поздний 1996 г. определенный спад наметился и у этих рано гнездящихся видов. Лапландский подорожник тоже консервативный вид (Рябицев 1993), но в отличие от Аляски (TERA 1993) его численность значительно и необъяснимо варьировала.

Единственное предположение для объяснения высокой гнездовой численности в 1996 г. связано с внутри региональными изменениями в распределении, вызванными более ранним таянием снега в этот сезон на площадке, чем в ближайших прилегающих к ней окрестностях. Невозможно объяснить изменение численности в 1996 г. увеличенным воспроизводством, поскольку ни одни из двух предыдущих лет исследований не характеризовался высоким успехом размножения (см. ниже).

Среди кочующих видов изменения гнездовой плотности трех из них - дутыша, плосконосого плавунчика и турухтана оказались в высшей степени сходны. Численность была наивысшей в самый ранний и теплый из трех 1995 г., но эту связь с температурными условиями не следует трактовать упрощенно, поскольку в самый поздний 1996 г. численность оказалась выше, чем в промежуточный 1994 г. Другой оказалась динамика гнездовой численности кулика-воробья на площадке, уменьшавшаяся с каждым из трех сезонов. В отличие от дутыша, плосконосого плавунчика и турухтана оптимум ареала кулика-воробья находится в арктической тундре, и район наших исследований близок к южному пределу гнездового распространения этого вида. Вероятно, число куликов-воробьев остающихся здесь для гнездования зависит от условий среды на пролетном пути и далее к северу в области оптимума. Относительно высокая плотность в поздний сезон 1994 г. могла быть связана с недоступностью северных областей гнездования в арктической тундре, находящихся под снегом на тот момент, тогда как в теплом 1995 г. большее число птиц получило возможность продолжить миграцию на север. Эту гипотезу косвенно подтверждает изменение соотношения полов между 1994 г., когда среди насиживающих птиц определенного пола 78 % были самками, и 1995 г., когда на гнездах обнаруживали лишь самцов (разница достоверна, $P=0.001$, FT). Поскольку для куликов-воробьев установлена система сдвоенного гнездования (Томкович, Соловьев, Сыроечковский, мл. 1994), можно предположить, что в ранний сезон 1995 г. самки оставили самцов насиживать первые кладки в нашем районе, а сами отправились на север, тогда как в позднем 1994 г. птицы обоих полов были вынуждены остаться для насиживания в нашем относительно южном районе. Дальнейшее уменьшение числа гнезд в 1996 г. труднообъяснимо, поскольку выборка птиц определенного пола в этот сезон была слишком мала ($n=2$) для каких-либо выводов.

Некоторые из наблюдавшихся нами тенденций изменений численности птиц в нашем районе исследований достаточно близки к ранее описанным для похожего по набору видов сообщества птиц на севере Аляски (Трой 1996). Там наивысшая гнездовая плотность куликов была зарегистрирована в самый ранний в 10-летней серии наблюдений сезон 1990 г. Численность наиболее резко изменялась между годами у дутыша и лапландского подорожника, тогда как плотность чернозобика была гораздо более постоянна, чем у кочующих видов. Гипотеза о связи обилия кочующих видов с условиями, благоприятными для раннего гнездования, в нашем исследовании не была подтверждена для кулика-воробья, что указывает на разнообразие стратегий размножения в этой группе кочующих видов. Различие стратегий кулика-воробья и такого более южного вида, как турухтан, была ранее показана для центрального Ямала (Рябицев 1993), где первый увеличивал плотность в поздние сезоны, а последний - в ранние. В высокой Арктике на Таймыре плотность кулика-воробья изменяется аналогично плотности более южных видов в районе наших исследований, т.е. возрастает в ранний год и уменьшается в поздний (Томкович, Соловьев, Сыроечковский, мл. 1994). Таким образом, район работ на юго-востоке Таймыра населяют три группы куликов, демонстрирующие различные типы динамики гнездовой численности, а именно, территориально консервативные, южные кочующие и северные кочующие. Гипотезу Трой (1996) о зависимости численности консервативных видов от успеха размножения двумя годами ранее мы не могли проверить в связи с недостаточным числом полевых сезонов.

5.3. Успех гнездования.

Для обильных видов куликов (более 10 найденных гнезд) было очевидным увеличение успеха гнездования от 9-23 % в 1994-95 гг. до 66-88 % в 1996 г. (Таблица 8).

