

Ю.Н. Минеев, О.Ю. Минеев



**ЛЕБЕДИ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА
РОССИИ**

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
КОМИ НАУЧНОГО ЦЕНТРА
УРАЛЬСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Ю.Н. МИНЕЕВ, О.Ю. МИНЕЕВ

ЛЕБЕДИ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА
РОССИИ

Ответственный редактор:
доктор биологических наук А.И. Шепель

СЫКТЫВКАР
2014

УДК 591.5 (470.1)

Минеев, Ю.Н. Лебеди европейского северо-востока России / Ю. Н. Минеев, О. Ю. Минеев ; отв. ред. А. И. Шепель. – Сыктывкар : Коми НЦ УрО РАН, 2014. – 128 с.

В монографии освещены вопросы распространения и экологии трех видов лебедей на территории Республики Коми и Ненецкого автономного округа (восточноевропейские тундры) Архангельской области. Представлены результаты многолетних исследований сезонного размещения, биологии и численности птиц. Представлены материалы о сроках периодических явлений, по территориальным и биоценотическим связям лебедей. Рассмотрены вопросы охраны птиц на европейском северо-востоке России.

Книга рассчитана на специалистов в области орнитологии, экологии, биологии и охраны окружающей среды.

Библиогр. 228. Ил. 8. Табл. 13.

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор В.А. Остапенко
доктор биологических наук, профессор В.В. Серебряков

ISBN № 978-5-89606-519-7

© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2014

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Природные условия районов исследований	6
Глава 2. Материал и методы	10
2.1. Стационарные исследования	10
2.2. Лодочные и вездеходные маршруты	12
2.3. Авиавизуальные исследования	13
2.4. Наблюдения за миграциями	13
2.5. Отлов и мечение	14
Глава 3. Распространение и экология лебедей на европейском северо-востоке России	15
3.1. Краткая характеристика отдельных видов рода <i>Cygnus Beschtein</i> , 1803	15
3.2. Экология лебедей	19
3.2.1. <i>Cygnus olor</i> (Gmelin, 1789) Лебедь-шипун	19
3.2.2. <i>Cygnus cygnus</i> (Linnaeus, 1758) Лебедь-кликун	25
3.2.3. <i>Cygnus bewickii</i> Yarrell, 1830 Малый лебедь	55
Глава 4. Территориальные связи и размещение лебедей на европейском северо-востоке России	97
4.1. Территориальные связи	97
4.2. Территориальное размещение лебедей	100
Глава 5. Охрана лебедей	106
Заключение	111
Литература	113

ВВЕДЕНИЕ

На европейском северо-востоке России, как и в других частях ареала, лебеди относятся к числу редких и уязвимых видов. По ряду причин, прежде всего вследствие хозяйственного освоения территорий, пригодных для обитания лебедей, а также из-за сокращения площадей на зимовках, численность этих птиц в последние десятилетия повсеместно уменьшилась. Немалую роль в сокращении этих птиц сыграло браконьерство и другие, еще не выясненные причины.

В этой связи целью орнитологических исследований является детальное изучение особенностей экологии различных видов птиц в условиях быстрого изменения среды обитания, как под воздействием интенсивной хозяйственной деятельности человека, так и изменения климата в высоких широтах. Значительный научный интерес представляет изучение экологии лебедей в Субарктике, особенно западного евразийского малого лебедя. Он занесен в Международную Красную книгу, Красную книгу России и приложение II Конвенции о международной торговле видами дикой фауны и флоры, охраняется в местах зимовок в Западной Европе. В восточноевропейских тундрах, где в основном гнездится малый лебедь, в настоящее время заметно выражена экспансия лебедя-шипуна и лебедя-кликунa. Эти виды занимают новые экологические ниши и успешно размножаются.

Ко второй половине XX в. сведения о распространении, численности популяций и экологии лебедей на европейском северо-востоке России были немногочисленными и фрагментарными. Исследования лебедей активизировались в начале 80-х гг. прошлого столетия в Ненецком автономном округе Архангельской области и Республике Коми. Основной целью этих работ стало выявление распространения, динамики гнездовой плотности и факторов, влияющих на численность лебедей в регионе. Кроме того, крайне важно было оценить существующие и потенциальные угрозы для сохранения биологического разнообразия лебедей в природных экосистемах европейского северо-востока России.

Процесс деградации видов, их приближения к рубежу, за которым следует вымирание, развивается по разным сценариям, зависящим от экологической специфики вида. Представляется, что об этом можно судить по состоянию того или иного вида на основе характеристики, анализа и оценки его биологических параметров. К их числу относятся, в первую очередь, численность, структура ареала, степень биологической специализации вида, успешность размножения, величина смертности, половая, возрастная и социальная структура популяции, реакция на фактор беспокойства (Флинт, 2000). С учетом постоянно возрастающей степени антропогенной трансформации территории актуальность охраны наиболее ценных водно-болотных местообитаний для обитания лебедей несомненна. Вместе с тем существует широкий спектр лимитирующих факторов, определяемых естественными процессами. Воздействие многих из них замедленно, поэтому трудноуловимо. В основе биологического мониторинга и стратегии охраны лебедей должна лежать, прежде всего, определенная сумма знаний их биологии.

Настоящая книга – первая полная картина того, что происходит с лебедями в каждом конкретном регионе и в целом на европейском северо-востоке России. Она подводит итог 40-летним исследованиям, основанным на собственных материалах, и на анализе литературных источников по лебедям России и зарубежных стран. Необходимость представить современную картину состояния популяций лебедей на европейском северо-востоке России очевидна. В данной сводке собраны воедино сведения ранее не публиковавшиеся и касающиеся современного распространения, численности отдельных видов, об экологии, путях миграций, факторах, влияющих на благополучие лебедей. По нашему мнению, материалы этой сводки могут служить необходимой основой для организации биологического мониторинга и разработки эффективной стратегии охраны лебедей, а также других видов птиц в регионе.

Глава 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Географическое положение. В административном отношении район исследований находится в пределах Ненецкого автономного округа Архангельской области и Республики Коми.

Ненецкий автономный округ (НАО) расположен на крайнем северо-востоке Русской (Восточно-Европейской) равнины. Территория НАО простирается от мыса Канин Нос до Уральского хребта, на юге – граничит с Республикой Коми, на юго-западе – с Мезенским районом Архангельской области, на северо-востоке – с Ямало-Ненецким округом. НАО принадлежат острова Колгуев и Вайгач, а также ряд небольших островов (Гуляевские Кошки, Матвеев, Долгий, Зеленцы).

Республика Коми расположена на северо-востоке Восточно-Европейской равнины (в бассейнах рек Печоры, Вычегды, Мезени, Кобры и Летки) и Урало-Пайхойской складчатой страны. Граничит на севере и востоке с Архангельской; на юго-западе – с Кировской; на востоке – с Тюменской; на юго-востоке – со Свердловской; на юге – с Пермской областями (Республика Коми. Энциклопедия, 1997).

Рельеф. Восточноевропейские тундры НАО занимают северную часть Русской платформы. От побережья Белого моря до р. Печоры расположен Канино-Малоземельский район (Горбацкий, 1967). Преобладающая часть района представляет низменную холмистую равнину, нарушаемую двумя крупными останцовыми возвышенностями – Тиманским кряжем и Канинским Камнем. К востоку от р. Печоры до пролива Югорский Шар расположен Большеземельский район, включающий одноименную тундровую территорию. К востоку от Печоры холмистость территории усиливается: разнообразнее и многочисленнее становятся моренные гряды. Сложный моренный ландшафт, образовавшийся в результате «скручивания» отдельных гряд, известен под названием Большеземельской гряды, или Земляного хребта (местное название Еней). Самым северным отрогом хребта является Вангурей, или Пытков Камень (высота 200 м). На востоке Большеземельской тундры находится кряж Адак, имеющий увалистую поверхность и

представляющий северную часть кряжа Чернышева (высота 100 м над ур.м.). Амплитуды высот в пределах прибрежной тундры весьма незначительны, здесь много озер. Прибрежный участок тундры представляет поверхность морской абразии. На самом северо-востоке Русской равнины расположен Югорский п-ов. Здесь находится остаточный герцинский горный массив Пай-Хой, низкие и плоские вершины которого местами возвышаются над увалистой мореной равниной. Полоса материковых тундр НАО представлена более или менее обособляющимися ландшафтными территориями: Канинская, Тиманская, Малоземельская и Большеземельская тундры (Горбацкий, 1967).

Территория Республики Коми располагается в пределах Русской платформы и Уральско-Пайхойской горной складчатой страны. Эта территория соответствует части Двинско-Мезенской и Северных Увалов, Тиманской, Печорской, Североуральской, Приполярноуральской и Полярноуральской ландшафтными провинциям (Атлас Коми АССР, 1964; Чикишев, 1968; Республика Коми. Энциклопедия, 1997). В рельефе преобладают низменные пространства, которые разделяются возвышенностями – Северными Увалами и Тиманским кряжем с высотами от 200 до 467 м (Четласский Камень) (Атлас Коми АССР, 1964). Урал протягивается неширокой полосой на восточной окраине Республики Коми и представлен западными склонами Северного, Приполярного и Полярного Урала (Чикишев, 1968). К Пайхойскому региону относятся хребет Пай-Хой и Прикарская низменность (Республика Коми. Энциклопедия, 1997).

Климатические условия. Восточноевропейские тундры НАО и большая часть Республики Коми относятся к Атлантико-Арктической области (Алисов, 1947). Климат формируется в основном под воздействием барических областей, устанавливающихся над северной частью Атлантического океана (исландский минимум) и над центральными районами Арктики (арктический максимум). Климат характеризуется преобладанием циклонической пасмурной и дождливой погоды, продолжительной зимой и коротким прохладным летом.

Термический режим территории определяется солнечной радиацией, характером подстилающей поверхности и связанной с ними циркуляцией атмосферы. Сроки выпадения снега в исследованном регионе различны. Наступление весны определяется переходом средней температуры воздуха через 0 °С. Лето короткое и умеренно теплое. Максимальное поступление солнечной радиации приходится на май-июль. Количество осадков возрастает летом в направлении с севера на юг. Годо-

вое количество осадков превышает величину испарения, что обуславливает относительно высокую влажность. Осадки выпадают зимой в виде снега, летом – дождя. Осенью переход температуры через 10 °С на северо-востоке территории начинается уже в первой декаде августа, на юге – в первой декаде сентября.

Гидрология. Территория Ненецкого автономного округа омывается Белым, Баренцевым и Карским морями. Теплое течение Гольфстрим, проникающее в Баренцево море из Атлантического океана, оказывает значительное тепляющее влияние преимущественно вдоль Мурманского побережья. Лишь четвертая часть теплых вод пробивается в Карское море. Современная гидрологическая сеть обладает большой разветвленностью и принадлежит к бассейну Северного Ледовитого океана. Самой крупной водной артерией НАО является р. Печора с многочисленными притоками. Реки отличаются спокойным течением и малыми уклонами русла. Ледостав на реках начинается в конце октября-начале ноября, вскрытие – в мае и первой декаде июня.

Гидрографическая сеть Республики Коми относится к четырём бассейнам (Атлас..., 1997). К бассейну Баренцева моря принадлежит система самой многоводной на Европейском Севере р. Печора с притоками рек Большая Уса и Малая Уса. К бассейну Белого моря относятся системы рек Вычегда, Луза и Мезень с Вашкой, к бассейну Карского моря – небольшие притоки р. Кара, берущие начало на Полярном Урале у границы Республики Коми. К бассейну Каспийского моря относятся верхние участки рек Вишера, Кобра и Летка.

Распределение речной сети, ее густота, строение речных долин региона изменяется в зависимости от климата, рельефа и других факторов. Водоразделы между реками часто выражены не ясно.

Озера в пределах НАО насчитывают десятки тысяч, их точное число не подсчитано. Коэффициент озёрности Малоземельской тундры колеблется от 3.6 до 25.3 и в среднем равен 13.1% (Минеев О., 2005), в пределах Большеземельской тундры – в среднем 55%, а в отдельных районах достигает 70%. В Большеземельской тундре крупных озёр (площадью свыше 2.5 км²) около 700, преобладают водоемы (около 90%) площадью 0.01-0.1 км² (Голдина, 1972). В пределах Республики Коми насчитывается около 70 тыс. озёр общей площадью 4.3 тыс. км², большинство из них относятся к небольшим пойменным водоемам с площадью до 0.5 км². Наибольшее их число размещено в горах Урала и тундровой зоне. Самые крупные озера: Ямозеро (31.1 км²), Синдорское (28.5), Косминское

(12.6), Большое Мыльское (8.8), Кадомское (5.2), Донты (4.6) и Торговое (1.2 км²).

Болота. Заболоченность поверхности НАО характерна для всех элементов равнинного рельефа, она наиболее значительная на севере региона. Болота занимают обширные площади и весьма разнообразны как по характеру растительности, так и по происхождению. Наиболее распространены травяно-лишайниково-моховые, травяные и травяно-гипновые болота, менее – сфагновые и травяно-сфагново-гипновые (Растительность..., 1980).

В Республике Коми широко распространены болота и заболоченные земли. Средняя заболоченность территории составляет 9.6%, а в некоторых районах достигает 40-80%. Более 60% – верховые болота. Свыше 30 тыс. км² территории занято крупными болотами и болотными массивами (Атлас..., 1997). Среди них крупнейшие в Европе болота Океан (1790 км²) и Усинское (1579 км²).

Почвы. В неблагоприятных условиях водно-теплового режима в тундре развиты преимущественно глеевые почвы. На возвышенных водоразделах это тундро-болотные и поверхностно-глеевые почвы (Рихтер, Чикишев, 1966).

В Республике Коми выделяются следующие типы почв: тундровые поверхностно-глеевые, торфяно-тундровые, подзолистые, болотно-подзолистые, болотные мерзлотные, болотные верховые, болотные низинные, аллювиальные пойменные и горные. В тундровой зоне республики характерны тундровые мерзлотные, а также торфяно-тундровые почвы (Республика Коми. Энциклопедия, 1997).

Зональное деление. Растительность. В пределах европейского сектора тундровой зоны обнаруживается географическое разнообразие растительного покрова, проявляющееся в смене растительных сообществ как в широтном, так и долготном направлениях. С севера на юг происходит смена сообществ северных и южных тундр и предтундровых редколесий в сочетании с южными тундрами. Зональные типы растительного покрова восточноевропейских тундр представлены северными (типичные), мелкоерниковыми кустарниковыми и крупноерниковыми кустарниковыми тундрами и лесотундрой (Растительность..., 1980).

Основным типом растительности, определяющим ландшафт большей части Республики Коми, являются таежные леса, которые представлены крайнесеверной, северной, средней и южной тайгой. На севере и северо-востоке республики, на границе с тундрой, выражена полоса редкостойных притундровых лесов (Растительность..., 1980).

Глава 2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Данное исследование базируется на оригинальных данных, собранных с 1970 по 2012 г., и их анализе, а также обзоре доступных литературных материалов по распространению, численности, распределению, структуре популяций, плотности населения и гнездования лебедей, их продуктивности в восточноевропейских тундрах Ненецкого автономного округа Архангельской области и Республике Коми. Сбор полевого материала осуществлен на стационарах, полустационарах, во время сплавов по рекам, вездеходных поездок и методом авиавизуальных учетов.

Полевые исследования в Республике Коми осуществлены в мае, сентябре–середине октября в бассейне Нижней Печоры (1970-1973, 1979, 1999, 2005 гг.) и под г. Сыктывкар (1979, 1985, 1986, 1989, 1995, 1996, 2000, 2005 гг.). В Большеземельской тундре полевые наблюдения проведены в мае-октябре 1973-1979 гг., 1992, 2006-2012 гг., на Югорском п-ове – в мае-октябре 1981-1985, 1987 и 2010 гг. В Малоземельской тундре и дельте Печоры – в мае-октябре 1976-1979, 1982, 1986, 1988-1996 и 1998-2005 гг.

2.1. Стационарные исследования

К стационарным исследованиям мы относим работы, осуществленные на одном месте в течение одного полевого сезона и более двух лет. Полустационарными работами мы считаем полевые исследования продолжительностью до одного месяца в одном районе тундры. В Большеземельской тундре полевые работы на стационарах проведены в бассейнах средних течений рек Большая Роговая (1973, 1975 гг.), Море-Ю (1974, 1978 гг.), нижнем течении (1979 г.) и устьевом районе р. Черная (2006 г.), верховьях р. Шапкина (1992 г.). На побережье Хайпудырской губы полевые работы выполнены в 1976-1978 и 1980 гг., в районе Вашуткиных (2007 г.) и Падимейских (2009 г.) озер, а также оз. Малый Сяттей (2012 г.). На Югорском п-ове стационарные работы проведены на морском побережье

в бассейне р. Лымбадаяха (1981, 1983, 1984 гг.), в бассейне р. Большая Ою (1981, 1987 гг.), междуречье Васьяха-Янгарей (2010 г.) и на побережье Карской губы (1982-1983 гг.).

В Малоземельской тундре исследованы междуречья Хабуйка-Янгутейяха (1977, 1988-1996 гг.) и Хуновейяха-Белузейяха (1991-1996 гг.), расположенных к западу от побережья Захарьиного берега Печорской губы. Побережье Коровинской губы (п-ов Костяной Нос, Захребетная губа и приморская тундра) обследованы в 1993-1994, 1996, 2000, 2002 и 2010 гг. Работы проведены также на островах Коровинской и Печорской губ: Ловецкий (1995 г.), Чаичий (1994, 2002 г.), Санев, Поленихины и Кашин (2002 г.). На побережье Баренцева моря работы были осуществлены в устье р. Вельт (2001, 2004 гг.) и на побережье Сенгейского пролива (1978 г.). Обследованы прилегающие тундры и акватории Колоколковой (1999, 2002, 2003 гг.) и Кузнецкой губ до мыса Русский Заворот (2005 г.). В северной лесотундре исследования проведены в междуречье Сойма-Сула (оз. Урдюжское, 1979, 1982, 1986 гг.). Кратковременные работы проведены в дельте Печоры (1977-1979, 1991-1996 гг.), детально – в 2002 г.

Распределение по биотопам, учеты численности и изучение биологии размножения лебедей осуществлены по общепринятым методам (Сдобников, 1938; Новиков, 1953; Исаков, 1963). Сбор материала проводился на пеших маршрутах протяженностью около 7 тыс. км и на модельных территориях. В восточноевропейских тундрах было выбрано четыре модельных территории для изучения малого лебедя и одна – для кликуна. В Малоземельской тундре исследования экологии малого лебедя (1977, 1988-1996 гг.) осуществлены на площади около 30 км² с естественными границами – на севере р. Янгутейяха, на западе – оз. Хабуйка-то, на юге – р. Малая Хабуйка, на востоке – побережье Печорской губы. В Большеземельской тундре модельной территорией (1976-1977 гг.) служил участок побережья Хайпудырской губы междуречий низовий р. Ярейяха (приток р. Море-Ю)–Море-Ю–Вакач–Шар площадью около 45 км². На северо-востоке Югорского п-ова в качестве модельной территории служил участок побережья Карской губы (район оз. Нау-то, междуречье Сааяха–Сопчаю, 1982-1983 гг.) площадью около 20 км². В 1983-1984 гг. модельная территория площадью около 30 км² была расположена в районе оз. Сабутто (осоково-моховая тундра междуречья Сиртияха–Лымбадаяха) вблизи побережья Баренцева моря. В лесотундре Малоземельской тундры на модельной территории (оз. Урдюжское, 1979, 1982, 1986 гг.) площадью свыше 60 км² изучали экологию лебедя-кликуна.

Для изучения распределения лебедей по типам местообитаний, численности и плотности населения проводили учет на модельных территориях и пешеходных маршрутах. Основным методом на модельных участках был абсолютный учет птиц с интервалом через один-три дня, в других случаях лебедей учитывали на постоянных и одноразовых маршрутах с интервалом до пяти дней. Учет лебедей на маршрутах проведен с дифференцированной шириной учетной полосы (500 м). Во время обследования территорий картировали гнезда, с описанием биотопов и зарисовками расположения гнезд, состав гнездового материала. Одновременно взвешивали и делали промеры яиц, определяли степень насиженности и сроки их откладки. Во встреченных выводках подсчитывали количество птенцов, регистрировали их массу (рост). На модельных территориях и во время маршрутов вели наблюдения за питанием, территориальным поведением и взаимоотношениями лебедей с другими видами, в первую очередь, с хищниками. При этом, помимо визуальных наблюдений в бинокль, изучали погрызы растительности на местах кормежки лебедей. Для выяснения роли хищных птиц, поморников, белой совы, серебристой чайки и бургомистра в успешности размножения лебедей собирали погадки и кормовые остатки объектов питания у гнезд этих видов, на кормовых столиках и присадах.

2.2. Лодочные и вездеходные маршруты

Сплавы по рекам и поездки на вездеходе дали возможность пересечения значительных пространств. Это позволило в некоторых случаях детализировать характер распределения лебедей на обширной территории в гнездовой и послегнездовой периоды. Специальные обследования речных местообитаний осуществлены методом сплава на лодках (общая длина маршрутов свыше 7500 км). Во время кратковременных остановок (два-пять дней) проводили рекогносцировочные экскурсии в тундру для выяснения биотопического распределения и учета численности лебедей. В Малоземельской тундре спуски на резиновых надувных лодках проведены от верховьев до низовьев рек Индига (1998 г.), Нерута (1999 г.), Вельт (2001 г.) и Черная (2004 г.). В Большеземельской тундре лодочные маршруты выполнены по рекам Море-Ю (1974, 1976 гг.), Ур-р-яха-Черная (2005 г.), Седяйю-Коротайха (2008 г.) и Сейда (2011 г.). Вездеходные учеты были совершены в Большеземельской тундре по маршрутам Воркута-район Падимейских озер-Воркута (1973, 2009 гг.) и низовья р. Янгарей-Падимейвис-Тарью-Воркута (2008 г.). На Югорском п-ове вездеход-

ные учеты (1983 г.) проведены по маршруту: побережье Баренцева моря (устье р. Седьяха)–оз. Сабутто–междуречье Малой и Большой Ою–побережье Югорского Шара (пос. Хабарово). Общая длина маршрутов превысила 940 км.

2.3. Авиавизуальные исследования

Основные сведения о размещении, местах скопления лебедей во время гнездования, линьки и сезонных миграций получены методом авиаучетов на постоянных трансектах (Исаков, 1963; Кищинский, 1973) с самолета АН-2, вертолетов МИ-2, МИ-4 и МИ-8. В первой половине августа 1973-1975, 1977, 1979, 1985 гг. и первой половине сентября 1976, 1983, 1985 гг. авиаучеты осуществлены в Республике Коми, тундровой и лесотундровой зонах (Архангельская область, Ненецкий автономный округ) от р. Мезени до Байдарацкой губы (п-ов Ямал). Во второй-третьей декадах июня 1991 и 1996 гг., июле 1995 г., первой декаде сентября 1992 и 1999* гг. учеты проведены в дельте р. Печора, Коровинской и Колоколкиной губах и прилежащих к ним территориях. В первой половине августа 1989 г. авиавизуальные наблюдения осуществлены в бассейнах рек Сысола, Вычегда, Вымь и Печора (Республика Коми). Общая протяженность авиаучетных маршрутов составила свыше 28 тыс. км, в среднем обследовано около 3% территории региона.

2.4. Наблюдения за миграциями

Специальные исследования за миграциями лебедей проведены в разных частях региона. Наблюдения осуществляли с одной точки в мае–начале июня и сентябре–середине октября в бассейне Нижней Печоры (1970-1973, 1979, 1999, 2005 гг.) и под г. Сыктывкаром (1979, 1985, 1986, 1989, 1995, 1996, 2000, 2005 гг.). В Малоземельской тундре они проведены на побережье Баренцева моря (Сенгейский пролив, май 1981 г.), Коровинской губе (сентябрь 1982 г.) и в районе оз. Урдюжское (август–сентябрь 1979 г., сентябрь–октябрь 1982 г.). В Большеземельской тундре миграцию птиц изучали в междуречье Адъзва-Море-Ю (сентябрь 1973 г., оз. Ватьярто), р. Море-Ю (май 1974 г.), на побережье Хайпудырской губы (сентябрь–октябрь 1978 г.) и в лесотундре междуречья Созьва-Ерса (май 2005 г.). На Югорском п-ове наблюдения за миграцией лебе-

* Из-за высокой стоимости авиатранспортных услуг после 1999 г. авиавизуальные учеты численности лебедей не проводились.

дей осуществляли на побережьях Баренцева моря (мыс Чайка, р. Лымбадаяха, сентябрь-октябрь 1981 г.) и Карской губы (оз. Науто, май-июнь, 1982-1983 гг.). В остальных случаях в полевых условиях мигрирующих птиц регистрировали без привязки к определенной точке наблюдений. При этом учитывали численность мигрантов и направления их пролета. Летние перемещения птиц на линьку регистрировали ежедневно утром и вечером с постоянных точек (на стационарах) и во время пешеходных маршрутов.

2.5. Отлов и мечение

На модельной территории «Хабуйка» (Малоземельская тундра) в 1991-1996 гг. совместные исследования проводили ученые из Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Ю.Н. Минеев, О.Ю. Минеев), ВНИИ природа (Ю.М. Щадилов, А.В. Белоусова), Великобритании (Wildfowl and Wetlands: D. Scott, E.C. Rees, J.M. Bowler), Голландии (University of Groningen: J.H. Beekman, M.J.M. Poot, R. Ubels, K. Koffijberg) и Дании (Ministry of Environment, Forest & Nature Agency: P. Andersen-Harild).

В ходе совместных работ в 1992-1996 гг. проведен отлов и мечение лебедей голубыми пластмассовыми шейными кольцами с четырехзначным кодом белого и черного цветов по методу Слейдена (Sladen, 1973) и ножными кольцами. Основная цель мечения птиц – изучение территориального размещения и структуры популяции в местах размножения и зимовок, внутривидовые отношения в гнездовой период, выяснение путей миграций. Неразмножающихся лебедей отлавливали во время линьки на водоемах с моторной лодки, на суше – с помощью сетей (в основном выводки). Птиц с выводками метили в период, когда родители теряли способность летать. При отлове выводков взрослых птиц метили шейными пластмассовыми и ножными кольцами, птенцов – металлическими крылометками. Отловлено и окольцовано около 1500 лебедей разного возраста. Окольцование шейными пластиковыми кольцами лебедей позволило провести индивидуальное опознавание птиц на территории гнездования, в других случаях их идентификация проводилась по рисунку клюва (Scott, 1966; Evans, 1977).

Сведения о находках окольцованных птиц в странах Западной Европы представлены P. Andersen-Harild и J.H. Beekman. Результаты этих наблюдений дали возможность выявить особенности размещения птиц в районах зимовок.

Глава 3. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ЛЕБЕДЕЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

3.1. Краткая характеристика отдельных видов рода *Cygnus* *Beschtein*, 1803

Лебеди относятся к классу *Aves*, отряду *Anseriformes*, подотряду *Anseres*, семейству утиные *Anserinae*, подсемейству *Cygninae*, роду *Cygnus* *Beschtein*, 1803. Мировая фауна насчитывает семь видов лебедей: *Cygnus olor* (распространен в Евразии), *C. cygnus* (в Евразии), *Cygnus bewickii* (в Евразии), *C. buccinator* (в Северной Америке), *C. columbianus* (в Северной Америке), *C. melancoryphus* (в Южной Америке), *C. artatus* (в Австралии). На территории европейского северо-востока России гнездятся *Cygnus olor*, *C. cygnus*, *C. bewickii*.

