

стелющимися кустиками ерника, других кустарничков, осок и разнотравья. Плотность самцов белых куропаток была невысокой, территориальные отношения не являлись напряженными, и притязаний на территорию тундрового куропада не было заметно. Несколько раз довелось наблюдать, как в ответ на токование белого самца токовал тундровый — приземлялся в нескольких метрах, а вскоре (через минуту или чуть более) они разлетались. Один раз наблюдали классическую «параллельную дуэль». Это характерная демонстрация границы территорий двумя самцами белой куропатки, но в данном случае один из самцов был тундровым. В процессе наблюдавшейся демонстрации оба самца пробегали параллельными курсами в нескольких метрах один от другого, белый самец временами останавливался, чтобы произнести свое традиционное угрожающее «ку-вУу», в эти моменты тундровый самец только замедлял шаг, чтобы не убежать вперед, и издавал сухое «курр-эrrr», похожее на фрагмент токовой трели. Так самцы пробежали около 30–40 м, после чего разлетелись и каждый исполнил свою токовую песню.

**Сведения о гнездовании.** На территории самца, который держался и токовал в 1987 г. на контрольном участке стационара Хановэй, отмечали двух самок, несколько раз — то одну, то другую вместе с самцом, 25 июня видели спаривание, 28 июня — самца с двумя самками. Гнезд не нашли, но 4 августа встретили самку с несколькими птенцами в возрасте 1–2 дней, а 9 августа — самку с 5 еще не летными птенцами.

В 1988 г. на прошлогоднем месте снова держался территориальный самец, видимо, тот же, 9 июня его видели с самкой, а 16 июня — с двумя самками. Гнездо с 3 яйцами найдено 13 июня, затем с интервалом в среднем меньше суток прибавлялось по яйцу. Самки не было видно, холодные или едва теплые яйца были хорошо укрыты лишайниками. 20 июня самку впервые застали на гнезде насиживающей кладку из 11 яиц. Чтобы увидеть кладку, самку пришлось снимать с гнезда руками, после того как куропатку отпустили, она тут же села насиживать. При более поздних посещениях самку видели на гнезде

и не беспокоили, только 27 июня ее так же руками взяли с гнезда, окольцевали и посадили обратно. Первые наклевыв появились утром 10 июля на 2 яйцах, вечером — на 9. Первые 2 птенца вылупились 11 июля около 12:00, в 21:30 вылупился 10-й птенец, самка при приближении к птенцам наблюдателя совершала в его сторону выпад и шипела. Длительность насиживания от откладки последнего яйца до вылупления птенцов составила 21 день, а по литературным данным — 21–23 (20–26) [Cramp, 1980; Потапов, 1987]. Утром 12 июля гнездо нашли пустым. В подстилке помимо лишайников были листочки ерника и стелющихся ив. В оставшемся яйце оказался крупный погибший эмбрион с недоразвитой нижней челюстью. Выводок с самкой в последующие дни несколько раз встречали на контрольном участке. Самца у гнезда и выводка не видели, а примерно в середине периода насиживания он с участка вообще исчез. Ничего не известно и о второй его самке.

2 июля в 1989 г. наш гость из Норвегии I. Birkjedal нашел гнездо с 7 яйцами и насиживающей самкой в нескольких километрах южнее стационара Хановэй.

**Промеры** одной самки, добытой на Яйбари 29 мая 1993 г. из пролетной стайки: масса 445 г, длина 365 мм, крыло 193, хорда крыла 179, хвост 98, цевка 32, клюв 10, клюв от ноздри 8.5 мм.

#### **Белая куропатка** *Lagopus lagopus* (Linnaeus, 1758)

**Распространение, местообитания, плотность гнездования, численность.** По имеющимся за всю историю исследований сведениям [Финш, 1879; Дерюгин, 1898; Житков, 1912; Шостак, 1921; Дунаева, Кучерук, 1941; Добринский, 1959б; Кучерук и др., 1975], гнездовой ареал вида полностью захватывает территорию полуострова, за исключением ее крайнего севера. При обследовании арктических тундр Ямала в 1974–1975 гг. мы нашли гнездящихся белых куропаток (выводок) у фактории Тамбей и в долине р. Харасавэй. В. Ф. Сосиным с соавт. [1985] в 1980 и 1981 гг. единичные пары встречены только в долинах рек Сабеттаяха и Тамбей — также на юге подзоны. По мнению авторов,

северная граница гнездования вида в подзоне не выходит за пределы бассейнов рек Тамбей и Сядорьяха. К такому же заключению, как Б. М. Житков в начале XX в. [1912], пришли и мы [Данилов и др., 1984]. В горах Полярного Урала белые куропатки населяют межгорные долины с кустарниками, выводки встречены до высот 400 м над ур. м. [Головатин, Пасхальный, 2005а].

В гнездовое время на Южном и Среднем Ямале белые куропатки населяют берега рек, озер и ручьев, поросших ивняками и карликовой березкой, умеренно увлажненные участки кустарниковой тундры, долины логов, реже — участки редколесий с развитым ярусом ивняков и карликовой березки. Сплошных густых и высоких (более 1.5 м) зарослей избегают [Данилов и др., 1984]. В заполярной части поймы Нижней Оби населяют возвышенные участки с тундровой растительностью [Головатин, Пасхальный, 2012].

Наши маршрутные учеты в гнездовое время в разные годы и в разных районах Ямала показали плотность населения на уровне 1–5 пар/км<sup>2</sup> [Данилов и др., 1984]. Максимальные значения плотности гнездования вида на плакорах в северной тайге и лесотундре достигают 14 ос/км<sup>2</sup>, на плакорах и в поймах в полосе кустарниковых тундр — 22 и 27 ос/км<sup>2</sup> соответственно [Рыжановский, 2009]. На стационаре Харп плотность гнездования в разные годы составляла 0.3–0.5 пары/км<sup>2</sup>. В среднем течении р. Щучьей В. В. Кучерук с соавт. [1975] в 1973 г. на разных площадках учитывали от 0.4 до 5 экз/км<sup>2</sup>. На нарушенных участках вдоль трассы строящейся железной дороги в предгорьях Полярного Урала признаков гнездования куропаток не обнаружили [Пасхальный, Головатин, 1998]. На наших стационарах Хадыта и Ласточкин берег в 1970–1981 гг. показатели плотности варьировали в разные годы на маршрутах и разных участках в тундре плакора от 0 до 5 пар/км<sup>2</sup>. На сезонном стационаре Порсьяха в 1976 г. в пойменной тундре было 9.7, на плакоре — 6.8 пары/км<sup>2</sup>.

На маршрутных учетах в 1978–1981 гг. и 1990 г. в подзоне кустарниковых тундр встречаемость вида составляла от 0.6 до 6.0 пар на 10 км, максимальной плотность была

в средней части полуострова [Балахонов, Штро, 1995]. В тундрах средней части р. Юрибей в 1978 г. В. Ф. Сосин с соавт. [1979] определили плотность вида в 1–3 пары/км<sup>2</sup>. На стационаре Еркута в отдельные годы регистрировали до 30 пар/км<sup>2</sup> [Штро и др., 2000]. На стационаре Хановэй в 1974–1975 гг. и 1982–1993 гг. плотность вида на контрольной площадке 4.5 км<sup>2</sup> изменялась от 3.3 до 29.3 пары/км<sup>2</sup>, в среднем за 14 сезонов —  $12.3 \pm 2.2$  пары/км<sup>2</sup>. Имело место практически сплошное и довольно равномерное разделение тундры на территории, наблюдавшееся при любой плотности [Рябицев, 1993а].

В типичных тундрах маршрутные учеты В. А. Бахмутова с соавт. [1985] дали значения плотности от 0 до 5.4 пары/км<sup>2</sup>, а в среднем по подзоне — 3.1 пары/км<sup>2</sup> в 1980 г. и 2.3 пары/км<sup>2</sup> в 1981 г. На наш взгляд, эти показатели сильно занижены из-за проведения учетов в июле — августе, когда куропатки скрытны. Мы в 1975 г. насчитали в пойме р. Ясавэйяха (приток Сеяхи-Зеленой) 4.0, в тундре плакора на участке — 1.8, на маршрутах — 1.2 пары/км<sup>2</sup> [Данилов и др., 1984]. В окрестностях пос. Сеяха в 2006 г. на учетной площадке 3 км<sup>2</sup> плотность составила около 3 пар/км<sup>2</sup> [Рябицев, Примак, 2006].

У южной границы арктических тундр — на стационаре Яйбари, где с 1988 по 1995 г. белых куропаток учитывали на контрольной площадке 3 км<sup>2</sup> с применением индивидуального мечения, плотность вида составляла от 4.0 до 9.0 пар/км<sup>2</sup>, в среднем за 8 лет —  $6.3 \pm 0.6$  пары/км<sup>2</sup>, т. е. сохранялась из года в год на более низком и значительно более стабильном уровне, чем в более оптимальных для вида районах Среднего Ямала. В годы одновременных учетов на стационарах Хановэй и Яйбари (1988–1993) подъемы и спады плотности практически совпадали. Максимальными ее значения были в 1989 и 1992 гг., минимальными — в 1988 и 1990 гг.

На Северном Ямале (Яйбари) при низкой численности распределение территорий самцов не было равномерным, часто на контрольном участке оставались места, не занятые куропатками. Характер будущей территориальной структуры в существенной степени определялся

расположением первых проталин, причем ключевым моментом было время, когда проталины занимали около 10–15 % площади тундры. Первые проталины появлялись главным образом по берегам рек, ручьев и озер, на границах плакоров. Впоследствии здесь наблюдалась повышенная плотность куропаток. Обширные места ровной тундры с глубоким, долго не таявшим снегом часто так и оставались не занятыми куропатками. При картировании населения на контрольном участке было видно тяготение птиц к пойменным ивнякам, тогда как с удалением от реки плотность заметно снижалась. Маршрутные учеты с легавой собакой к югу от стационара в разные годы показали, что на расстоянии 5 км от реки плотность была примерно вдвое меньше, чем на учетной площадке. К северу от р. Венуйеуояха плотность была еще меньше: на проводимых ежегодно по 2–3 раза в сезон маршрутах от Яйбари до пос. Сабетта протяженностью 19 км в 1989–1995 гг. отмечены лишь единичные встречи куропаток. Это говорит о том, что в подзоне арктических тундр в восточной части Ямала распространение куропаток носит преимущественно очаговый характер и приурочено главным образом к долинам рек и ручьев, где еще имеются пойменные заросли невысоких кустарниковых ив.