Увеличение успеха гнездования в 1996 г. по сравнению с каждым из 1994 и 1995 гг. было достоверно для чернозобика, бурокрылой ржанки, дутыша, кулика-воробья, плосконого плавунчика и турухтана ($P < 0.006$, FT). Приведенные в таблице 8 для воробьиных цифры соответствуют числу доживших до вылупления гнезд, что объясняет завышенное значение 1995 г., когда многие гнезда были разорены уже с птенцами. Рост успеха гнездования в 1996 г. с очевидностью связано с отсутствием хищничества песцов в этот сезон, когда большинство неуспешных гнезд было раздавлено оленями и незначительная доля разорена кочующими поморниками. Эти

результаты полностью соответствуют предсказаниям гипотезы о ведущей роли наличия альтернативных кормов хищников и второстепенном значении абиотических условий, неблагоприятных в 1996 г., для успеха гнездования арктических птиц.

Таблица 8. Успех гнездования (в %) в районе исследований, число гнезд - в скобках; *nn* - гнезда в данный сезон не найдены.

Вид	1994	1995	1996
<i>Lagopus lagopus</i>	0.0 (2)	0.0 (1)	100.0 (3)
<i>Somateria spectabilis</i>	0.0 (1)	<i>nn</i>	100.0 (1)
<i>Polysticta stelleri</i>	<i>nn</i>	<i>nn</i>	0.0 (1)
<i>Melanitta fusca</i>	<i>nn</i>	0.0 (1)	<i>nn</i>
<i>Clangula hyemalis</i>	0.0 (1)	<i>nn</i>	100.0 (2)
<i>Anas acuta</i>	<i>nn</i>	<i>nn</i>	0.0 (1)
<i>Pluvialis fulva</i>	0.0 (11)	0.0 (22)	66.7 (33)
<i>Pluvialis squatarola</i>	33.3 (6)	100.0 (5)	60.0 (5)
<i>Tringa erythropus</i>	<i>nn</i>	100.0 (1)	<i>nn</i>
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	100.0 (1)	0.0 (3)	<i>nn</i>
<i>Limosa lapponica</i>	0.0 (1)	0.0 (2)	<i>nn</i>
<i>Phalaropus fulicarius</i>	9.1 (11)	22.9 (35)	88.5 (26)
<i>Phalaropus lobatus</i>	<i>nn</i>	<i>nn</i>	66.7 (3)
<i>Calidris alpina</i>	13.6 (22)	22.7 (22)	76.5 (17)
<i>Calidris ferruginea</i>	0.0 (4)	0.0 (4)	0.0 (1)
<i>Calidris melanotos</i>	15.4 (13)	13.0 (46)	78.9 (38)
<i>Calidris minuta</i>	14.8 (27)	18.8 (16)	85.7 (7)
<i>Calidris temminckii</i>	0.0 (1)	100.0 (1)	50.0 (4)
<i>Philomachus pugnax</i>	20.0 (5)	15.8 (19)	83.3 (12)
<i>Stercorarius longicaudus</i>	0.0 (1)	0.0 (1)	100.0 (2)
<i>Sterna paradisea</i>	0.0 (1)	0.0 (1)	100.0 (5)
<i>Calcarius lapponicus</i>	63.6 (22)	96.4 (28)	87.5 (40)
<i>Eremophila alpestris</i>	<i>nn</i>	100.0 (1)	100.0 (1)
<i>Acanthis flammea</i>	<i>nn</i>	<i>nn</i>	100.0 (1)

6. Межгодовые изменения в использовании гнездовых местообитаний птицами.

Изменение условий окружающей среды может ограничить доступность определенных местообитаний для птиц. Каждый из обычных на площадке видов имел одно (чернозобик, дутьш, лапландский подорожник) или два (кулик-воробей, плосконосый плавунчик, турухтан) предпочитаемых местообитания, в которых располагалось большинство гнезд (Таблица 9).

Таблица 9. Распределение гнезд обычных видов по основным местообитаниям площадки. Исключены местообитания, в которых общее число гнезд перечисленных видов не превышало 10.

Вид	бугры плоско-бугристого болота	мочажины плоско-бугристого болота	пушицево-моховая тундра	мохово-осоково-пушицевая тундра
<i>Phalaropus fulicarius</i>	4	18	32	20
<i>Calidris alpina</i>	10	0	8	41
<i>Calidris melanotos</i>	18	0	20	60
<i>Calidris minuta</i>	21	0	1	28
<i>Philomachus pugnax</i>	1	3	19	14
<i>Calcarius lapponicus</i>	70	0	8	19

Доля гнезд в предпочитаемых местообитаниях была для каждого вида выше в 1995 г., чем в 1994 или 1996 гг. Мы использовали индекс перекрытия ниш Шенера (Schoener 1970) для характеристики степени межвидового сходства гнездовых местообитаний в разные годы. Поскольку предпочитаемые местообитания различались между видами, мы использовали среднюю попарных перекрытий между данным и прочими видами для характеристики степени использования видом предпочитаемых местообитаний. Средняя попарных перекрытий была меньше для всех видов в 1995 г., чем в другие сезоны (Таблица 10), хотя разница достоверна лишь для перекрытия ниш чернозобика с другими видами ($P=0.041$, дисперсионный анализ Фридмана). Можно предположить, что ранний сезон 1995 г. был более благоприятным, предоставляя птицам большие возможности использования для гнездования предпочитаемых местообитаний, в которых их приспособленность должна быть максимальной.