Полевые признаки. Лебеди – очень крупные белые птицы во взрослом состоянии, у молодых птиц оперение бледно-дымчатое, включая большие маховые. Уздечки у совершенно взрослых птиц голые, у молодых – оперены, а у старших возрастов оперенье редет, появляются голые участки. Клюв довольно высокий при основании или с большой шишкой у основания хребта клюва. Края клюва почти параллельны, так что расширение в передней части незаметно. Плюсны сетчатые, короткие. У лебедей, обитающих в России, имеются ясные вырезки опахал на первых четырех маховых – на наружных и на первых трех – на внутренних опахалах. Ноги у взрослых черные или аспидно-черные, у молодых – светло-серые, грязно-желтоватые или грязно-красноватые. Цвет глаз – карий или темно-бурый.

Лебедь-шипун (*Cygnus olor*). Общее оперенье белое. От других лебедей отличается наличием шишки (самец) или вздутия (самка) в основании хребта клюва (рис. 1). Шишка, как и большая часть клюва, черного цвета, и только пространство между ноздрями и ноготком красное. Молодые птицы буровато-серые, шишка на клюве отсутствует, но вздутие довольно рано намечается, ноги красноватые.



Рис. 1. Форма и окраска клюва лебедя-шипун (фото О.Ю. Минеева).

У шипуна сильно клиновидный хвост, состоящий из 11 или 12 пар рулевых перьев, так что концы крайней пары на 8-12 см не достигают конца средней. В западной части ареала встречаются особи белые и в молодом наряде, с красным клювом и сероватыми или желтоватыми ногами у взрослых, относимых к *Cygnus olor immutabilis* (Бутурлин, 1935). Известны две цветовые фазы пуховых птенцов: «белая» и «серая», кроме этого существуют птенцы промежуточной окраски. Окраска птенцов (количество пигмента) определяется парой аллельных генов, связанных с полом (доминанта – серый цвет). Промежуточную окраску имеют гетерозиготные особи. Вторая пара аллелей ответственна за более или менее постоянное количество палевого цвета у птенцов обеих фаз (Helgeson, 1976). В ряде стран Западной Европы среди птенцов белая морфа птенцов шипуна в среднем составляет 19.4% (Нора, 1985).

Шипун довольно легко отличается в природе, плавая на воде, он держит шею двояко изогнутой (вроде буквы «S») и голову с клювом, наклоненную вниз, третьестепенные же маховые перья часто при этом подняты вверх. Свое название получил за характерное шипение, которое издает в моменты раздражения; обычный голос его такой же, как и у кликуна, трубный, но более хриплый и дребезжащий. Шипун имеет самую большую массу тела (табл. 1).

Таблица 1

**Сравнение размеров некоторых видов лебедей
(по: Бутурлин, 1935; Ming, Dai, 2000)**

Основные признаки	<i>Cygnus olor</i>	<i>Cygnus cygnus</i>	<i>Cygnus bewickii</i>
Размеры тела, см	125-155	140-155	115-140
Размах крыла, мм	540-622	560-640	475-573
Длина хвоста, мм	180-245	160-205	140-170
Длина клюва по хребту, мм	70-90	97-122	75-108
Длина клюва по разрезу рта, мм	95-110	92-110	80-95
Длина плюсны, мм	95-120	115-125	100-117
Средний палец с когтем, мм	150-170	145-167	115-139
Масса тела, кг	6.6-15.0	6.7-12.7	3.4-7.8

Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*). Взрослые птицы чисто белого цвета, молодые – серо-дымчатые. У старых птиц уздечка (пространство между клювом и глазом) голая, у молодых – оперенная. Взрослые птицы имеют вершинную часть клюва черную, основную, начиная от ноздрей – желтую или желто-оранжевую, без шишки или вздутия (рис. 2). У молодых птиц желтый цвет заменен грязно-красноватым. Ноздри кликуна сидят сравнительно близко к основанию клюва, верхний край ноздри приблизительно параллелен профилю хребта клюва. Лапы черные у старых, грязно-желтые или красноватые – у молодых птиц.



Рис. 2. Форма и окраска клюва лебедя-кликунa (фото О.Ю. Минеева).

Хвост имеет 10 или 11 пар рулевых перьев, округлен не резко. Концы крайней пары не доходят до конца хвоста на 45-60 мм. Плавая на воде, держит шею вытянутой прямо, голова при этом направлена горизонтально вперед. Внутренние маховые перья не подняты парусообразно.

На воде кликун мало подвижен, плавает медленно, взлетает с нее с видимым трудом, долго хлопая крыльями, пока не оторвется от поверхности. Взрослые птицы не ныряют, молодые – только при преследовании и на короткое время. Полет сильный, с редкими равномерными взмахами крыльев, производящими ритмические, скрипящие звуки. Голос во время полета – довольно гармоничные громкие трубные разнообразные звуки, а также гуканье или кликанье.

Малый, или тундровый лебедь (*Cygnus bewickii*). Взрослые птицы чисто белого цвета, молодые – от серовато-дымчатого до бледно-дымчатого. От кликуна отличается не только меньшей величиной, но и меньшим распространением желтого или оранжевого цвета на основании клюва. Клюв черный, между глазами и ноздрями желтое пятно, не достигающее до ноздрей, которые лежат несколько ближе к концу клюва. Профиль хребта клюва прямее, верхний край ноздри приблизительно параллелен линии разреза рта. Глаза темно-бурые. Ноги матово-черные у старых, грязно-свинцовые – у молодых птиц. Тундровые лебеди отличаются от сходных видов по окраске клюва

(рис. 3), имеющим неповторимое сочетание желтой и черной окраски (Scott R., 1966; Evans, 1977).

В природе встречаются редкие экземпляры тундровых лебедей с желтыми ногами, имеющие генетический, а не возрастной характер этой модификации (Roselaar, 1975). Описана также полосатая особь тундрового лебеда (De Smet, 1987).

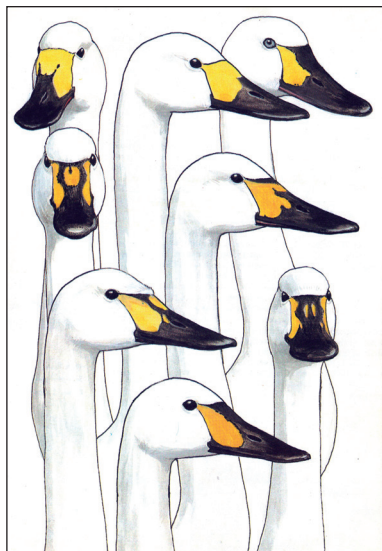


Рис. 3. Вариации окраски клюва малого лебеда (по: Scott P., 1966).

На воде держится так же, как и кликун, намного легче взлетает с воды. Менее осторожен, чем кликун. Взрослые линные птицы иногда занывают при преследовании, молодые – ныряют на непродолжительное время.

Голос малого лебеда мало отличается от других подвидов. Вокализация малого лебеда сходна с кликуном по диапазону и выразительности, но в нем в меньшей степени слышны трубные звуки охотничьего рога, более выражены тихие музыкальные тона. У обоих полов в разные периоды жизни вокализация индивидуальна по тону, особенно на воде и в полете. Голос у самки отличается преимущественно высоким звучанием, чем у самца. Голосовая связь используется при маркировке гнездовой территории и общении с другими птицами. Сила и высота амплитуд тона варьирует в зависимости от социального ранга птиц и возраста. Более хриплый голос имеют старшие возрастные особи и птицы в возрасте до двух лет. Во время полетов чем-то отдаленно напоминает собачье «гав-гав». При местных перемещениях чаще слышны мелодичное «гонг-гонг» или «бумг-бумг».

3.2. Экология лебедей

3.2.1. *Cygnus olor* (Gmelin, 1789) Лебедь-шипун

Подвидовая систематика. Монотипический вид (Scott, Rose, 1996; Степанян, 2003). Однако ряд исследователей (Weiloch, Czapulak, 1991; и др.) считает, что в западной части ареала (Польша, Дания, Нидерланды, Литва, Латвия и др.) гнездится и зимует также *Cygnus olor immutabilis*. Отдельные пары с выводками этого подвида («Polish Swan») отмечены в 1989 г. на Украине в Шацком национальном парке (Weiloch, Czapulak, 1991). Однако эта концепция не принята большинством ученых, поскольку, по их мнению, эта форма есть следствие искусственного разведения в Западной Европе. В обзоре, посвященном гнездовой численности и летнему распределению шипуна в бывшем СССР за 1950-1987 гг., сведения о *Cygnus olor immutabilis* отсутствуют (Кузнецов, Анзигитова, 2002).

Распространение. Палеарктический вид, распространен главным образом между 40° и 60° с.ш., от Западной Европы до севера Китая. Интродуцирован в Северной Америке, Южной Африке и Австралии. *Cygnus olor* на гнездовые распространен в Западной и Центральной Европе, локально – в большей части юго-западной Европы, в бассейне Черного и Каспийского морей и центральной Азии до 90° в.д. Шипун зимует на юге

Средиземного моря и южного побережья Каспийского моря, в небольшом числе – на севере Африки (главным образом в Египте) и Ираке (Scott, Rose, 1996).

Лебедь-шипун принадлежит к числу птиц, численность которых за последнее столетие испытала существенные изменения на значительной части их ареала. В конце 1930-х г. обнаружилась тенденция к увеличению численности сохранившихся микропоселений, этот процесс отчетливо происходил одновременно в популяциях, значительно отдаленных друг от друга (Кривоносов, 1987). Особенно усилился процесс расселения в середине 50-х–начале 60-х г. XX столетия. Примечательно, что именно в эти годы шипуны впервые появились на европейском северо-востоке России.

В Кировской области шипуны впервые зарегистрированы в конце мая–начале июня 1978 г., а с 1981 г. они появлялись почти ежегодно в летнее время (Сотников, 1999).

Лесник Егор Потапов из с. Додзь (Корткеросский район Республика Коми) 17 мая 1957 г. отметил трех шипунов на болоте в 3 км от населенного пункта. Цветной рисунок с подробным описанием птиц он прислал в адрес Коми филиала АН СССР (отдел биологии животных). Судя по рисунку, птиц можно отнести к *Cygnus olor immutabilis*. В своем сообщении Е. Потапов упоминает, что в этом же месте 7 мая 1958 г. он наблюдал уже семь лебедей. В Прилузском районе стайка из четырех шипунов отмечена в мае-июне 1987 г. На оз. Донты (бассейн р. Верхней Вычегды) стаи (четыре, восемь и девять особей) шипунов встречены 18 мая 1989 г. и в июне 1990 г. (Фауна..., 1995; Естафьев и др., 1998). На верхней Печоре 1 июля 1990 г. одиночного шипуна наблюдали в предгорном районе Печоро-Илычского заповедника. Две взрослые и одна молодая птицы 13 октября этого же года на р. Печоре, 13 и 14 июля 1992 г. четыре взрослых птицы кормились на р. Печора у с. Пачгино (Бешкарев, Теплов, 1993, 1994).

В последние годы шипун отмечен в устьевой области Северной Двины (Андреев, 2005) и на п-ове Канин (Фильчагов, 1995; Морозов, Сыроечковский-мл., 2004). В Малоземельской тундре лебеди-шипуны впервые зарегистрированы 11-30 июня 1988 г. на п-ове Русский Заворот в междуречье Хабуйка-Янгутей. В этом же районе в июне-июле 1990-1996 гг. одиночных, пары и стаи (по шесть-восемь особей) встретили как в стаях тундровых лебедей, так и без них. На побережье Баренцева моря (р. Вельт) 15 шипунов (в возрасте двух-трех лет) наблюдали 4 июля 2001 г., одиночных и пары лебедей ежедневно – до конца июля 2001 и 2004 гг. На побережье Баренцева мо-

ря около устья р. Черная одиночную особь встретили 4 июля, на оз. Торовей – 9 июля 2004 г. В заливе Камбальница (Колоколкова губа) 10 июля находилось 11 особей, 15 июля 2002 г. на лайдах Колоколковой губы – восемь взрослых и два неполовозрелых (возраст два-три года) шипунов (Минеев Ю., Минеев О., 2009а). Здесь же, 25 июня и в июле 2003 г., одиночная особь отмечена в стае малых лебедей и две птицы на озере среди лайды. Скопления линных птиц (до 60 особей) среди малых лебедей найдены на п-ове Русский Заворот, Коровинской губе и на гнездовье в дельте Печоры (Минеев Ю., Минеев О., 2009б).

В Большеземельской тундре одиночные шипуны зарегистрированы 27 мая 1990 г. на р. Воркуте у пос. Аяч-Яга; 6 июня 1991 г. пара птиц – на озере возле городской свалки г. Воркута; 11 июня 1991 г. пять взрослых особей – на небольшом озере близ пос. Амдерма (Морозов, 1997). В низовьях р. Коротаиха двух шипунов наблюдали 9 июля 2008 г. на озере у пос. Коротаиха (Минеев и др., 2009). На Югорском п-ове пару птиц отметили в 1984 г. у мыса Тонкий (Калякин, 1995), три взрослые особи – на озере около пос. Амдерма с 30 июля по 1 августа 1987 г. (Романов, 1991). Современное распространение шипуна на европейском северо-востоке России показано на рис. 4.

Происхождение шипунов, населяющих территорию европейского северо-востока России, остается неясным. Большинство исследователей выделяют три крупных (основных) популяции лебедя-шипунa: Западная и Центральная Европа, Черноморско-Азовская и Каспийская с западно-центрально-азиатской группой. На основе кольцевания и широкого изучения лебедей в разных странах северо-западной и Центральной Европы выделено семь более или менее самостоятельных популяций (Atkinson-Willes, 1981). **Одной из них является Скандинавско-Балтийская популяция**, основу ядра которой составляют птицы из Финляндии, Балтийских республик, Польши, Швеции, Германии, Дании и Норвегии. Известно, что эти популяции шипуна практически не смешиваются во время зимовок с восточноевропейскими и имеют самостоятельные пути миграций (Миграции птиц..., 1979).

В последние десятилетия в регионе восточной Прибалтики были отмечены важные изменения ареала лебедя-шипунa. За 1970-1990 гг. гнездовой ареал балтийской популяции вида сдвинулся на 2 тыс. км к северу (Шважас, 2003). Частично это вызвано общим воздействием глобального изменения климата на природу, а также антропогенными факторами (созда-

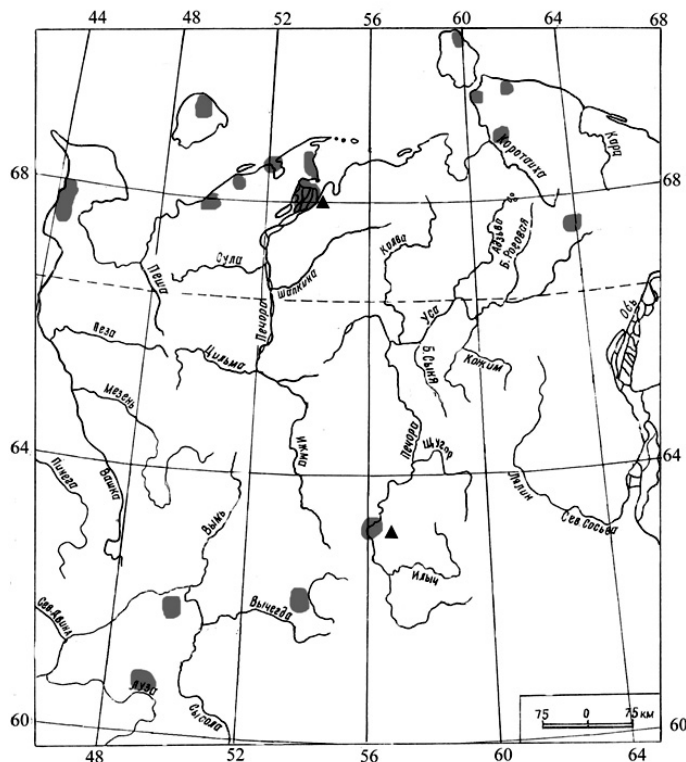


Рис. 4. Распространение лебедя-шипуна по территории европейского северо-востока России.

- – места находок одиночных, пар и групп птиц;
- ▲ – места встреч выводков шипуна.

ние человеком новых местообитаний в результате хозяйственной деятельности). Кроме того, рост численности шипуна может быть частично связан с установившимися мягкими зимами в регионе Балтики (Шважас, 2003). С 1987 г. лебедь-шипун продвинулся в восточной части Финского залива на север до Выборского залива. У Кургальского рифа и на островах центра Финского залива ежегодно формируются линники, а в начале XXI в. появились и нерегулярные зимовочные скопления птиц (Бузун, 2005). С расширением ареала шипун появился на южном побережье Терского берега Кольского п-ова, что согласуется с данными по современной тенденции увеличения численности и расширения гнездового ареала шипуна (Квартальянов и др., 2003). В июне 1988 г. два шипуна заре-

гистрированы на озерах в северных кустарниковых тундрах Среднего Ямала (Рябицев и др., 1995), в июне 1991 г. на крайнем юге подзоны арктической тундры – шесть птиц (Рябицев и др., 1995). Таким образом, на основании данных о расширении ареала в северном направлении и сведений о миграциях шипуна с большей долей вероятности можно утверждать о балтийском происхождении птиц в таежно-тундровом регионе европейского северо-востока России.

Сроки миграций. На территории Кировской области первых лебедей-шипуну наблюдали 6 мая–20 июня, в среднем ($n = 7$) 26 мая, самая поздняя регистрация – 17 июля (Сотников, 1999). В Республике Коми первые шипуны отмечены 5-18 мая, наиболее поздние – 13 июля.

В устье Северной Двины шипун отмечен 2 мая (Андреев, 2005), в пойме р. Кулой (Пинежский заповедник, Архангельская область) – 13 июля (Рыкова, 2010). На п-ове Канин стаю из восьми молодых шипунов наблюдали с 15 по 25 июня (Фильчагов, 1995). В Малоземельской тундре птиц регистрировали между 4 июня и 15 июля, в Большеземельской тундре – 27 мая–9 июля, на Югорском п-ове – 11-30 июня.

Осенью на Коровинской и Колоколковой губах, в дельте Печоры группы (до 15 особей) и стаи (50-60 особей) шипунов наблюдали до 16-20 сентября (Минеев Ю., Минеев О., 2009б). В Печоро-Илычском заповеднике взрослые птицы с молодыми отмечены 13 октября (Бешкарев, Теплов, 1993, 1994).

Местообитания. В Республике Коми лебедь-шипун обитает на мелководных участках зарастающих озер (Естафьев и др., 1998), во время миграций – на реках. В восточноевропейских тундрах птицы отмечены на приморских лайдах Баренцева моря, прибрежных морских мелководьях и морских лагунах, мелководных озерах, пресных (Коровинская губа) с обилием рдестов (*Potamogeton pectinatus*, *P. praelongus*, *P. heterophyllus* и др.) и солоноватых (Колоколкова губа) заливах (Минеев Ю., Минеев О., 2003). В дельте Печоры лебедь-шипун предпочитает острова с пышной травянистой и кустарниковой растительностью.

Численность. В традиционных местах гнездования и линьки лебедя-шипунa численность подвержена долговременным и межгодовым изменениям (Andersen-Harild, 1971; Cramp, 1972). Одну из причин резких колебаний численности птиц исследователи связывают со смертностью лебедей в суровые зимы на зимовках.

На юге Республики Коми (оз. Донты) численность птиц варьировала от 0.5 до 1.3 особей на 1 км² (Естафьев и др.,

1998), на остальной территории встречены одиночные, пары и группы до трех особей. Численность шипунов в Малоземельской тундре и дельте Печоры по годам колебалась от 200 до 500, в Большеземельской тундре и на Югорском п-ове – не превышала 100-150 особей.

Потепление климата в последние десятилетия и, вероятно, последовавшая эвтрофикация тундровых водоемов, обусловивших появление новых экологических ниш, создало благоприятные условия для лебедя-шипуна. Наличие доступной кормовой базы (рдесты и др.) способствовало широкой экспансии вида в различные местообитания европейского Северо-Востока. Численность птиц с каждым годом увеличивается, в настоящее время в регионе сформировалось популяционное ядро, численность которого, вероятно, приближается к 1 тыс. особей.

Размножение. Появление доступных кормов на мелководьях (обширные поля рдеста гребенчатого и нитчатые образования на рифах) в последние десятилетия создали благоприятные условия для лебедя-шипуна в восточной части Финского залива (Коузов, 2005). На побережье Кургальского залива в условиях обилия растительных кормов и дефицита гнездовых станций (небольшие островки в 1.5-2.5 км от берега) появились изменения стереотипа размножения шипуна. Он перешел к открытому гнездованию, при этом уменьшилась территориальная агрессия и агрессия при вождении выводков, отмечено изменение кормодобывательных стереотипов выводков. Эти особенности позволяют лебедю-шипуну активно осваивать ландшафты открытых морских мелководий и островов, лишенных полупогруженных растительности (тростника) и стать в последнее десятилетие самым массовым видом пластинчатоклювых Кургальского п-ова (Коузов, 2005).

Наблюдениями за гнездованием шипунов на оз. Жувинтас (Литва) установлены индивидуальные особенности биологии этого вида. Среди гнездящихся птиц выявлено прерывистое и постоянное насиживание. При прерывистом насиживании на гнезде находится одна самка, при постоянном – оба партнера принимают участие. Постоянное насиживание свойственно 6-8% гнездящейся популяции лебедей оз. Жувинтас. У гнездящихся пар выражен гнездовой консерватизм (Недзинкас, 1987).

В августе 1997-1999 гг. в дельте р. Печоры (район рыбоучастка Афониха) найдено два выводка (три и шесть птенцов). В августе 2000 г. выводки шипунов держались на протоках Афонский Шар, Малый Гусинец, Глубокий Шар и Бол-

тин Шар. В выводках было три-шесть, в среднем ($n = 7$) 4.3 птенца (Минеев О., Минеев Ю., 2002). В Республике Коми шипун, вероятно, гнездится в бассейне средней Печоры, поскольку 13 октября 1990 г. в Печоро-Илычском заповеднике встречено два взрослых шипуна с одной молодой особью (Бешкарев, Теплов, 1994).

3.2.2. *Cygnus cygnus* (Linnaeus, 1758) Лебедь-кликун

Монотипический, палеарктический вид (Scott, Rose, 1996; Степанян, 2003).

Распространение. Кликун гнездится в северных широтах, преимущественно между 55 и 70° с.ш., от Исландии до Берингова моря. Зимовки расположены в Южной и Западной Европе, на Черном и Каспийском морях, в центральном Китае и Японии. Прежде гнезвился в Гренландии, но в настоящее время здесь отсутствует. Небольшое число птиц в последние годы гнездится в Литве, Латвии и на северо-западе Польши. Кликун, гнездящийся в Исландии, Норвегии, Швеции, Финляндии и на севере России, зимует на юге Англии, Ирландии, Бельгии, севере Франции и, возможно, в Дании. Редкие особи и группы кликуна зимой отмечены на севере Африки (Алжир, Тунис и Египет).

Лебедь-кликун, гнездящийся на европейском северо-востоке России, является частью северо-западной географической популяции, которая занимает пространство от Фенноскандии до западного макросклона Урала (Scott, Rose, 1996).

На Северо-Востоке России в VII-XII вв. лебедь-кликун на гнездовье, вероятно, был распространен до о-ва Вайгач включительно (Калякин, 1995). В конце XIX в. кликун гнезвился по всей Лапландии и во внутренних частях Финляндии к югу до 62° с.ш., на восток от Финляндии – под Архангельском (Мензбир, 1895). В конце XIX в. кликун обычен в дельте Печоры на гнездовье (Brown, 1876, 1877; Seeböhm, 1876, 1880, 1901; Seeböhm, Brown, 1876). В первой трети XX столетия лебеди гнездились по всему бассейну Печоры, отмечено проникновение птиц в тундру (Дмоховский, 1933).

Вопрос о нахождении кликуна и его статусе на Новой Земле в конце XIX столетия оставался не выясненным (Мензбир, 1895). Имеются сведения Н.А. Смирнова о находке кликуна в июле и августе 1879 г. на Новой Земле (цит. по: Pleske, 1928; Горбунов, 1929). На побережье Югорского Шара (Хабарово), островах Долгий (Хайпудырская губа), Вайгач, Южном и Северном островах Новой Земли в 1897 г. Г. Пирсоном (Pearson, 1898) лебедь-кликун не был отмечен, не наблюдался на Новой

Земле и во время экспедиции Сконнинга (Schaanning, 1907). Одинокая взрослая особь встречена 16 августа 1925 г. в губе Черная (Горбунов, 1929). Эти находки не прояснили статус пребывания кликуна, однако Ф. Д. Плеске (Pleske, 1928) считал его гнездящимся видом Новой Земли. Исследованиями В.М. Антипина (1938) в 1936-1937 гг. пребывание кликуна на Новой Земле не установлено.

В первой половине XIX в. кликун был многочисленным на равнинах Предуралья в бассейне р. Печора (Портенко, 1937; Данилов, 1962). В районе Печоро-Илычского заповедника птицы гнездятся спорадически, выводок найден 30 июля 1847 г. в нижнем течении р. Унья (Гофман, 1856) и пара с одной молодой птицей – 28 мая 1941 г. на р. Сарь-ю (Теплов, 1955). В пределы Северного Урала кликун проникает (Портенко, 1937) так же, как и в предгорья Приполярного Урала (бассейн р. Большая Сыня), где предположительно гнездится (Естафьев, 1977, 1981). Редкие особи в летний период встречаются на болотах Вуктыльского района.

Немногочисленные гнездовые пары и летующие птицы обитают на озерно-болотистых низменностях Тиманского края (верховья рек Вымь, Пижма, Цильма, Косма и др.) и Косминской озерной системе. В бассейне верхней Мезени он отмечен только на пролете (Турьева, 1951).

Кликун – обитатель открытых пространств с наличием относительно больших мелководных зарастающих озер. По этой причине в южной и средней тайге Республики Коми кликун не гнездится (Андреев, 1910; Андреев, Бианки, 1910; Плеский, 1928; Гурьев, 1982 и др.). В этих зонах птицы обычны лишь во время сезонных миграций. Единичные пары лебедей размножаются на болотах Дон-Кадамских озерных систем (Бородин, 1932; Естафьев и др., 1998), периодически – на болотах района оз. Синдорское и верховьях р. Ижма. Лебедь-кликун в большом количестве гнездится и летует лишь на сильно обводненных болотах в бассейне рек Уса, средняя и нижняя Печора, в дельте Печоры (Минеев Ю., Минеев О., 2011а). Птицы многочисленны в бассейне средней Печоры: междуречья Уса–Юньяга–Лемва, Косью–Кочмес, болота Усванюр, Вяткиной, Лекнюр и нижней Печоры – болота Мыльские, Ларьково, Океан (междуречье Ерса–Созьва).

В юго-восточной части Беломорско-Кулойского плато (Пинежский заповедник) лебедь-кликун гнездится с 1980 г. (Рыкова, Рыков, 1989). На п-ове Канин в лесотундре и тундре – по Конушенскому берегу в междуречье Несь–Шойна включительно (Банников, 1934; Дементьев, 1935; Спангенберг, Лео-

нович, 1960; Леонович, 1986). На побережье Чешской губы кликун особенно многочисленен на озерно-болотистой низменности междуречья Перепуск–Малая Губистая. Одиночные особи, гнездовые и территориальные пары, группы до четырех птиц обычны в центральной части Канинского п-ова (междуречье Чеша–Кия, озера Большое Вильково, Нягринские, Хутовские, Провальное и др.). Другой важный очаг обитания вида – местообитания междуречий Перепуск–Вижас–Ома–Пеша и тундра в районе озер Вижас, Варш и др.

Восточнее р. Пеша кликун периодически встречается на побережье Горностальей губы, в бассейне р. Индига гнездится севернее Индигских озер (67°31.2' с.ш.). От побережья Баренцева моря граница распространения опускается восточнее Ненецкой гряды и далее к побережью Коровинской губы (Минеев Ю., 1988).

В Малоземельской тундре лебедь-кликун гнездится в бассейне р. Индига, среднем течении р. Вельт, низовьях р. Нерута, в междуречье Соймы–Печоры–Сулы (оз. Урдюжское и др.) и дельте Печоры, нерегулярно – в южной части п-ова Русский Заворот (Минеев О., 2005; Минеев Ю., Минеев О., 2009б).