Влияние различных факторов на динамику населения белой куропатки целенаправленно изучали на Северном Ямале [Тарасов, 1997а; Tarasov, 2011b]. На одном из первых мест по влиянию находилась погода в предшествующий гнездованию период, определявшая сроки его начала. При этом прямого воздействия погодных условий в тот или иной год не наблюдалось, численность куропаток даже в годы с весьма поздней весной (1992, 1994) не снижалась. Сроки наступления весны оказывали влияние на численность опосредовано — через плодовитость и степень территориального консерватизма (см. ниже). Другим важным фактором была интенсивность уничтожения кладок хищниками (главным образом песцами), которая сильно варьировала в зависимости от сезона. Действия внутривидовых механизмов саморегуляции не обнаружено: подъемы численности не вызывали появления

популяционного резерва, снижения плодовитости, эффективности размножения и уменьшения показателя возврата. Ее колебания определялись главным образом числом годовалых птиц ( $r=0.79$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 7$  лет), которое, в свою очередь, зависело от продуктивности размножения в предыдущем сезоне ( $r=0.83$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 6$  лет).

Суммарная летняя численность белой куропатки в тундрах Ямала и Гыдана, по собранным в 1995–2008 гг. материалам, оценивалась в 2.6 млн особей [Равкин, Мирутенко, 2012], или в среднем примерно 2 ос/км<sup>2</sup>. Общие запасы вида на территории ЯНАО, по данным зимних маршрутных учетов, в 2009–2019 гг. оценивались в 1.3–13.1 млн особей [Доклады об экологической...], в среднем 4.7 млн особей, из которых около 29 % приходилось на Приуральский район, по 14–16 % — на Ямальский, Тазовский и Надымский, по 9–11 % — на Красноселькупский и Пуровский и около 6 % — на Шурышкарский. Эти данные дают представление об основных местах зимовок белых куропаток в пределах ЯНАО. Так, число зимующих в Ямальском и Приуральском районах птиц, равномерно распределенное по площади территории этих районов (в сумме 213.7 тыс. км<sup>2</sup>), дает усредненное значение плотности в 6 ос/км<sup>2</sup>, что в общем согласуется с результатами летних учетов.

На территории ЯНАО сосредоточены самые большие в сравнении с другими субъектами РФ ресурсы вида. Белая и тундровая куропатки трудноразличимы в зимний период, и в местах их совместного обитания зачастую учитываются вместе. Наиболее полные оценки по регионам были получены в 2012 г. Общая численность этих двух видов в РФ составила 27 млн особей, среди которых преобладала белая куропатка как значительно более многочисленный вид. Около половины всего поголовья (13.5 млн) приходилось на ЯНАО [Состояние охотничьих...].

**Миграции, зимний период.** В 1970-х гг. весеннее движение на Южном Ямале начиналось с конца марта — начала апреля [Бахмутов, Бойков, 1978]. Число птиц в стаях варьировало от 5–6 до 300, чаще всего встречались стаи из 20–50 птиц. Наряду с ними можно было видеть иногда

одиночных летящих куропаток. В 1972 г. пролет близ г. Лабытнанги закончился к 27 мая, в 1973 г. — к 20 мая. В 1974 г. много куропаток летело 23 мая вдоль полотна железной дороги Сейда — Лабытнанги, на 80 км пути мы насчитали из окна поезда 20 стай, в которых было от 25 до 150 птиц, через 5 дней здесь было отмечено не менее десятка небольших стай. У г. Лабытнанги пролет шел до 2 июня, особенно интенсивно — 1 июня. Птицы летели невысоко, от проталины к проталине. Опустившись на землю, убегали, кормясь на ходу, и вновь взлетали у кромки снега. На р. Нурмаяха в 1974 г. пролет закончился к 8 июня, в верховьях р. Порсьяха в 1976 г. — к 1 июня, на р. Хадытаяха в 1978 г. — к 30 мая. Соотношение самцов и самок в стаях было разным — в одних преобладали самцы, в других — самки. На р. Нурмаяха в 1974 г. прилет и пролет самцов завершился к 4 июня, а с 4 по 8 июня в стаях были только самки. При остановках на проталинах некоторые самцы токовали и гонялись друг за другом [Данилов и др., 1984]. В другие годы на Южном Ямале интенсивный пролет куропаток на север (стаями от 5–6 особей до 100–150) мы наблюдали обычно также в 3-й декаде мая, на Среднем Ямале — еще и в 1-ю декаду июня.

На Северном Ямале (окрестности стационара Яйбари), по словам местных охотников, стаи белых куропаток весной появлялись со 2-й половины апреля. В отдельные годы они встречались всю зиму и держались со стадами оленей, кормясь на их «копанках». Видимо, это были стаи, состоявшие из самцов, которые, как известно [Михеев, 1948; Пиминов, 1985, 1990; Потапов, 1985], проводят зиму больше в северной части зимовочного ареала, тогда как самки — в южной.

Мы прибывали на Яйбари в конце мая, когда здесь еще продолжалась настоящая зима, и действительно встречали стаи до 100 и более самцов в формирующемся весеннем наряде. Эти стаи держались в поймах среди ивняков до начала июня. Около трети самцов в это время имели уже почти полный весенний наряд (оставались белые темени), остальные находились на более ранних стадиях линьки. Отдельные были почти белые, но чисто-белых

птиц мы не видели, что доказывало отсутствие самок. В пургу птицы прижимались к земле, и их частично заносило снегом так, что после них потом оставались лунки в свежавывающем снегу. Старый снег куропатки не раскапывали. Расстояние между лунками было 50–70 см (минимальное — 30 см). В тихую погоду большинство птиц в стае мирно сидели или кормились, отдельные — токовали. Постепенно стая рассредоточивалась на более мелкие группы. Некоторые самцы пытались занимать территории поблизости, в пойме. В верховую тундру они не поднимались. При вспугивании самцы с легкостью покидали свои временные участки и летели к стае. При усилении ветра вся стая снова собиралась и уплотнялась. В позднюю весну 1992 г. такая стая (около 100 самцов) держалась в пойме реки до 3 июня, пока не откочевала дальше к северу.

Иногда на Яйбари мы видели в конце мая пролетающие на север стайки из 3–15 куропаток. Самки здесь появлялись обычно в начале июня, с первыми проталинами, в основном отдельными стайками по 5–10 (до 30) особей. Иногда такие стайки пролетали, почти не задерживаясь, на север. Большинство самок в них были уже пестрые (до 40 % покровного оперения). Чисто-белых почти не было. Видели мы и смешанные стайки, в которых были как самцы, так и самки, но самки в них держались несколько обособленно.

Осенний пролет на Северном Ямале наблюдали в конце октября. В 1991 г., по опросным сведениям, в это время куропатки в большом числе летели через Обскую губу в районе пос. Сабетта и многие погибли (их находили на берегу).

Значительная часть белых куропаток зимует в лесотундре и северной тайге, совершая регулярные перекочевки. У с. Яр-Сале появление стай отмечалось с середины — конца сентября (данные С. П. Пасхального). Зимой встречали как одиночных птиц, так и стаи до 150 особей, чаще 20–50. В. С. Балахонов [1971] в феврале 1970 г. встречал многочисленные стаи (до нескольких сотен особей) белых куропаток в пойменных ивняках р. Хадытаяха. В нижнем течении р. Щучьей в 1977–1989 гг. белая куропатка была

наиболее многочисленным зимующим видом [Пиминов, 2005]. Долина реки здесь является одним из основных мест концентрации куропаток, мигрирующих с полуострова. На Среднем Ямале, по опросным данным, зимой 1983/84 г. куропаток встречали большую часть сезона, кроме февраля и марта.

Дальность сезонных миграций ямальских куропаток достоверно неизвестна. В. Н. Пиминов [1983] в низовьях Щучьей в марте — апреле 1978—1980 гг. проводил мечение куропаток самокольцующими петлями. Всего помечено 270 птиц, все возвраты (41, или 13.4 %) получены от охотников-промысловиков в пределах 4 км от места мечения.

Есть всего два относительно дальних возврата наших колец от куропаток, гнездившихся на стационаре Яйбари: взрослая самка, окольцованная в июле 1989 г., поймана в ловушку у г. Лабытнанги 27 февраля 1990 г.; самец, окольцованный 4 июня 1991 г., отстрелян 1 февраля 1992 г. в окрестностях Салехарда.

**Предгнездовой период, территориальность, формирование пар** наиболее подробно прослежены на стационаре Яйбари. Процесс распределения самцов по территориям начался в конце мая — середине июня, при еще сплошном снежном покрове, и завершался обычно в считанные дни, с появлением крупных проталин. Это фенологически заметно раньше, чем в южных тундрах, где распределение птиц по гнездовым участкам обычно происходило уже после того, как большая часть территории освобождалась от снега [Потапов, 1985, 1987].

Занятие самцами территорий сопровождалось токованием, территориальными конфликтами с демонстрациями угроз, драками и погонями, что хорошо описано многими авторами [Михеев, 1948; Воронин, 1978; Потапов, 1985, 1987]. Помимо этого мы наблюдали своеобразные «параллельные дуэли» между самцами-соседями, выполняющие роль механизма обозначения ими границ своих территорий [Потапов, 1987].

Многие меченые птицы возвращались на свои прошлогодние участки. При этом первыми на контрольной площадке появлялись неизвестные самцы, которые вскоре

исчезали, и затем появлялись уже меченные в прошлые годы птицы. Отловленных на чучело «провокаатора» и помеченных в это время самцов мы тоже больше не видели. То есть самцы занимали, демонстрировали и защищали временные территории на пролете.

В ходе распределения самцов по территориям продолжался еще и прилет. В раннюю весну 1991 г. местный охотник 21 мая добыл в 13 км к югу от Яйбари окольцованного здесь годом ранее самца, очевидно, находившегося еще на пути к месту гнездования — на стационаре в это время в разгаре было занятие территорий. Меченые птицы (возможно, в отличие от первогодков) нередко занимали территории сразу с прилета. При этом по меньшей мере некоторые из них ежегодно придерживались индивидуальных сроков возвращения. Так, один меченый самец 3 года подряд появлялся на площадке одним из последних, спустя несколько дней после занятия участков большинством самцов, и уверенно занимал одну и ту же территорию, «раздвигая» соседей.

Формирование пар происходило всегда после занятия самцами территорий, преимущественно по инициативе самок. Хотя в это время были обычны погони самцов за самками с попытками удержать их на своей территории, характерные для этого периода ожесточенные драки самцов происходили явно не из-за самок, а из-за территорий. Самцы были заняты защитой своих границ и не имели возможности свободно перемещаться по тундре и выбирать партнера. Эту роль выполняли самки. Процесс распределения куропаток по парам протекал быстро и длился не более 5—7 дней.