Таблица 10. Среднее перекрытие гнездовых местообитаний у обычных видов на площадке.

Вид	Среднее перекрытие с 5 другими видами		
	1994	1995	1996
<i>Calidris alpina</i>	0.679	0.474	0.605
<i>Calcarius lapponicus</i>	0.504	0.399	0.508
<i>Calidris melanotos</i>	0.655	0.543	0.629
<i>Calidris minuta</i>	0.532	0.443	0.588
<i>Phalaropus fulicarius</i>	0.572	0.421	0.484
<i>Philomachus pugnax</i>	0.537	0.492	0.433

Относительно редкие виды со специфическими требованиями к местообитаниям также проявляли их по-разному в 1995 г. и в поздние сезоны. Утки

гнездились на площадке только в 1994 и 1996 гг. (таблица 5), равно как и другие виды предпочитавшие пойму и берега рек в раннем 1995 г. (крачки, белохвостый песочник и круглоносый плавунчик). Возможность использования предпочитаемых местообитаний в 1995 г. может быть связана с некоторым увеличением успеха гнездования по сравнению с 1994 г. у таких видов, как чернозобик, кулик-воробей и плосконосый плавунчик, хотя подтвердить это не представляется возможным из-за сильного пресса хищников и незначительного числа выживших гнезд в оба эти года. В 1996 г. хищничество песцов на гнездах резко уменьшилось из-за изменений в обилии леммингов, и роль выбора местообитаний для выживаемости гнезд в этот сезон не может непосредственно сравниваться с его ролью в любой из двух предшествующих сезонов.

7. Масса тела насиживающих куликов в 1994-96 гг.

Ранее исследованиями на северном Таймыре было показано, что в поздние и холодные сезоны масса тела насиживающих куликов ниже, чем в сезоны с “нормальными” условиями гнездования (Soloviev & Tomkovich, 1995, 1997). Уменьшение запасов внутренних резервов во время инкубации может повлиять на способность птицы противостоять неблагоприятным погодным условиям, а следовательно и на вероятность выживания кладки. Мы использовали дисперсионный анализ с фактором года для сравнения массы тела куликов в разные сезоны. Для учета влияния на массу размера птицы, независимого от внутренних резервов, в модель включали первую главную компоненту длин крыла, клюва и цевки в качестве ковариаты. Значимое межгодовое различие было установлено только для плосконосых плавунчиков, которые были тяжелее в 1996 г., чем в любом из двух других ($P < 0.001$, Таблица 11). Этот результат трудно объяснить на основе имеющихся данных. Масса тела прочих видов куликов не различалась значимо между годами ($P > 0.05$, Таблица 11), что указывает на более слабую зависимость размера внутренних резервов от абиотических факторов в нашем относительно южном районе по сравнению с высокой Арктикой.

Таблица 11. Исправленные с учетом различий в размерах тела средние массы насиживающих куликов. Приведены средняя±стандартное отклонение; n - размер выборки.

Вид	1994	1995	1996
<i>Pluvialis fulva</i>	128.1±8.3, n=21	132.8±8.3, n=25	130.4±6.2, n=14
<i>Phalaropus fulicarius</i>	48.4±2.4, n=6	47.3±3.7, n=31	53.1±3.3, n=26
<i>Calidris alpina</i>	50.5±3.6, n=40	51.6±4.0, n=15	50.7±3.7, n=10
<i>Calidris melanotos</i>	65.1±4.9, n=8	63.7±3.7, n=42	64.4±3.7, n=32
<i>Calidris minuta</i>	29.4±2.6, n=23	27.4±1.5, n=13	29.6±2.3, n=4
<i>Philomachus pugnax</i>	113.6±5.7, n=4	108.1±6.5, n=7	113.5±6.3, n=10

8. Территориальный консерватизм тундровых куликов.