К востоку от р. Печора, в Большеземельской тундре, в начале XX столетия С.В. Керцелли (1911) кликуна не указывает, хотя упоминает «лебедей». В первой трети XX в. лебеди гнездились в подзоне южной тундры и лесотундре (Дмоховский, 1933), в 1960-х гг. они гнездились преимущественно в лесотундре и были редкими в южных кустарниковых тундрах (Успенский, 1965). Современная граница распространения лебедя-кликун (рис. 5) значительно сместилась на север. Постоянная граница гнездования проходит через верховья рек Шапкина и Колва (67°40' с.ш.) и северные редколесья на реках Хоседаю, Адзьва и Большая Роговая (67°25' с.ш.). От р. Большая Роговая граница смещается к югу до низовий рек Воркута и Юньяха (67° с.ш.). Неразмножающиеся и спорадически размножающиеся птицы в Большеземельской тундре найдены в типичной тундре побережья Болванской губы и устья р. Черная (Минеев Ю., 1988; Минеев Ю., Минеев О., 2007) и на южном побережье Хайпудырской губы. Кликун отмечены в районе Вашуткиных озер, бассейне р. Коротаиха (68°20' с.ш.), на Югорском п-ове в районе мыса Чайка и Карской губы (Минеев Ю., Минеев О., 2011а).

В настоящее время лебедь-кликун эпизодически гнездится на юге Новой Земли вплоть до Гусиной Земли и о-ва Вайгач (Калякин, 1995, 2001), летующие птицы отмечены на о-ве Колгуев (Морозов, Сыроечковский, 2004). Современная дина-

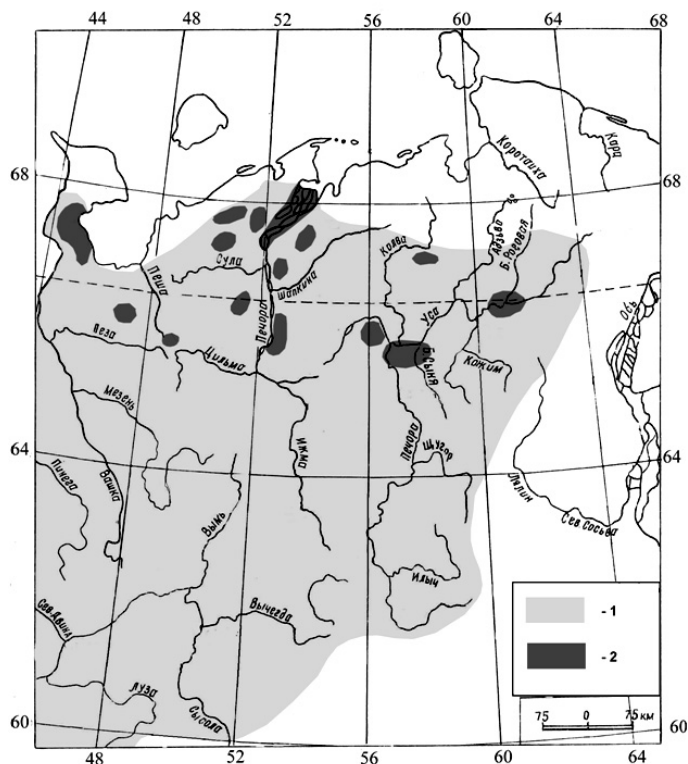


Рис. 5. Распространение лебедя-кликунa на гнездовании по территории европейского северо-востока России: 1 – область гнездования, 2 – места наибольшей плотности гнездования.

мика пространственного размещения лебедя-кликунa на европейском северо-востоке России связана с теплой многовековой фазой климата. Климатическая цикличность природной среды Субарктики в историческом и настоящем времени вызывала и определяет экологический динамизм биогеоценозов (Шнитников, 1957, 1969; Хотинский, 1977 и др.; Величко и др., 1997; Динамика..., 2002 и др.), способствуя периодической изменчивости ареалов птиц. Этим фактором объясняется современное расширение ареала и рост численности кликуна в Исландии (Cranswick et al., 2002), **северо-западной Европе** (Haapanen, 1991; Mathiasson, 1991; Laubek et al., 1999), Прибалтике (Luigujoe et al., 2002), **Северо-Западе России** (Бианки, 1990; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990; Hoxhlova,

Artemjev, 2002) и арктических районах Сибири (Кривенко и др., 1987; Перфильев, 1987; Syroechkovski-Jr., 2002).

Миграции. Кликуны из восточноевропейских тундр и таежной зоны Республики Коми зимуют в «балтийско-североморской» области, включающей в основном Данию, Нидерланды, юго-запад Швеции и север Германии (Кищинский, 1979; Atkinson-Willes, 1981; Mathiasson, 1991).

С мест зимовок пролет кликуна идет довольно широкой полосой, со «сгущениями» в немногих местах. Лебеди покидают зимовки в марте-начале апреля, а иногда и в феврале. Зимние квартиры в Швеции кликуны покидают в конце марта-начале апреля, направляясь на восток и северо-восток, некоторые из них следуют шведским побережьем на север, затем пролетают через северную Финляндию на восток (Mathiasson, 1991). В конце XX столетия в Финляндии (Куусамо) мигранты появлялись между 29 марта и 11 апреля (Naapanen, Hautala, 1991). От Финского залива и Ладожского озера дальнейшая миграция идет широким фронтом и почти без остановок в направлении Белого моря (Кищинский, 1979а).

С начала-середины марта до третьей декады апреля идет их миграция через Куршскую косу, Куршский залив, Литву, Латвию, Эстонию и Финляндию. Массовый пролет совпадает со взломом льда на водоемах, а передовые птицы появляются еще раньше (Кищинский, 1979а). Самое важное место остановки лебедей на весеннем пролете – залив Матсалу на западе Эстонии (Паакспуу, 1968). С морских мелководий Эстонии лебеди летят транзитом через Финский залив (в том числе вдоль южных берегов Финляндии) и южную часть Ладожского озера. В Лапландии лебеди прилетают в среднем 13 апреля при крайних сроках 25 марта и 30 апреля (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990). В Кандалакшском заливе они отмечены в среднем 18 апреля (Бianки, 1990).

В устьевой области Северной Двины кликуны появляются во второй половине апреля–первой декаде мая, массовый пролет (средние данные) идет с 26 апреля по 17 мая. На пролете лебеди летят небольшими стаями (по 15-47 особей). Максимальное количество мигрантов за день – 116, общая численность за весенний пролет не более 1 тыс. особей. Вынужденные остановки кликуна из-за непогоды выявлены в предустьевой области и дельте р. Северная Двина (Андреев, 2005). Начало весеннего прилета кликуна в Пинежском заповеднике приходится в среднем на 16 апреля. Пролет парами и небольшими стаями до 15 особей продолжается до середины мая (Рыкова, Рыков, 1989). Во время миграции в долине р. Пи-

нега стаи (44-70 особей) лебедей иногда останавливаются для кормежки (Рыкова, 2010). На п-ове Канин группы и пары кликунов, мигрирующих на север, наблюдали в конце мая. За один день отмечалось до 80-90 пролетных птиц (Литвин, Гуртовая, 2003). В мае лебеди мигрируют через Северный Тиман, их стаи останавливаются на Косминских и Варшских озерах. В это время птицы ежегодно особенно многочисленными бывают на зарастающем мелководном оз. Паново (Косминская озерная система).

В бассейне р. Индига первых кликунов наблюдали в середине апреля (Семенов, 1939), массовая миграция проходила с 5 мая (опросные данные). На побережье Баренцева моря (Сенгейский пролив) весенний пролет кликунов мы не отметили. В дельте Печоры под г. Нарьян-Маром первые кликуны появлялись 28 апреля–8 мая (Минеев Ю., 1995), они мигрировали с запада и юго-запада. Птицы летели преимущественно небольшими стаями (до 10 особей), парами, в местах отдыха образовывали скопления до 30 особей.

В Малоземельской тундре и на нижней Печоре весной кликуны летят преимущественно парами и небольшими стаями (до 10 особей), в местах остановок образуют нередко скопления до 50 особей. Структура миграционных группировок кликунов в Малоземельской тундре сходна с таковыми в Финляндии (Naaranen, Nautala, 1991). **Послемиграционные скопления птиц (стаи 20-80 особей) на островах и речных отмелях дельты Печоры держатся до середины-конца июня.**

В Большеземельской тундре (р. Большая Роговая) первые особи отмечены 21 апреля–3 мая, окончание пролета – 8-17 июня, в среднем ($n = 5$ лет) 11 июня. Птицы мигрировали поодиночке, парами и группами (три-восемь особей) в основном на север, часть – на северо-запад и северо-восток. Пролетающие лебеди на остановках не образовывали скоплений и держались теми же группами, что и на пролете. Сроки миграции лебедей близки к таковым на нижней Оби, где в обычные годы миграция лебедей-кликунов происходила несколькими волнами. Период интенсивной миграции продолжается 9-12 дней, средние даты интенсивного пролета – 1, 5 и с 9 по 12 мая (Брауде, 1987). В районе Карской губы (Югорский п-ов) 14 и 25 июня 1983 г. небольшое количество кликунов пролетало в сторону низовий Оби и Ямала. Известно, что в низовьях р. Оби кликуны прибывают двумя путями: с юга, следуя вдоль Уральского хребта поймой Оби, и с запада, по долинам впадающих в нее рек Созьвы, Сыни, Войкара и др. (Брауде, 1987). Возможно, что пролетающие кликуны в районе Кар-

ской губы являлись частью миграционного потока, идущего вдоль западных предгорий Урала (Печоро-Илычский заповедник, Полярный Урал), которые, перевалив через Уральский хребет, широко расселяются в прилегающих к Полярному Уралу восточных предгорьях (Головатин, Пасхальный, 2005).

В Кировской области первые лебеди прибывают еще до вскрытия рек и держатся на полыньях. В начале XX столетия их появление на юге Вятской губернии зарегистрировано в конце марта, в 1950-х г. – 5 апреля, при затяжной весне – 12 апреля и позднее. В среднем кликуны появляются 12 апреля, а пролет растягивается на весь апрель (Сотников, 1999).

В бассейн верхней Вычегды (оз. Донты) первые кликуны прибывали в конце апреля (Бородин, 1932). В конце XX столетия мигрирующих птиц (по 8-16 особей) в этом районе отмечали 12-13 мая 1989 г. (сообщение А. А. Естафьева). В пойме рек Сысола и Вычегда (под г. Сыктывкар) первые одиночные, пары, группы (до четырех) и стаи (30-48 особей) лебедей появлялись 12 апреля–20 мая (наши данные). Направление пролета под Сыктывкар – северо-восточное.

В бассейн верхней Печоры в 50-х г. XX в. кликуны прилетали 7-20 апреля (Теплов, 1955), в последующие годы – 1-20, в среднем ($n = 17$ лет) 10 апреля; пролет длился до середины мая (Теплова, 1957). В 1960-х гг. птицы в этом районе появлялись в среднем 3 апреля. Пролет по 3-35, чаще по 10-15 особей продолжался 20-30 дней (Сокольский, 1964). Основное направление миграции на верхней Печоре – восточное (Теплов, 1955).

В бассейне рек Илыч и Северная Мылва первые лебеди отмечены 1-20 апреля (Естафьев, 1982). На Приполярном Урале в бассейне р. Большая Сыня их прибытие наблюдали в конце апреля–18 мая (Естафьев, 1977, 1982). В бассейне р. Вангыр первый кликун отмечен 24 апреля, массовый пролет (по 6-7 и 28-40 особей) происходил 3-4 мая (сообщение В. И. Пономарева).

На Среднем Тимане (верховья р. Вымь) первые лебеди зарегистрированы 12 апреля, пролет длился до середины мая (устное сообщение Р.Н. Воронина). Под г. Ухтой (Республика Коми) стаи (до 10 особей) лебедей пролетают в мае. На нижней Печоре (с. Усть-Цильма) Браун (Brown, 1876) наблюдал миграцию лебедей с 11 апреля, появление первых птиц (Минеев Ю., 1975а) – 8 апреля–20 мая. Интенсивный пролет птиц в пойме нижней Печоры и междуречье Ерса–Созьва (Усть-Цилемский район) проходил с 20 апреля по 16 мая 2005 г. Лебеди поодиночке, парами и семейными группами (четыре-

пять особей), среди которых находились молодые прошлогодних выводков, мигрировали в основном на север, меньше – северо-восток. Во время полета птицы останавливались для отдыха и кормежки на залитых водой болотах. Наиболее оживленный пролет происходил утром (4-5 ч) и вечером (17-22 ч). В пойме Печоры в 15 км ниже с. Усть-Цильма в стае птиц 28 апреля 1999 г. наблюдали кликуна с пластмассовым кольцом на шее, окольцованного в Германии (Haddensee).

Таким образом, прилет первых кликунов на обширную европейскую северо-восточную часть ареала отмечен в апреле-мае. При этом выясняется, что птицы мигрируют преимущественно двумя волнами. Первая волна полета немногочисленна, пик численности мигрантов приходится на вторую волну. По мнению скандинавских исследователей (Naaranen, Nautala, 1991; Mathiasson, 1991 и др.), бимодальность весенней миграции кликуна обусловлена различиями в составе мигрантов. Первая волна миграции представлена гнездящимися птицами, вторая – негнездовой частью популяции. Это позволяет брачным парам исключить конкуренцию с размножающимися птицами за скудные пищевые ресурсы в начальный период гнездования и занять лучшие местообитания.

Летние миграции. На п-ове Канин скопления кликунов в удаленных от моря районах перед отлетом на линьку отмечены 14 июня. Их численность увеличивалась со второй половины до третьей декады июня. Лебеди концентрировались группами и разреженными стаями от 30 до 434 особей в осоково-пушицевых понижениях плоскобугристых болот и приморских лайдах. Птицы покинули места летней концентрации к 5 июля. Очевидно, на п-ове Канин собираются кликуны из удаленных частей ареала. Это подтверждается находкой в 2002 г. голубого шейного кольца, которым 24.08.1995 г. был помечен птенец (самка) к северу от Оулу, Финляндия (Литвин, Гуртова, 2003).

На п-ове Канин большие скопления лебедей на линьке отсутствуют. При авиаучетах в первой декаде августа (1977, 1979, 1985 гг.) небольшие стаи (8-17 особей) птиц встречены в районе озер Нягринские, Хутовские и Пропащее. На остальной территории они распределены поодиночке, парами и редко группами по три-девять (29.1-36.4%) особей (Минеев Ю., 1984; Бианки, Шутова, 1987). Птицы были встречены преимущественно на увлажненных крупнобугристых болотах с обилием различных озер междуречий Чиж-Торна-Перепуск и на побережье Чешской губы.

В Малоземельской тундре в бассейне р. Индига летящих на линьку птиц (поодиночке и парами, реже три-восемь особей) на запад, северо-запад и северо-восток мы наблюдали с 25 июня по 14 июля. В бассейне р. Вельт пары, группы (четыре-пять) и стаи (15-20 особей) лебедей, пролетающих на запад и северо-восток регистрировали с 24 июня по 10 июля 2001 г. В низовьях этой реки (побережье Баренцева моря) с 7 июля 2004 г. птицы уже линяли. Одиночные, пары и группы (четыре-девять особей) линяющих лебедей держались на водотоках, реже на мелководных зарастающих озерах. В бассейне р. Нерута, в районе Колоколковой губы, видимые перелеты птиц на линьку регистрировали с 20 июня по 2 июля. Они мигрировали поодиночке, парами, группами (три-шесть) и редко стаями (до 15 особей) на север и запад. Кликуны поодиночке и парами линяют также на тундровых озерах, водотоках и акватории Колоколковой губы. На п-ове Русский Заворот откочевка лебедей происходила с 18 июня по 15 июля. Птицы поодиночке, парами и небольшими стаями (три-девять особей) летели на север, северо-запад и юг.

Таким образом, перелеты кликуна на линьку в Малоземельской тундре происходят 15-29 июня, в среднем ($n = 9$ лет) с 23 июня, а их окончание – 2-15 июля, в среднем 7 июля. Как и весной, птицы мигрируют группами по одному-три (58.3%), стаями по 4-10 (33.4) и 11-15 (8.3) особей на север (43), запад (22.4%), восток (18.6), северо-запад (12.2) и северо-восток (3.8%). На территории Малоземельской тундры крупные концентрации кликунов практически отсутствуют. По свидетельствам ненцев, «печорский лебедь» изредка линяет (стаи по 10-40 особей) на приозерных низменностях между-речья Янгутей-Белузейяха (п-ов Русский Заворот). Важным местом линьки лебедей служит Коровинская губа (стаи по 25-40 особей). В этом местообитании чаще всего присутствовали птицы в возрасте двух-трех лет. Они образовывали как самостоятельные группировки, так и вместе с тундровыми лебедями. В некоторые годы численность кликунов составляла 5-10% (до 1 тыс. особей) от числа линяющих тундровых лебедей. Вероятно, на Коровинской губе концентрируются лебеди из окружающих тундр перед отлетом на зимовки.

На остальной территории тундры одиночные особи и пары птиц (по 5-20 особей) отмечены на озерах Урдюжское, Могутейское, Индигские и Лебяжье. Одиночные особи и пары, редко группы (до пяти лебедей) линяют на озерах и водотоках преимущественно в местах произрастания рдестов (*Potamogeton* sp.), чаще всего на водотоках низовий рек Вельт, Икча и Нерута.

Концентрация птиц в дельте Печоры происходит 19-30 июня. В это время одиночные, пары и стаи (10-70, иногда по 100-250 особей) лебедей появляются на берегах, мелководьях и болотистых островах предустьевой части реки (ниже дер. Андег). Эти скопления исчезают к 5-10 июля, в дельтовой части реки на обводненных и труднопроходимых болотах остаются линять одиночные, пары и редкие рыхлые скопления (до 30 особей) лебедей.

В Большеземельской тундре миграции кликунов на линьку менее выражены. Пролет лебедей в бассейне рек происходил: Большая Роговая с 8 июня по 14 июля, Сейда – с 22 по 30 июня, Шапкина – с 20 по 30 июня и в районе Вашуткиных озер – с 19 июня по 2 июля. Птицы мигрируют из бассейна Печоры поодиночке, парами, группами (до шести особей) и стаями (до 18) на север (45.6%), восток (14.0), запад (13.0), северо-запад (6.5), северо-восток (12.3) и юго-запад (8.6%).

Места массовых скоплений кликунов на линьке в Большеземельской тундре не известны. В лесотундре и крупноерниковой кустарниковой тундре на реках, озерах и болотистых низменностях с озерами отмечены одиночные птицы, пары и очень редко группы до восьми особей.

Ежегодно кликуны линяют в бассейне нижней Печоры на болотах Усванюр, Лодьма, Лекнюр, междуречий Ерса-Шапкина-Щучья и Енва-Мыла. В болотисто-озерных местообитаниях лебеди не образуют скоплений, наиболее типично наличие одиночных, пар и небольших групп (до пяти особей).

Осенние миграции. В тундре миграциям предшествуют укрупнение скоплений кликунов в местах линьки, их концентрация на тундровых озерах, морских заливах (губах) и поймах рек.

Первая подвижка отлетающих кликунов (пары и небольшие стаи) из Малоземельской тундры зарегистрирована в начале-середине сентября. Массовый отлет определяется временем ледостава и в мягкую, теплую осень птицы начинали движение на зимовку в октябре. Поэтому значительное количество кликунов задерживается до заморозков на приморских низинах п-ова Русский Заворот (от р. Хуновейяха до Кузнецкой губы).

На Коровинской губе концентрация предотлетных лебедей происходила 26 августа–1 сентября. В первые дни здесь преобладали неполовозрелые птицы (стаи по 20-40 особей). К середине сентября на мелководьях Коровинской губы скапливалось от 500 до 1500, а на отмелях дельты Печоры – стаи до 200 птиц, где они оставались до первых заморозков. При

благоприятных погодных условиях мигрирующие стаи (50-150 особей) делали кратковременные остановки на оз. Голодная Губа и в дельте Печоры. Из низовий Печоры лебеди отлетали в среднем в первой декаде сентября, завершая миграцию во второй декаде октября. На фоне ухудшения погоды (заморозки на почве, заряды снега, дождя, сильный ветер) миграция лебедей проходила особенно интенсивно.

В междуречье Сула–Сойма (район оз. Урдужское) пролет кликунов зарегистрирован 7 сентября. В начальный период миграции одиночные птицы, пары и стаи (6-18 особей) лебедей ежедневно летели до 25 сентября 1982 г. и 28 сентября 1979 г. Перед заморозками (соответственно 27 и 29 сентября) число мигрантов резко увеличилось. В эти дни лебеди мигрировали стаями в 30-100 особей без выводков. После кратковременного перерыва (три-пять дней) возобновился пролет пар, небольших стай и птиц с выводками. В середине-начале третьей декады октября летели пары, птицы с выводками и смешанные стаи. Пролет кликунов в 1982 г. окончился с появлением льда на водоемах – 14 октября (Минеев Ю., 1995). В это время на озерах нередко остаются ослабленные и неокрепшие птенцы, вероятно, из поздних выводков.

На п-ове Канин (нижнее течение р. Месна) миграционное передвижение кликунов отмечено с третьей декады августа до первой декады сентября. С 26 августа по 12 сентября 1996 г. в этом районе отмечен один выводок и стая из 250 неразмножающихся птиц, численность которой к 7 сентября увеличилась до 365 особей. Всего в районе исследований зарегистрировано около 500 кликунов, большинство из них были мигрантами. 28 августа и 5 сентября встречено по одной взрослой птице с шейными кольцами голубого цвета. В 2008 г. с 4 по 14 сентября ежедневно регистрировали от 210 до 360 кликунов, среди них только одна пара с выводком из двух молодых птиц (Tolvanen et al., 2009).

Осенний миграционный поток кликунов из Малоземельской тундры и дельты Печоры проходит широким фронтом (от морского побережья до северной тайги) на запад и юго-запад. В устьевой области Северной Двины первые пролетные кликуны появляются 20 сентября, последние – 21 октября. Осенью птиц пролетает меньше, чем весной. Лебедей (стаи по 10-50 особей) пролетают транзитом без остановок. Особенно короткий миграционный период бывает в раннюю и холодную осень, миграция длится четыре-семь дней (Андреев, 2005). На побережье Белого моря кликунов регистрировали во второй половине сентября в среднем по одному, а в октябре – от 6 до 60 пролетных кликунов за пятидневку (Бианки и др., 1975).

В Большеземельской тундре (бассейн р. Большая Роговая) слабо выраженный пролет кликуна в южном направлении отмечен в первой декаде сентября. Во время миграции на озерах появлялись одиночные, пары, группы (до четырех особей) и стаи до 10 лебедей, которые после непродолжительного (два-три дня) отдыха и кормежки исчезали. Относительно интенсивная миграция птиц в южном направлении проходила с 28 сентября. Максимальное количество птиц в пролетных стаях не превышало 12 особей. На побережье Баренцева моря (мыс Чайка, Югорский п-ов) небольшой пролет кликуна (по 2-8 особей) на юг зарегистрировали 17-20 сентября 1981 г.

В северотаежной подзоне бассейна р. Печоры (63-65° с.ш.) и на западном склоне Приполярного Урала лебеди мигрируют во второй декаде сентября–третьей декаде октября (Естафьев, 1982). В верховьях Печоры птицы пролетают позднее, в среднем с 3 октября (Теплов, 1955), но в меньшем числе, чем весной (Сокольский, 1984). В пределах Тиманской гряды в верховьях р. Вымь (приток р. Щугор) первых отлетающих кликунов наблюдали 27-28 сентября, на р. Ертом (приток р. Вашка) интенсивную миграцию (стаи по 10-15 особей) – 10 октября. В верховьях р. Вашка последних птиц (стая из 70 особей) отметили 21 октября (устное сообщение Р. Н. Воронина). Миграция кликунов стаями в пойме р. Мезень отмечена с 13 сентября (Турьева, 1951). Под г. Сыктывкарком пролетающие первые лебеди (по шесть-девять особей) отмечены 11-13 сентября, последние стаи – 13 октября. Во время небольшого снегопада или с появлением снежного покрова птицы особенно интенсивно летят в вечернее и ночное время. Осенний пролет идет на запад и юго-запад в направлении рек Северная Двина и Онега. В бассейне этих рек кликуны летят с 27 сентября по 21 октября, а миграция проходит более интенсивно, чем на побережье Белого моря (Бианки и др., 1975).

Далее они летят через Карелию и Ладожское озеро. Интенсивный пролет на запад и юго-запад здесь проходит в октябре. В октябре и до середины ноября пролет идет через Финляндию, затем через Чудское озеро и Эстонию, Латвию и Литву и Куршский залив в область традиционных зимовок (Кичинский, 1979а).

Местообитания. На зимовках кликун обитает в поймах рек, на приморских низинах, польдерах, сельскохозяйственных угодьях (посадки зерновых, сахарной свеклы, цикория, капусты, картофеля) и мелководьях морских заливов с произрастанием взморника (*Zostera marina*). В Республике Коми одиночные птицы и пары в теплые зимы периодически зи-

муют на незамерзающих участках рек, текущих с Урала (Теплов, 1955) и Тиманского кряжа (Пижда, Светлая и др.). Зимующие кликуны отмечены в других областях России. Так, на Корякском нагорье в среднем течении р. Апука взрослая птица и два годовика встречены на полыньях 14 февраля, в некоторые годы группы птиц (до трех особей) держались с января до апреля (Кищинский, 1980). В предгорной равнине низовий Катунь зимующих лебедей наблюдали в течение 20 лет. Численность птиц значительно меняется по годам, в том числе и возрастной состав. Молодые птицы в среднем составляют 18% численности зимующих кликунов (Кучин, 1988).

Во время миграций местообитаниями птицам служат мелководные морские заливы и мелководья крупных озер с произрастанием рдестов (*Potamogeton* sp.), различные типы болот с наличием травянистой растительности и небольших водоемов. В таежной зоне мигрирующие птицы останавливаются на участках рек с медленным течением, на заозеренных участках болот с осоками (*Carex* sp.), другой травянистой растительностью и ягодами. По прибытии в места размножения (тундра) лебеди держатся на полыньях рек и озерах с верховой водой с обильной водной и прибрежной растительностью. С освобождением озер ото льда и исчезновения снежного покрова птицы расселяются по тундровым болотам и пойменным местообитаниям.

В летний сезон одиночные, пары и небольшие группы (до трех-пяти) лебедей обитают на озерах, реках и речных старицах тундры, лесотундры и тайги. В тундровой зоне кликуны поселяются на разных типах водоемов. Большинство их расселяется на ледниковые озера (26%) с мелководными прибрежными участками, а также заселяют реки, протоки и ручьи с медленным течением (свыше 26%). На речных старицах отмечено около 20% птиц. Почти одинаковое количество лебедей встречено на ледниково-аккумулятивных (около 9%) и термокарстовых (свыше 6%) озерах. В летний период кликуны обычны на пушицево-осоково-сфагновых в мочажинах (ерсеях) и травяно-кустарничково-мохово-осоковых в мочажинах (ерсеях) типах болот (Минеев О., 2005). Сходные местообитания кликуны используют и в Финляндии. На верховых болотах с отдельными озерами семья держится на участке в несколько квадратных километров, иногда перемещаясь с озера на озеро. Семьи, живущие на олиготрофных озерах и речках, совершают постоянные перекочевки с водоема на водоем, иногда дальние (Naaranen et al., 1977).

В бассейне Печоры кликун населяет системы верховых сильно обводненных болот с множеством озер и суходольных островов. В дельте Печоры лебеди обычны на заболоченных осоково-луговых озерных участках с ивняками и ольхой (*Alnus* sp.), а также на притеррасных кочкарных заболоченных участках с низкорослыми кустарниками. Иные речные местообитания, населяемые кликуном, по структуре растительных сообществ, увлажнению и другим эколого-генетическим признакам соответствуют травяным и травяно-гипновым болотам.