При образовании пар иногда можно было наблюдать характерную «демонстрацию бровей», описанную у шотландского грауса *L. l. scoticus* [Watson, Jenkins, 1964], когда птица поворачивается спиной к другой птице, приседает, опустив заднюю часть тела и распущенный веером хвост, вытягивает вверх шею и производит одновременные частые повороты в стороны головой и хвостом. Обычно такое поведение демонстрируют самцы при ухаживании за самками, хотя оно наблюдается и со стороны самок

по отношению к самцам, что расценивается как приглашение к спариванию [Потапов, 1985]. На Яйбари видели, как эту позу в некоторых ситуациях принимали и самки перед самками, и самцы перед самцами.

Через несколько дней после образования пар поведение самцов заметно менялось. Самец всюду (в пределах своей территории) следовал за самкой, всегда находился около нее и защищал, по сути, участок вокруг самки. Были случаи, когда самцы смещали свои весенние территории под влиянием самок на расстояние до 300–400 м. Таким образом, в окончательном виде территориальная структура формировалась уже после образования пар. В отдельные годы смещение территорий в ходе весны и таяния снега наблюдалось по берегам рек и ручьев.

При возврате холодов уже разбившиеся на пары куропатки возвращались к стайному зимнему образу жизни. Так, в 1994 г. на Яйбари к 4 июня большинство самцов заняли территории, на контрольной площадке 20–22 особи токовали. В последующие дни наблюдалось активное ухаживание, и к 7 июня в основном закончилось формирование пар. Проталины в это время занимали 10–15 % тундры. 10 июня вскрылась река, а 12 июня вернулась зима с сильным восточным ветром и снегопадом. Многие птицы других видов улетели (абмиграция). Через два дня пурга прекратилась. На всем контрольном участке, сплошь покрытом снегом, остались 2 пары куропаток и еще 3 одиночных самца, а в пойме реки держалась стая из 60–70 самцов и самок (последние преобладали). Птицы вели себя спокойно, большинство кормились, некоторые токовали. Отдельные самцы отделялись от стаи и улетали. На контрольную площадку в тот день вернулись 5 самцов, но без самок; 15 июня насчитывалось уже 8–10 самцов, половина из них были с самками. К 20 июня, когда проталины снова занимали 10–15 % тундры, все куропатки опять были в парах. Ни одна из меченых птиц после пурги не сменила ни территорию, ни партнера, хотя они возвращались не парами, а поодиночке.

Активное токование в 1974 г. на Южном Ямале наблюдали до 19 июня, на Среднем Ямале в районе

Нурмаяхи — до 20 июня. В другие годы токование здесь также заканчивалось к началу 3-й декады июня, что совпадало по времени с началом смены куропатками их весеннего наряда на летний.

#### **«Популяционный резерв» и происхождение летних стай.**

В разных частях ареала вида исследователи в гнездовое время встречали, помимо гнездящихся птиц, стаи куропаток [Михеев, 1948; Höhn, 1967; Moss, 1972; Воронин, 1978; Bergerud et al., 1985]. Они были склонны расценивать это явление как свидетельство перенаселенности видом пригодных местообитаний, когда часть самцов не могут найти себе места для занятия территории и остаются в стаях, не участвуя в гнездовании, представляя собой готовый к размножению «популяционный резерв». В некоторые годы мы в разных частях Ямала тоже встречали группы и стаи самцов в гнездовое время.

Для проверки концепции «популяционного резерва» мы предприняли специальные исследования. Ежегодно на контрольных площадках на стационаре Хановэй (с 1983 по 1987 г. включительно) и на стационаре Яйбари (с 1989 по 1995 г.) проводили вакуум-эксперименты с изъятием территориальных самцов (в сумме со ставшими добычей хищников — до трех за сезон), и даже при наиболее высокой плотности — около 14 пар/км<sup>2</sup> попыток вселения новых самцов на освобожденную территорию не было. Во всех случаях ее делили между собой соседние самцы, раздвинув свои границы, но драки между ними здесь не происходили. Это доказывало отсутствие «лишних» самцов, не сумевших обзавестись собственной территорией.

Но в некоторые годы стаи самцов держались в окрестностях стационаров, в том числе на контрольных площадках. Наблюдения в 1986 г. на стационаре Хановэй за мечеными куропатками показали, что стаи представляли собой «клубы» холостых самцов, которые имели территории, но не смогли сформировать пару [Рябицев, 1988]. Несколько иной была ситуация на стационаре Яйбари в 1989 г. Первые небольшие стаи появились в конце июня и состояли из 8–10 холостых самцов, среди которых были меченые, оставившие свои территории. В 1989 г. в конце

июня произошла массовая гибель леммингов, а песцов и бродячих поморников было много («год хищника»). Гнезда большинства птиц, в том числе и куропаток, были разорены. Взрослые же куропатки после массовой гибели леммингов стали основной пищей белых сов, которых было довольно много, на учетной площади в 25 км<sup>2</sup> весной держалось 20–30 особей (к концу июля их стало вдвое меньше). Мы часто видели, как совы гонялись за куропатками, и находили свидетельства, что такие погони бывали успешными. Одного меченого самца сова поймала при нас, были найдены останки двух съеденных самок с явным «почерком» совы (эти самки несколькими днями раньше вывели птенцов и находились с выводками, самцов с ними не было), еще одна кладка на контрольном участке осталась без наседки. В начале июля в стаях холостяков уже встречали меченых самцов и самок, потерявших кладки, а также самцов, самки которых в это время еще насиживали кладки. К середине июля практически все самцы оставили свои территории, независимо от того, разорено было гнездо или нет. В это время стаи насчитывали до 60–70 особей. В середине июля встречено 6 выводков (еще нелетных), и только при двух из них были самцы. В это время большинство самок уже потеряли гнезда и выводки и тоже были в стаях, в которых, как известно, легче спастись от хищников. С контрольного участка исчезли практически все меченые куропатки, за исключением единичных самок, еще занятых размножением [Рябицев, Тарасов, 1994].

Ситуация в 1992 г., который тоже был «годом хищника», была другая. Лемминги исчезли не в начале лета, а в конце зимы. Сов летом было уже немного, к началу гнездового сезона они почти все откочевали. Но было много песцов, они быстро разоряли гнезда куропаток, и успешность гнездования была чрезвычайно низкой. В тот год, даже используя специально обученную легавую собаку, нам удалось обнаружить совсем немного гнезд: песцы находили их раньше нас. Большинство меченых куропаток после разорения покинули контрольный участок и объединились в стаи. К концу июля стаи насчитывали до 50–100 птиц

и состояли как из самцов, так и самок. Но в этих стаях птицы уже не спасались от хищников, как это было в 1989 г., когда они скрывались в пойменных ивняках, на плакорах стай не было. В 1992 г. стаи держались как в поймах, так и на плакорах, так что уже не боязнь хищников заставляла куропаток объединяться в стаи. Весна 1992 г. была еще и весьма поздней, из-за позднего снеготаяния практически не гнездились утки, гуси, гагары, так что погодные условия в этот сезон также не благоприятствовали успешному размножению и могли способствовать образованию больших летних стай. Но куропатки все же приступили к гнездованию, основной причиной безуспешного размножения стало массовое разорение гнезд песцами.

Подобная ситуация наблюдалась в 1992 г. и в других районах Ямала и прилегающих территорий, в том числе в районе северной оконечности Уральского хребта, где белые куропатки были многочисленны и держались главным образом крупными стаями. По данным В. В. Морозова, он не встретил ни одного выводка, что расценил как массовое негнездование вида, обусловленное аномально холодной и поздней весной и холодным летом [Морозов, 2013].

Схожая с 1992 г. ситуация была в 1994 г. Численность леммингов на Яйбари весной была на среднем уровне, песцов было мало. В конце весны произошла частичная гибель леммингов, оставшиеся зверьки ушли в норы и стали малодоступны. За несколько дней до вылупления у куропаток птенцов появилось много бродячих песцов, которые разорили практически все гнезда, бывшие под наблюдением. После разорения, как и в 1992 г., многие птицы присоединились к стаям холостяков. Одна стая постоянно держалась в овраге на контрольном участке и к 8 июля в ней было 15 самцов, а к 20 июля в ней насчитывалось уже около 25 птиц, среди которых были меченые самцы и самки, потерявшие гнезда. В конце лета 1994 г. в пойменных ивняках мы также встречали разрозненные скопления линяющих куропаток (до 10–20 птиц), среди которых видели в общей сложности 8 потерявших кладки меченых куропаток, чьи территории были удалены от поймы на расстояние до 1 км. Они иногда возвращались

на свои гнездовые участки в верховую тундру, и мы находили их то в пойме, то на территориях. К концу июля куропатки все чаще встречались в ивняках, пока окончательно не покинули свои территории.

Таким образом, в нашей практике исследований на Ямале мы ни разу не были свидетелями «популяционного резерва» у белых куропаток [Рябицев, 1993а; Рябицев, Тарасов, 1994, 2016; Tarasov, 2011a]. Основу стай негнездящихся птиц в летнее время составляли холостые самцы, к которым присоединялись особи, оставшиеся без потомства или спасающиеся от хищников. Образование стай в период размножения может быть вызвано и аномалиями погоды, когда в годы с холодными и затяжными веснами значительная часть куропаток вообще не приступает к гнездованию, что было отмечено Б. М. Павловым [1974, 1977] на Таймыре. Мы допускаем, что при высокой численности летние стаи могут состоять и из настоящего резерва готовых к размножению птиц, но не гнездящихся из-за недостатка места. Такие стаи должны появляться не только спустя какое-то время после распределения куропаток по территориям, а встречаться всю весну, и таким образом весенняя миграционная стайность постепенно переходит в летнюю.

**Половой состав, прохолостание самцов, полигиния.** Белая куропатка является типичным моногамным видом, образующим пары на период размножения. Однако иногда можно было наблюдать случаи образования полигинных ячеек, когда с одним самцом оказывалось две или даже три самки. Отдельные самцы оставались при этом холостыми. Случаи прохолостания самцов отчасти объяснялись нарушением соотношения полов, которое несколько отклонялось в разные годы в ту или иную сторону от среднего значения 1:1. На Яйбари холостые самцы встречались в 5 сезонах из 7, в отдельные годы их доля доходила до 18 %. В общей сложности из 138 самцов холостых было 14. За эти же годы из 138 самцов 17 имели по две самки. На Хановэе при дефиците самок доля холостых самцов достигала 30 % [Рябицев, 1988]. Доля самок в популяциях бывает несколько ниже из-за их повышенной зимней

смертности, которая объясняется тем, что при миграции самки улетают раньше и южнее самцов и подвергаются повышенной промысловой нагрузке [Потапов, 1985, 1987; Пиминов, 1985, 1990].