Данные по возвращаемости у разных видах куликов обобщены в таблице 12. Они вполне согласуются с результатом, полученным на северном Таймыре Tomkovich & Soloviev (1994), о том, что виды с резко изменяющейся гнездовой плотностью слабо консервативны, равно как и самки по сравнению с самцами таких достаточно хорошо возвращающихся на места прежнего гнездования видов, как чернозобик и бурокрылая ржанка. Показатель возврата самцов тулеса, который был единственным консервативным видом общим для обследованных нами мест на северном и юго-восточном Таймыре, составил лишь 33.3 % в последнем по сравнению с 80 % на севере (разница, однако, недостоверна статистически из-за малой выборки, $P > 0.5$, FT), что может быть связано с неблагоприятными погодными условиями весной 1994 г., когда тулеса закреплялись на будущих территориях.

Все 8 самок чернозобика, вернувшихся в 1995 г. имели возможность восстановить пару с прошлогодними самцами, поскольку они тоже вернулись, но только 4 из 8 (50 %) использовали этот шанс, тогда как остальные образовали пару с другими самцами. Самка бурокрылой ржанки, чей партнер 1994 г. вернулся в 1995 г., также не восстановила пару.

Таблица 12. Территориальный консерватизм взрослых куликов.

Вид	Пол	Окольцовано в 1994	Обнаружено в 1995	Показатель возврата, %
Чернозобик	М	21	14	66.7
	F	17	8	47.1
	?	11	3	27.3
Краснозобик	F	6	0	0
Дутыш	F	12	0	0
Кулик-воробей	М	2	0	0
	F	12	0	0
	?	20	0	0
Плосконосый плавунчик	М	9	1	11.1
Турухтан	F	5	1	20
Бурокрылая ржанка	М	11	6	54.5
	F	11	2	18.2
Тулес	М	6	2	33.3
	F	4	0	0
Белохвостый песочник	?	1	0	0

В 1996 г. показатели возврата консервативных видов были близки к значениям 1995 г. (это объясняет незначительное число взрослых чернозобиков, окольцованных в 1995-96 гг., когда большинство самцов и многие самки на площадки были представлены уже окольцованными в 1994 г. птицами). Зависимость возвращаемости от успеха размножения не возможно было проверить, поскольку последний и в 1994 г. и в 1995 г. был низким. В 1996 г. вернулся один самец плосконосого плавунчика из 35 окольцованных в 1995 г., не сильно отличается от возвращаемости 6.7 %, установленной для этого вида на Аляске (Shamel & Tracy 1977). Вернувшаяся в 1995 г. самка турухтана была также единственной вернувшейся и в 1996 г. Самка дутыша, окольцованная в 1995 г., была отмечена в предгнездовой период 1996 г. на площадке, что представляет единственный для Сибири случай возврата этого кочующего вида. В целом, показатели возврата ни одного из видов куликов не отличались принципиально от зарегистрированных для них в других областях Арктики (Рябицев 1993, Tomkovich & Soloviev 1994).

9. Основные результаты проекта и их значение для дальнейших исследований арктических птиц.

- I. Ряд принципиальных затруднений был установлен для использования маршрутных учетов на линейных трансектах для оценки обилия тундровых птиц. Поскольку недавно рабочая группа по биологическим методам мониторинга арктических наземных экосистем, организованная Программой Арктического Мониторинга (Arctic Monitoring and Assessment Program) и Комиссией по Охране Арктической Флоры и Фауны (Conservation of Arctic Flora and Fauna), рекомендовала линейные трансекты для мониторинга популяций куликов и воробьиных на открытых арктических территориях (Biological Methods for use in Monitoring the Arctic 1995), осознание ограничений этой методики при планировании, выполнении и интерпретации его результатов приобретает определяющее значение.
- II. Протягивание веревки над предполагаемым гнездовым местообитанием оказалось высокоэффективным для обнаружения гнезд ряда тундровых видов птиц, что оправдывает его использование как метода учета. При этом следует принимать во внимание, однако, что, результаты применения этого метода были не одинаковы для разных видов и оказались зависящими также от их плотности.
- III. Был предложен подход к оценке абсолютного числа гнезд птиц на основе последовательного использования поиска гнезд вспугиванием насиживающих птиц и протягивания веревки. В связи с крайней трудностью определения абсолютных гнездовых плотностей для немногогамных, плотно насиживающих видов, эта методология может быть полезной при проведении дальнейших работ по мониторингу.
- IV. Предпринятый анализ существующих методов учета птиц показал, что в тундровых условиях они либо не обладают требуемой для задач мониторинга точностью, либо связаны со значительными трудозатратами. Это обстоятельство следует принимать во внимание при планировании работ по мониторингу наземных арктических экосистем.
- V. Проведенные в течение 3 сезонов исследования показали, что абиотические условия в начале сезона в значительной степени определяют гнездовую численность, в особенности кочующих видов. Успех гнездования всех видов в

основном определялся обилием леммингов как альтернативной добычи песцов. Эти результаты хорошо согласуются с полученными в других областях Арктики. Однако, ряд наблюдений указывает на то, что гнездовую численность и успех размножения испытывают влияние и других факторов, чья роль в полной мере может быть оценена лишь в процессе дальнейших исследований.