В безледный период часть птиц обитает на глухих таежных речках. Местообитания кликунов в период осенних миграций мало отличаются от летних. В это время они почти не встречаются на небольших реках, в дельте Печоры – птицы концентрируются на речных отмелях и заболоченных лугах с травянистой растительностью.

Популяционная структура. Распределение особей, их взаимоотношения друг с другом в Субарктике приобретают особые формы организации, изменяя характер их пространственного распределения и биотопическую структуру животного населения (Чернов, 1978). На европейском северо-востоке России у кликуна существует определенная привязанность к интразональным биотопам. Наиболее характерными из них являются разнотравно-злаковые растительные группировки, болота, озера, реки и их долины. В результате птицы разобщены в пространстве и во времени, соотношение одиночных особей и групп в разных районах региона неодинаково.

В восточноевропейских тундрах и таежной зоне популяционная структура кликуна представлена гнездовыми и территориальными парами, одиночными особями, группами (три-четыре) и небольшими стаями (до 17 особей). В июне-сентябре в популяции лебедей доминирующей структурной группировкой являются пары (табл. 2-4). На п-ове Канин эта структура в среднем составила 36.0% птиц от общего числа учтенных лебедей, в Тиманской тундре – 44.5, Малоземельской тундре – 37.6, дельте Печоры – 30.1, нижней Печоре – 30.9, средней Печоре – 37.7, Большеземельской тундре – 22.9 и в таежной зоне Республики Коми – 77.3%. Количество одиночных птиц также варьирует в больших пределах. На п-ове Канин они в среднем составили 9.2% птиц, в Тиманской тундре – 13.3, Малоземельской тундре – 30.8, дельте Печоры – 7.6, нижней Печоре – 6.6, средней Печоре – 8.6, Большеземельской тундре – 6.9 и Республике Коми – 17.1%. Большое количество одиночных лебедей, вероятно, являются «разделенными» парами, в которых одна из птиц погибла по какой-либо

Таблица 2

Популяционная структура населения лебедя-кликлуна в июне-сентябре на п-ове Канин, в Тиманской и Малоземельской тундрах по данным авиаучетов

Группы птиц	Полуостров Канин, август 1977, 1979, 1985 гг.		Тиманская тундра, август 1977, 1979, 1985 гг.		Малоземельская тундра							
					Июнь 1995 г.		Июль 1996 г.		Август 1977, 1979, 1985 гг.		Сентябрь 1976, 1983, 1985 гг.	
	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%
Одиночные птицы	24	9.2	6	13.3	8	36.4	4	50.0	10	10.4	20	26.3
Пары без выводков	43	32.9	8	35.6	7	63.6	1	25.0	20	41.7	18	47.4
Пары с птенцами	4	3.1	2	8.9	—	—	1	25.0	2	4.3	7	18.4
Группы по три особи	13	14.9	1	6.7	—	—	—	—	4	12.5	2	7.9
Группы по четыре особи	5	7.7	1	8.9	—	—	—	—	1	4.2	—	—
Скопления	84	32.2	12	26.6	—	—	—	—	26	27.1	—	—
Всего	261		45		22		8		96		76	

Примечание: здесь и в табл. 3, 4 прочерк – при учетах птицы на отмечены.

Таблица 3

**Популяционная структура населения лебедя-кликлуна в июне-сентябре
в дельте Печоры и Большеземельской тундре по данным авиаучетов**

Группы птиц	Дельта р. Печоры								Большеземельская тундра					
	Июнь 1991, 1996 гг.		Июль 1995 г.		Август 1977, 1995 гг.		Сентябрь 1976, 1983, 1985 гг.		Август 1974, 1975, 1985 гг.		Сентябрь 1983, 1985 гг.			
	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%		
	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%	п	%		
Одиночные птицы	7	1.3	1	6.7	8	14.5	26	7.7	17	9.9	9	3.9		
Пары на гнезде	13	4.9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Пары без выводков/ гнезд	27	10.3	7	93.3	17	61.8	57	33.8	42	49.1	27	23.2		
Пары с птенцами	1	0.4	—	—	4	14.6	36	21.4	9	10.5	10	8.6		
Группы по три особи	—	—	—	—	—	—	1	0.9	11	19.3	5	6.4		
Группы по четыре особи	—	—	—	—	—	—	3	3.6	2	4.8	2	3.4		
Скопления	436	83.1	—	—	5	9.1	110	32.6	11	6.4	127	54.5		
Всего	525		15		55		337		171		233			

Таблица 4

**Популяционная структура населения лебедя-кликуну
в августе-сентябре в Республике Коми по данным авиаучетов**

Группы птиц	Нижняя Печора, август 1975, 1985, 1989 гг.		Средняя Печора				Бассейны рек Уса, Ижма, Адызва, Ко- сью, Лемва, Вы- чегда и др., август 1975, 1985, 1989 гг.	
			Сентябрь 1985, 1983 гг.		Август 1989 г.			
	п	%	п	%	п	%	п	%
Одиночные птицы	12	6.6	25	8.6	10	9.8	25	17.1
Пары без выводков	48	53.0	80	55.2	32	62.7	47	63.9
Пары с птенцами	8	8.9	19	13.1	10	19.7	10	13.6
Группы по три особи	11	18.2	11	11.4	1	2.9	1	2.0
Группы по четыре особи	1	2.2	2	2.8	—	—	—	—
Скопления	20	11.1	26	8.9	5	4.9	5	3.4
Всего	181		290		102		147	

причине (истощение, болезни, нелегальный отстрел). К этой категории, возможно, относятся и более старшие возрастные группы птиц из распавшихся выводков. Крупные скопления (по 40-100 особей) кликуна отмечены только во время миграций в ряде ключевых местообитаний: Коровинская губа, дельта и Средняя Печора, на отдельных тундровых озерах.

Популяционная структура лебедя-кликуну европейского северо-востока России и других территорий северной части гнездового ареала во многом сходна. В популяционной структуре лебедей Исландии пары составляют 39.3%, одиночные птицы – 2.0% (Rees et al., 1991). В структуре популяции лебедей Финляндии численно преобладают пары и одиночные птицы, они составили 85% всех учтенных птиц, а количество лебедей в стаях не превышало 10 особей (Наарапен, 1991). На Кольском п-ове птицы в парах и одиночные особи встречаются в одинаковом соотношении (по 20%; Бианки, 1990).

Высокий уровень численности пар характерен для популяционной структуры населения лебедей Ямало-Ненецкого автономного округа – 78.8% (Кривенко и др., 1987), северо-востока Якутии – в среднем 88.1 (Детярев, 1990) и Камчатки – 77.5% птиц (Гусаков, 1987). По количеству одиночных особей европейская популяция северо-востока России наиболее сходна с популяцией кликуна Камчатки (соответственно 10.5 и 7.5%). На европейском северо-востоке России концентрация лебедей в скопления незначительна (19.7%), в то время как в Исландии (Rees et al., 1991), на Кольском п-ове (Бианки, 1990) и Тюменской области (Венгеров, 1990) эта форма объединения преобладает (соответственно 60.1; 35.0 и свыше 86% от числа учтенных птиц). Среди популяции кликуна, зи-

мующего в Шотландии, около 1/3 всех пар составили с выводками (размер выводков 1.9-3.4 птенца), а среди взрослых птиц 49.6% оказались самками (Black, Rees, 1984).

Крайне выраженная территориальность кликуна в районах размножения, по-видимому, имеет большое значение для выживания в гнездовое время (Одум, 1975). Разобшение в пространстве особей или групп способствует лучшему использованию оптимальных гнездовых биотопов и заботе о потомстве в условиях флуктуирующих кормовых запасов в субарктических регионах.

Численность. Многолетняя динамика численности лебедя-кликуна на европейском северо-востоке России характеризуется периодическими спадами и подъемами. В середине прошлого столетия на п-ове Канин кликуны гнездились с плотностью 3-5 км одна пара от другой (Спангенберг, Леонович, 1960). В 1977 г. плотность населения птиц в этом районе в среднем была равна 1.2 особи на 10 км² (Бianки, Шутова, 1987). По материалам авиаучетов, численность кликуна в 1977, 1979 и 1985 гг. на п-ове Канин варьировала от 1.5 до 15.0, в Тиманской тундре (междуречье Пеша-Великая, район озер Варш и Косминские) – от 0.7 до 0.83 особей на 10 км² (Минеев Ю., 1984; Минеев Ю., Минеев О., 2011a).

По материалам авиаучетов, в Малоземельской тундре высокая плотность населения лебедей (среднее 3.2 особей на 10 км²) отмечена в июле-августе 1977 г. в междуречье Индига – Печора, приморской тундре между Колоколкой и Печорской губами (Бianки, Шутова, 1987). Наземными учетами (июнь-июль) в Малоземельской тундре высокая плотность населения лебедя-кликуна (особей на 10 км²) без учета молодых птиц текущего года выявлена в междуречье Сула-Сойма (17.3), бассейнах рек Вельт (10.3) и Нерута (7.0) (Минеев Ю., Минеев О., 2009). С одинаковой плотностью (3.0 особей на 10 км²) кликун населял тундровые местообитания в бассейнах рек Индига и Черная. Невысокая численность птиц в июне-июле характерна для Коровинской (1.0) и Колоколки (0.1) губ. В то же время на крупных озерных системах лесотундры (междуречья Печоры-Соймы-Суллы-Индиги) она была довольно высокой (1.3-8.0 особей на 10 км²).

Таким образом, за период наземных учетов (n = 9 лет) плотность населения кликуна в Малоземельской тундре составила в среднем 6.2 особей на 10 км² (Минеев Ю., Минеев О., 2011a), а по учетам с самолета (n = 7 лет) – в три раза меньше (1.9 особей на 10 км²).

Плотность населения кликуна в дельте Печоры за период с 1980 по 1999 г. колебалась от 5.7 до 31.1 особей на 10 км² (Щадилов и др., 1999). По нашим данным (Mineyev Yu., Mineyev O., 1999; Минеев Ю., Минеев О., 2011а), численность лебедей в дельте Печоры в июне-сентябре варьировала от 1.0 до 29.0, в среднем ($n = 11$ лет) составила 8.1 особей на 10 км².

Анализ средней плотности населения кликуна в 70-80-х гг. XX столетия в Малоземельской тундре и дельте Печоры показывает значительно высокую численность птиц по сравнению с Карелией и Мурманской областью – 0.3 (Бianки, Шутова, 1987) и Финляндией – 0.46 особей на 10 км² (Naaranen, 1991).

В Большеземельской тундре наземные учеты численности лебедей проведены только в ряде районов. В верхнем течении р. Шапкина плотность кликуна на тундровых озерах варьировала от 3.0 до 11.0 (Минеев Ю., 1994 а), в северной части крупноерниковой тундры (бассейн р. Большая Роговая и верховья р. Море-Ю) – от 2.7 до 5.7 особей на 10 км². В тундровых местообитаниях района Ващуткиных озер плотность населения лебедей в среднем составила 3.0 особей на 10 км², численность на акватории крупных озер – 0.1 особей на 10 км.

Результаты авиаучетов численности кликуна в первой декаде июля 1999 г. выявили высокую плотность населения птиц (в среднем 10.8 особей на 10 км²) в междуречьях Печора–Куя–Нерута (Щадилов и др., 1999). Материалы наших многолетних авиаучетов в июле-августе (Минеев Ю., Минеев О., 2011а) свидетельствуют об относительно невысокой численности лебедя-кликуна в этом и других районах Большеземельской тундры. В междуречьях Печора–Куя–Шапкина плотность населения лебедей (без молодых птиц) варьировала от 1.0 до 2.0, в Колвинской низменности – 2.1-4.0 и междуречьях Колва–Адзва–Большая Роговая–Уса – от 0.04 до 2.0 особей на 10 км². Плотность населения кликуна Большеземельской тундры в августе выше, чем в Финляндии (0.09 особей) (Naaranen, 1991) и Исландии – 1.4 особей на 10 км² (Rees et al., 1991).

На болотах бассейна средней Печоры (Республика Коми) в июле-августе плотность населения птиц варьировала от 0.5 до 5.8, нижней Печоре – от 2.1 до 4.9 особей на 10 км².

Плотность населения лебедей (без учета молодых птиц) на европейском северо-востоке России в послегнездовое время варьировала от 0.5 до 4.1, в среднем ($n = 8$) была равна 2.61 особей на 10 км². Численность кликуна по результатам многолетних авиаучетов в регионе показана на рис. 6. За последние 20-30 лет общая численность птиц колебалась от 10 до 14 тыс. особей (включая молодых птиц).

Размножение. Приуроченность кликуна к локализованным специфическим местообитаниям (сильно заболоченные поймы рек, низменности и болота с обилием неглубоких зарастающих озер) – один из факторов мозаичного размещения и образования в ряде мест диффузных гнездовых скоплений. Основные районы гнездования птиц на п-ове Канин расположены в междуречьях Перепуск–Голубица–Чеша и Яжма–Шойна ($66^{\circ}50'–67^{\circ}55'$ с.ш.), в Тиманской тундре – озерные системы Варш и Косминские ($66^{\circ}10'$ с.ш.). В Малоземельской тундре с высокой плотностью лебеди гнездятся в районе озер Урдюжское и Индигские ($67^{\circ}10'–67^{\circ}35'$ с.ш.), поймах средних течений рек Вельт и Нерута. В дельте, на нижней и средней Печоре основные гнездовые местообитания кликуна приурочены к заозерным равнинам и болотам, не затапливаемым в половодье. Сходные типы гнездовых местообитаний кликуна

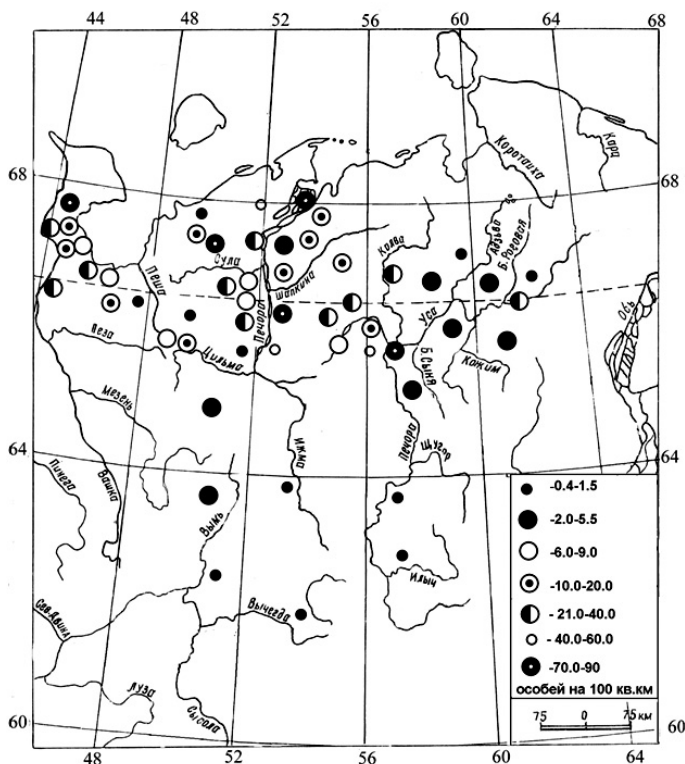


Рис. 6. Численность лебедя-кликлуна на европейском северо-востоке России.

характерны и для Большеземельской тундры. Основные очаги размножения птиц расположены в лесотундре (междуречья Печора–Куя–Шапкина–Хальмер-Ю), Колвинской болотистой низменности, междуречье Адзья–Большая Роговая и в крупноерниковой кустарниковой тундре. Отдельные пары спорадически размножаются в мелкоерниковой кустарниковой тундре (до 68°35' с.ш.).

В восточноевропейских тундрах плотность гнездования кликуна в типичных для него местообитаниях колебалась от 0.2 до 1.9 пары (среднее 0.91 пары) на 10 км². Периодичность подъемов численности размножающихся птиц происходила в интервале четыре-семь, в среднем через четыре года, в многолетней динамике гнездования прослеживаются 10- и 20-летние циклы (Минеев Ю., 2003).

Современная динамика гнездования лебедя-кликуна обусловлена теплой многовековой фазой климата. Вследствие этого конфигурация границ гнездового ареала вида имеет ритмический и колебательно-возвратный характер (Минеев Ю., 2003). Предполагается, что изменчивость плотности гнездования кликуна на европейском северо-востоке России, арктических районах Сибири, Исландии, северо-западе Европе и Прибалтике связана с меняющимися экологическими условиями в местах размножения (Минеев Ю., Минеев О., 2011a).

Поддержание численности на определенном уровне за счет интенсификации размножения у кликуна отсутствует. Скорость прироста и сохранение уровня численности популяции зависит от количества особей, участвующих в репродуктивном цикле. На европейском северо-востоке России в размножении (индекс размножения) участвовало от 2.8 до 35.3, в среднем 18.5% птиц. Периодичность высокого участия в размножении кликуна происходила в среднем через пять лет, в многолетней динамике отмечен и 11-летний цикл (Минеев Ю., 2003).

Многолетний уровень индекса размножения кликуна (среднее 18.5%) на европейском северо-востоке России сравним с показателями (15-20%) на Кольском п-ове (Бианки, 1990) и крайнего северо-востока Азии России (Гусаков, 1987; Кречмар, 1990), но заметно отличается от других частей ареала. Высокий уровень размножения (30-40%) выявлен у кликуна Исландии (Rees et al., 1991), Лапландского заповедника – около 30% (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990) и южных районов Финляндии – в среднем 27% (Naaranen, 1991). В субарктической зоне Финляндии в размножении участвовало в среднем 5% лебедей (Naaranen, 1991), что приближается к показателям (в среднем 6.7%) притундровых редколесий северо-востока Якутии (Дегтярев, 1990).

В связи с тем, что кликун – птица крупная, для откладки и инкубации яиц, развития птенцов и подъема их на крыло требуется около 115 суток (Кречмар, Кондратьев, 2006), его репродуктивный период практически не имеет резерва времени. В восточноевропейских тундрах лебедь-кликун занимает гнездовые участки сразу же после прилета. В Финляндии пары кликуна прилетают на свои старые гнездовые участки даже в том случае, если они полностью скрыты снегом (Наарапен, Nautala, 1991). С появлением доступной растительности лебеди начинают постройку гнезда. В восточноевропейских тундрах это происходит в третьей декаде мая – первой декаде июня. В Тюменской области кликун гнездится в конце апреля, когда идет еще интенсивное таяние снега (Венгеров, 1990).

На европейском северо-востоке России кликун для гнездования избирает чаще всего озера средних размеров. На крупных водоемах пара птиц поселяется только на мелководных участках с зарослями водной растительности. Избранные озера, чаще всего, расположены на слегка возвышенных участках тундры, почти не связанные с основной гидросетью. Гнездо сооружается на берегах, зарастающих водной растительностью, островах и полуостровах озер. Птицы размещают гнезда также среди кочкарниково-осоковых и ивняково-травянисто-кустарничковых тундр, на сильно увлажненных болотах с наличием небольших озер. В речных поймах кликун гнездится среди заболоченных ивняково-осоково-сабельниковых лугов и на старичных озерах.

В Финляндии гнездовыми местообитаниями кликунам служат озера и болота (Наарапен et al., 1977), на Кольском п-ове – труднопроходимые аапа-болота с озерами, острова озер с обилием осок, вахты, хвощей и ивняка (Бианки, 1990). В Тюменской области более половины гнезд лебеди размещают по краю водной растительности на небольших озерах, реже в осоковых займищах заливных лугов-соров (Венгеров, 1990б). В Лапландском заповеднике гнездовыми станциями служат мелководные озера и реки, заболоченные озерки (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990). На Северо-Востоке Азии лебеди гнездятся на средних или даже совсем небольших озерах. На крупных водоемах они селятся на мелководных, изобилующих островками и перешейками заливах (Кречмар, Кондратьев, 2006). Таким образом, на обширной северной части ареала кликун гнездится в сходных местообитаниях, обусловленных региональными особенностями физико-географического характера.

Качество гнездовых местообитаний, вероятно, играет определенную роль в успехе размножения лебедя-кликуна. По

мнению А. Хаапанена (Haapanen et al., 1977), птицы, использующие для размножения водоемы с богатой растительностью («малоподвижные пары»), по сравнению с лебедями, гнездящимися на болотах («подвижные пары»), имеют более высокий репродукционный успех. Гнездовые местообитания с ранним появлением кормов на водоемах и его доступностью стимулируют раннюю откладку яиц, их высокое качество и больший размер кладки. Птицы («подвижные пары»), использующие обширные территории болот и крупные водоемы с более бедной кормовой базой, откладывают яйца позднее. Выводки таких пар вынуждены постоянно перемещаться в поисках корма, что приводит к повышенной смертности молодых. Х. Хансен (Hansen et al, 1971) также указывал на возможность более высокой смертности среди «подвижных» пар лебедя-трубача *C. buccinator*. Однако единого мнения по этому вопросу не имеется. Ряд исследователей (Ohtonen, Huhtala, 1991 и др.) предполагает, что успешность размножения лебедей не может быть обусловлена кормовой базой и временем откладки яиц.

Лебедь-кликун размножаться начинает в возрасте пяти-семи лет (Haapanen, 1991). Особи этого вида большие индивидуалисты и гнездятся отдельными парами на значительном расстоянии друг от друга. В особо благоприятных местах – вблизи или на крупном мелководном озере с богатой водной растительностью, в пойменных местообитаниях – на определенном расстоянии друг от друга гнездятся несколько пар. На оз. Урдюжское (семь пар) гнезда птиц были размещены на прибрежных мелководьях среди водной растительности и сплавинообразных травянистых островках на расстоянии 1.5-6.0 км друг от друга. В пойме р. Вельт на расстоянии 60 км гнездились девять пар кликуна, в среднем одна пара на расстоянии 6.7 км друг от друга (Минеев О., Минеев Ю., 2002).

У кликуна довольно сильно развит территориальный консерватизм, связанный с размножением. Судя по находкам старых гнездовых построек (до трех-пяти штук), гнездовая территория занимает длительное время, при этом в 200-500 м от прежнего строится новое гнездо. В Лапландском заповеднике лебеди гнездятся на одном и том же месте, иногда они появляются на старом гнезде через несколько лет или даже десятков лет. Наименьшее расстояние между размножающимися парами около 3 км (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990). В других частях ареала старые гнезда птицы используют в течение ряда лет. Например, в Финляндии кликун многократно занимает старые гнезда (Haapanen et al., 1977). На Северо-

Востоке Азии из 34 гнезд, четыре старые гнездовые постройки кликуны использовали три раза и одно гнездо – дважды (Кречмар, Кондратьев, 2006).

Осмотренные нами доступные гнезда лебедей были размещены на островках, полуостровках, илисто-травянистых сплавинах и берегах озер среди водной растительности у самой кромки воды или на расстоянии до 30 м от нее, а также среди осоково-сабельниковых лугов речных пойм. Форма и размеры гнездовой постройки (усеченный конус) кликуна в пределах северного ареала России мало отличаются друг от друга (табл. 5). Строительным материалом служили осока (*Carex* sp.), арктофила (*Arctophila fulva*), сабельник (*Comarum palustre*), водоросли (*Algae* sp.), **озерный ил с примесью водной растительности**. Лоток выстилается более нежным, тонким материалом (сухими стеблями трав и ветошью). В некоторых осмотренных гнездах в лотках имелась символическая примесь перьев или пуха. В процессе инкубации самка постоянно ремонтирует и достраивает гнездо, собирая или вытаскивая растительность, которая произрастает вокруг. Гнезд, построенных из грунта, как иногда наблюдается в Финляндии (Naaranen et al., 1977), видеть не случалось.

В Лапландском заповеднике гнездо лебедей – куча сфагнового торфа в форме усеченного конуса, лоток выложен сухой осокой или сфагнумом (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990). В Западной Сибири строительным материалом служит осока, реже тростник, камыш озерный или мохообразные корни водных растений. Этот материал лебеди собирают у самого гнезда (Венгеров, 1990б). На Северо-Востоке азиатской части России лебеди также сооружают массивные гнезда в виде усеченного конуса. Менее массивные гнездовые постройки кликуны сооружают на сфагново-вахтовых сплавинах. Все без исключения гнезда были построены из перезимовавшей растительности: стеблей топяного хвоща, корневищ и листьев осок, пучков водяного или сфагнового мха или даже толстых бочонкообразных корневищ вахты трехлистной, собранной в непосредственной близости от выбранного места. Выстилка лотка – сухие кусочки мха, небольшие побеги и листья осок, другие более нежные растительные остатки (Кречмар, Кондратьев, 2006).

В таежной зоне (бассейн р. Вычегда) инкубация яиц началась в первой половине июня, подъем на крыло молодых – во второй половине августа (Бородин, 1932). В восточноевропейских тундрах число яиц в кладке в значительной мере зависит от метеорологических особенностей сезона, прежде все-

Таблица 5

Метрические показатели гнезд лебедей-кликун в разных районах севера России

Параметры гнезда, м	Восточно-европейские тундры (n = 17)	Кольский п-ов (Бианки, 1990)	Лапландский заповедник (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990)	Тюменская область (Венгеров, 1990б)	Северо-восток Азии (Кречмар, Кондратьев, 2006)
Диаметр основания гнезда	$\frac{1.4-2.85}{2.05}$	$\frac{1.0-1.5}{1.4}$	$\frac{1.3-2.0}{-}$	1.9-2.5	1.1-2.5
Диаметр вершины гнезда	$\frac{0.7-1.6}{1.1}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{-}$	-	-
Высота гнезда	$\frac{0.3-0.52}{0.41}$	$\frac{0.3-0.6}{0.5}$	0.5-0.7	0.35-0.39	-
Диаметр лотка	$\frac{0.40-0.55}{0.48}$	0.4	0.55-0.7	0.35-0.43	0.25-0.9
Глубина лотка	$\frac{0.1-0.2}{0.14}$	0.15	0.2	0.3-0.2	-

Примечание: в числителе – средний показатель размера гнезд, в знаменателе – диапазон.

го мощности и распределения снежного покрова, а также от характера весны. В осмотренных гнездах кликуна находилось от двух до семи, в среднем ($n = 13$) – 4.75 яйца, размером 104-119×67-78 мм, в среднем ($n = 33$) – 110.7×73 мм. Масса сильно насиженных яиц ($n = 6$) – 303-368, в среднем – 341 г.

Для сравнения отметим, что величина кладки кликуна в Исландии в среднем составила 4.25 яйца (Rees et al., 1991), на Кольском п-ове – 4.0 (Бианки, 1990) и крайнем северо-востоке Азии – 4.5 яйца (Кречмар, Кондратьев, 2006). Наиболее высокий показатель величины кладки (5.8 яйца) характерен для Западной Сибири (Венгеров, 1990б). Средний размер кладки (4.74) кликуна в Финляндии сопоставим с восточноевропейскими тундрами. В поздних кладках кликуна Финляндии зарегистрировано меньшее количество яиц, чем в ранних. При этом за период с 1950 по 1989 г. средняя величина варьировала от 4.4 до 5.08 яйца. При отсутствии различий в датах откладки яиц птицы, размножающиеся на озерах с богатой травянистой растительностью, откладывают больше яиц, чем пары, гнездящиеся на болотах. При этом отношение объема яйца к размеру кладки для пар на болотах было отрицательным, а на водоемах – положительное (Ohtonen, Huhtala, 1991).

На Кольском п-ове лебеди откладывают яйца во второй половине мая-начале июня. Их размер в среднем 71.9×111.7 мм (69-75×105-120). Первые выводки наблюдали 27 июня–1 июля, которые насчитывали в среднем ($n = 10$) 3.4 птенца. Подъем на крыло молодых лебедей, по-видимому, происходит в первой половине сентября (Бианки, 1990).