Как было сказано выше, меченые холостые самцы в период насиживания самками кладок покидали свои территории и объединялись в «клубы» и стаи [Рябицев, 1988, 1993а; Рябицев, Тарасов, 1994]. Вероятность остаться без самки мало зависела от «качества» территории самца. Не обнаружено также и влияния возраста самца на его способность привлечь самку [Тарасов, 1997а].

Вообще, полигиния выгодна самцам, поскольку увеличивает их шансы на репродуктивный успех. Но самкам полигиния невыгодна, поскольку самцы, как известно, принимают активное участие в воспитании птенцов. Механизмом ограничения полигинии у белой куропатки в умеренных широтах (например, в Канаде) выступает взаимная агрессивность самок [Hannon, 1984; Martin et al., 1990]. По нашим наблюдениям на стационаре Яйбари, самки агрессивности друг к другу, за редким исключением, не проявляли и собственные территории не защищали. В полигинных ячейках по отношению друг к другу они также вели себя мирно, таких самок часто видели вместе. Напротив, самцы, уже имевшие самку, относились к новой самке враждебно. Мы были свидетелями изгнания самцами со своих территорий чужих самок, и даже в полигамных трио самцы первое время атаковали вторую самку, не пытаясь за ней ухаживать. Тем не менее полигинные ячейки на Яйбари мы наблюдали почти каждый год, и у нас нет оснований предполагать, что какая-нибудь конкретная самка не гнездилась из-за того, что оказалась лишней. По крайней мере, в 1989–1995 гг. у 12 бигамных самцов из 17 на контрольном участке гнездились обе самки. Большинство из этих 24 самок были найдены на гнездах, другие встречались затем с выводками.

В экспериментах с подстановками чучела самки к брачным парам самцы также относились к нему враждебно. Реакция на чучело напоминала в целом реакцию на соперника: это были характерные позы, крики, угрозы



и нападение [Tarasov, 2003; Тарасов, 2015]. Таким образом, именно агрессивное поведение самцов по отношению к посторонним самкам должно служить препятствием для полигинии. Холостые самцы, как и следовало ожидать, во всех случаях принимали позы саморекламы и пытались ухаживать, но интерес к неподвижно сидящей самке у них быстро пропадал. Самки реагировали на чучело по-разному. В половине случаев они попросту затаивались, как бы предоставляя своему супругу изгнать соперницу, что и происходило на деле. Иногда мы наблюдали описанную выше «демонстрацию бровей». В остальных случаях самки проявляли к чучелу активный интерес, который всегда был выше, чем у самцов. Увидев чучело, самки первыми приближались к нему, издавали высокие трели, часто выпрямляли шею и распускали веером хвост, демонстрируя черные рулевые перья, затем начинали быстро бегать вокруг со своеобразными хриплыми криками, иногда делали резкие выпады, но нападений не было. В это время, как правило, подходил самец и начинал бить чучело. При этом он зачастую отгонял от него свою самку. Когда чучело падало, самец уже не обращал на него внимания, самка же еще долго продолжала бегать вокруг.

То, что самцы отгоняли свою супругу от чучела «вторженки», весьма любопытно. Похоже, самец испытывает дискомфорт, когда видит двух самок рядом. Такое поведение может быть следствием возникшей в ходе эволюции агрессивности, направленной на поддержание моногамии. Отсутствие выраженной взаимной агрессивности самок белых куропаток Северного Ямала отличает их от куропаток умеренных широт, где такая агрессивность имеет место, препятствуя вселению новых самок на территории пар. Видимо, вблизи северного предела распространения, в условиях короткого арктического лета и напряженного жизненного цикла, самки не стремятся (или неспособны) охранять собственные территории, и роль механизма ограничения полигинии, следует заметить, весьма слабого механизма, здесь выполняет агрессивное поведение самцов.

Лишь однажды мы были свидетелями нападения самки на чучело. Произошло это при следующих обстоятельствах. На территории одной пары куропаток через несколько дней после ее образования появилась другая самка, и самец бросил первую. Более того, он изгнал ее со своей территории. И когда в этот момент мы подставили чучело к первой самке, она принялась бить чучело, причем весьма решительно, без предварительных угроз. Проявление явной агрессии у самки в данном случае могло быть также и смещенным поведением в результате изгнания ее самцом. Кроме того, в этой ситуации самка действовала одна, без самца. Провести этот эксперимент с другими самками «в чистом виде», исключив влияние самца, нам не удалось.

В естественной обстановке конфронтацию самок с соседних территорий приходилось наблюдать редко, лишь в начальный период формирования пар. Самки нападали друг на друга, делая выпады и издавая крики угрозы. Друг друга они не били. В одном случае стычка происходила на территории самца — партнера одной из этих самок, который сидел неподалеку и участия в происходящем не принимал. Это продолжалось недолго, затем вторженка улетела к своему самцу на соседней территории и протоквала. Надо отметить, что токование самок, как и их агрессивность, мы наблюдали на Ямале нечасто — несколько раз в 1992 и 1993 гг. Токовой полет происходил по той же схеме, что и у самцов. Отличие было лишь в криках, которые у самок выше, приглушеннее и напоминали издали хриплый лай.

По нашим наблюдениям, бигамные самцы, большинство из которых были меченые, заботились о потомстве лишь одной из своих самок — той, которая раньше приступала к насиживанию кладки. Они держались лишь около ее гнезда, защищая его от хищников и с ней впоследствии водили выводок [Tarasov, 2003; 2015]. Иногда, правда, вторые самки со своими птенцами присоединялись к выводку первой самки, так что самец снова оказывался с обеими своими самками, и полигинное трио восстанавливалось. Это мы наблюдали в 2 случаях из 6, когда

обе самки одного самца вывели птенцов. У остальных 4 самцов-бигамов выводки первых самок мы встречали 11 раз — и всегда в сопровождении самца, вторых самок с птенцами встречали 8 раз — и всегда без самца. Таким образом, по отношению к первой самке самцы-бигамы вели себя в общем как моногамы, в то время как вторая самка в большинстве случаев была вынуждена высидывать кладку и водить птенцов в одиночку.

Качество территории при формировании пар или полигинных ячеек роли не играло, хотя самкам, может быть, и выгоднее подселиться к самцу в лучшем местообитании, уже имеющему самку, и выращивать птенцов в одиночку, чем в паре с самцом в худшем местообитании. Не наблюдали мы и различия в величине территорий холостых, моногамных и бигамных самцов, так же как и какой-либо зависимости числа холостых и полигамных самцов от плотности гнездования. Если бы качество территории самца имело значение, то разные самцы-бигамы встречались бы в разные годы в одних и тех же более предпочитаемых для куропаток местах, а холостые — в одних и тех же менее предпочитаемых. Мы такой закономерности не обнаружили. Наоборот, чаще одни и те же самцы несколько лет подряд оказывались бигамами ( $t = 2.51, p < 0.05$ ). Это были самцы, менее других агрессивные к соперникам, мало участвовавшие в территориальных конфликтах и вяло реагировавшие на чучело самца («провокатора») при отлове. Оба самца, которых за все годы работ нам, несмотря на многочисленные попытки, не удалось отловить для мечения из-за того, что они не хотели нападать на «провокатора», были бигамами. Такие неагрессивные самцы чаще других оказывались бигамами и на следующий год (из 7 вернувшихся самцов, имевших годом ранее по две самки, 4 снова стали бигамами). Из двух самцов-«долгожителей», гнездившихся на Яйбари в течение 5 сезонов, один ни разу не был бигамом, другой был им 4 года подряд. Это говорит о том, что не сумевшие образовать пару самки выбирали такого неагрессивного самца, который позволил бы им хотя бы в одиночку гнездиться на своей территории.

**Сроки гнездования.** Начало гнездования целиком определялось временем таяния снега. На Южном и Среднем Ямале в тех гнездах, для которых удалось определить сроки откладки яиц ( $n = 99$ ), куропатки начинали откладывать их в среднем 7–11 июня (с 29 мая по 6 июля). К 17–19 июня формировались полные кладки. Даты появления птенцов в гнездах ( $n = 92$ ) приходились в среднем на 9–11 июля (с 28 июня по 30 июля). На Хановэе самые ранние даты снесения первого яйца (29–31 мая) установлены для 4 гнезд в 1990 и 1991 гг. — годы с самой ранней и теплой весной.

На Северном Ямале самки начинали кладку на неделю позже, чем в южных районах полуострова, в среднем 14–19 июня. Средняя дата откладки первого яйца здесь обычно приходилась на время, когда тундра освобождалась от снега на 80 %, в поздние весны — на 50 %. Из-за поздних сроков наступления весны и короткого лета самки здесь (в отличие от более южных районов) часто приступали к откладке яиц, еще не закончив летнюю линьку. Так, 16 меченых самок на Яйбари отложили первое яйцо, перелиняв в среднем на  $63 \pm 8$  % (по глазомерным оценкам). Причем в одном случае самка начала 11 июня кладку, имея всего около 10 % летних перьев, и завершила ее 22 июня, отложив 11 яиц и перелиняв к этому времени на 80 %. Таким образом, на севере Ямала эти два весьма энергозатратных этапа жизненного цикла оказываются частично (а в годы с поздней весной — полностью) совмещены по времени. Годовалые самки ( $n = 16$ ) приступали к откладке яиц в среднем почти на 2 дня позже более старых ( $n = 32$ ),  $t = 1.95$ . У меченых самок, гнездившихся на контрольном участке в течение ряда лет ( $n = 5$ ), каких-либо направленных сдвигов в индивидуальных сроках гнездования с возрастом не обнаружено.

**Места расположения и устройство гнезд.** На Среднем и Северном Ямале найденные гнезда (соответственно  $n = 118$  и  $n = 111$ ) были расположены на плакорах (86 % и 62 %), склонах плакоров к ручьям, озерам (13 % и 23 %) и в сырых низинах, на болотах, в поймах (по 14 %). Более всего куропатки предпочитали устраивать гнезда в пойменных ивняках, а также ерниковых и кочкарных

тундрах. На стационаре Яйбари в этих местообитаниях, занимающих в сумме 24 % площади контрольного участка, найдено 39 % гнезд. На Южном и Среднем Ямале около половины всех известных гнезд были скрыты среди ивняков высотой от 10 до 120 см, в среднем  $36 \pm 4$  см ( $n = 36$ ), и ерников высотой от 5 до 75 см, в среднем  $23 \pm 2$  см ( $n = 54$ ). На Северном Ямале отсутствие высокой растительности вынуждало куропаток гнездиться преимущественно открыто: 70 % гнезд находились совершенно открыто, 22 % — под прикрытием одной-двух веточек ивы или ерника и лишь 8 % — в низком (20–25, редко — 30 см) пойменном ивняке.