VI. Редкостно высокая плотность гнездования тундровых птиц на площадке постоянных наблюдений делает ее оптимальным местом для проведения разнообразных экологических исследований и мониторинга окружающей среды, которые могут быть существенно облегчены благодаря наличию детальных карт местообитаний, созданных в результате 3-летних работ по данному проекту.

9. Благодарности.

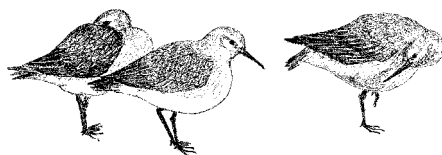
Настоящее исследование было выполнено в рамках проекта Мониторинга Куликов на Таймыре при финансовой и организационной поддержке национального парка Schlezvig-Holstein Wattenmeer, Таймырского государственного заповедника, Арктической экспедиции Российской Академии наук и Рабочей Группы по Куликам (СНГ). Работа М.Ю.С. была также поддержана грантами № 93-04-20939 и 96-04-49290 Российского Фонда Фундаментальных Исследований, присужденным Г.Н.Симкину. Опыт консультантов проекта акад. Е.Е.Сыроечковского и к.б.н. П.С.Томковича существенно помогли в надлежащем планировании и выполнении работ. К.б.н. Ю.М.Карбаинов и Е.Е.Сыроечковский, мл. оказали неоценимую помощь в организации работ. Выполнение программы полевых исследований оказалось возможным благодаря активной помощи М.Weston, Т.Larsen, S.Grundetjern и А.А.Гаврилова.

Литература.

- Александрова, В.Д. 1937. Тундры правобережья реки Попигаи. Труды Арктического ин-та, Т. **63**: 185-207.
- Аптон, Г. 1982. Анализ таблиц сопряженности. М.: Финансы и статистика.
- Приклонский, С.Г. 1960. Автоматический лучок для отлова птиц. Зоол. журн. Т. **39**: 623-624.
- Рябицев В.К. 1993. Территориальное поведение и динамика сообществ птиц в Субарктике. Екатеринбург: Наука.
- Томкович П.С., Соловьев М.Ю., Сыроечковский Е.Е., мл. 1994. Птицы арктических тундр северного Таймыра, район бухты Книповича. С. 41-107 в кн.: Е.В.Рогачева (ред.). Арктические тундры Таймыра и островов Карского моря: природа, фауна и проблемы охраны. Ин-т сравн. морф. и экол. жив. им. А.Н.Северцова РАН.
- Челинцев, Н.Г. 1993. Математические основы комплексных маршрутных учетов населения птиц. Бюлл. МОИП, отд. биол., Т.**98**, вып. 6, 3-15.
- Чернов, Ю.И. и Матвеева, Н.В. 1979. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре. Стр. 166-200 в кн: В.Д.Александрова и Н.В.Матвеева (ред.). Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра.
- Bibby, C.J., N.D.Burgess & D.A.Hill. 1992. Bird Census Techniques. Academic Press, London.
- Biological Methods for use in Monitoring the Arctic. 1995. TemaNord 604. Copenhagen: Nordic Council of Ministers.
- Chernov, Y.I. 1985. The Living Tundra. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cleveland, W.S. 1979. Robust locally weight regression and smoothing scatterplots. Journal of the American Statistical Association **74**: 829-836.
- Cleveland, W.S. 1981. LOWESS: A program for smoothing scatterplots by robust locally weighted regression. The American Statistician **35**: 54.
- Eastman, R.J. 1992. IDRISI. User's Guide. Version 4.0, rev.1. Clark Univ. Graduate School of Geography, Worcester, Massachusetts.