В Лапландском заповеднике гнезда с яйцами или насиживающей птицей находили с 22 мая по 20 июня, а 1 июля – пуховичков, только что оставивших гнезда. Кладки содержали два-шесть, в среднем ($n = 5$) – 4.0 яйца, в выводках встречено от одного до шести, в среднем ($n = 52$) – 2.5 птенца (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990).

В Ханты-Мансийском районе Тюменской области в конце первой декады мая встречаются уже законченные кладки кликуна. Наиболее ранняя кладка найдена 7 мая, самая поздняя – 2 июля, через два дня в ней было четыре яйца. Число яиц в гнездах варьировало от трех до девяти, в среднем ($n = 23$) – 5.8 яиц. Птенцы появляются во второй декаде июня, выводки насчитывали 1-11 птенцов, в среднем ($n = 177$) 4.5. Подъем на крыло молодых птиц отмечен в начале сентября (Венгеров, 1990).

На Северо-Востоке Азии лебеди в большинстве случаев завершают откладку яиц в последних числах мая или в са-

мом начале июня. Количество яиц в полных кладках кликуна колебалось от двух до шести, в среднем ($n = 32$) – 4.5 яйца размером 100.0-120.5×65.5-75.0, в среднем ($n = 88$) – 113.4×71.8 мм. Замечено, что в благоприятные годы яйца в гнездах кликунов в среднем ($n = 49$) крупнее – 115.1×72.4 мм (Кречмар, Кондратьев, 2006).

Самец в насиживании участия не принимает, яйца насиживает исключительно самка, что отмечено на всей территории гнездового ареала. В период инкубации самка оставляла гнездо для кормежки более чем на три часа (Кривцов, Минеев, 1990), проводя на гнезде около 87% времени. Сходное количество времени (85%) характерно также для насиживающих птиц Финляндии (Naaranen et al., 1977) и Северо-Востока Азии (Кречмар, Кондратьев, 2006). Самец в это время чаще всего находился в непосредственной близости от гнезда, иногда он сопровождает самку. Уходя с гнезда, наседка прикрывает кладку выстилкой с краев лотка. Возвращаясь на гнездо, птица взбирается на его край и очищает яйца от укрытия. Усаживаясь, наседка, как правило, перемещает яйца и несколько раз меняет положение.

Период насиживания у кликуна длится около месяца. В тундрах Ненецкого автономного округа первые птенцы отмечены 24 июня–7 июля, в холодные весны они появляются во второй половине июля. В выводках птенцов обычно намного меньше, чем яиц в кладках. Большое количество птенцов гибнет от хищников и неблагоприятных погодных условий в первые недели их жизни. В других частях гнездового ареала России птенцы появляются примерно в те же сроки. На Кольском п-ове первые выводки наблюдали 27 июня–1 июля (Бианки, 1990), в Лапландском заповеднике – 1 июля (Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990), в Ханты-Мансийском районе Тюменской области – во второй декаде июня (Венгеров, 1990б). Сроки вылупления птенцов на Северо-Востоке Азии приходится на самые последние числа июня-начало июля (Кречмар, Кондратьев, 2006).

По результатам наземных учетов в восточноевропейских тундрах в августе в выводках было от одного до пяти птенцов, в среднем ($n = 37$) – 2.3, по материалам авиаучетов – от одного до шести, в среднем ($n = 105$) – 2.23 птенца. Во второй половине августа-первой половине сентября (авиаучеты 1975-1979, 1983, 1985, 1989 гг.) средняя величина выводка варьировала от 1.7 до 2.6, в среднем была равна 2.2 птенца. В Печоро-Илычском заповеднике в 80-х гг. прошлого столетия величина выводка в среднем ($n = 7$) насчитывала четыре птенца (сообщение А.Б. Бешкарева).

В популяции кликуна Финляндии при среднем уровне смертности молодых 14.9% в начале сентября (1964-1970 гг.) в выводках насчитывалось ($n = 76$) от 2.5 до 3.2 птенца. Предполагается, что смертность у молодых первого года составляет 30%, 25 – второго года и 12% – для других возрастных категорий. Успешно гнездящихся пар – 19.8%, неуспешно – 2.3, негнездящиеся – 51.8, оперяющиеся птенцы – 25.9% (Наарапен, 1991).

При сравнении уровня смертности молодых птиц разных популяций кликуна выясняется, что он наиболее высок на европейском северо-востоке России. Так, в августе-сентябре величина выводка кликуна Исландии в среднем равна 3.1 (Rees et al., 1991), субарктической зоне (2.5) и на юге (3.2) Финляндии (Наарапен, 1991), на Кольском п-ове – в среднем 2.95 птенца (Бианки, 1990; Семенов-Тянь-Шанский, Гилязов, 1990). В восточной части ареала большие выводки (в среднем 4.25) характерны для Западной Сибири (Кривенко и др., 1987; Венгеров, 1990). Величина выводков в популяциях кликуна северо-востока Якутии – 2.5 (Дегтярев, 1990) и крайнего северо-востока Азии – 2.7 птенца (Кречмар, Кондратьев, 2006).

В бассейне верхней Вычегды (оз. Кадам) подъем молодых птиц на крыло отмечен во второй половине августа (Бородин, 1932). В тундрах европейского северо-востока России в зависимости от времени появления птенцы на крыло поднимаются с конца августа – первой половине сентября. При ранних заморозках и ледоставе на небольших водоемах часть нелетных выводков погибает. В Лапландском заповеднике молодые птицы поднимаются на крыло в сентябре (Брагин, 1987), на Кольском п-ове – в первой половине сентября (Бианки, 1990); в Западной Сибири летные выводки встречаются с начала сентября, нелетные – до 19 сентября (Венгеров, 1990) и на Северо-Востоке Азии – третья декада сентября (Кречмар, Кондратьев, 2006).

Суточная активность, поведение. В высоких широтах, в условиях круглосуточной освещенности лебеди-кликуны активны в течение суток, особенно в гнездовое время. На кормежке птицы отмечены как днем, так и ночью. Демонстрация территориального и брачного поведения особенно ярко выражена в первой половине гнездового периода и происходит во все часы суток. Гнездо и гнездовая территория активно защищаются от всех видов птиц и небольших наземных млекопитающих (лиса, песец и др.). Выводки держатся в глухих местах и ведут скрытный образ жизни.

Миграции птиц происходят в основном в утренние и ночные часы суток. Во внегнездовое время лебеди держатся поодиночке, парами, небольшими стаями, во время миграций и на линьке стаями по 100-300 особей. На зимовках и пролете в местах, богатых кормом, кликуны собираются в крупные стаи, иногда совместно с малыми лебедями или шипунами.

Неразмножающиеся птицы поодиночке, парами или в стаях большую часть времени кормятся (18.8% времени суток), однако весной меньше (15.3%), чем осенью. В этот период большую часть суток (51.9%) лебеди отдыхают, включая чистку оперенья, греются (солнечные ванны), совершают полеты, купаются и плавают, спят, следят за безопасностью. Около 6% времени уходит на социальное поведение. Во время насиживания яиц основной бюджет времени уходит на инкубацию яиц, с небольшими отлучками на питание (свыше 12%), прогулки, чистку и ремонт гнезда. Осенью лебеди преимущественно (свыше 34% времени) тратят на кормежку, отдых (около 27%), pedalную активность и полеты (свыше 30%), чистку оперенья и другие виды активности (Ming, Dai, 2000).

В гнездовой период суточный бюджет времени кликуна отличается от малого лебедя (Кривцов, Минеев, 1990). У кликуна в этот период значительно выше затраты энергии на сон и полетную активность, но ниже – на кормовое поведение и насиживание. Приблизительно равное время у обоих видов лебедей расходуется на дневной отдых, плавание и комфортное поведение (чистка оперенья и др.) В отличие от малого лебедя, кликун кормится почти исключительно на мелководье, обычно на одном и том же участке озера, расположенном в 2.0-2.5 км от гнезда. Существенно различается у обоих видов лебедей и время пребывания в гнезде. Самец малого лебедя во время кормежки самки подменяет ее на гнезде, в то время как у кликуна насиживание кладки осуществляет только самка. В период наблюдений кладка малого лебедя оставалась без насиживающей птицы на очень незначительное время (5-7 мин.), у кликуна – более чем на 3 ч.

Бюджеты энергии обоих видов лебедей в основном сходны с распределением бюджетов времени. Значительная часть энергии у лебедей расходовалась при активностях с низкой ценой энергетических затрат (ночной и дневной отдых, pedalная активность и кормежка). У кликуна высокие затраты энергии приходятся на полетную активность. Суммарный бюджет энергии кликуна выше, чем малого лебедя. Кликуну, как более крупной и осторожной птице, по-видимому, энерге-

тически невыгодно питаться диффузно распределенными кормами на обширных пространствах. Он нуждается в большой концентрации кормовых ресурсов на единицу площади. Возможно, из-за ограниченности оптимальных кормовых территорий и их разобченности зависит распределение кликуна в тундре. Расходуя много энергии на полеты, кликун вынужден сокращать продолжительность кормежки и увеличивать время отдыха, чтобы сохранить бюджет энергии. Все это указывает на большую напряженность существования кликуна в тундре и повышенную чувствительность к фактору беспокойства.

Питание. На зимовочных местообитаниях кликун кормится преимущественно на сельскохозяйственных угодьях с зерновыми злаками, турнепсом, картофелем, сахарной свеклой, ростками зимней пшеницы. На озерах и морских мелководьях лебеди добывают водные растения. В местах размножения основу питания птиц составляют корни, стебли, семена и зеленые листья водных растений (*Potamogeton* sp., *Algae* sp., *Carex aquatilis* и др.). На суше кликун кормится осоками (*Carex* sp.), пушицами (*Eriophorum* sp.), арктофилой (*Arctophila fulva*), хвощами (*Equisetum* sp.), мятликом (*Poa* sp.), другими растениями и ягодами.

В Финляндии одно из важнейших кормовых растений, особенно в середине лета – хвощ (*Equisetum fluviatile*). В начале и конце лета лебеди поедают много погруженных растений, особенно *Potamogeton natans*. Птенцы кормятся преимущественно животной пищей в первые 30 дней, а позже постепенно переходят на побеги хвоща (Naaranen et al., 1977). Из животных кормов в пище преобладают различные насекомые и их личинки; в Китае летом отмечено поедание мелких млекопитающих (Ming, Dai, 2000).

Враги, неблагоприятные факторы. Естественными врагами лебедя-кликуну являются наземные хищники (бурый медведь, волк, россомаха, красная лиса и песец), из пернатых хищников – орлан-белохвост и беркут. Во время дождливой и холодной погоды с ветрами гибнет большое количество птенцов, поздние выводки не успевают подняться на крыло и погибают при замерзании водоемов. В период гнездования лебедь-кликун очень сильно реагирует на фактор беспокойства, при частом посещении гнездовой территории он оставляет гнездо. Неблагоприятными факторами в динамике численности служат браконьерский отстрел лебедей во время миграций и сбор яиц оленеводами в тундрах европейского северо-востока России.

3.2.3. *Cygnus bewickii* Yarrell, 1830 Малый лебедь

Подвидовая систематика. Политипический вид. Описано три подвида: номинативный подвид – американский тундровый лебедь *Cygnus colombianus colombianus* (Ord, 1815), западный евразийский подвид *C. colombianus bewickii* (Yarrell, 1830) и восточноазиатский *C. colombianus jankowski* (Alpherau, 1904). Обоснованность выделения *C. c. jankowski* в отдельный подвид из-за недостатка сколько-нибудь четких различий с *C. bewickii* нуждается в дополнительном изучении (Scott, Rose, 1996). Однако ряд исследователей (Rees et al., 1997) в целом считает этих птиц расой *C. bewickii*. На основании генетического анализа западные исследователи малых лебедей, гнездящихся в восточноевропейских тундрах России, относят к подвиду *Cygnus colombianus*, как имеющих наибольшую близость с американским *C. colombianus colombianus*, и называют их латинским названием – *Cygnus colombianus bewickii* (Rees et al., 1997).

Распространение. *Cygnus bewickii* населяет область тундр Евразии от долины Печенги на Кольском п-ове к востоку до Чукотского хребта. В западной части Чукотки изредка гибридизирует с *Cygnus c. colombianus*. К северу малый лебедь распространен до арктического побережья, на Таймыре – до 74-й параллели; к югу – до лесотундры, но местами – южнее: в долине Енисея – к югу до 68 параллели, в долине Таза – до 66 параллели. Гнездится на островах Колгуев, Вайгач и южном о-ве Новая Земля (Степанян, 1990).

В восточноевропейских тундрах малый лебедь гнездится в полосе субарктических мохово-лишайниковых, осоково-моховых и осоково-мохово-кустарничковых тундр (рис. 7). На п-ове Канин он размножается в междуречье Вижас–Чеша и приморской тундре Чешской губы (Mineyev Yu., 1991), обитает в Малоземельской тундре (Минеев Ю., Минеев О., 2009б) и дельте Печоры (Seebom, 1901; Минеев О., Минеев Ю., 2002). Южная граница гнездования в Малоземельской тундре идет через низовья рек Индига и Вельт, далее опускается к верховьям р. Нерута (67°50' с.ш), от нее – к южному побережью Корвинской губы.

В Большеземельской тундре малый лебедь распространен до побережья Баренцева моря, с высокой плотностью гнездится в северной (типичной) и мелкоерниковой кустарниковой подзонах (Минеев Ю., 1987). К югу размножающиеся лебеди найдены в районе Вашуткиных озер (Минеев О., Минеев Ю., 2008), эпизодически гнездятся в крупноерниковой кустарниковой тундре верховьев р. Большая Роговая (67°50' с.ш.).

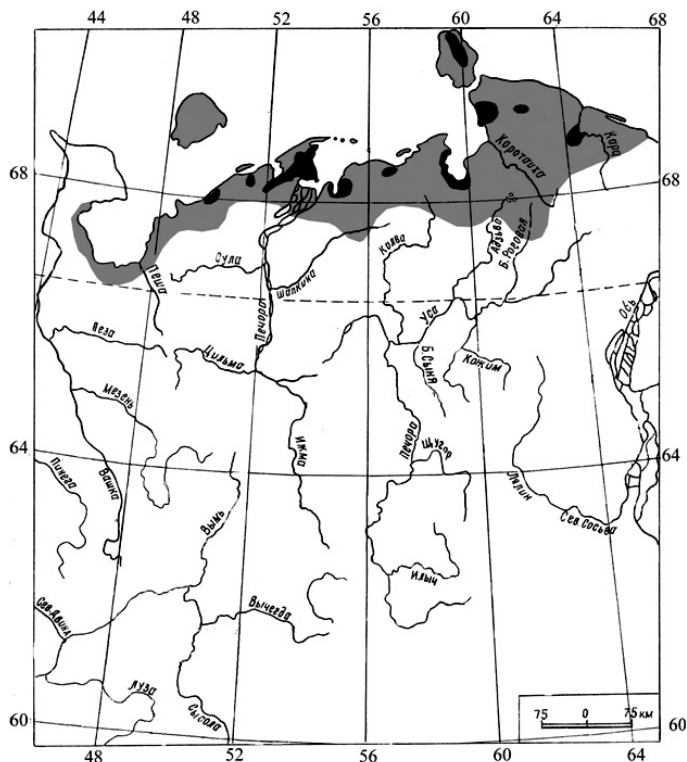


Рис. 7. Распространение малого лебедя на европейском северо-востоке России.

- – область распространения;
- – районы с высокой плотностью населения.

На Югорском п-ове птицы гнездятся в приморских низинах, на побережьях Баренцева и Карского морей, Карской губы и Пай-Хое (Минеев Ю., 19946).

Зимовки. Малые лебеди северо-восточной европейской и северо-западной сибирской популяций зимуют в Западной Европе (Scott, Rose, 1996). Окольцованные малые лебеди в Малоземельской тундре (п-ов Русский Заворот и Коровинская губа) отмечены на зимовках в Нидерландах, Дании, Великобритании, Германии, Ирландии, Польше, Швеции, Бельгии, Франции, южной Финляндии и Греции. Выяснено, что основной зимовочный ареал северо-европейской популяции малого лебедя осенью и ранней зимой расположен в Нидерландах (около 70% птиц), но это количество снижается к середине

зимы. Вторым по важности зимовочным ареалом служит Великобритания (в середине зимы обитает 30-40% птиц). Кроме указанных стран, малые лебеди зимуют в Ирландии, Дании, Германии (зимовка и остановки мигрирующих птиц), Бельгии (зимовка) и в небольшом количестве – на юге Франции (зимовка).

Часть популяции малых лебедей из восточноевропейских тундр зимует в Омане, Израиле и на северо-востоке Сирии. Существование южного миграционного пути и зимовок лебедей в Каспийском бассейне (Кищинский, 1979б; Ткаченко, 1990; Scott, Rose, 1996) подтверждено добычей и наблюдениями за птицами, маркированными пластиковыми шейными кольцами в Малоземельской тундре.

Область пролета. Миграция малых лебедей с зимовок идет довольно узким «беломорско-балтийским» коридором. Пролет в области Северного моря начинается уже в марте, в апреле малые лебеди летят из области зимовок через юг Швеции и Готланд на северо-восток. В это время они встречаются на побережье Польши (Кищинский, 1979б), большое количество лебедей в апреле-мае останавливается на западе Эстонии, в основном на обширных мелководьях залива Матсалу (Паакспуу, 1968). В этом районе остановок весной и осенью зарегистрировали большую часть лебедей, окольцованных в Малоземельской тундре. С остановочных стоянок залива Матсалу малые лебеди частью летят в Мурманскую область, где они довольно редки (Корякин, 2005). Большинство птиц мигрирует через южную Финляндию, следуя далее в Финский залив, появляясь здесь в апреле. Птицы, оснащенные спутниковыми передатчиками и окольцованные в местах зимовок, были зарегистрированы в Финском заливе (Beekman et al., 1996). В этом районе имеется ряд традиционных стоянок малых лебедей: Кургальский риф, архипелаг Сескар, побережье у поселков Систа-Палкино, Лебяжье и Лисий Нос, Березовые острова, бухта Ключевская, Саломанлахти, Кировская в Выборгском заливе; на Ладоге – острова Зеленцы, Кареджские, Северная кромка Ладожского п-ова в районе о-ва Птинов и Свирская губа (Бузун, 2005). Далее малые лебеди следуют почти без остановок через Карелию. В начале мая птицу, снабженную передатчиком и мигрировавшую со стороны Северной Финляндии, отметили около г. Петрозаводска в районе оз. Онега (Beekman et al., 1996). Из Карелии малые лебеди мигрируют в бассейн Белого моря, массовые остановки которых выявлены в литоральной зоне губы Сухого моря устьевого взморья Северной Двины (Андреев, 2005). После кратко-

временного отдыха (2-14 дней) малые лебеди летят через перешеек п-ова Канин к местам гнездовий.

Наличие постоянной области пролета малых лебедей подтверждается также материалами мечения на зимовках. В 1970-х гг. зимующим малым лебедям в Великобритании М. Эванс (M. Evans) окрашивала в оранжевый цвет только крылья, а также хвост и крылья. Во время весенней миграции меченных таким образом птиц наблюдали в Карелии, Архангельской области (вблизи Плесеца и Северодвинска) и на п-ове Канин (Несь, Волонга, апрель 1979 г.). В Малоземельской тундре весной 1977 г. окрашенный одиночный лебедь в стае из 23 особей встречен в районе губы Кузнецкая, одиночки обнаружены также в приморском районе (оз. Белузейто), дельте Печоры (1977-1979 гг.), весной 1976 г. – на нижней Печоре (пос. Новый Бор, Республика Коми). Окольцованный лебедь (S17) на зимовке в Англии, встречен на гнездовье в Малоземельской тундре (Хабуйка, Захарьин берег) и 17 февраля 1992 г. вновь был наблюдаем на зимовке в Вильней (Welney, сообщение D. Scott, E. Rees). Малый лебедь, окольцованный на п-ове Русский Заворот (Хабуйка) в августе 2006 г., добыт в мае 2008 г. в Усинском районе (Средняя Печора, Республика Коми).

В Большеземельской тундре 20 июня 1978 г. двух окрашенных лебедей (крылья, хвост) наблюдали на побережье Баренцева моря в районе пос. Варандей и р. Науль-Яха (п-ов Медынский Заворот), на побережье Хайпудырской губы – одиночную особь в стае из 23 птиц (июнь 1979 г.). В эти же годы птиц, помеченных таким способом, весной и летом наблюдали на островах Колгуев и Новая Земля (о-в Южный). Осенний миграционный путь малых лебедей из мест размножения идет теми же районами, что и весной, но в обратном порядке.

Другой, менее массовый путь малых лебедей, зимующих в Англии, пролегает через Псковскую, Калининскую (Вышний Волочек) и Вологодскую (Симозеро) области. Предполагается, что дальнейший пролет птиц идет в бассейн Печоры. Из этого миграционного потока отдельные птицы летят в Астраханскую (Черный Яр) и Пермскую области (Rees, 1991).

Миграции. Весенние миграции. В места размножения перелетные лебеди прилетают в конце апреля-начале мая, когда в тундре еще зимняя обстановка и лишь кое-где на побережье, болотах и на возвышенных местах появляются первые проталины. Начало их миграции происходит в апреле с переходом среднесуточной температуры воздуха через 0 °C.

В устьевой области Северной Двины первые мигранты отмечены 28 апреля–4 мая, массовая миграция птиц происходит 5-20 мая, в среднем с 27 апреля по 27 мая, окончание пролета длится с 25 мая по 3 июня и завершается в среднем 27 мая (Андреев, 2005).

На побережье Чешской губы (р. Ома) лебедей (стаи до 200 особей) наблюдали 25 апреля 1993 г., среди них находилось 25 птиц, окольцованных синими шейными кольцами. На побережье Баренцева моря (устье р. Вельт) передовые особи отмечены 26 апреля, первая волна миграции проходила 3-17 мая, массовый пролет – 18-25 мая (Михеев, 1953). На побережье Сенгейского пролива первые особи появились 1 мая, пролет длился с 23 мая до конца месяца. В Малоземельскую тундру лебеди прибывают также из бассейна Печоры. Окончание миграции птиц в среднем приходится на 5 июня. Основной миграционный поток движется с юго-запада на север, северо-восток и восток (Минеев Ю., 1986а, 1996). Весной лебеди мигрируют поодиночке (9.0%), парами (45.7), по три-пять особей (29.8%) и стаями (до 20 особей). В завершающей стадии миграции летят преимущественно одиночные особи и небольшие группы птиц. Последние мигранты зарегистрированы 8-14 июня. В бассейне р. Печора лебеди появляются в конце апреля–начале мая (Минеев Ю., 1975а), в дельте Печоры – с 28 апреля по 8 мая (Минеев Ю., 1996).

На Полярном Урале первые малые лебеди отмечены 6 мая, в Большеземельской тундре одиночные и стаи птиц – с 30 апреля по 8 мая. Основная масса птиц (40-75%) мигрирует в третьей декаде мая–первой декаде июня, последние мигранты зарегистрированы 8-18 июня. В места гнездования лебеди прибывают небольшими стаями (10-30) и группами (три-пять особей), реже парами и поодиночке. В это время они концентрируются на низинах, реках и озерах с наличием верховой воды. В Большеземельскую тундру птицы летят с запада вдоль побережья Баренцева моря, часть – из бассейна Печоры. В различных пунктах наблюдений величина мигрирующих стай лебедей варьировала, наиболее обычными были пары и группы по три-пять особей. Суточная активность мигрантов во многом зависит от состояния погоды на трассе пролета. В благоприятные дни их пролет особенно оживленно проходит с 10 до 20 ч. В такие дни они мигрируют на высоте 20-50, редко – 100 м.

По трассе пролета вдоль морского побережья, в таежной зоне и лесотундре лебеди останавливаются отдыхать и кормиться. В местах стоянок обычны стаи по 10 (около 21%), 11-

20 (около 38), 21-30 (около 17), 31-50 (6.3) и свыше 59 (3.6%) особей. Скопления в 100-200 (свыше 3%), около 300 (3.5) и свыше 300 особей (свыше 4% общего количества учтенных стай) зарегистрированы преимущественно на морском побережье: Болванская и Хайпудырская губы, устье р. Коротаиха, побережье Карской губы. В Республике Коми птицы останавливаются на обширных болотах нижней и средней Печоры (Шапкинские, Созьвинские, Усванюр) и Косминских озерах. На побережье Баренцева моря и в таежной зоне основные направления миграции малых лебедей: северное, восточное, северо-восточное.

На Югорском п-ове лебедей впервые наблюдали 7-9 мая, начало пролета – 19-25 мая, массовая миграция зарегистрирована 23-30 мая, ее окончание – 9-13 июня. В некоторые годы пролет одиночных и небольших групп птиц продолжался почти до конца июня (Минеев Ю., 1996). В районе Карской губы и отчасти на Пай-Хое лебеди мигрируют в основном парами (49.3%) и поодиночке (25.3%). Часть из них летит группами по три-пять (12%) и 6-10 (6.7%), а также стаями по 10-30 (6.7% от общего числа мигрантов). Основные направления пролета – северное, восточное, северо-восточное. На побережье Карской губы значительное количество лебедей летит из Сибири и Ямала на запад и юго-запад (13.0 и 12.4% соответственно).

Летние миграции. С окончанием откладки яиц происходит внутритерриториальное распределение лебедей. Нетерриториальные (неполовозрелые и неразмножающиеся) птицы перемещаются в места линьки с обильными и доступными кормовыми ресурсами. Наиболее ранние сроки их перелетов отмечены в Малоземельской и Большеземельской тундрах (табл. 6).

В Малоземельской и Большеземельской тундрах в первую десятидневку июня мигрируют редкие особи и пары, на Югорском п-ове отлетающих лебедей в это время не регистрировали. Начиная со второй декады июня, на Югорском п-ове – с третьей декады, интенсивность миграции возрастает. По сравнению с весной, в летних миграциях участвует на 50% меньше пар лебедей при значительном увеличении величины стай.

На севере и в центральной части Малоземельской тундры в некоторые годы перелеты птиц происходили преимущественно в южном направлении и напоминали весеннюю миграцию. Отлетающие лебеди концентрируются (от 50 до 200 особей) в дельте Печоры, на тундровых озерах, низменном морском побережье, акваториях пресных и опресненных заливов (губах). Вероятно, такое распределение птиц перед окончательным от-

Таблица 6

Сроки летних миграций неразмножающихся лебедей в тундрах

Район наблюдений	Начало миграций	Массовые миграции	Окончание миграций
Малоземельская тундра (n = 8 лет)	9-16.06, среднее 13.06	18-27.06, среднее 21-29.06	1-27.07, среднее 4-17.7
Большеземельская тундра (n = 8 лет)	10-23.06, среднее 16.06	10.06-19.07, среднее 26.06-1.07	27.06-31.07, среднее 7-18.07
Югорский п-ов (n = 5 лет)	19-28.06, среднее 24.06	25-29.06, среднее 26-28.06	4-28.07, среднее 8-21.07

летом на места линьки обусловлено кормовым фактором – недостатком свежих кормов (или их отсутствием) в северных частях тундры и их появлением в дельте Печоры, а также и озерах юга тундровой зоны. Спустя некоторое время (больше недели) лебеди из этих мест скоплений начинают отлетать на север и северо-запад, их откочевка завершается в июле (табл. 6).

Для малых лебедей характерно использование традиционных районов линьки, хотя часть популяции отлетает линять за пределы районов гнездования. На территории Малоземельской тундры в местах постоянных скоплений на линьке количество лебедей варьировало от 3 до 5 тыс. особей, а локальные скопления птиц насчитывали от трех-пяти до 600 особей. Наиболее крупные концентрации лебедей (стаи по 200-600 особей) приурочены к северо-восточной части п-ова Русский Заворот (Минеев Ю., 1981; Mineyev Yu., Mineyev O., 1999, 2000). Они обычны на увлажненных осоково-травянистых междуречьях Хабуйка–Хуновейяха–Белузейяха, оз. Песчанка-то, Кузнецкой и Колоколковой губам, в низовьях р. Нерута (оз. Подлобье). В центральной части приморской тундры (увлажненные осоково-травянистые междуречья Песчанка–Икча–Вельт–Нерцета) численность линяющих лебедей варьировала от 100 до 500 особей. На Коровинской губе численность линяющих лебедей обычно не превышала 200-300, в некоторые годы увеличиваясь до 2 тыс. особей.