Гнездо представляет собой небольшое углубление диаметром 12–20 см, в среднем  $16 \pm 1$  см ( $n = 10$ ), с глубиной лотка от 5 до 9 см, в среднем  $7 \pm 1$  см ( $n = 9$ ). В качестве подстилки находили сухие листья осок, мох, лишайники, различный растительный мусор. Толщина подстилки варьировала от 1 до 4 см, в среднем 2 см ( $n = 8$ ). Перед началом откладки яиц самка делает лишь ямку во мху, ничем ее не выстилая. В случаях, когда мы находили гнезда с 1–2 яйцами, они лежали на голой земле совершенно открыто. Постепенно с увеличением числа яиц в кладке в гнезде появлялась и подстилка. В этот период самки ( $n = 8$ ), оставляя гнездо, прикрывали яйца сверху растительным материалом, который служил маскировкой гнезда, а опускаясь затем вниз, становился подстилкой. После начала насиживания многие самки, уходя с гнезда, уже не маскировали кладку, что, вероятно, было связано с экономией времени на кормежку. Как правило, подстилка оставалась весьма скудной, и после ухода выводка разглядеть гнездо там, где оно было недавно, если самка вынесла оставшиеся скорлупки, было трудно. Но часть самок при отлучках продолжали прикрывать яйца, и в этих гнездах толщина подстилки увеличивалась по мере насиживания. Чаще такое наблюдалось в годы с прохладным летом и обильными дождями (1991, 1994, 1995), когда во многих гнездах толщина подстилки достигала 40 мм.

**Откладка яиц, инкубация и вылупление.** Самки на Среднем ( $n = 2$ ) и Северном ( $n = 7$ ) Ямале, у которых были

найжены незавершенные кладки, откладывали яйца с интервалом в 21–31 ч, в среднем  $25.9 \pm 1.0$ . Длительность насиживания с откладки последнего яйца до вылупления прослежена в двух гнездах на Хановэе и 8 гнездах на Яйбари. Она составила от 19 до 24 сут, в среднем  $20.6 \pm 0.5$ . Нередко куропатки приступали к инкубации с предпоследнего яйца. С момента появления наклевов до вылупления птенцов обычно проходили одни сутки ( $n = 21$ ), реже — двое ( $n = 1$ ). Процесс вылупления птенцов в одном из гнезд наблюдали из скрадка. С появления первых признаков шевеления птенцов под самкой до того момента, когда она вышла из гнезда, прошло 6 ч. Все это время она «разговаривала» с яйцами, издавая тихие урчащие звуки. После выхода самки птенцы оставались в гнезде 10 мин, затем последовали за ней. За 3 ч выводок ушел от гнезда на 10 м.

**Размер кладки.** На Южном и Среднем Ямале среднее число яиц в первых (основных) кладках составило  $9.74 \pm 0.22$  ( $n = 85$ ), на Северном Ямале —  $9.55 \pm 0.21$  ( $n = 86$ ). Половина (51 %) всех обнаруженных кладок ( $n = 269$ ), в числе которых могли быть как неполные (незавершенные), так и повторные, насчитывали по 9–11 яиц, в 34 % кладок было по 5–8 и в 15 % кладок — по 12–14 яиц. Наиболее крупная кладка (16 яиц) найдена 30 июня 1988 г. на Южном Ямале у р. Харбей (Гричик, 2016). Самые большие гнезда — с 14 яйцами ( $n = 2$ ) мы находили также только на Южном Ямале. Кладки из 13 яиц на Среднем ( $n = 3$ ) и Северном ( $n = 2$ ) Ямале наблюдались только в годы с наиболее ранней и теплой весной (1988, 1990, 1991).

Средняя величина кладки менялась год от года в зависимости от сроков наступления весны: чем раньше складывались подходящие условия для гнездования и чем раньше самки в среднем приступали к откладке яиц, тем больше яиц они откладывали. Причем на Северном Ямале эта связь выражена сильнее ( $r = -0.91$ ,  $p < 0.005$ ,  $n = 7$  лет), чем на Южном и Среднем Ямале ( $r = -0.73$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 19$  лет). В течение одного сезона размер кладок на Южном и Среднем Ямале не менялся — в отличие от Северного Ямала, где обнаружена умеренная тенденция

к снижению числа яиц в поздних кладках по сравнению с ранними ( $r = -0.54$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 57$  кладок).

Влияние различных факторов на плодовитость белых куропаток подробно изучено на Северном Ямале [Тарасов, 1997б; 2016]. Выяснено, что величина кладки не связана с массой самки и слабо связана с массой ее супруга. При этом средние показатели массы птиц были выше в ранние весны и ниже в поздние весны, так же как и средние размеры кладок, что указывает на наличие связи между этими параметрами. Воздействия каких-либо других факторов, включая внутривидовые, не обнаружено. Так, число яиц в кладке не зависело от возраста самок или самцов. У самок, гнездившихся на контрольном участке несколько сезонов подряд, каких-либо направленных изменений плодовитости с возрастом также не выявлено. Не различались по величине и кладки у самок, состоящих в парах и полигамных ячейках. Годовые колебания среднего размера кладок не были связаны ни с возрастным составом, ни с плотностью гнездования. Сильная зависимость размера кладки от сроков наступления весны заставляет предполагать, что в отдельные, наиболее поздние весны куропатки могут вообще не гнездиться. Так, на п-ове Таймыр в годы с холодными и затяжными веснами значительная часть куропаток действительно не приступала к размножению, а у размножавшихся особей сокращалось число яиц в кладке [Павлов, 1974, 1977]. Однако, по наблюдениям за мечеными птицами, у нас не было оснований предполагать, что хотя бы некоторые из них, даже на севере Ямала и даже при самой поздней весне, не предпринимали попыток гнездования.

Повторные (компенсаторные) кладки, которые самки устраивали взамен утраченных первых, содержали от 3 до 8 яиц, в среднем  $5.92 \pm 0.26$  ( $n = 25$ ), что меньше первых на 39%. Взрослые самки и молодые делали повторные кладки с одинаковой частотой. По наблюдениям за мечеными птицами на Яйбаре, самки устраивали повторные кладки главным образом в случаях, если первая кладка погибала незавершенной. При этом, судя по интервалам откладки яиц, они просто продолжали откладывать яйца

в новое гнездо без перерыва. Из 12 меченых самок, потерявших кладки уже во время насиживания (в первые 10 дней), повторные гнезда мы нашли только у трех (используя для поиска легавую собаку, мы находили около 80% гнезд на контрольном участке).

На Среднем Ямале после экспериментального изъятия свежей кладки из 10 яиц самка сделала новую кладку из 7 яиц, которые она начала откладывать на следующий же день [Рябицев, 1987]. В таком же эксперименте на Северном Ямале была изъята кладка из 12 яиц спустя 2 дня после ее завершения. Самка сделала новую кладку из 8 яиц, первое яйцо в новое гнездо она отложила на 2–3-й день после изъятия. После изъятия кладки на средней стадии насиживания повторных не находили. В 1992 г. после массового разорения гнезд песцами к повторному гнездованию приступило не более 25% куропаток.

Считается, что повторные кладки возможны, если первые были утрачены в первые полторы недели насиживания, поскольку в дальнейшем самке для того, чтобы вновь отложить яйца, нужно повторное спаривание, а гонады самцов к этому времени уже перестают функционировать [Воронин, 1978; Потапов, 1987]. Размеры гонад у добытых самцов ( $n = 62$ ) в годы как с ранними, так и поздними веснами достигали своего максимума в одни и те же сроки: на Южном Ямале — примерно к 27–29 мая, на Северном — к 10–12 июня, после чего начинали регрессировать. Из этого следует, что чем раньше птицы приступают к размножению, тем больший резерв времени они имеют для повторного гнездования в случае гибели кладки. При этом в годы с поздней весной (1992, 1994) размеры гонад (по объему) оказывались в среднем на 26% меньше, чем в годы с ранней или средней весной.

**Размеры и масса яиц.** На Южном Ямале в 1976 и 1980 гг. измерено 56 ненасиженных и слабо насиженных яиц из 5 кладок, их размеры составили  $40.0\text{--}44.6 \times 28.6\text{--}31.9$  мм, в среднем  $42.35 \pm 0.17 \times 30.44 \pm 0.13$ , масса —  $17.7\text{--}22.9$  г ( $20.30 \pm 0.19$ ). На Среднем Ямале (Хановэй) куропатки откладывали более крупные яйца ( $t = 2.33$ ,

$t = 3.62$  и  $t = 2.53$  соответственно по длине, диаметру и массе). Размеры измеренных здесь в 1974–1992 гг. 79 яиц из 11 кладок составили  $38.8\text{--}46.7 \times 29.7\text{--}32.3$  мм, в среднем  $42.97 \pm 0.20 \times 30.97 \pm 0.07$ , масса ненасиженных и слабо насиженных яиц —  $17.0\text{--}23.7$  г ( $21.00 \pm 0.20$ ,  $n = 58$ , 6 кладок). Практически такими же по размерам, как на Среднем Ямале, оказались яйца на Северном Ямале ( $n = 411$ , 48 кладок):  $36.0\text{--}48.7 \times 28.7\text{--}34.4$  мм, в среднем  $42.97 \pm 0.08 \times 31.09 \pm 0.04$ . Одно яйцо имело аномально мелкие размеры ( $36.0 \times 28.7$ ), но тем не менее включено в расчеты, поскольку из него благополучно вылупился птенец.

Судя по коэффициенту вариации, яйца разных самок различаются по размерам значительно сильнее, чем яйца одной самки ( $t = 12.6$ ), причем постоянство морфологических признаков яиц одной самки сохраняется на протяжении ряда лет [Тарасов, 2011]. Различия в размерах яиц не связаны с возрастом птиц, их средняя величина не варьирует по годам, несмотря на существенные различия погодных условий. Из всех возможных зависимостей размера яиц от индивидуальных особенностей птиц обнаружена лишь слабая связь диаметра яиц с массой самки ( $r = 0.36$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 31$  самка). Зависимости размера яиц от сроков их откладки и их числа в кладке также не обнаружено, но яйца в повторных кладках ( $n = 9$ ) оказались крупнее, чем в первых ( $n = 37$ ,  $t = 2.21$ ). Нам удалось взять промеры яиц двух самок на Яйбари и одной на Хановэе, отложивших по две кладки в течение одного сезона, у всех трех в повторной кладке яйца были крупнее ( $t = 3.20$ ) в среднем на 5 %.