- Gratto-Trevor, C.L. 1996. Use of Landsat TM Imagery in Determining Important Shorebird Habitat in the Outer Mackenzie Delta, Northwest Territories. *Arctic* **49**: 11-22.
- Greenwood, J.J.D, Baillie, S.R., Crick, H.Q.P., Marchant, J.H. & Peach, W.J. 1993. Integrated population monitoring: detecting the effect of diverse changes. Pp. 264-342 in R.W.Furness & J.J.D.Greenwood (eds.). *Birds as Monitors of Environmental Change*. Chapman & Hall. London.
- Hayne, D.W. 1949. An examination of the strip census methods for estimating animal populations. *J. Wildlife Management* **13**: 145-157.
- Hildйн, O. 1981. Sources of error involved in the Finnish line-transect method. *Studies in Avian Biology* **6**: 152-159.
- Keles, J.A. & Byrkjedal, I. 1984. Line transects of waders in an alpine area: a methodological study. *Ann. Zool. Fennici* **21**: 399-402.
- Јдрvinen, O. & Vдisдnen, R.A. 1976. Finnish line transect censuses. *Ornis fennica* **53**: 115-118.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. London: Croom Helm.
- Reed, T.M., Barret, J.C., Barret, C. & Langslow, D.R. 1983. Diurnal variability in the detection of Dunlin *Calidris alpina*. *Bird Study* **30**: 244-246.
- Schoener, T.W. 1970. Non-synchronous spacial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology* **51**: 408-418.
- Seber, G.A.F. 1982. *The Estimation of Animal Abundance*, 2nd edition. London: Griffin.
- Shamel, D. & D.Tracy. 1977. Polyandry, replacement clutches and site tenacity in the red phalarope (*Phalaropus fulicarius*) at Barrow, Alaska. *Bird-Banding* **48**: 314-324.
- Silverman, B.W. 1986. *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. London: Chapman and Hall.
- Soikkeli, M. 1967. Breeding cycle and population dynamics of the Dunlin (*Calidris alpina*). *Ann. Zool. Fenn.* **4**: 158-198.
- Soloviev, M.Yu. 1995. Wader Monitoring Project at the Taimyr: preliminary results of the methods' comparison. *Bird Census News* **8**, № 2, 80-95.
- Soloviev, M.Yu. & P.S.Tomkovich. 1995. Biometrics of Sanderlings *Calidris alba* from the Taimyr. *Ringing and Migration* **16**: 91-99.
- Soloviev, M.Y. & P.S.Tomkovich. 1997. Body mass changes in waders (Charadrii) in a high arctic area at northern Taimyr, Siberia. *J. Ornithology* **137**, № 2.

- Svensson, L. 1984. Identification Guide to European Passerines. L.Svensson, Stockholm.
- Summers R. & M. Nicoll. 1982. Problems in censusing breeding waders in S.W. Iceland. Wader Study Group Bull. № 34: 28.
- Tomkovich, P.S. & M.Yu. Soloviev 1994. Site fidelity in High Arctic breeding waders. *Ostrich* **65**: 174-180.
- TERA. 1992. Trends in bird use of the Pt. McIntyre reference area, 1981-1991. Report by Troy Ecological Research Associates for BP Exploration (Alaska) Inc. Anchorage, Alaska.
- TERA. 1993. Population Dynamics of Birds in the Pt. McIntyre reference area, 1981-1992. Report by Troy Ecological Research Associates for BP Exploration (Alaska) Inc. Anchorage, Alaska.
- Troy, D.M. 1996. Population dynamics of breeding shorebirds in Arctic Alaska. *International Wader Studies* **8**: 15-27.
- Underhill, L.G., R.P.Prys-Jones, E.E.Syroechkovski, Jr., N.M.Groen, V.N.Karpov, H.G.Lappo, M.W.J. van Roomen, A.V.Rybkin, H.Schekkerman, H.Spiekman, and R.W.Summers. 1993. Breeding of waders (*Charadrii*) and Brent Geese *Branta bernicla bernicla* at Pronchishcheva Lake, northeastern Taimyr, Russia, in a peak and a decreasing lemming year. *Ibis* **135**: 277-292.
- Whitfield, D.P., Brade, J.J., Burton, R.W., Hankinson, K.W. & Young, S. 1996. The abundance of breeding Knot *Calidris canutus islandica*. *Bird Study* **43**: 000-000.
- Wilkinson, L. 1990a. SYSTAT: The System for Statistics. Evanston, IL: SYSTAT, Inc.
- Wilkinson, L. 1990b. SYGRAPH: The System for Graphics. Evanston, IL: SYSTAT, Inc.



Приложения.

Таблица 1-1. Плотность птиц (в парах на км² ± стандартная ошибка) в различных местообитаниях в предгнездовой период 1994 г. Точками обозначены недостающие данные для вычисления плотности.