В Большеземельской тундре летние кочевки малых лебедей происходили 10-23 июня (табл. 6). Первые десять дней перемещения лебедей выражены слабо, в последующие дни их интенсивность возрастала и в некоторые годы напоминала весеннюю. Хорошо выраженную миграцию лебедей на линьку регистрировали с 10 по 20 июля. По окончании активного отлета миграционная активность спадала и вновь возобновлялась спустя 5-10 дней и заканчивалась 27 июня-31 июля. Из мест размножения лебеди летели на север (свыше 21%), северо-запад (около 25), восток (свыше 13) и северо-восток (свыше 12%), а также в других направлениях (Минеев Ю., 1996).

На Югорском п-ове начало летних миграций зарегистрировано 18-29 июня, а их окончание приходится на более позднее время. Массовый отлет малых лебедей кратковременен и завершался почти в те же сроки, что и в Большеземельской и Малоземельской тундрах (табл. 6). Летом малые лебеди мигрируют преимущественно в восточном (свыше 31%) и западном (38%) направлениях.

Окончание летних перелетов лебедей в восточноевропейских тундрах практически совпадает с началом их линьки. Во время перелетов птицы делают остановки разной продолжительности по трассе пролета, местами образуя кратковременные скопления от 50 до 200 особей. В Большеземельской тундре локализация районов линьки лебедей в большинстве своем постоянна. Основные места линьки птиц расположены в мохово-ивняковой подзоне с обширными участками разнотравной растительности и осочниками. Оптимальными местобитаниями служат приморские тундры от мыса Болванский Нос до устья р. Коротаихи. В восточной части тундры скопления лебедей на линьке локализованы около устьевых районов рек Коротаихи, Талота и Седьяха, в центральной части – на побережье Хайпудырской губы (реки Море-Ю и Носи-Яха), п-ове Медынский Заворот (район озер Песчанкото, Пильня, Тобой, р. Наульяха) и Перевозной губе. В некоторые годы в стаях преобладали птицы двух-трехлетнего возраста. На западе подзоны линные скопления отмечены на оз. Бородатое (до 100 особей), устьевом районе р. Хылчую (стаи по 30-40 особей). Небольшие скопления лебедей (по 4-20 особей), изредка до 100-150 особей, периодически появляются на мелководьях Болванской губы и морском побережье от р. Нерута до р. Черная (Минеев Ю., 1987; Mineyev Yu., 1991).

Из-за антропогенного фактора (добыча и транспортировка углеводородного сырья) ценные территории Большеземельской тундры (п-ов Медынский Заворот, побережье Хайпудырской губы, приморские низменные территории между реками Дресвянка и Черная) в настоящее время сильно трансформированы и во многом утратили значение мест линьки лебедей.

Скопления лебедей на линьке, подобные для Большеземельской, и тем более для Малоземельской тундр, на Югорском п-ове отсутствуют. Небольшие скопления (пять-семь особей), реже (до 20) разбросаны в приморских низинах Карского побережья, дельте Большая Ою, озерно-болотистом между-речье Сиртияха–Бельковская и на побережье залива Бельковский (Минеев Ю., 1994б). В иные годы на побережье Карского моря на линьку прибывает значительное число лебедей. Так,

В.Н. Калякин (1987) сообщает о массовом (порядка 1 тыс. особей) скоплении лебедей в 1984 г. в эстуарной зоне р. Хубтояхи.

Кольцевание птиц шейными цветными кольцами позволило выяснить, что часть популяции лебедей из Малоземельской тундры периодически оседает на лето (летует), а также и линяет в других районах европейского Северо-Востока. Птицы, окольцованные цветными шейными кольцами на п-ове Русский Заворот, а также в Англии, встречены на островах Вайгач, Колгуев, Колоколковой, Коровинской и Кузнецкой губах, в приморских районах Большеземельской тундры. Лебедь, окольцованный в Англии (*ВТО British Museum*), убит местными жителями 25 августа 1993 г. во время линьки на о-ве Вайгач в районе мыса Болванский Нос (сообщение А.Н. Петрова). О наличии периодических инвазий лебедей на линьку на острова Баренцева моря и в другие районы свидетельствуют литературные источники. Так, на о-ве Вайгач число линных птиц в 1960-1990-е г. варьировало от 800 до 1400 особей (Карпович, Коханов, 1963; Андреев, 1991). Возможно, что лебеди из восточноевропейских тундр периодически линяют в Западной Сибири, что косвенно подтверждают летние миграции птиц в восточном направлении. Это согласуется с данными С.М. Успенского и А.А. Кищинского (1972), а также Н.Н. Данилова и его коллег (Данилов и др., 1984). С.М. Успенский и А.А. Кищинский при авиаучетах птиц на Ямале обнаружили скопления лебедей на большей части Ямала, однако последующие исследования уральских орнитологов не выявили массовых концентраций лебедей в регионе. По их мнению, малые лебеди не имеют постоянных мест линьки в регионе.

Осенние миграции. В восточноевропейских тундрах первых отлетающих лебедей (особи и стаи) наблюдали в середине-конце августа. В Малоземельской тундре с ухудшением погодных условий (заморозки на почве, сильные ветра, дожди с ветром) выраженная миграция происходила 5-13 сентября. В этот период лебеди интенсивно летели в светлое и темное время суток.

После первой волны миграции наступает пауза, во время которой происходит подкочевка территориальных пар и небольших стай (по три-семь особей) и их концентрация на приморских местообитаниях, морских заливах и Коровинской губе. В указанных местах преобладали стаи по 10-100 особей, стаи по 300-500 особей отмечены на п-ове Русский Заворот, Колоколковой и Голодной губах. Исключительно высо-

кая численность птиц (10-15 тыс. особей) в сентябре отмечена на Коровинской губе (Mineyev Yu., 1991; Минеев Ю., 1996). С изменением погодных условий (заряды снега, сильные ветра и дожди, появление небольших ледяных полей на водоемах) начинается массовая миграция лебедей. В среднем она длилась с 16 сентября по 13 октября. В этой фазе миграции можно выделить две волны пролета. Первая волна продолжалась около недели, в среднем с 14 по 20 сентября (мигрировало от 40 до 70% птиц). В миграции участвовали преимущественно пары без выводков и стаи по 8-20 особей. Второй миграционный поток птиц отмечен 22-25 сентября, который продолжался до первой декады октября. В это время мигрировали преимущественно выводки, пары и одиночные лебеди (в среднем до 37% птиц). В первой-второй декадах октября погодная обстановка в тундре, за редким исключением, напоминает зимнюю. На этот период (5-17 октября) приходится окончание осенней миграции, хотя ее «шлейф» из числа поздних выводков, отдельных пар и одиночных птиц тянется почти до конца октября. Наибольшее количество лебедей мигрирует утром и днем. Основное направление миграции – вдоль морского побережья на запад. Часть малых лебедей отлетает, придерживаясь русла р. Печоры, в направлении верховьев Северной Двины и южнее (Минеев Ю., 1996).

В Большеземельской тундре активный отлет лебедей на зимовку происходит с ухудшением погодных условий в тундре (заморозки на почве, сильные ветра, дожди с ветром) и приходится на конец августа-первую декаду сентября. В начальный период миграции птицы интенсивно летят в светлое и темное время суток. После первой волны миграции наступает пауза в отлете птиц, во время которой происходит подкочевка территориальных неразмножающихся пар и небольших стай (по три-семь особей) на приморские местообитания.

Ухудшение погоды (заряды снега, сильные ветра и дожди, появление небольших ледяных полей на водоемах) вызывает массовый отлет лебедей из тундры. В этой фазе миграции четко выделяются две волны пролета. В Большеземельской тундре первая волна миграции происходила с 14 сентября по 1 октября, на Югорском п-ове – 14-29 сентября. В первой волне пролета мигрировали преимущественно пары без выводков и относительно большие стаи (до 20 особей). При этом мигранты не сразу покидали тундру, а совершали как бы очередной скачок из одного района в другой, делая кратковременные остановки на озерах, морских заливах и побережье. В этих местообитаниях стаи укрупняются и за один-два дня до ухудшения

погоды лебеди отлетали из очередного района остановок. После небольшой паузы в полете на морское побережье, приморские озера и эстуарии рек вновь подкочевывали небольшие стаи, птицы с выводками, пары и одиночные лебеди. Отлету птиц предшествуют сильные заморозки на почве, выпадение осадков в виде снега и появление ледяных полей на небольших и средних озерах, ручьях и реках. Ухудшение погодных условий ускоряет поток мигрантов, который продолжался до конца сентября-первую декаду октября. После отлета большей части лебедей в тундровых местообитаниях остаются редкие пары и выводки. Во второй половине октября происходит окончание миграции, однако запоздалые выводки, отдельные пары и одиночные птицы регистрируются почти до конца октября. Направление миграции лебедей в разных пунктах наблюдений существенно отличается. На Югорском п-ове генеральное направление пролета – юго-юго-западное (свыше 73%), в Большеземельской тундре – западное (85%).

Величина осенних пролетных стай и группировок лебедей в Большеземельской тундре и на Югорском п-ове варьирует в разные фазы миграции. Наиболее крупные стаи мигрантов зарегистрированы в период валового пролета. Преобладают стаи в 10-100 особей (свыше 77%), скопления от 100 до 500 особей составляют 12-15%. Большие скопления лебедей на остановках в Большеземельской тундре отмечены на побережье Хайпудырской и Болванской губ, крупных озерных системах (Порчто, Ватьярто, Вашуткины, Падимейские, Харбейские и др.). Для Югорского п-ова характерны небольшие скопления (20-60 особей) птиц, они отмечены в устьях рек, впадающих в Карское море, и на побережье залива Бельковский.

Биотопическое распределение. Малые лебеди выбирают местообитания в зависимости от орографических, гидрологических условий и состава растительности. Прежде всего птицы занимают территории с наличием высокой потенциальной кормовой емкости. Несмотря на большое разнообразие основных типов тундровых растительных ассоциаций, где встречаются лебеди, существуют значительные различия в предпочитаемых типах местообитаний. Это зависит от характера пребывания птиц в гнездовый период, линьки и миграций. Наиболее типичными местообитаниями лебедям служат следующие участки тундрового ландшафта.

1. Влажные или заболоченные территории с участками, незначительных по площади, возвышенных лишайниковых тундр и наличием небольших термокарстовых озер. Преобладающая растительность – водяника (*Empetrum nigrum*), ба-

гульник (*Ledum palustre*), карликовая ива (*Salix* sp.), березка (*Betula nana*), ситник (*Juncus* sp.), вейник (*Calamagrostis* sp.) и др. В данных местообитаниях малый лебедь гнездится по берегам водоемов или на удалении от них; в послегнездовый период на озерах встречаются выводки. В годы урожая ягод водяники и толокнянки (*Arctostaphylos uva ursi*) – места кормежки птиц.

2. Кустарничково-мохово-лишайниковая тундра с невысокими кочками, иногда в сочетании со сфагновыми болотами. Доминирующая растительность – низкие ивы (*Salix* sp.), багульник (*Ledum palustre*), черника (*Vaccinium myrtillus*), вороника (*Empetrum nigrum*), толокнянка (*Arctostaphylos uva ursi*). В качестве гнездовых местообитаний используются редко, на озерах встречаются выводки.

3. Заболоченные травяно-моховые, осоковые, осоково-моховые и осоково-кочкарничково-редкоивняковые тундры преимущественно в приморских тундрах. Характерно наличие разнообразных озер, соединенных с морем протоками или небольшими речками. Местообитания в ряде случаев (особенно у побережья) заливаются нагонной волной во время приливов при сильном ветре. Растительность представлена осоками (*Carex* sp.), морошково-осоково-моховым комплексом с невысокими кочками и редкими низенькими кустами ивы. Гнездовой биотоп, на водоемах обычны выводки и места ежегодной линьки лебедей.

4. Низменная кустарничково-моховая тундра преимущественно с термокарстовыми озерами. Местами слабо увлажненная тундра с низкорослой ивой, водяникой, толокнянкой, мятликом (*Poa* sp.), овсяницей (*Festuca* sp.), осоками, мхами и др. Основной гнездовой биотоп, на водоемах обычны выводки. В районах крупных озерных систем концентрируются неразмножающиеся и линяющие лебеди.

5. Разнотравно-осоково-мелкобугорковатая тундра равнинных ландшафтов. Растительность представлена осоками, мхами, мятликом, хвощами (*Equisetum* sp.), ожикой (*Luzula* sp.), горцем живородящим (*Polygonum viviparum*), ясколкой (*Cerastium* sp.) и др. Характерны приземистые (высотой до 10 см) карликовая березка и ива. Малый лебедь гнездится по берегам озер и на удалении от них. Обычны скопления птиц на линьке.

6. Реки и протоки – характерная территориальная особенность тундрового ландшафта. Низкие берега водотоков, как правило, зарастают травянистой, редко кустарниковой, растительностью. Эти участки водотоков служат в качестве защитных и кормовых местообитаний взрослых птиц и выводков.

7. Озера. Их можно подразделить на следующие группы:

а) Глубоководные озера (водораздельные и ледниковые) с неизменяющимся уровнем воды. Берега преимущественно песчаные, высокие, часто зарастают кустами ивы (высотой до 2 м). Водоемы служат местом остановок и отдыха мигрирующих лебедей.

б) Мелководные термокарстовые озера с пологими берегами. Защитные и кормовые биотопы выводков и небольших скоплений птиц.

в) Лагунные озера в приморских районах, уровень воды в которых подвержен влиянию морских приливов. Во время отлива местами обнажается илистое дно. Озера служат кормовыми биотопами линных лебедей (одиночные особи, пары, группы и стаи до 150 птиц). В послегнездовое время встречаются выводки.

г) Временные тундровые озерки-лужи, образующиеся от таяния снега. Птицы часто используют эти местообитания в качестве гнездового биотопа.

8. Морское побережье. Во время сезонных миграций морское побережье с илистыми и песчаными отмелями, заливаемые приливами, лебеди используют в качестве мест остановок и отдыха. Низменные заболоченные участки побережья – места линьки лебедей.

9. Морские мелководья и заливы (Колоколкова, Коровинская, Печорская, Болванская, Хайпудырская, Бельковская, Карская губы) с прилежащими тундровыми территориями. Акватории мелководий заливов изобилуют водной растительностью и зообентосом, привлекая на кормежку выводки, одиночных, пары, стаи лебедей во время линьки. Южная часть побережья Коровинской губы (от устья Тундрового Шара до устья Большой Печоры) – важнейший район массовой концентрации лебедей перед осенней миграцией на европейском северо-востоке России.

На о-ве Колгуев малые лебеди более многочисленны в приморской части, где они гнездятся преимущественно (около 60%) в поймах рек, а также на обширных осоково-пушицево-моховых болотах и по склонам холмов (Морозов, Сыроечковский-мл., 2004). На о-ве Вайгач птицы держатся главным образом на крупных озерах, значительно меньше – на небольших озерах и реках, очень редко – на заливах и морском побережье (Карпович, Коханов, 1963, 1967).

Во время миграций в районы размножения и зимовок лебеди отдыхают и кормятся осоками (*Carex* sp.) на затопляемых приморских лугах с небольшими озерами, соединенных с

морем протоками или небольшими речками. По трассе пролета, за пределами гнездовой территории, лебеди останавливаются почти исключительно на озерах, где произрастают рдесты (*Potamogeton* sp.), а также на мелководных морских заливах с зарослями подводных макрофитов (*Zostera marina* и др.) и харовых водорослей (Beekman et al., 1996). На зимовках птицы обитают на заливных лугах, в поймах рек и речных долинах с осоками и травами, на мелководных морских заливах и участках озер с подводными макрофитами (*Potamogeton* sp., *Zannichellia* sp. и *Chara* sp.). В этот период они регулярно летают кормиться на поля, занятые сельскохозяйственными культурами (картофель, свекла, цикорий, рапс, сахарная свекла, зерновые озимые и др.), и на сенокосные угодья.

Популяционная структура. «Общественная агрегация» в том виде, в какой она встречается у малых лебедей, характеризуется определенной организацией, в частности групповой иерархией. В ее основу заложено два механизма: территориальное и групповое поведение особей разного возраста и пола. Объединение в различные группы оказывает положительное влияние на выживаемость птиц (Одум, 1975).

Малые лебеди отличаются развитой территориальностью, для них характерно пространственно-временное распределение по территории. В восточноевропейских тундрах популяция лебедей представлена различной степенью агрегированности, которая обусловлена числом гнездящихся и размножающихся особей в разные годы, характером занимаемых местообитаний, погодными и другими факторами. Они образуют несколько типов агрегаций: случайное, равномерное и групповое (Минеев Ю., 1981a). Первый тип характерен для одиночных птиц, второй – обычен для территориальных (гнездящихся и размножающихся) лебедей, групповые скопления представлены стаями (группами).

Структура популяции птиц в восточноевропейских тундрах непостоянна, она претерпевает значительные изменения по месяцам (табл. 7, 8). После прибытия в тундру лебеди расселяются по территории, при этом значительная часть из них остается в стаях. Одиночные лебеди встречаются преимущественно на периферии участков территориальных гнездовых и размножающихся пар, на остальной территории они незначительны. В период линьки часть этих птиц продолжает оставаться на прежних территориях, в ряде случаев – в районе старых гнездовых участков. Вероятно, в одном случае это молодые птицы прошлых лет, имеющие тесные связи с родителями, в другом – половозрелые особи, потерявшие партнеров.

В восточноевропейских тундрах количество территориальных пар непостоянно по годам (табл. 7, 8), на значительной части территории они вообще отсутствуют. В оптимальных местообитаниях территориальные птицы распределены с внутригрупповыми дистанциями 130-1200 м, в других – одна пара находится на расстоянии 4-5 км друг от друга.

Многие территориальные птицы (без выводков) находятся на занятых участках и охраняют их, практически до начала осенней миграции.

Группировки лебедей в три-пять особей представлены, вероятно, sibсами или прошлогодними семьями, в которых старые птицы не участвуют в размножении. Количество этих группировок варьирует в разных тундрах. Наблюдениями за лебедями на зимовке в Слимбридже установлено, что сеголетки держатся с родителями. Нередко сеголетки связываются со своими sibсами, а выводки разных лет (двух и трех) часто объединяются с родителями, особенно с теми, которые потеряли птенцов в сезон размножения или не принимали участия в гнездовании. Образование ассоциаций между sibсами разных возрастов, а также родителей с потомками значительно поднимают социальный статус птиц. Кроме того, такие связи служат прообразом, ведущим к образованию брачных пар

Таблица 7

Популяционная структура населения малого лебеда в июне-сентябре, % от числа учтенных птиц

Группы птиц	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Малоземельская тундра (1983, 1985, 1988, 1990-1996, 1998-2005 гг.)				
Одиночные особи	8.1	3.5	1.7	1.6
Парные особи	23.2 (7.1)	12.9 (4.7)	10.1 (3.1)	9.1 (2.5)
Стаи	68.7	83.6	88.2	89.3
Большеземельская тундра (1973-1979, 1983, 1985, 2006-2008 гг.)				
Одиночные особи	24.3	7.4	8.2	1.9
Парные особи	44.9 (14.7)	37.2 (11.8)	49.9 (17.5)	30.8 (14.1)
Стаи	45.3	55.4	41.8	67.3

Примечание: здесь и в табл. 8 в скобках – количество гнездовых пар, % от числа птиц в парах.

Таблица 8

Популяционная структура населения малого лебеда в мае-сентябре на Югорском п-ове (1981-1985, 1987, 2010 гг.), % от числа учтенных птиц

Группы птиц	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Одиночные особи	2.2	11.8	12.1	16.5	0.8
Парные особи	16.2	49.6 (14.9)	39.1 (16.6)	25.3 (10.1)	46.7 (14.5)
Стаи	81.6	38.6	48.8	58.2	52.5

(Evans, 1979a). У малых лебедей забота о потомстве выражена в максимальной форме. Продолжительная родительская забота предполагает наличие защиты выводков разного возраста, в особенности сеголетков, от конкуренции за пищу с другими взрослыми особями в пределах стаи, а также от хищников и в агрессивных конфликтах (Scott, 1980). Во время миграций прошлогодние птенцы и значительное количество предыдущих выводков мигрируют с родителями, получая выгоду, находясь в семейной группе (Evans, 1979a; Rees, Bowler, 1991). Вероятно, группы лебедей, состоящие из числа не размножающихся взрослых, нераспавшихся прошлогодних и выводков текущего года формируются в сентябре перед осенней миграцией.

На зимовках, при сохранении разделения на отдельные классы агрегированности, популяционная структура малых лебедей несколько иная. Среди зимующих лебедей в Слимбридже (Великобритания) значительное число было представлено одиночными птицами (19.7-59.7%), неразмножающимися парами (в среднем 32.4) и семьями с выводками (7.9-14.3%). Из общего количества зимующих пар число гнездовых варьировало от 8.0 до 47.3, в среднем составляя 22.8-28.3%. Высокая численность птиц с выводками и неразмножающихся пар способствует повышенному уровню агрессивности лебедей в местах зимовок (Evans, 1979a, б).

Для сравнения укажем, что на Аляске в популяции американского лебедя *Cygnus c. columbianus* в августе число гнездовых пар находилось в диапазоне 15.1-47.8, в среднем (девять лет) было равно 31.4% (Lensink, 1973). В восточноевропейских тундрах (1973-1995 гг.) число гнездящихся пар варьировало от 6.1 до 43.0, в среднем – 22.8% (Минеев Ю., 2003).

На зимовках в Англии значительно больше одиночных птиц (19.7-59.7%), чем в местах размножения (3.7-10.5%). Как следует из анализа, проведенного М. Эванс (Evans, 1979a, б), имеется несколько причин относительно большого числа одиночных птиц на зимовках. В Слимбридже некоторые самцы держатся отдельно от своей семьи; у 82.6% годовалых птиц отсутствует связь с родителями (отторжение родителями или из-за их гибели). Во время миграций или из-за плохих погодных условий на зимовках у некоторых пар гибнет один из партнеров (чаще самка). Имеется значительное количество птиц (преимущественно самцы), которые длительное время не образуют брачные пары. Отмечен распад пар на зимовках (редко), возможно, это были sibсы, которые прибыли парой на зимовку. Относительно невысокий процент (38.2%) птиц в ста-

ях, в сравнении с восточноевропейскими тундрами (табл. 9), лимитируется небольшой территорией и погодными условиями в Слимбридже (Evans, 1979a, б). Косвенно это подтверждается учетами птиц в других странах Западной Европы, где величина стай зимующих лебедей варьирует в больших пределах (табл. 10).

Половозрастная структура малого лебеда в районах размножения практически не изучена. Отлов птиц для кольцевания выявил большую возрастную изменчивость линных стай по годам. Так, из 302 малых лебедей, отловленных на Коровинской губе (1992 г.), самки составили 161 (53.3%), а самцы – 141 (46.7%) особей. Среди самок находились неразмножающиеся взрослые особи (37.9%), в возрасте двух (8%) и трех лет (57.3%). Возрастные категории самцов были следующими: неразмножающиеся взрослые (51.2%), трехлетние (3.3) и двухлетние (45.5%) особи.

В 1993 г. отловлено 276 самок (51.9%) и 256 (48.1%) самцов. Среди них оказались птицы с выводками (27.1%), неразмножающиеся взрослые (43.2), трехлетние (2.3) и двухлетние (27.4%). Количество неполовозрелых самок двух лет составляло 92%, трех – 8%, самцов – 93 и 7% соответственно. На

Таблица 9

Величина стай малого лебеда, %

Количество особей в стае	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Малоземельская тундра					
3-5	–	38.5	42.9	30.2	30.8
6-10	–	17.8	22.7	20.7	10.7
11-20	–	7.9	6.8	10.0	10.8
21-50	–	7.7	12.9	10.6	23.7
51-100	–	11.7	8.2	10.3	12.3
101-200	–	10.8	3.9	9.5	7.1
201-300	–	2.1	2.2	4.6	2.6
Свыше 300	–	3.5	2.0	4.0	–
Большеземельская тундра					
3-5	–	80.0	46.4	77.0	57.1
6-10	–	5.1	11.5	20.2	17.3
11-20	–	3.1	17.6	2.8	6.8
21-50	–	11.5	24.5	–	4.9
51-100	–	–	–	–	10.4
101-200	–	–	–	–	3.5
Югорский п-ов					
3-5	30.5	63.0	64.0	28.6	70.8
6-10	40.3	32.0	36.0	57.1	12.6
11-20	8.7	3.3	–	14.3	8.3
21-50	20.8	1.7	–	–	8.3

Таблица 10

Величина стай малого лебеда на европейских зимовках*

Количество особей в стае	3-5	6-10	11- 20	21- 50	51- 100	101- 200	201- 300	301- 450	451- 600	601- 800	801- 1300
Среднее, %	2.8	2.3	4.7	9.1	14.1	23.4	15.1	13.6	6.4	3.5	5.0

* Anderssen-Harild P., Beekman J., Mineyev Yu. – неопубликованные данные.

побережье Хайпудырской губы (Большеземельская тундра) в июне-июле периодически встречали стаи (до 150 особей) молодых птиц в возрасте двух-трех лет.

В популяционной структуре зимующих малых лебедей в Слимбридже (1963-1978 гг.) гнездовые пары (с выводками), сеголетки и птенцы второго года жизни составляли наименьшие доли: 14.3, 16.3 и 11.5% соответственно от числа зарегистрированных птиц. Холостых одиночных птиц учтено в среднем 19.7% и неразмножающихся взрослых – 38.2% от общего числа зарегистрированных лебедей. Из 300 отловленных парных птиц 49% были самцы. Среди годовалых (сеголетки) птиц численно преобладали самцы – 57.9%, так же как и у холостых второгодков – 59.9%. Меньшее число самок в популяции обусловлено их меньшим весом и размером тела, что затрудняет борьбу за пищу. Эти факторы способствуют большей гибели самок, особенно в зимнее время и во время миграций (Evans, 1979a).

Численность. Важнейшая характеристика популяции – тип динамики численности. Численность вида зависит от перемен в среде обитания, специфики структуры популяции, влияния интенсивности рождаемости и смертности в зависимости от различных факторов (Северцов, 1941; Шварц, 1969). Малым лебедам свойственна высокая амплитуда колебания численности по годам в приморских районах (Минеев Ю., 1981б, 1986б, 2003; Mineyev Yu., 1991).

Самый крупный очаг гнездящихся (2000-2500 особей) и неразмножающихся (3500-4000 особей) малых лебедей на европейском севере России расположен в Малоземельской тундре на п-ове Русский Заворот (Минеев Ю., 1981б, 1986б; Минеев О., 2005). В этом районе (полоса приморских тундр шириной 15-30 км) зарегистрирована самая высокая плотность гнездящихся и территориальных малых лебедей. С высокой плотностью (2.8-5.8 пар на 1 км²) птицы гнездились в приморских тундрах Захарьиного берега Печорской губы. Средняя плотность населения птиц здесь была равна 4.5 особей, а с учетом скоплений на линьке – 20-36 особей на 1 км² (Минеев Ю., Минеев О., 2009а).

В приморских местообитаниях Кузнецкой губы численность малого лебедя в среднем была равна 5.4 особей на 1 км², на водотоках – 7.0 особей на 10 км маршрута. В тундре, окружающей Колоколку губу, плотность населения малых лебедей в среднем равна 6.1 особи на 1 км². В тундровых местообитаниях и на акватории Колоколку губы в июле-августе линяют лебеди по 20-90, в некоторые годы – по 100-450 особей. В сентябре скопления лебедей на Колоколку губе небольшие (60-150 особей), и они здесь долго не задерживаются; плотность населения птиц варьировала от 0.6 до 3.8 особи на 1 км² (Минеев Ю., Минеев О., 2009б).