**Успешность гнездования, факторы смертности.** Успешность гнездования (инкубации) белых куропаток на Среднем и Северном Ямале, рассчитанная традиционным способом по 213 гнездам, составила 58 % (из 1813 яиц вылупился 1051 птенец). На Хановэе она изменялась в разные годы от 0 до 100 % в зависимости от численности хищников-миофагов и их основного кормового объекта — леммингов. Из 11 сезонов наблюдений относительно удачными для размножения куропаток были 7,

когда хищников было мало и до вылупления сохранялись 63–100 % яиц. Другие 4 сезона были неблагополучными для птиц, характеризовались высоким обилием хищников, и успешность инкубации не превышала 32 %, причем в 1974 и 1989 гг. куропатки остались вовсе без потомства.

Изучению факторов, влияющих на успешность размножения белой куропатки на Северном Ямале, посвящены специальные публикации [Тарасов, 1997в, 2016]. Из 7 сезонов наблюдений приплода у куропаток практически не было в 1989, 1992 и 1994 гг., что также связано с обилием хищников в гнездовое время. Наиболее благоприятными для гнездования оказались 1991 и 1993 гг., когда практически отсутствовали песцы, а лемминги служили обильной кормовой базой для пернатых хищников. В 1991 г., кроме того, короткохвостые и длиннохвостые поморники — основные разорители птичьих гнезд — были вытеснены из участков ровной тундры средними поморниками, гнездившимися с высокой плотностью. При этом каких-либо популяционных факторов, влияющих на эффективность инкубации куропаток, не обнаружено. Она не зависела ни от возрастного состава, ни от плотности гнездящихся птиц. Молодые самки гнездились в среднем не менее успешно, чем взрослые. Не нашли мы, вопреки ожиданиям, и различий в эффективности гнездования самок из полигамных трио. Из этого следует, что сильный пресс хищников, равно как и его отсутствие, уравнивают шансы одиноких и имеющих партнера самок оставить потомство, и участие самца может повысить инкубационный успех самки лишь в годы с умеренным прессом, а такое во время нашей работы на Ямале случалось редко. Анализ зависимости уровня гибели гнезд от их биотопического расположения показал, что в пойменных ивняках, где, казалось бы, можно было ожидать лучшую защиту от хищников, успешность гнездования была не выше, а даже ниже, чем в открытых местообитаниях. Вероятно, это связано с тем, что ивняки занимают на Северном Ямале лишь около 4 % площади тундры и регулярно проверяются хищниками. Повторное гнездование не повышало вероятности успеха.

Главным фактором гнездовой смертности были песцы, которые уничтожили 78 % всех погибших на Хановэе и Яйбари яиц (582 из 750). На долю остальных хищников, в основном поморников разных видов, пришлось 88 яиц (12 %), сюда же вошли две кладки, оставшиеся без насекомых (пойманы белыми совами). Эмбриональная смертность («болтуны», «задохлики») составила 5 % от числа яиц, «доживших» до вылупления (53 из 1104). В трех брошенных самками гнездах после обнаружения хищниками остались 22 яйца (3 %). Еще 5 яиц были разбиты самками при взлете с гнезд. В наши данные не вошли случаи гибели яиц от погодных условий, хотя какая-то часть «задохликов» может свидетельствовать о влиянии и этого фактора. Некоторые гнезда могли быть затоплены во время половодья (однажды короткохвостый поморник «показал» нам гнездо с 4 ненасиженными яйцами, наполовину засыпанными песком), но вряд ли такое случается часто, так как сроки начала гнездования у куропаток обычно приурочены ко времени спада уровня воды. Сильный продолжительный дождь летом 1995 г. затопил много гнезд куликов и воробьеобразных птиц. И хотя куропатки «подняли» тогда свои гнезда, подложив под яйца траву (в некоторых гнездах появилось много свежих зеленых стеблей осоки), это не уберегло их от повышенной гибели эмбрионов.

Показатели плодовитости и успешности гнездования позволяют рассчитать среднюю многолетнюю продуктивность гнездования птиц. На Среднем Ямале она составила  $5.3 \pm 1.3$  птенца на пару взрослых ( $n = 11$  сезонов), на Северном Ямале —  $3.8 \pm 1.7$  ( $n = 7$  сезонов), различия не достоверны. Простая средняя величина появившихся на свет птенцов в одном гнезде дает схожий результат:  $5.1 \pm 0.5$  для Среднего Ямала ( $n = 110$  кладок) и  $4.8 \pm 0.5$  — для Северного ( $n = 103$  кладки). В эти расчеты не включен положительный эффект от повторного гнездования, которое, впрочем, может повысить общую продуктивность не более чем на 5–10 %.

**Выживаемость птенцов** до подъема на крыло на Яйбари, рассчитанная по отношению среднего числа «поршков» в выводках ( $7.07 \pm 0.51$ ,  $n = 28$ ) к среднему числу

вылупившихся птенцов в одном гнезде ( $8.75 \pm 0.41$ ,  $n = 44$  гнезда), составила 81 %. Эта величина может быть несколько завышена, так как сюда не входят данные по тем выводкам, в которых погибли все птенцы. Впрочем, гибель всех птенцов возможна, по-видимому, лишь в случае смерти обоих родителей, а такое вряд ли случается часто. По данным о встречах выводков с мечеными родителями ( $n = 8$ ), выживаемость птенцов в них составила 73 % (из 64 птенцов на крыло поднялись 47). Потерявших всех своих птенцов среди меченых птиц не было.

На выживаемость маленьких птенцов может оказывать влияние частота вспугивания их хищниками — если родителям не удастся вновь собрать всех разбежавшихся птенцов. Однако, по нашим данным, вспугивание нелетных птенцов не отражалось на их гибели. В одном выводке, который мы встречали 4 раза, на крыло поднялись все 10 птенцов. Другой выводок (11 птенцов) был встречен 3 раза, и в нем до летного возраста сохранились также все птенцы. Выживаемость молодых до весны следующего года, рассчитанная с учетом ежегодных данных по плотности и возрастному составу, составила в среднем за 6 лет  $19 \pm 6$  % от числа родившихся или  $23 \pm 8$  % от числа поднявшихся на крыло.

**Поведение взрослых птиц у гнезда и выводка.** Специальных исследований ритма насиживания мы не вели, но из нашего полевого лагеря иногда замечали, что некоторые гнездившиеся поблизости самки отлучались с гнезда примерно в одно и то же время суток. На Яйбари такие отлучки не превышали 5 мин, а к концу насиживания — 2–3 мин. Удавалось издали наблюдать (и не только из лагеря), как самка резко взлетала с гнезда, отлетала на 100–400 м, интенсивно кормилась и вскоре летела обратно. При этом к ней сразу подлетал самец и сопровождал ее, пока она кормится, стоя в сторожевой позе. После вспугивания с гнезда самки чаще всего возвращались к нему пешком.

Насиживающие самки при приближении хищника затаивались на гнезде и взлетали в самый последний момент. Человека они подпускали в среднем на  $2.2 \pm 0.3$  м (от 0 до 20 м,  $n = 106$ , до некоторых самок можно было

дотронуться рукой). Спугнутые с гнезда самки в 86 случаях из 114 улетали далеко в верховую тундру, приземляясь вне поля зрения за возвышением рельефа. Значительно реже (в 28 случаях), обычно ближе к концу периода насиживания, они пытались отводить, изображая убегающего зверька или раненую птицу, что длилось не более минуты, после чего также улетали. Лишь немногие самки ( $n = 7$ ) оставались вблизи гнезда и наблюдали за происходящим с расстояния в 10–15 м (от 2 до 50). Зачастую, увидев, что самка слетела с гнезда, подлетал самец и начинал отводить — либо один, либо вместе с ней. В двух случаях самки после активных попыток отвести наблюдателя от гнезда совершили токовой полет с характерными криками (см. выше). Еще в двух случаях самки демонстрировали угрозы, с шипением кидаясь на человека, в это время в гнездах вылуплялись птенцы. После уничтожения кладки хищником самки ( $n = 4$ ) еще около суток продолжали находиться в гнезде или поблизости от него, периодически издавая звуки, которыми они зовут птенцов («княу-княу»).

Самцы в начале периода инкубации, выделяясь контрастным брачным нарядом на темном фоне тундры, держались от гнезда на расстоянии в 100–200 м. По мере того как они приобретали летний наряд и начинали затаиваться, это расстояние постепенно сокращалось ( $r = -0.77$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 66$  встреч). К моменту вылупления птенцов самцы, как правило, не отлучались далеко от гнезда, часто находясь всего в 5–10 м от него [Tarasov, 2003]. В этот период их поведение становилось скрытным, они уже не следили за своей территорией с высокой кочки («сторожевого поста»), а маскировались между кочек. При этом они атаковали приближающихся к гнезду поморников, чаек и, по-видимому, мелких наземных хищников (горностаев). В исключительных случаях можно было видеть, как самцы нападали даже на зимняка, песца, собаку. Впрочем, бывали и случаи, когда поморник пикировал на плотно насиживающую самку, а самец находился в нескольких метрах от гнезда, но поморника не отгонял.

Обычно выводок сопровождали обе взрослые птицы. Когда мы встречали семью куропаток, первым, как

правило, выбегал самец и начинал отводить (или просто улетал, выполнив токовой полет), затем самка. Птенцы часто оказывались в стороне от линии движения, из чего следует, что родители выбегали навстречу хищнику. Пока птенцы еще маленькие, самка затаивалась вместе с ними. При вспугивании самки птенцы замирали на месте (в этот момент их можно пересчитать), но стоило попытаться взять одного из них в руки, он начинал пищать, и все остальные как по команде разбежались в стороны (если они еще нелетные) или улетали по направлению ветра с таким же пронзительным пискком. На этот писк тотчас прилетали родители и начинали энергично бегать прямо под ногами, хлопая крыльями и пытаясь увести человека за собой. При исчезновении опасности самка собирала птенцов, созывая их сигналами «княу-княу».

**Послегнездовые перемещения выводков, подъем на крыло.** На Южном и Среднем Ямале птицы после размножения обычно оставались на своих территориях или вблизи них [Рябицев, 1987, 1988]. На Северном Ямале в годы низкой численности хищников большинство меченных нами куропаток с птенцами также не уходило далеко от своих гнездовых участков. Лишь небольшая часть выводков исчезала из нашего поля зрения. Не было направленных перемещений выводков, обычная скорость их передвижений составляла около 50–100 м в день. Такое «топтанье на месте», без заметного увеличения средней длины дневного перехода выводков, продолжалось весь период наших наблюдений за куропатками (около месяца). Птицы держались вблизи своих весенних территорий, но если поблизости были пойменные ивняки, предпочитали перемещаться туда.