Вид	плоско- бугристое болото	поли- гональное болото	осоко- пушицево- моховая тундра	лишайни- ково- осоково- моховая тундра	дриадовая тундра
<i>Calcarius lapponicus</i>	157.6±6.8	234.6±51.7	115.8±21.5	186.1±8.2	168.7±35.5
<i>Calidris alpina</i>	13.8±1	28.5±6.7	52.5±6.9	32.5±2.6	26.5±11.8
<i>Calidris ferruginea</i>	9.4±2.8	51.8±12.2	8.8±2.4	12.1±3.4	.
<i>Calidris melanotos</i>	13.9±1	-2.4±11.4	3.6±0.5	2.7±0.7	.
<i>Calidris minuta</i>	42.7±4.3	-63.1±102.	39.3±5.6	10.7±1.3	78.5±13.8
<i>Eremophila alpestris</i>	.	.	8.6±1.9	17.1±5.9	26.1±3.4
<i>Lagopus lagopus</i>	15.3±1.6	25.9±6.1	1.4±0.4	18.8±1.6	78.5±17.2
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	.	51.8±12.2	.	.	.
<i>Limosa lapponica</i>	3.8±0.7	-46.3±32.2	5.1±1	10.5±1.7	39.1±12.5
<i>Phalaropus fulicarius</i>	14.5±1.6	-163.9±156	2.0±0.4	1.6±0.6	.
<i>Phylomachus pugnax</i>	15.8±1.7	.	10.7±3.3	0.6±0.4	.
<i>Pluvialis fulva</i>	6.4±1.2	.	22.1±4.3	24.6±2.8	1.0±7.5
<i>Pluvialis squatarola</i>	2.4±0.5	20.9±5.1	.	1.9±0.5	23.8±15.7
<i>Stercorarius longicaudus</i>	.	.	.	1.9±0.4	8.4±3.8
<i>Sterna paradisaea</i>

Таблица 1-2. Плотность птиц (в парах на км² ± стандартная ошибка) в различных местообитаниях в предгнездовой период 1995 г.

Вид	плоско- бугристое болото	поли- гональное болото	осоко- пушицево- моховая тундра	лишайни- ково- осоково- моховая тундра	дриадовая тундра
<i>Calcarius lapponicus</i>	45.5±1.9	11.9±1.3	18.5±4.5	26.4±3.5	.
<i>Calidris alpina</i>	5.1±0.3	2.7±1	10.1±1.2	9.3±6.3	.
<i>Calidris ferruginea</i>	5.5±0.4	0.5±0.6	.	.	0.5±64.8
<i>Calidris melanotos</i>	22.3±0.8	42.6±1	19.8±0.6	4.2±0.4	.
<i>Calidris minuta</i>	2.0±0.7	16.8±2	8.1±2.5	.	.
<i>Lagopus lagopus</i>	1.2±0.2	2.1±0.3	.	.	.
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	1.2±0.2	9.3±3.6	.	.	.
<i>Limosa lapponica</i>	1.1±0.2	.	0.9±1.7	5.9±1	.
<i>Phalaropus fulicarius</i>	52.7±3.1	97.2±3.1	7.4±0.3	.	.
<i>Phylomachus pugnax</i>	19.0±2.3	66.5±9.9	4.3±2.9	3.0±0.5	.
<i>Pluvialis fulva</i>	3.4±0.2	1.4±0.7	.	6.0±1	.
<i>Pluvialis squatarola</i>	.	0.7±0.4	.	23.6±4.1	.
<i>Stercorarius longicaudus</i>	1.2±0.4	0.3±0.2	0.5±0.4	.	.
<i>Sterna paradisaea</i>	.	1.5±0.2	.	.	.

Таблица 1-3. Плотность птиц (в парах на км² ± стандартная ошибка) в различных местообитаниях в период начала насиживания 1994 г.

Вид	плоско- бугристое болото	поли- гональное болото	осоко- пушицево- моховая тундра	лишайни- ково- осоково- моховая тундра	дриадовая тундра
<i>Calcarius lapponicus</i>	36.8±2.2	10.6±0.3	24.8±3.7	-89±40.6	2.8±0.4
<i>Calidris alpina</i>	3.9±0.2	2.3±0.2	3.9±0.3	.	.
<i>Calidris ferruginea</i>	0.3±0.4	.	.4±0.9	.	.
<i>Calidris melanotos</i>	12.9±0.5	12.3±0.3	3.5±1.1	.	.
<i>Calidris minuta</i>	1.0±0.1	11.9±0.4	3.3±0.2	23.5±4.1	5.1±0.8
<i>Eremophila alpestris</i>	23.0±1.9
<i>Lagopus lagopus</i>	2.5±0.2	1.8±0.1	3.2±0.3	.	10.2±1
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	.	2.5±0.4	.	.	.
<i>Limosa lapponica</i>	3.3±0.2	0.6±0.1	0.8±0.2	.	.
<i>Phalaropus fulicarius</i>	6.8±0.3	33.4±1.1	4.1±0.5	.	.
<i>Phylomachus pugnax</i>	7.0±0.6	3.3±0.3	7.7±2.0	.	51.9±7
<i>Pluvialis fulva</i>	6.3±0.3	4.2±0.2	2.5±0.4	-152.0±69.2	.
<i>Pluvialis squatarola</i>	1.6±0.1	.	3.6±0.7	.	.
<i>Stercorarius longicaudus</i>	2.0±0.3	.	.	.	-3.6±4
<i>Sterna paradisaea</i>	.	1.9±0.2	1.3±0.5	.	.