В тундровых местообитаниях Коровинской губы плотность населения лебедей в летний период колебалась от 0.3 до 0.8 (в среднем 0.53), на островах губы – от 0.2 до 1.7 особей на 1 км². Акватория Коровинской губы с обилием макрофитов (*Potomageton* sp.) – основной район линьки птиц. От 10 до 20% негнездящихся птиц популяции линяют на губе, в некоторые годы, несмотря на обилие корма, их численность едва составляет 1%. В сентябре предмиграционная численность малых лебедей на Коровинской губе колебалась от 3.6 до 551.1 особей на 1 км². Перед отлетом в этих местообитаниях концентрируется от 5 до 17 тыс. малых лебедей. В это же время малые лебеди скапливаются на мелководных рукавах дельты Печоры с произрастанием рдестов (*Potomageton* sp.), где их плотность населения колебалась от 1.7 до 3.0 особей на 1 км². Плотность населения лебедей в бассейне рек Сентъяха и Вельт варьировала от 0.8 до 4.4, в бассейне р. Нерута – от 1.2 до 2.5 особей на 1 км².

В Большеземельской тундре малые лебеди распределены неравномерно, их численность по годам даже в одних и тех же районах подвержена резким колебаниям. По материалам авиаучетов в Большеземельской тундре птицы многочисленны на приморских низинах Болванской губы (0.7-27.0), в типичной (северной) тундре междуречья Печора–Черная (0.2-1.5), на п-ове Медынский Заворот (Варандейская Лапта – 0.4-4.9) и побережье Хайпудырской губы (1.3-2.4 особей на 1 км²).

По материалам наземных учетов плотность населения малого лебедя в тундровых местообитаниях бассейна р. Черная колебалась от 0.5 до 1.3 особей на 1 км², численность на водотоках – от 0.1 до 5.0 особей на 10 км (Минеев Ю., Минеев О., 2007). Численность лебедей на водотоках Кортаихи в среднем была равна 0.9 особи на 10 км (Минеев Ю. и др., 2009).

В крупноерниковой кустарниковой тундре (р. Большая Роговая–Падимейские озера) плотность населения птиц варьи-

ровала в пределах 0.01-0.4, в среднем течении р. Море-Ю – 0.01-0.5 особи на 1 км². В районах распространения ледниковых озер (Вашуткины озера и другие) численность птиц в среднем была равна 0.1 особи на 1 км², на водной акватории Вашуткиных озер – в среднем 0.5 особи на 10 км. Значительно больше лебедей учтено на термокарстовых озерах – 0.6 особи, протоках, реках и ручьях – 0.33 особи на 1 км². На остальной территории Большеземельской тундры плотность населения лебедей изменялась от 0.03 до 0.3 особи на 1 км².

Численность лебедей на Югорском п-ове в разных районах существенно различается. Она непостоянна по годам даже в одних и тех же районах. В среднем течении р. Большая Ою (хребет Пай-Хой) плотность населения птиц варьировала от 0.07 до 1.1 особи, в междуречье Васьяха-Янгарей (хребет Большая и Малая Падеи) – 0.6 особи на 1 км² (Минеев Ю., Минеев О., 2011б). В междуречьях Кара-Табью-Сопчаю-Саяха (побережье Карской губы) плотность населения лебедей колебалась от 2.1 до 5.1, в междуречье Сиртияха-Лымбадаяха (побережье Баренцева моря) – 1.1-1.3 особи на 1 км² (Минеев Ю., 1994б). С относительно невысокой плотностью (0.07-0.2 особи на 1 км²) птицы обитают в междуречьях Хейяха-Саяха, Большая Ою-Бельковская.

С.М. Успенский (1965) на маршруте протяженностью около 70 км вдоль побережья Баренцева моря (от р. Бельковская до мыса Белый Нос) зарегистрировал четыре-пять пар лебедей. По нашим данным, в прибрежной тундре Бельковской губы плотность населения птиц варьировала от 0.2 до 0.4, междуречье Лымбадаяха-Седьяха – от 0.16 до 0.51 особи на 1 км². На побережье пролива Югорский Шар от устья Лымбадаяха до пос. Амдерма плотность гнездования лебедей в среднем составила 0.09 пары на 1 км² (Калякин, 1984). На о-ве Колгуев (бассейн р. Песчанка и одноименного озера) плотность населения птиц составила 2.32 особи на 1 км² (Морозов, Сыроечковский-мл., 2004). На о-ве Вайгач общее количество лебедей летом 1960 г. определено в 200 гнездящихся пар и 1400 негнездящихся особей (Карпович, Коханов, 1967). Средние данные о численности птиц в разных районах восточноевропейских тундр представлены на рис. 8.

До середины XX в. малый лебедь в восточноевропейских тундрах был относительно немногочисленным гнездящимся видом с локальными районами высокой численности. В середине 1990-х гг. в районах зимовок произошло снижение численности птиц с последующим резким популяционным ростом (Beekman, 1997). Увеличение численности малых лебедей (30-

40 тыс. особей) в восточноевропейских тундрах отмечено в последнее десятилетие XX в. (Минеев Ю., 2003). В настоящее время численность северо-западной европейской популяции малого лебеда вновь снижается (Worden et al., 2006; Rees, Beekman, 2010), в то время как восточная популяция, которая зимует в Китае, Японии и Корее, не имеет свидетельств снижения численности (Cong et al., 2011). Причины такого различия изучены недостаточно хорошо. По нашему мнению, периодические флуктуации численности популяции лебедей в восточноевропейских тундрах вызваны изменчивостью демографических параметров, которые имеют циклический характер. Максимумы динамики численности, плотности гнездования и участия в размножении лебедей несинхронные, совпадение этих экологических параметров происходит через 15-20 лет. Выявленный процесс во многом обусловлен глобальной

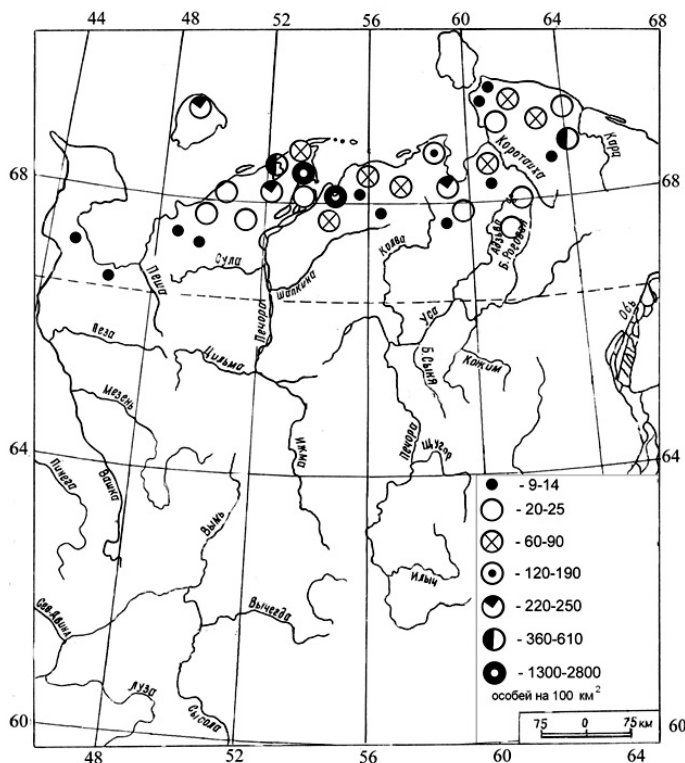


Рис. 8. Численность малого лебеда на европейском северо-востоке России.

периодичностью изменчивости климата (система ритмичности процессов) различных регионов Субарктики и Арктики. Поэтому для разных географических областей и популяций лебедей может оказаться различной и природа «вынуждающей» силы (Минеев Ю., 2003).

Наряду с этим лимитирующими факторами нестабильной динамики численности птиц в восточноевропейских тундрах являются ежегодные флуктуации погодных и кормовых условий, возрастная структура популяции и внутрипопуляционные факторы.

Размножение. *Образование и сохранность брачных пар.* У малых лебедей долговременная моногамия выражена в максимальной степени среди гусеобразных птиц (Rees et al., 1996). Образование брачных пар у малых лебедей происходит в возрасте от двух (третье лето) до девяти лет во время миграций и в местах размножения. Наиболее долговечны брачные связи птиц, которые соединились в возрасте трех-четырех лет. Отмечена тенденция более раннего образования пар у самок. В Слимбридже среди зимующих пар 58.3% самок в возрасте двух лет были зарегистрированы в брачных парах, а самцов – около 25%. Предполагается, что это обусловлено повышенной гибелью самок в природе и численным преимуществом самцов, вследствие их большей рождаемости. Окончательное отделение от семьи молодых птиц происходит в возрасте трех лет и старше с образованием брачной пары. Молодые лебеди, регистрируемые на зимовках в Слимбридже, вновь появлялись в брачных парах в возрасте трех (73.8%) и четырех (95.4%) лет (Evans, 1979a). Продолжительность брачных связей варьирует в пределах от 1 до 13 лет. Наиболее типична средняя продолжительность брачных связей среди малых лебедей 3.6 года (31.3%) и восемь лет (9%) (Evans, 1979a).

Одна из причин недолговечности брачных связей – потеря партнера. Среди птиц, оставшихся без партнера, чаще оказываются самцы (около 56%). Некоторые брачные пары теряют партнера в течение одной зимы, другие – в продолжение трех-шести лет. В ряде случаев часть самцов длительное время не образует брачные пары (Evans, 1979a). Первый успех размножения обычно бывает в возрасте четырех-шести лет, однако отмечены пары в возрасте два и три года с птенцами (Evans, 1979a, б).

Гнездовые биотопы. В восточноевропейских тундрах птицы гнездятся в пяти типах местообитаний. Первый тип: террасы морского побережья (мелкоерниковые травяно-кустарничково-зеленомошно-сфагновые и осоково-сфагновые участ-

ки тундр). Второй тип: речные долины (низкорослые редкоивняковые кустарники на береговых террасах; разнотравно-злаково-осоковая растительность с невысокими редкими кустарниками). Третий тип: берега озер, рек и ручьев (кочкарниково-осоково-злаковые и осоково-кустарниковые участки). Четвертый тип: междуречные пространства (разнотравно-осоково-мелкобугорковатые, кочкарниковые кустарниково-мохово-лишайниковые, редкоивняковые с разнотравно-осоково-моховым покровом и ивняково-мелкоерниковые осоково-кустарниковые зеленомошные тундры). Пятый тип: пушицево-осоково-сфагновые, осоково-сфагновые, осоково-морозово-сфагновые, полигональные и плоскобугристые болота (Минеев Ю., 2003).

Климатические условия Субарктики значительно суровее, чем в более южных широтах. В условиях тундры погодный фактор оказывает существенное влияние на обеспеченность пищей и успешность размножения лебедей. Птицы должны затратить большое количество энергии для успешного размножения. Компенсировать затраты энергии они могут только при использовании высококалорийной пищи и выбора оптимальных гнездовых биотопов. При благоприятных погодных условиях лебеди для гнездования используют максимально разнообразные по характеру биотопы. В неблагоприятных экологических условиях птицы гнездятся только в оптимальных местообитаниях: мелкоерниковые травяно-кустарничково-зеленомошно-сфагновые и осоково-сфагновые тундры, расположенные на террасах морского побережья; осоково-кустарниковые участки около озер, ручьев и на береговых террасах рек.

Успешность гнездования птиц во многом зависит также и от особенностей нанорельефа индивидуального участка (Минеев Ю., 1987б). В годы с наиболее поздним сходом снега большинство гнезд малые лебеди размещают на кочках, буграх и других возвышенных местах. Использование кочек и других выступающих частей рельефа для устройства гнезд объясняется, вероятно, не только их ранним освобождением от снега. Возвышенные места, кочки и бугры получают в среднем солнечной радиации на 1-6% больше, чем горизонтальные поверхности (Гольцберг, 1967). Кроме того, тепловые ресурсы этих микростадий значительно выше, чем подстилающей почвы (Саввинов, 1980).

В годы с ранним сходом снега возрастает число гнезд, расположенных на низких территориях и равнинах. При строительстве гнезд в годы с поздним сходом снега в низких участках лебеди использовали различные способы избежать отри-

цательного влияния повышенной увлажненности. В этих условиях лебеди строят гнезда на небольших микровозвышенностях, нередко заросших кустарником, которые освобождаются из-под снега на одну-две недели раньше, чем окружающая территория.

Несмотря на большое разнообразие типов растительных ассоциаций, среди которых лебеди строят гнезда, у малых лебедей выявлена определенная избирательность в отношении гнездовых биотопов. В Малоземельской тундре они ежегодно гнездятся в заболоченных травяно-моховых и кустарничково-мохово-лишайниковых с невысокими кочками местообитаниях (по 28.6%); в сухих лишайниковых участках среди заболоченных тундр (21.4); разнотравно-осоково-мелкобугорковатых (14.3) и кустарничково-моховых (7.1% гнезд) тундр. На остальной территории птицы гнездятся не каждый год.

В Большеземельской тундре основные гнездовые биотопы – приозерные мохово-луговые участки (более 46%) и мохово-луговые участки приморских тундр (свыше 31%). Меньше птиц гнездится в прирусловых кочкарниково-ерниковых (7%), кочкарниково-ерниково-болотистых (более 7%) и кочкарниково-мохово-луговых (около 8%) местообитаниях тундры. На Югорском п-ове гнездовыми биотопами малым лебедям служат влажные осоково-моховые тундры с небольшими гривками, крупными кочками и буграми; мохово-редкоивняковые участки низин и возвышенных участков. Незначительное количество лебедей гнездится в кочкарниково-ивняковых местообитаниях. Оптимальными гнездовыми биотопами служат осоково-моховые низинные тундры.

На о-ве Колгуев гнезда малых лебедей были размещены в основном среди пойменных пушицево-осоковых или осоково-моховых болот (60%). На остальной территории они (по 10%) найдены на плоскобугристом торфянике водораздела; в ивняково-разнотравной тундре на пойменной террасе реки; среди ивняковых зарослей и на склоне холма в кочкарниковой моховой тундре с редкими кустами ивняков (Морозов, Сыроечковский-мл., 2004). На о-ве Вайгач около 50% лебедей гнездятся около озер, примерно в одинаковой пропорции около лагун, рек, ручьев и в небольшом числе на морском побережье (Литвин и др., 1999).

Строительство гнезд. Из-за длительного гнездового периода, продолжительного роста и развития птенцов начало размножения лебедей жестко детерминировано. После прибытия в местах размножения, часто и во время полета, у лебедей идут брачные игры. В них участвуют отдельные пары,

редко группы из четырех особей. К ним пытаются присоединиться другие пары и одиночные особи, вероятно, выводки прошлых лет или неполовозрелые птицы, но они активно изгоняются. Распределение по гнездовым территориям происходит после частичного освобождения территории от снега. Первоначально птицы занимают участки низинной тундры и болота, поскольку с ранним освобождением их от снега имеется в наличии строительный материал и корм. Позднее лебеди используют гривки на болотах и ровные участки тундры с кочками; возвышенные и сухие участки тундры – в последнюю очередь. Последнее связано с тем, что высокие участки тундровой поверхности зимой сильно промерзают, весной затрудняя сбор строительного материала для гнезд.

Гнезда лебедей не привязаны к определенным типам растительности и рельефа. С наибольшей плотностью они гнездятся там, где территория раньше освобождается от снега и имеются кормовые участки. На Захарьином берегу Печорской губы (Малоземельская тундра) из 117 обследованных гнезд 14 (12.0%) были сооружены на гривках среди болот, заболоченных или сырых участках; 12 (10.3) – на кочках, 22 (18.8) – на буграх или невысоких холмах; 15 (12.8) – на сухих участках; по берегам озер – 24 (20.5); рек и проток – девять (7.7); среди низинной заболоченной тундры – 14 (11.9) и труднопроходимых болот – семь (6.0%). В одном случае птицы соорудили гнездо на жилой норе песка, расположенной на высоком холме, и занимали его в течение всего времени наблюдений (1988-1996 гг.). Гнезда лебедей, сооруженные на жилых песчаных норах или вблизи, мы находили и на Югорском п-ове (побережье Карской губы; оз. Сабуто, бассейн р. Лымбадаяха).

В Большеземельской тундре гнезда малых лебедей были найдены на плоских речных террасах, у проток, озер и озерков-луж на расстоянии 10-200 м от водоема. Встречаются гнезда, сооруженные рядом с редкими кустами ивняков или среди них, а также между больших моховых кочек. Птицы любят гнездиться на островках (нередко очень небольших) озер, в редких случаях – совместно с полярными крачками и морянками. На Югорском п-ове гнезда лебедей размещают на гривках, кочках и буграх в 20-500 м от озер, рек и проток, очень редко – рядом с водоемом.

Распределение и занятие индивидуальных участков происходит после прилета основного репродуктивного числа птиц, хотя некоторые изменения отмечены до середины июня. Размеры и расположение индивидуальных участков каждый год были сходными.

Очевидно, что динамика гнездовой плотности лебедей в некоторой степени обусловлена изменением демографической структуры популяции птиц, вследствие ежегодного частичного распада и образования новых брачных пар (Evans, 1979a), в которых один из партнеров не имеет опыта размножения. Такие пары, в силу высокой степени территориального консерватизма одного из партнера, возвращаются в места размножения, где занимают статус территориальных неразмножающихся пар.

Для гнездящихся лебедей характерна высокая степень гнездового консерватизма. Из районов зимовок большинство птиц возвращается к местам предшествующего размножения, занимая старые участки и гнезда. За годы наблюдений (Хабуйка, Малоземельская тундра) почти все «резиденты» (птицы, наблюдаемые с начала исследований) были отмечены на гнездовых участках, отстоящих от прежних не более 1 км. Иногда они появляются на старом гнезде спустя несколько лет. Кольцеванием цветными шейными кольцами лебедей в междуречье Хабуйка–Янгутейяха (Малоземельская тундра) выяснено, что ежегодно на прежний гнездовой участок возвращалось в среднем 68% брачных пар (Минеев Ю., 2003; Mineyev Yu., Mineyev O., 2000). При этом число возвратившихся самцов больше (в среднем 77%) по сравнению с самками (в среднем 60%). По другим данным (Белоусова, 1999), возврат в места гнездования самцов и самок в среднем составил 76 и 61% соответственно.

Показатели возвратов лебедей на старые гнезда сравнимы по величине с данными по другим видам водоплавающих птиц, для которых показатель возврата был максимальным. В Латвии старые самки широконосок составляют 45%, хохлатой чернети – 61% всех гнездящихся птиц (Михельсон и др., 1968a, б, 1986), у обыкновенной гаги – около 17.4% и гоголя – до 70% (Соколов, 1991). В Большеземельской тундре 50% окольцованных морянок повторно занимали старые гнезда, морские чернети (три гнезда) в течение трех лет демонстрировали привязанность к одному и тому же гнезду (Минеев Ю., 2003).

В условиях затяжной, холодной весны и позднего схода снега в Малоземельской тундре малые лебеди используют от 20 до 60, в среднем 36.7% старых гнезд (Mineyev Yu., Mineyev O., 2000). Отмечено 11 возвратов на индивидуальный участок самцов с новой самкой и шесть возвратов самок с новым самцом. Эти факты подтверждают высказанное ранее предположение (Evans, 1979a, б), что для самцов характерна высокая

степень территориального консерватизма, и они играют доминирующую роль в выборе гнездовой территории.

В Большеземельской тундре и на Югорском п-ове многолетнее использование старых гнезд происходит реже. Обычно в 50-250 м (Большеземельская тундра) или 100-700 м (Югорский полуостров) от старого строится новое гнездо (Минев Ю., 1987а, 1994б). На о-ве Вайгач (1986-1987 гг.) из 14 и 12 осмотренных гнезд лебедей новыми были 57 и 83% соответственно (Сыроечковский и др., 1990).

Строительство новых и обновление старых гнезд начинается почти сразу после занятия территории. В строительстве гнезд деятельное участие принимают оба партнера. В Малоземельской тундре обновление и строительство новых гнезд происходит во второй декаде мая, в Большеземельской тундре – третьей декаде мая. На Югорском п-ове лебеди ремонтируют и строят новые гнезда с конца мая до середины первой декады июня. Активность по сооружению гнезд возрастает перед откладкой яиц. Нередко его достройка заканчивается уже во время откладки яиц. В течение периода насиживания малые лебеди обычно ремонтируют и надстраивают гнездо.

Одна из птиц, обычно самец, собирает или выщипывает строительный материал вокруг гнезда или на некотором расстоянии от него, и кидает его клювом в сторону гнезда или в гнездо, а сидящая на нем птица подбирает и укладывает вокруг и под себя. Около некоторых гнезд растительность бывает полностью выщипана. На Югорском п-ове достройка гнезд заканчивается уже во время откладки первого яйца. Во время строительства гнезд птицы большую часть времени кормятся на свободных ото льда водоемах и открытых участках тундры. В этот же период происходит копуляция (два-три раза в день) птиц.

Большинство гнезд малых лебедей представляет конусообразное сооружение. В низких или болотистых местах они располагаются на кочках или микровозвышенностях, на равнинных или возвышенных участках – на плоской территории, высоком берегу водоема. В зависимости от места размещения существуют различия в предпочитаемых типах строительного материала. На низких, болотистых и равнинах они имеют мощную основу из мха (сфагнум, зеленый) в чистом виде или с примесью различных кустарничков, травы, иногда и прошлогодней ветоши. На высоких участках рельефа основа гнезда сооружается чаще всего из сухой травы, иногда с примесью кустарничков и другой растительности. Материал для строительства собирается непосредственно около гнез-

да. В Малоземельской тундре гнездовым материалом служат следующие виды растительности ($n = 58$): мох (сфагнум, зеленый и др.) – 21.7%; мох, кустарнички и кустарники (водяника, багульник, карликовая ива и береза) – 17.4; трава (осока, арктофила, вейник) – 8.7; трава и мох – 8.7; мох, лишайники, кустарнички и кустарник – 8.7; трава, кустарнички и кустарники – 8.7; кустарнички – 8.7; мох и лишайники – 4.4; кустарнички и лишайники – 4.4; мох, кустарнички и комочки земли (3-5 мм) – 4.4% гнезд. Лоток выстилается ветошью и травой (по 43.7%); мхом (6.3), смесью травы и ветоши (6.3% гнезд). В процессе насиживания в лотке некоторых гнезд появляется очень небольшое количество пуха или перьев.

В Малоземельской тундре гнезда малых лебедей имели следующие размеры ($n = 65$): диаметр основания – 90-260 см, среднее – 119; диаметр вершины – 60-100, среднее – 79; диаметр лотка – 19-50, среднее – 36; высота гнезда – 11-50, среднее – 22; глубина лотка – 9-20, среднее – 14 см. В Большеземельской тундре основание измеренных гнезд ($n = 16$) варьировало от 120-185 см, у вершины – 70-80, высота – от 20 до 42, диаметр лотка – 29-46, глубина – 9.8-15 см. Лоток большинства гнезд подстилки не имеет, изредка лоток выстилается нежными стеблями растений или ветошью. На Югорском п-ове размеры измеренных гнезд лебедей ($n = 15$): основание варьировало от 100-250 см, у вершины – 84-110, высота – 22-60, диаметр лотка – 34-50 и глубина – 10-16 см. Лоток обычно без выстилки, в некоторых она состоит из нежных стеблей травянистых растений и ветоши.

Гнездовая территория защищается партнерами очень активно от гнездовых и территориальных пар, пролетающих над участком птиц. Агрессивность гнездовых пар возрастает с начала строительства гнезд, во время откладки и насиживания яиц. В это время интенсивность ритуализированных демонстраций и атак, сопровождающихся соответствующей вокализацией, наиболее высока. С гнездовой территории изгоняются все особи своего вида и другие птицы. Даже полеты над занятой территорией вызывают у партнеров сильное возбуждение. Сидящие на гнезде птицы хлопают крыльями и кричат. Если рядом находится брачный партнер, то он начинает преследовать «нарушителя». Если же посторонняя птица опускается на территорию, гнездящиеся птицы бросаются в драку и изгоняют его. В то же время гнездящиеся рядом другие птицы не вызывают у них агрессивного поведения и гнездовые партнеры не проявляют беспокойства при залетах гнездовых соседей на их территорию.

Ежегодно часть территориальных пар малых лебедей не гнездится. На занятых ими участках встречаются старые, иногда и новые гнезда. Нередко последние отличаются какой-то неаккуратностью, рыхлостью и незавершенностью строения. Они, как правило, бывают сооружены из сухой травы. Лоток гнезд практически не выстилается нежными стеблями растений, как у гнездовых пар. В некоторых из них отмечается наличие небольшого количества пера и пуха. Среди этой категории лебедей в июне-июле происходят брачные игры иногда с копуляцией. Однако яйца в гнездах отсутствуют, хотя нередко птицы имитируют процесс насиживания, а их поведение на опасность при этом сходно с реакцией гнездящихся птиц (Минеев Ю., 1987а, 1994а). Возможно, эти аспекты поведения лебедей служат одной из форм маркировки территории ранее гнездящимися птицами, которые по каким-либо причинам не участвуют в размножении. Не исключено, что такие территориальные пары состоят из брачных партнеров без опыта гнездования или же из разновозрастных групп, когда один из них не имеет опыта размножения.

Плотность гнездования малых лебедей в восточноевропейских тундрах (1973-1996 гг.) варьировала в широком диапазоне: от минимума (0.1) до максимума (4.7), в среднем – 2.17 пары на 1 км². Высокий индекс размножения птиц отмечен в 1973, 1976, 1980, 1984, 1988, 1993 и 1996 гг. Длительность амплитуды между подъемами численности гнездящихся птиц составляет три - семь лет, в среднем интервал равен четырем годам. В многолетней динамике хорошо прослеживается 10-летний цикл высокой плотности гнездования (Минеев Ю., 2003).

На п-ове Русский Заворот (Малоземельская тундра, 1977-1996 гг.) в приморских осоково-моховых и осоково-разнотравных местообитаниях (Захарьин берег) лебеди гнездились в 10-300 м друг от друга (0.16-2.38, в среднем – 1.2 пары на 1 км²). В озерных депрессиях и речных поймах (Ненецкая гряда) плотность размножающихся птиц варьировала от 0.02 до 0.2 пары на 1 км². На Тиманском берегу (побережье Баренцева моря) лебеди гнездились с плотностью от 0.18 до 0.33, в тундре Колоколковой губы – от 0.07 до 0.93 пары на 1 км². В южной части тундры Коровинской губы и на ее островах плотность гнездящихся лебедей колебалась от 0.05 до 0.18 пары, в северной – 0.85 пары на 1 км². На Захарьином берегу (Печорская губа) максимальная численность гнездящихся птиц была выше минимальной в среднем ($n = 8$ лет) на 14.8% (0.6-23.6%).

В Большеземельской тундре (1976-1978 гг.) на побережье Хайпудырской губы гнездовые пары размещались друг от друга на расстоянии 0.5-4.0 км (в среднем – 0.1 пары на 1 км²). В подзоне крупноерниковых кустарниковых тундр (Вашуткины озера – бассейн р. Коротаиха, Падимейские озера – бассейн р. Большая Роговая) одна пара лебедей гнездится на расстоянии 20-30 км друг от друга (0.01-0.02 пары на 1 км²).

На Югорском п-ове в разнотравных местообитаниях междуречий Кара-Табью–Сопчаю–Сааяха плотность гнездования лебедей колебалась от 0.3 до 0.7 пары на 1 км². В сходных местообитаниях междуречья Сиртияха–Лымбадаяха (побережье Баренцева моря, 1983-1985 гг.) она варьировала от 0.25 до 0.67 пары на 1 км². В осоково-мохово-редкоивняковых водораздельных тундр Пай-Хоя плотность гнездования птиц ($n = 3$) изменялась от 0.08 до 0.1 пары на 1 км². В дельте р. Большая Ою гнездовая плотность птиц – 0.2 пары на 1 км² (Калякин, 1984).