У птенцов, чей возраст был известен, мы при встрече измеряли длину маховых перьев и по составленной шкале определяли возраст других встречаемых выводков. Это позволило установить, что птенцы куропаток начинают летать в возрасте 9–13 дней. При устойчивой теплой солнечной погоде они начинали перепархивать уже в возрасте 7–8 дней. При встречах выводков птенцы в них объединялись на некоторое время, после чего

иногда распределялись, судя по встречам пар с разновозрастными птенцами, случайным образом. Так, одна пара, выведшая в 1993 г. всего одного птенца, была встречена через 9 дней с 4 птенцами, один из которых был заметно крупнее остальных и уже подлетывал.

#### **Пространственное распределение в послегнездовое время.**

**Осеннее токование.** В конце июня строгая территориальная структура у белых куропаток начинала разрушаться. Первыми свои территории покидали холостые самцы, затем птицы, потерявшие кладки. Перед окончательным исчезновением территориальной мотивации у самцов куропаток в период появления птенцов наблюдался незначительный всплеск территориальной активности. С появлением первых выводков и началом их передвижения по тундре вновь становились заметны территориальные конфликты, поскольку те самцы, у которых самки еще насиживали кладки, продолжали охранять свои территории. Мы неоднократно были свидетелями, как выводок с взрослым самцом заходил на чужую территорию, и хозяин этой территории начинал угрожать вторженцу, возникали «параллельные дуэли», хотя до драк не доходило, выводок просто обходил эту территорию стороной. На Северном Ямале пространственная структура населения белой куропатки после вылупления птенцов заметно менялась. Значительная часть меченых птиц с выводками перемещалась в пойменные ивняки. В условиях повышенного пресса поморников (как в 1991 г.) такие перемещения принимали массовый характер, в другие годы около половины птиц оставались в верховой тундре.

Свидетельством некоторого сохранения территориальной активности самцов в послегнездовой период может служить их токование. Известно, что белые куропатки возобновляют токование осенью, причем часть авторов [Воронин, 1978] утверждают, что они придерживаются своих гнездовых участков. Мы наблюдали осеннее токование ежегодно, начиная с последних чисел июля. Оно начиналось после летнего затишья (со второй половины июня), и, по-видимому, его следует называть осенним — по функциональному сходству. Активность

осеннего токования была незначительна, птицы токовали только в ночное время, в холодную безветренную ясную, часто с заморозками, погоду. Самцы возвращались токовать на свою прежнюю территорию, но далеко не все и не всегда. В 1993 г., весьма благоприятном для размножения, почти все самцы в конце лета находились со своими выводками, многие переместились в поймы. Но токовать они действительно возвращались на свои участки. Таких наблюдений было немного, поскольку к этому времени крашенные перья у самцов уже заменялись новыми, и опознавать птиц приходилось, лишь рассматривая кольца на ногах, что было затруднено скрытным поведением птиц в это время. Тем не менее в отношении отдельных самцов мы можем сказать уверенно, что они токовали на своих весенних территориях, в то время как их самки и выводки находились на расстоянии до 1 км от этих территорий. Подобным же образом вели себя самцы и в 1990 г., но наблюдений за мечеными птицами не было. В 1991 г., когда тоже было много выводков, самцы вели себя иначе. В тот год выводки куропаток оказались под сильным прессом средних поморников и переместились в пойменные ивняки, где частично объединились в стаи. Самцы в конце июля — начале августа постоянно находились при птенцах, защищая их от поморников, и токовали среди ивняков, не поднимаясь на плакоры. В 1989, 1992 и 1994 гг., когда к началу августа большинство птиц держались стаями, в стаях проходило и осеннее токование. Птицы токовали, перелетали с места на место, выполняя настоящие токовые полеты, при этом агрессивности друг к другу не проявляли и вели себя в общем так же, как на пролете в ранневесеннее время. Таким образом, можно заключить, что самцы, если им позволяли обстоятельства, предпочитали в конце лета токовать на своих весенних территориях, но чаще они токовали там, где их заставала ночь.

На р. Еркутаяха осеннее токование куропаток наблюдали при установлении временного снегового покрова в сентябре 2001 и 2002 гг. в стаях из 40–150 особей [Соколов, 2003б].



**Территориальный консерватизм, продолжительность жизни, дисперсия, филопатрия.** Ежегодно часть куропаток возвращалась на свои прежние места гнездования. Из 48 меченых птиц, гнездившихся на стационаре Хановэй, в последующие годы достоверно отмечены 18. В действительности их было гораздо больше, но многие остались необнаруженными, а пересчетный коэффициент не вводили, поскольку после отлова поведение птиц менялось по-разному, и от этого зависела вероятность их распознавания [Рябицев, 1993а].

На Яйбари гнездились в общей сложности за все годы 172 окольцованных куропатки, из которых в последующие годы встречены 67 (сопоставимо с Хановэем). На этом стационаре получены более детальные данные по территориальному консерватизму [Тарасов, 2005]. Установить наличие или отсутствие колец удавалось в среднем у 97 % самцов и 66 % самок на контрольном участке. Средний показатель возврата с поправкой на идентификацию составил  $45 \pm 4$  %. Число вернувшихся птиц варьировало по годам, и при неодинаковых объемах выборки в разные годы более правильно следовало бы вычислять невзвешенную среднюю величину возврата по годам. Но подсчет этой величины дает схожий результат —  $46 \pm 4$  % ( $n = 6$  лет). Различий в территориальном консерватизме самцов и самок не обнаружено.

Самая большая длительность гнездования на одном месте составила 5 лет. Столько на Яйбари прожили 2 самца и одна самка из 72 меченых особей.

Если птица вернулась один раз, это не повышало вероятность ее дальнейшего возврата. Неудача в размножении не вела к смене района гнездования: из 43 куропаток, выведших птенцов, в последующие годы встречена 21 (49 %), а из 48 птиц, потерпевших неудачу, — 23 (48 %). Влияния исхода первого в жизни птицы размножения на привязанность к месту тоже не обнаружено. Вместе с тем из 9 меченых холостых самцов вернулся всего один — это достоверно меньше величины возврата самцов, имевших самку ( $t = 5.25$ ,  $p < 0.01$ ). Самцы-моногамы и бигамы возвращались одинаково часто.

Средняя величина возврата не была связана с плотностью населения птиц ни в предыдущем году, ни в текущем. Межгодовые вариации этой величины зависели лишь от сроков наступления весны в год возврата, а более всего — от средней даты начала яйцекладки у куропаток ( $r = -0.86$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 6$  лет). Доля вернувшихся самцов была, кроме того, тесно связана со сроками начала таяния снега, когда проталины занимали 10–15 % площади тундры ( $r = -0.92$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 6$  лет), — в это время происходило активное занятие территорий и формирование пар. Больше всего птиц ( $63 \pm 10$  %) вернулось в 1991 г. — это год с самой ранней и теплой весной, тогда как в годы с холодными затяжными веснами (1992, 1994) куропатки показали самый низкий возврат к прежним местам гнездования (по  $38 \pm 9$  %).

На стационаре Хановэй расстояние между центрами территорий самцов в два последующих года было в среднем  $157 \pm 35$  м, т. е. весьма незначительным, если учесть, что длина самих территорий составляла от 200 до 800 м [Рябицев, 1993а]. На Яйбари величина пространственной дисперсии вернувшихся куропаток составила в среднем  $225 \pm 27$  м ( $n = 63$ ), что также соизмеримо с размерами территорий. Дисперсия здесь не зависела ни от погодных условий, ни от плотности гнездования [Тарасов, 2005]. Не наблюдалось и какой-либо направленности изменения ее как у одних и тех же особей, возвращавшихся на протяжении ряда лет, так и у всей контролируемой группы в разные годы. Связи величины дисперсии и показателя возврата тоже не обнаружено, хотя, казалось бы, чем дальше птицы рассеиваются от мест прошлогоднего гнездования, тем меньше вероятность найти их снова на контрольном участке. Свои прежние участки заняли 62 % вернувшихся особей, соседние — 29 %, на расстояние в два участка сместилось менее 10 % птиц. Всего сменили участки 33 % самцов и 53 % самок, что не было связано ни с их возрастом, ни с успехом размножения в предыдущем году. Неудачно гнездившиеся птицы ( $n = 22$ ) переместились в среднем на  $240 \pm 44$  м, причем 10 птиц сменили гнездовые участки, а 12 остались на прежних. Дисперсия

куропатов, успешно выведших птенцов ( $n = 21$ ), составила в среднем  $298 \pm 54$  м, из них 9 сменили место. Единственный вернувшийся холостой самец занял территорию в 600 м от прошлогодней (сместился на два гнездовых участка). Дисперсия 7 самцов, бывших в предыдущем сезоне бигамами, составила в среднем  $150 \pm 62$  м, из них 6 заняли свои прежние участки и один — соседний.

Когда возвращались оба супруга, они чаще ( $t = 2.83$ ,  $p < 0.05$ ) снова объединялись в брачную пару, что позволяет говорить о способности куропатов узнавать своих прошлогодних партнеров и отдавать им предпочтение. В одном случае самка нашла своего прежнего супруга, занявшего территорию в 900 м от места их прошлогоднего гнездования. Лишь 2 пары из 9 вернувшихся на Яйбари не восстановились в прежнем составе. Предыдущее гнездование обеих этих пар было неудачным. Дисперсия 7 восстановившихся пар составила в среднем  $236 \pm 115$  м, из них 5 заняли свой прежний гнездовой участок, две переместились на новое место; 4 из этих пар гнездились до этого удачно (в том числе обе сместившиеся), 3 — неудачно. В 6 случаях из 7, когда самка оказывалась с новым партнером, она меняла и место ( $t = 3.82$ ,  $p < 0.05$ ), у самцов же вероятность смены места гнездования от сохранности прежней пары не зависела. Таким образом, самки, в отличие от самцов, были склонны менять гнездовой участок в случае невозвращения их прошлогоднего супруга или в случае неудачного предыдущего размножения с этим супругом.

Для получения данных по филопатрии мы метили птенцов в 1–4-дневном возрасте купированием заднего когтя. Из помеченных таким образом на Яйбари 109 птенцов в последующие годы обнаружен один самец. Он занял территорию в пределах 1.5 км от места рождения.

**Возрастной состав, уровень смертности и «невозврат» взрослых птиц.** Проводя отлов и мечение птиц, мы различали первогодков и более старших особей по пигментации первых двух первостепенных маховых перьев [Bergerud et al., 1963]. На Яйбари средняя взвешенная доля годовалых среди гнездящихся птиц составила  $25 \pm 3\%$

(49 из 198), невзвешенная средняя за 7 лет —  $23 \pm 7\%$ . Как и следовало ожидать, динамика численности первогодков зависела в первую очередь от успешности гнездования в предыдущем году ( $r = 0.83$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 6$  лет). Меньше всего годовалых птиц наблюдалось на следующий год после неудачных для куропатов лет: 1989 г. (1990 г. — 4%) и 1992 г. (1993 г. — 8%), когда из-за высокого пресса хищников они остались практически без потомства, и больше всего — после удачного 1991 г. (1992 г. — 48%).