Таблица 1-4. Плотность птиц (в парах на км² ± стандартная ошибка) в различных местообитаниях в период начала насиживания 1995 г.

Вид	плоско- бугристое болото	поли- гональное болото	осоко- пушицево- моховая тундра	лишайни- ково- осоково- моховая тундра	дриадовая тундра
<i>Calcarius lapponicus</i>	25.9±0.9	9.9±7.8	24.3±1.0	7.2±1.8	160.3±32
<i>Calidris alpina</i>	2.6±0.3	-3.3±2.6	9.7±3.5	.	.
<i>Calidris ferruginea</i>	1.6±0.3
<i>Calidris melanotos</i>	12.4±0.8	9.8±13.1	22.1±2.6	.	.
<i>Calidris minuta</i>	4.4±0.2	.	2.6±0.8	.	.
<i>Eremophila alpestris</i>	.	.	.	7.6±1.9	.
<i>Lagopus lagopus</i>	2.9±0.7	5.0±2.2	0.4±0.7	.	.
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	.	.	8.1±1	.	.
<i>Limosa lapponica</i>	2.3±0.1	.	3.5±0.9	7.4±1.9	.
<i>Phalaropus fulicarius</i>	19.2±1.5	25.8±29.3	11.2±1.8	.	.
<i>Phylomachus pugnax</i>	1.1±0.4	49.6±4.9	0.1±0.8	.	.
<i>Pluvialis fulva</i>	1.6±0.2	.	6.6±1.5	.	.
<i>Pluvialis squatarola</i>	.	.	1.3±3.3	.	.
<i>Stercorarius longicaudus</i>	.	.	6.7±2.3	.	28.5±24.7
<i>Sterna paradisaea</i>	.	3.9±0.9	.	.	.

Таблица 2. Длина трансект, пройденных в различных местообитаниях в 1994-1995 гг.

Местообитание	Предгнездовой период		Период начала насиживания	
	1994	1995	1994	1995
плоско-бугристое болото	9.8	18.2	19.9	13.7
полигональное болото	1.3	17.5	27.8	9.2
осоко-пушицево-моховая тундра	5.8	8.7	9.8	7.9
лишайниково-осоково-моховая тундра	9.3	4.5	2.4	2.6
дриадовая тундра	0.8	0.4	5.1	0.3
кустарничковая тундра	0.8	0.0	1.8	0.0
прибрежные местообитания	0.0	0.0	4.2	0.0

Таблица 3-1. Результаты кольцевания: взрослые птицы

Вид	1994	1995	1996
<i>Arenaria interpres</i>	0	0	1
<i>Calidris alpina</i>	49	17	12
<i>Calidris ferruginea</i>	6	3	1
<i>Calidris melanotos</i>	12	42	38
<i>Calidris minuta</i>	34	17	6
<i>Calidris temminckii</i>	1	0	3
<i>Phalaropus fulicarius</i>	9	35	28
<i>Phalaropus lobatus</i>	0	0	4
<i>Philomachus pugnax</i>	5	9	11
<i>Pluvialis fulva</i>	22	25	15
<i>Pluvialis squatarola</i>	10	4	3
<i>Tringa erythropus</i>	1	1	0
<i>Stercorarius longicaudus</i>	1	0	1
Итого:	150	153	123

Таблица 3-2. Результаты кольцевания: птенцы.

Вид	1994	1995	1996
<i>Calidris alpina</i>	18	30	34
<i>Calidris ferruginea</i>	3	4	0
<i>Calidris melanotos</i>	18	25	94
<i>Calidris minuta</i>	60	24	14
<i>Calidris temminckii</i>	0	0	5
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	3	0	0
<i>Limosa lapponica</i>	0	0	3
<i>Phalaropus fulicarius</i>	12	19	51
<i>Phalaropus lobatus</i>	0	0	7
<i>Philomachus pugnax</i>	4	12	29
<i>Pluvialis fulva</i>	7	7	67
<i>Pluvialis squatarola</i>	1	6	9
<i>Tringa erythropus</i>	3	4	0
<i>Calcarius lapponicus</i>	34	67	44
<i>Rhodostetia rosea</i>	0	1	0
Итого:	163	199	357