В стабильной популяции, где все особи начинают гнездиться в первый год жизни и далее размножаются ежегодно (нет «популяционного резерва»), доля годовалых особей в гнездовом населении соответствует годовому отходу взрослых птиц (возраста 1+). Вычисляя отношение плотности гнездования особей возраста 2+ к общей плотности в предыдущем году, можно достаточно точно оценить выживаемость взрослых куропатов. На Яйбари эта величина варьировала по годам от 48 до 77% и составила в среднем за 7 лет  $69 \pm 5\%$ . Она оказалась значимо выше уровня возврата птиц как в среднем за все годы ( $t = 3.65$ ), так и в некоторые отдельные годы, а именно в 1992, 1993 и 1994 гг. ( $t = 2.92$ ,  $t = 2.47$  и  $t = 2.84$  соответственно). Из этого следует, что по крайней мере в отдельные годы на места прежнего гнездования возвращаются не все выжившие куропатки. При этом сезоны 1992 и 1994 гг. отличались весьма поздним снеготаянием, что могло вызвать локальные перемещения птиц. Действительно, именно в эти годы зафиксирован самый низкий возврат, однако заметного повышения уровня смертности птиц, чем можно было бы объяснить снижение величины возврата, не отмечено. Не наблюдалось в такие годы и снижения общей численности куропатов, поскольку, наряду с годовалыми особями, на стационаре в заметном числе появлялись неизвестные особи возраста 2+, которые годом ранее гнездились, очевидно, где-то в других местах, но не вернулись туда, как и часть меченых нами особей не вернулись на наш контрольный участок.

Таким образом, на севере Ямала белая куропатка проявляет себя как не полностью консервативный вид. Есть

основания говорить о существовании у данного вида диморфизма по территориальной стратегии поведения. Большая часть птиц в любой ситуации стремится вернуться на прежнее место, а остальные легко меняют районы гнездования при возникающих помехах, как это имеет место у целого ряда других видов тундры [Рябицев, 1993а]. В суровых и непредсказуемых условиях существования вида вблизи северного предела ареала в одних случаях может быть полезен территориальный консерватизм, в других — лабильность.

**Линька.** В течение года самцы белой куропатки сменяют 4 сезонных наряда (весенний, летний, осенний, зимний), самки — 3 (летний, осенний, зимний) [Потапов, 1985, 1987]. В конце мая среди летящих к местам гнездования птиц видели особей на разных стадиях линьки. Наряду с самцами в зимнем наряде в той же стае были птицы с отдельными темными перьями на голове и особи с почти коричневыми головой и шеей. Так же и у самок можно было встретить особей, едва начавших смену оперения, и таких, у которых на голове и шее преобладали перья летнего наряда [Данилов и др., 1984].

Самцы приобретали полный весенний (брачный) наряд к середине июня, различий в сроках их линьки на разных широтах, а также в годы с ранней или поздней весной не обнаружено. Многие самцы в брачном наряде имели индивидуальные особенности, различаясь числом и расположением отдельных темных пятен на белом фоне оперения спины и боков. Эти особенности воспроизводились также и в ходе новой линьки на следующий год, что позволяло уверенно опознавать некоторых самцов персонально на протяжении ряда лет [Тарасов, Гилев, 1995]. При этом сходство их брачных нарядов с прошлогодними снижалось в годы с поздней весной. В такие годы самцы становились более пигментированными — возрастала суммарная площадь темных пятен. Кроме того, индивидуальные особенности брачного наряда были связаны и с некоторыми поведенческими характеристиками птиц. Так, самцы-моногамы были более пигментированы в сравнении с бигамами, а территориально консервативные

(проявляющие привязанность к постоянным местам гнездования) — в сравнении с территориально лабильными (склонными из года в год эти места менять) [Тарасов, Гилев, 2007].

У самок летняя линька на Яйбари длилась в среднем 14 дней ( $\pm 2$ ,  $n = 11$ ) и завершалась к 15–20 июня. Сроки их линьки, в отличие от самцов, зависели от хода весны: в годы с ранней и дружной весной (1990, 1991) самки приобретали полный летний наряд в среднем к 12 июня ( $n = 21$ ), а в годы с поздней и затяжной весной (1992, 1994) — к 24 июня ( $n = 20$ ). Во втором случае их линька совпадала по времени с формированием кладки (см. разд.: **Сроки гнездования**).

Летняя линька у самцов более растянута по времени, чем у самок, она длилась с конца июня до конца июля. Примерно со 2-й декады июля и до середины августа у самцов и самок происходила постепенная смена маховых перьев, начиная с середины крыла. У птенцов первые белые маховые перья (по 2–3) отмечены 3–10 августа. Линьку куропаток в зимний наряд на р. Еркутаяха (юго-запад Ямала) в 2001 и 2002 гг. наблюдали в середине сентября [Соколов, 2003б].

**Примеры.** С 24 мая до 31 июля в разных районах Ямала измерены добытые 64 взрослых самца и 22 самки, а также отловленные для мечения 63 самца и 49 самок. Средняя масса самцов составляла  $639 \pm 3$  г (530–730,  $n = 113$ ), самок —  $590 \pm 8$  г (415–715,  $n = 59$ ); длина тела самцов  $419 \pm 2$  мм (355–470,  $n = 61$ ), самок —  $393 \pm 3$  мм (350–410,  $n = 19$ ); крыло самцов  $218 \pm 0.4$  мм (208–231,  $n = 124$ ), самок —  $202 \pm 0.7$  мм (186–220,  $n = 68$ ); размах крыльев самцов  $696 \pm 5$  мм (670–710,  $n = 8$ ).

Масса взрослых куропаток сильно меняется по сезонам [Воронин, 1978; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1991]. Так, в окрестностях г. Воркуты с ноября до июня (самцы) и июля (самки) птицы теряли около 20 % своей массы [Воронин, 1978]. На Яйбари минимальная масса самцов ( $n = 88$ ) отмечена в 1-й декаде июля ( $620 \pm 7$  г,  $n = 11$ ), самок ( $n = 52$ ) — во 2-й половине июля ( $557 \pm 12$  г,  $n = 11$ ). Самки, кроме того, значительно теряли в массе за время

насиживания яиц. Так, в период с 20 июня до 20 июля, на который преимущественно приходится инкубация кладок, самки «худели» в среднем на 19 % ( $r = -0.54$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 44$ ). Масса самцов, измеренных на Яйбари в одни и те же сроки в годы с поздней весной (1992, 1994), оказалась в среднем меньше ( $627 \pm 5$  г,  $n = 46$ ), чем в годы с ранней или средней весной (1993, 1994, 1995) ( $648 \pm 6$  г,  $n = 35$ ,  $t = 2.76$ ).

## Отряд ГУСЕОБРАЗНЫЕ Anseriformes

### Подсемейство Лебединые Cygninae

#### Лебедь-шипун *Cygnus olor* (J. F. Gmelin, 1789)

На стационаре Хановэй две птицы (пара?) кормились на пойменном озере 20 июня 1988 г. Группа из 6 шипунов отдыхала на речной отмели р. Венуйеуояха недалеко от стационара Яйбари 26 июня 1994 г.

В июне 2006 г. группа из 13–15 полувзрослых шипунов довольно долго (минимум несколько дней) держалась на сору у дороги к переправе от г. Лабытнанги ([Локтионов, Савин, 2006]; наши наблюдения). В начале июля 2007 г. на водоемах у г. Лабытнанги в течение нескольких дней видели стаю из 11 шипунов, еще пару, а затем, видимо, все эти птицы перелетели на небольшое озерко у дороги к переправе, где держались несколько дней совсем недалеко от проезжающих машин и людей, которые ходили по берегу, вели фото- и видеосъемку [Головатин, Пасхальный, 2007; Пасхальный, 2007а]. В конце июня 2019 г. здесь держалась стая из 34 шипунов [Головатин, Соколов, 2019].

У пос. Сеяха 12 июля 2006 г. одиночный шипун кормился на мелководье Обской губы, в это же время 3 шипуна пролетели на север вдоль берега [Рябицев, Примак, 2006]. Одиноклая молодая птица кормилась на правом берегу Венуйеуояхи 24 июня 2015 г. [Покровская, Волков, 2016].

М. Г. Головатин и В. А. Соколов [2019] отмечают, что в последние годы шипуны стали появляться в Ямало-Ненецком округе регулярно. В основном это

неполовозрелые особи, но наличие среди них пар позволяет предполагать вероятность гнездования, что было зарегистрировано в Заполярье в дельте Печоры [Минеев, Минеев, 2009].

#### Лебедь-кликун *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758)

**Распространение.** Авторы старых публикаций по Ямалу [Житков, 1912; Шухов, 1915; Шостак, 1921; Пантелеев 1958; Кучерук и др., 1975] либо вообще не говорят о лебедях, либо называют только малого лебедя — очевидно, из-за слабых внешних отличий этих двух видов и ошибок в определении. Л. Н. Добринский [1959, 1965] считал кликуна обыкновенным для южной и средней части Ямало-Ненецкого округа примерно до  $70^\circ$  с. ш. (широта пос. Сеяха). В 1970-е — начале 1980-х гг., по нашим наблюдениям, кликун был довольно обычным видом окрестностей рек Хадытаяха и Ядаяходаяха до их верховьев, нашли его у Нового Порта [Данилов и др., 1984]. Для приобской и облесенной части Южного Ямала является спорадично гнездящимся видом, местами образующим линные скопления [Калякин, 1998].

Для дельты Оби кликун отнесен к категории обычных или многочисленных гнездящихся видов [Пасхальный и др., 2003]. В заполярной части поймы Нижней Оби в 2011 г. кликун был повсеместно распространенным видом, встречались как гнездящиеся, так и негнездящиеся птицы [Головатин, Пасхальный, 2012]. Общая летняя численность кликунов в дельте Оби оценена в среднем по водности 2003 г. в 1627 особей, в маловодном 2013 г. — в 9274 особи [Головатин, Пасхальный, 2014б].

В низовьях р. Еркутаяха кликуны обычны на линьке, в одной из стай 9 июля 1999 г. насчитали 89 птиц, встречена беспокоившаяся пара [Штро и др., 2000]. По опросным данным, по Байдарате кликуны гнездятся вплоть до устья [Калякин, 1986]. На наш взгляд, к этим сведениям следует относиться с осторожностью, так как подавляющая часть коренного населения лебедей по видам не различает.

В 1997 г. кликун в верховьях Юрибея был отнесен М. Г. Головатиным [1998] к редким видам, одна