Плотность гнездования лебедей на о-ве Колгуев (бассейн р. Песчанка) составила 0.37 пары на 1 км² (Морозов, Сыроечковский-мл., 2004). С такой же плотностью лебеди гнездились в 1996 г. на северо-западе (губа Долгая) о-ва Вайгач (Syroechkovsky et. al., 2002). В другие годы плотность гнездования птиц на о-ве Вайгач в зависимости от схода снега варьировала от 0.1 до 2.0 пар на 1 км² (Калякин, 1987; Сыроечковский и др., 1990).

Анализ размещения гнезд позволяет предположить, что решающую роль в стратегии пространственного распределения гнездящихся лебедей на европейском северо-востоке России играют рельеф и биоценотические особенности среды. При позднем сходе снежного покрова значительное число лебедей гнездится на высоких участках тундры, а в годы с ранним сходом снега возрастает число гнезд, расположенных на низких и равнинных участках. Лебеди относятся к типично одиночно гнездящимся птицам, однако в некоторые годы они образуют гнездовые скопления («колонии»). Своего рода «факультативная колониальность» у малого лебедя в гнездовой период проявляется только в высокопродуктивных, оптимальных биотопах. Высокий уровень территориального консерватизма и активная защита индивидуальной территории позволяет допустить, что «колониальные» и одиночные гнездящиеся птицы представляют как бы две более или менее независимые субпопуляции одного вида. В этой связи интересны результаты исследований по лебедю-шипуну *Cygnus olor*, из которых следует, что колониально размножающиеся птицы ге-

нетически отличаются от гнездящихся одиночных пар по некоторым аллелям (Bacon, Anderssen-Harild, 1987). При такой детерминированности совершенно очевидны возможности для реализации селективных преимуществ у лебедей с разным типом гнездового поведения.

Откладка яиц, размер кладки. Малый лебедь прилетает в места гнездования в конце мая, когда кормовые объекты малодоступны из-за снега и льда на водоемах. В первые две-три недели после прилета на места гнездования, особенно в годы с поздним сходом снега, наблюдалось ухудшение физиологического состояния лебедей, которое, очевидно, было связано с недостатком корма (Белоусова, 1999). Анализ продуктивности лебедей в восточноевропейских тундрах показал, что величина кладки и плотность гнездования в неблагоприятных погодных условиях связаны с труднодоступностью необходимого количества пищи или ее недостаточностью в гнездовой период. Длительный период неблагоприятных погодных условий определяет степень потерь энергетических ресурсов, необходимых для участия птиц в размножении (начало откладки яиц и размер кладок). Рост фолликулов у лебедей происходит до прилета на места гнездования, а готовность к продуцированию яиц зависит от энергетических ресурсов, накопленных на зимовке. Таким образом, для формирования яиц птицы вынуждены полагаться в большой степени на запасы жира, накопленного на зимовках. У близкородственного вида американского тундрового лебедя *Cygnus c. columbianus* на Аляске в годы с длительным снежным покровом размножение задерживается, уменьшается число гнездящихся пар, а также и размер кладки (Lensink, 1973; Dau, 1981).

При изучении стратегии размножения, бюджета времени, энергии (Кривцов, Минеев, 1986) и питания разных возрастных групп малых лебедей выяснено, что основу пищи (60%) размножающихся птиц в первую неделю после прилета в тундру составляют осоки (*Carex aquatilis*, *C. rariflora* и др.) и злаки (*Arctophila fulva* и др.). Эти растения после перезимовки сохраняют в основном свои кормовые достоинства (Бороздин и др., 1979) и являются незаменимым кормом птиц. Пик потребления осок и злаков приходится на период откладки яиц. В это время размножающиеся птицы около 99% времени, затраченного на кормежку, проводят на земле и лишь 1% — на воде в поисках водорослей и других водных растений. Неразмножающиеся территориальные лебеди около 40% времени кормятся на водоемах. В условиях недоступности осок и злаков (из-за снежного покрова) основным видом пищи стано-

ваются водоросли и водные макрофиты. В этих условиях гнездящиеся лебеди вынуждены больше времени тратить на кормежку на водоемах, потребляя преимущественно водоросли, которые не полностью восстанавливают энергетические затраты. Следствием этого является снижение на 35-37% количества откладываемых яиц, по сравнению с нормальными средними кладками, и уменьшение их размеров. В оптимальных гнездовых биотопах в условиях позднего разрушения снегового покрова и вскрытия водоемов сдвиги размножения лебедей не превышают 10, в исключительных случаях 15 дней от средних дат (Mineyev Yu., Mineyev O., 2000). При этом часть птиц строит гнезда в несвойственных для них местах (высокие берега рек и озер, высокие торфяные бугры и др.). На о-ве Вайгач при задержке снеготаяния у лебедей отмечена сходная реакция, большинство из них гнездились на возвышенных местах (Сыроечковский и др., 1990).

В условиях недостаточного калорийного питания и огромных энергетических затрат, связанных с откладкой яиц и их насиживанием, птицы вынуждены менее активно защищать гнездовую территорию от хищников и неразмножающихся территориальных лебедей. При этом они чаще покидают гнездо и больше времени проводят на кормежке. Отмечены случаи захвата гнезд (с яйцами) территориальными птицами при отсутствии хозяев. Так, 30 июня 1991 г. (вблизи лагеря экспедиции, Хабуйка) гнездо (четыре яйца) при длительном отсутствии гнездовых партнеров было занято соседней территориальной негнездящейся парой. Одна из птиц этой пары долго устраивалась на гнезде, затем приступила к насиживанию, другая – села рядом с гнездом. Через 10 мин. после начала насиживания самец взлетел и вступил в конфликт, вероятно, с истинными владельцами гнезда, и прогнал их от гнезда.

Ослабленная связь насиживающих птиц с гнездами, а также фактор беспокойства, провоцируют возникновение конфликтных ситуаций с территориальными парами и способствуют потере кладок от хищников. Даже при относительной высокой численности мышевидных грызунов гибель кладок лебедей от хищников в аномальные по погодным условиям годы составляет 20-25%, в отдельные годы до 50% (Mineyev Yu., Mineyev O., 2000).

В Малоземельской тундре первые яйца у лебедей зарегистрированы 28 мая–9 июня, в среднем ($n = 14$ лет) – 4 июня. Откладка яиц длится до середины июня. В осмотренных гнездах было 1-6 ($n = 226$), в среднем – 2.83, варьируя по годам от 2.5 до 4.2 яйца. Их размеры ($n = 403$): $89.0-117.5 \times 61.3-71.5$, в среднем – 102.6×66.5 мм. Отмечена тенденция к увеличе-

нию размеров яиц в гнездах, содержащих небольшую величину кладки. На побережье Печорской губы (междуречье Хабуйка–Янгутейяха) кладки лебедей содержали в среднем 3.37 яйца, в том числе: 1988 г. ($n = 19$) – 3.44; 1990 г. ($n = 21$) – 2.76; 1991 г. ($n = 26$) – 3.88; 1992 г. ($n = 24$) – 4.2; 1993 г. ($n = 24$) – 3.1; 1994 г. ($n = 10$) – 3.3; 1995 г. ($n = 39$) – 3.2; 1996 г. ($n = 36$) – 3.1. Скорлупа недавно отложенного яйца имеет цвет слоновой кости и по истечению некоторого времени темнеет от грязи.

В Большеземельской тундре лебеди яйца откладывали с третьей декады мая, окончание – конец первой декады июня. Процесс откладки яиц происходит неодновременно и длится в большинстве случаев 10 дней, в некоторые годы значительно дольше. Начало (1976–1979 гг.) откладки яиц зарегистрировано 21–31 мая. Яйца в гнездах откладывались через день, в ряде случаев через двое-трое суток. Часто яйца появлялись в недостроенных гнездах, поэтому окончание их строительства совпадало с завершением кладки. Величина кладки у малых лебедей в Большеземельской тундре варьировала от двух до шести, в среднем ($n = 15$) была равна 2.75 яиц размером 62.0–70.5×96.0–119.0, в среднем ($n = 30$) – 67.5×105.3 мм.

На Югорском п-ове первые яйца в гнездах появлялись в конце мая, большая часть – до 11 июня, последние – 17–20 июня. Кладки содержали 3–6, в среднем ($n = 27$) – **3.4 яйца** размером 62.0–71.0×91.5–116.0, в среднем ($n = 42$) – 67.4×103.7 мм.

На о-ве Колгуев полные кладки (одно-четыре яйца) найдены 2–3 июня, число яиц в завершенных кладках ($n = 12$) составило 3.4 (Морозов, Сыроечковский-мл., 2004). На о-ве Вайгач величина кладки в 1986 г. была равна 1–4, в среднем ($n = 18$) – 3.1, в 1987 г. – в среднем ($n = 14$) – 2.3 яйца. Размеры яиц: ($n = 84$): 92.0–111.7×61.4–70.6, в среднем – 101.1×65.4 мм (Сыроечковский и др., 1990).

Особенностью экологии малого лебеда является участие в насиживании самца (20–30% бюджета времени, затраченного на инкубацию), в том числе и в период, предшествующий завершению кладки (Kritsov, Mineyev, 1991). Продолжительность инкубации после откладки последнего яйца в среднем была равна 32, в отдельных случаях – 33 и очень редко 35 дней. Птенцы вылупляются из яиц одной кладки в течение двух-трех суток. Скорлупа от яиц после вывода птенцов и «болтуны» остаются в гнезде, прикрытые подстилкой. Обсохших птенцов родители уводят на ближайший водоем, иногда на расстояние до 2–3 км.

В Малоземельской тундре первые птенцы отмечены 30 июня–17 июля, массовое вылупление – 10–12 июля. Послед-

них птенцов в гнездах регистрировали 11-18 июля. Выводки насчитывали от одного до пяти, в среднем ($n = 782$) – 2.5 птенца, в том числе: 1976 г. ($n = 28$) – 2.32; 1977 г. ($n = 20$) – 2.32; 1983 г. ($n = 440$) – 2.6; 1985 г. ($n = 29$) – 2.2; 1988 г. ($n = 23$) – 3.1; 1990 г. ($n = 6$) – 2.31; 1992 г. ($n = 34$) – 3.15; 1993 г. ($n = 98$) – 2.3; 1994 г. ($n = 54$) – 2.3; 1995 г. ($n = 12$) – 1.75; 1996 г. ($n = 42$) – 2.6.

Эмбриональная смертность в популяции малого лебедя на п-ове Русский Заворот составляла 3.96-31.5, в среднем ($n = 6$ лет) – 14.6% от числа отложенных яиц. Из-за хищничества и неблагоприятных погодных условий величина выводков к концу июля в разные годы сокращается на 8.8-33.4 (в среднем – 20.2%). Успех размножения малых лебедей в конце июля в среднем был равен 71.2%. К началу сентября величина выводков, по сравнению с июлем, уменьшалась на 12-15%.

Появление птенцов в Большеземельской тундре наблюдали 30 июня–6 июля. В выводках было один-пять, в среднем ($n = 101$) – 2.3 птенца. На Югорском п-ове птенцы зарегистрированы 4-20 июля. Выводки насчитывали один-пять, в среднем ($n = 53$) – 2.9 птенца. В годы депрессии численности леммингов гнезда лебедей разоряют песцы, чайки и поморники. В такие годы в среднем гибнет до 27% кладок (Минеев Ю., 1994б). В местах выпаса оленей наблюдается большая гибель молодых, особенно в первые недели жизни.

Рост и развитие птенцов. Масса вылупившихся птенцов (Захарьин берег, п-ов Русский Заворот) была 140-183, в среднем ($n = 12$) – 146 г. После вылупления резкая смена питания, температурных факторов и многое другое накладывают отпечаток на темп роста птенцов. В течение первых трех суток у них наблюдается даже некоторое уменьшение массы тела (140-153 г). Эта характерная особенность выводковых птиц, поскольку после вылупления их птенцы некоторое время существуют за счет желтка (Денисова, 1958). Различие суммарного минимума и максимума массы выводков в разных гнездах на день рождения составило 8.7%. Определенное влияние на количество и качество потомства оказывает возраст родителей. Известно, что как у очень молодых, так и у старых животных величина приплода меньше, чем у средневозрастных особей (Ларионов, 1949; Лэк, 1957; Анорова, 1965 и др.). Возраст родителей оказывает определенное влияние на размеры яиц, у старшевозрастных птиц яйца крупнее, чем у молодых (Andersen, 1958; Анорова, 1965). Соответственно, и вылупившиеся птенцы у первых крупнее. Кроме того, лучшие кормовые условия воздействуют позитивно на уровень роста молодых.

В первую неделю жизни прирост массы птенцов одинакового возраста разных выводков незначителен. Прирост массы колебался от 23.9 до 116.3, в среднем ($n = 10$) – 65.2 г в день. Во вторую неделю жизни птенцы имели ту же тенденцию прироста массы тела, в разных выводках она варьировала от 353 до 922, в среднем ($n = 9$) – 663.6 г. В конце июля лебедята имели массу в среднем составляющую 12-16% массы тела взрослых птиц. У крупных птенцов появляются пеньки первостепенных перьев. В конце августа–начале сентября молодые птицы достигают 62% массы взрослых птиц.

Характерна дифференциация в темпах роста лебедей одного выводка. Отставание между крупными и средними по массе птенцами в выводках ($n = 4$) колебалось в пределах от 6 до 29, в среднем – 17.7%, а между крупными и маленькими – от 18 до 40, в среднем – 27.3%. Меньшими по массе тела, как правило, являются особи женского пола. Так, 20 июля 1996 г. три птенца из выводка в среднем имели массу по 500 г, в другом ($n = 3$) – 116 г, в третьем ($n = 4$) – 370 (самки) и 425 г (самцы); 22 июля – выводок ($n = 3$) с крупными лебедятами массой более 1 кг.

Цевка имеет более высокий уровень роста, чем длина черепа и отражает скорость роста птенца до состояния взрослой птицы. Для самок соотношение между длиной черепа и длиной цевки является большим. Это означает, что самки в среднем развиваются с более большим черепом в отношении к длине цевки по сравнению с самцами. Мужские особи вырастают крупнее, чем самки. У самцов более сильная зависимость между длиной черепа и длиной цевки сохраняется на второй год и во взрослом состоянии.

Наиболее запоздалые выводки, найденные 3 сентября 1992 г., имели пуховой наряд с пробивающимся контурным оперением, их масса ($n = 2$) была равна 2.2 и 2.7 кг. Подъем на крыло первых молодых птиц (п-ов Русский Заворот) зарегистрирован 30 августа–7 сентября. На о-ве Ловецком птенцы в выводках, встреченные 2 и 16 августа 1995 г., были соответственно размером с турпана и крупнее гуменника. В междуречье Хабуйка–Хуновейяха 20 июля 1993 г. птенцы в одном из выводков были размером с белую куропатку, в другом – с турпана. Особенно большие различия в размерах птенцов отмечены в 1994 и 1996 гг. Так, 21 июля птенцы в одном из выводков ($n = 4$) были с синьгу (масса от 355 до 377 г), во втором ($n = 4$) птенцы имели массу от 567 до 760 г. В выводке, встреченном 25 июля, птенцы по размерам были с турпана, 1 августа – с гуменника. В одном из выводков (23 августа) птенцы по величине приближались почти к взрослым птицам, в дру-

гом – чуть крупнее гуменника. На Югорском п-ове (район оз. Сабуто) 8 августа 1983 г. масса тела птенцов ($n = 2$) соответствовала 1900 г.

Темпы развития птенцов малого лебедя обусловлены различием в датах вылупления, качеством территорий и, вероятно, статусом родителей, использующих неравноценные кормовые местообитания. Известно, что на зимовках выводки птиц-доминантов занимают лучшие по качеству места кормежки (Scott, 1988). Эта особенность проявляется и у птиц, обитающих в местах гнездования. С качеством местообитаний связаны темпы роста массы тела и первостепенных перьев у птенцов. Так, для птенцов шипуна *Cygnus olor* было выяснено, что начало роста первостепенных перьев связано с фиксированным уровнем развития веса (De Leeuw, Beekman, 1991). Сходные результаты отмечены и у выводков малого лебедя. В оптимальных местообитаниях птенцы появляются раньше и у них интенсивно происходит рост массы тела, развитие первостепенных перьев и черепа по отношению к цевке в течение первого месяца жизни. Выводки одного возраста, но обитающие в субоптимальных местообитаниях, характеризуются замедленным процессом развития. Однако к началу осенней миграции у них и поздно вылупившихся птенцов происходит физиологическая компенсация роста массы тела, первостепенных перьев и развития черепа (Poot et al., 1993). Ранние выводки обычно к 1-2 сентября поднимаются на крыло, а многие запоздалые птенцы 11 сентября не были способны летать.

Массовый отлет малого лебедя на зимовку в среднем происходит с 24 сентября, поэтому несмотря на ускорение роста, не все лебедята готовы к миграциям. По мере снижения температуры (до 0 °C) дельта Печоры и Коровинская губа бывают покрыты льдом в некоторые годы уже 5 октября. Птенцы, не готовые к миграциям, замерзают во льдах, они отмечены нами на Коровинской губе и Урдюжском озере.

На Коровинской губе в предмиграционных скоплениях молодые птицы составляли в 1976 г. – 5.6%, в 1983 г. – 4.1, в 1992 г. – 3.5% от общей численности лебедей. Вероятно, каждый год значительные потери происходят во время миграции, поскольку на зимовках в Западной Европе в это время птенцов было в 1.5-2.0 раза меньше. В Западной Европе (1986-1987 гг.) молодые лебеди составляли 7.2-9.9% общей численности зимующих лебедей, а величина выводка равна 51.9% от среднего размера кладки (Dirksen, Beekman, 1991). В Бельгии (провинции Северный Брабант и Зееландия) в 1994 г. сеголетки составляли 7.0% всех учтенных лебедей (J. van Impe, личное сообщение). На зимовках в Нидерландах (1991-1994 гг.)

средняя величина выводка колебалась от 1.7 до 1.8, в среднем была равна 1.75 молодым птицам (J. Beekman, личное общение). Таким образом, в период осенней миграции выводки теряют от 20 до 44% птенцов от численности в августе—начале сентября. Не выяснено, как время вылупления и достигнутое предмиграционное состояние массы тела лебедей перед миграцией воздействуют на смертность во время миграции. Не изучены межгодовые изменения потери птенцов во время миграций. Поэтому несовпадение данных по численности молодых лебедей в местах размножения и на зимовках трудно объяснимы. Можно предположить, что в сентябре на Коровинской губе концентрируются в основном мигранты из других частей ареала (Западная Сибирь, арктические острова и др.), в том числе с ранними выводками. Эти птицы прибывают на зимовки в Западную Европу в числе первых и составляют ядро зимующих птиц. Выводки лебедей из Большеземельской тундры, Югорского п-ова и п-ова Русский Заворот остаются в местах размножения до замерзания водоемов. Возможно, что смертность лебедей из восточноевропейских тундр в значительной степени зависит от погодных условий во время миграции, или же они зимуют в иных местах.

Поведение. Двигательная и вокальная активность лебедей наиболее выражена на остановках во время пролета и после прибытия в места размножения. В местах остановок и на занятых территориях у птиц происходят брачные игры, состоящие из повторяющихся элементов. В них участвуют отдельные пары, изредка группы по две-четыре пары. Во время брачных игр, вероятно, неполовозрелые особи и прошлогодние выводки изгоняются брачными партнерами. При этом применяется обычно «пассивный» метод вытеснения нежелательных особей в играх. Хозяева территории изгибают шеи, кричат, машут крыльями и принимают угрожающую позу. После чего одна из птиц атакует пришельца, вынуждая его покинуть территорию, а другая особь находится в стороне, полураскрыв крылья. Изгоняемый лебедь отлетает, но брачный партнер поднимется вслед за ним и «наплывает» сверху на нарушителя. Нескольким иначе ведут себя гнездовые особи по отношению к другим парам. Птицы агрессивно нападают на «визитеров», нередко вступая с ними в драку.

Брачные игры лебедей не отличаются сложными элементами. Вертикальная поза на воде или суше с вытянутой шей и наклоненной к партнеру головой, распушенными крыльями, которыми лебеди изредка машут. Непременный элемент игр — плавание друг против друга с изогнутыми шеями и опущенными вниз головами. Из этого положения шея вытягивается пря-

мо вверх, голова откидывается назад и несколько наклоняется вперед. Образуется нечто похожее на букву «S». После этого птицы наклоняют головы в сторону партнера и вытягивают шею параллельно воде. Звуковые сигналы при играх редки и состоят в основном из односложного «гуканья». Среди территориальных негнездящихся пар брачные игры, заканчивающиеся обычно копуляцией, продолжаются до середины июля.

Занятая территория активно защищается от всех вторгающихся в ее пределы конспецифичных особей. Агрессивность возрастает во время гнездостроения, откладки и инкубации яиц. Даже полеты над занятой территорией вызывают у гнездовых партнеров сильное возбуждение. Сидящие на гнезде птицы хлопают крыльями и кричат. Нередко один из находящихся рядом брачных партнеров начинает преследование «нарушителя». После воздушной погони и возвращения к гнезду обе птицы кричат и машут крыльями. Иногда эффективность территориальных демонстраций не достигает цели и «нарушитель» оказывается на территории. Обычно такая ситуация заканчивается дракой, в которой участвует и насиживающая особь. После изгнания чужих птиц, пара осуществляет определенный церемониал, приветствуя друг друга. Лебеди некоторое время «кланяются»: то опуская, то поднимая головы с вытянутыми шеями, машут крыльями, изгибают шеи и возбужденно «гукают».

Между гнездовыми и неразмножающимися территориальными парами с появлением птенцов и их вождения изредка возникают «пограничные» конфликты, особенно при передвижении к водоему или местам кормежки. В этих конфликтах отдельные птенцы иногда отстают от выводка. Отставшие птенцы, как правило, при этом не присоединяются к выводку и погибают. В редких случаях птенцы разных выводков смешиваются. Утеря птенцов из выводков происходит также и без видимых причин. Отмечены случаи усыновления отставших и отбитых птенцов территориальными парами, а также потерявшими кладки гнездовыми лебедями.

В период размножения лебеди не проявляют агрессивности к гнездящимся вблизи уткам и гусям. В восточноевропейских тундрах у гнезд лебедей мы находили гнездящихся морянок (на расстоянии до 5 м), гусей – до 40 и более метров. С появлением выводков отмечены редкие случаи кратковременной имитации агрессивного поведения гнездовых лебедей. Мы не наблюдали жесткой формы агрессии лебедей по отношению к выводкам других водоплавающих птиц или линным скоплениям гусей и казарок. На севере Аляски отмечены агрессивные взаимодействия *Cygnus c. colombianus* с вывод-

ками белых гусей (*Anser caerulescens*), в ходе которых было убито несколько взрослых гусей и птенцы (Burges, Stickney, 1994). Случаи повышенной агрессии лебедей к другим видам водоплавающих птиц не являются случайностью. По мнению некоторых исследователей (Гуртовая, 2000), это эволюционно сложившийся образ поведения, необходимый в условиях насыщенных многовидовых сообществ тундр.

Насиживающие лебеди очень осторожны, они оставляют гнездо за 300-600 м до подхода к нему наблюдателя, медленно отходя от гнезда с остановками, после чего взлетают. Одни птицы сходят с гнезда с еще большего расстояния и прячутся за гнездо или садятся на землю в стороне от него. Часто одна из птиц отводит от гнезда, чередуя перебежки с короткими перелетами. Самка в это время на гнезде сидит, притаившись, опустив шею до земли и вжавшись в гнездо так, что ее порой трудно рассмотреть даже с близкого расстояния. Многие из птиц, когда они остаются в одиночестве на гнездовом участке, сходят с гнезда и прячутся за него. Другие – незаметно, как бы пригибаясь, отходят в сторону от гнезда (до 20-50 м) и, опустившись на землю, имитируют насиживание. В Малоземельской тундре лебеди отличаются большей осторожностью по сравнению с птицами Большеземельской тундры и Югорского п-ова.

Малые лебеди активно защищают гнезда и птенцов от песцов, чаек и поморников, а отдельные пары даже «атакуют» наблюдателей. При приближении к гнезду или выводку одна из птиц, чаще всего самец (более крупная особь) вытягивает шею вверх, поднимается как можно выше на ноги и, распушив крылья с шипеньем, короткими перебежками, приближается к источнику опасности. Таким же образом лебеди отпугивают песцов и оленей от гнезд.

Питание. В 1930-1940-х гг. XX в. на зимовках лебеди кормились в основном в природных пресноводных местообитаниях (Brouwer, Tinbergen, 1939; цит. по: Cong et al., 2011), что характерно для птиц восточной популяции (Cong et al., 2011). По причине осушения и эвтрофикации пресных водно-болотных местообитаний в Западной Европе в XX в. кормовая база зимующих лебедей с 1970-х гг. находится под воздействием фермерской деятельности (Dirksen et al., 1991a; Laubek, 1995; Rees et al., 1997a).

Места выпаса домашних животных, где применяют удобрения повышающих концентрацию протеина в растениях, привлекают лебедей. При этом птицы выбирают пастбища и поля, где произрастают злаки с длинными листьями: райграс пастбищный (*Lolium perenne*) и лисохвост (*Alopecurus geniculatus*).

Эти растения занимают лидирующее место в питании лебедей (соответственно 43.5 и 31.7%). Злаки тимopheевка (*Phleum pratense*), мятлик (*Poa* sp.), ячмень (*Hordeum secalinum*), овсяница красная (*Festuca rubra*) и бобовые (*Trifolium* sp.) лебеди поедают в небольшом количестве (1-2% от всех кормов). В этот период они регулярно летают кормиться на поля, занятые сельскохозяйственными культурами (картофель, свекла, цикорий, рапс, озимые зерновые), а также на приморские луга, периодически затапливаемые приливами (Rees, 1993). Несмотря на тенденцию кормиться на полях фермеров во время зимних месяцев, по прибытию в пределы зимовки лебеди продолжают потреблять водную растительность, особенно клубеньки рдестов *Potamogeton* sp. В местах массового произрастания *Potamogeton* sp., *Zannichellia* sp. и *Chara* sp. лебеди кормятся этими растениями, производя значительные изменения в сообществах водоемов (Beekman et al., 1991).

Во время сезонных миграций малые лебеди кормятся осоками (*Carex* sp.) и рдестами (*Potamogeton* sp.), а на затапливаемых приморских лугах – осоками. На солоноватых и опресненных мелководных морских заливах птицы поедают подводные макрофиты (*Zostera marin*, *Potamogeton* sp. и др.). В качестве кормовых объектов лебеди в значительном количестве используют харовые (*Chara* sp.) и зеленые (*Cladophora* sp.) водоросли, рупию (*Ruppia* sp.), тростник и камыш (Beekman et al., 1996; Андреев, 2005).

В местах размножения в первые недели после прилета и таяния снега *Arctophila fulva* и водоросли (*Chara* sp. и др.) – главные источники корма лебедей. С освобождением территории тундры от снега осоки (особенно *Carex aquatilis* и *C. lachenelli*) становятся основными видами корма. Семена *Carex aquatilis* поедаются позже главным образом птенцами. В период размножения диета птиц состоит из разных видов осок (около 46%), горца живородящего (*Polygonum viviparum*), *Dupontia psilosantha*, других видов трав (17%) и водорослей (10% от всего корма).

Из двудольных растений птицы в летний период съедают прикорневые листья розетки *Senecio congestus*. Ценными кормовыми ресурсами лебедам весной и осенью служат ягоды (морозника *Rubus chamaemorus*, водяника *Empetrum nigrum*, толокнянка *Arctostaphylos uva ursi*, черника *Vaccinium myrtillus*). Из них особенно интенсивно поедаются ягоды *Empetrum nigrum*. С началом линьки и перед осенней миграцией лебеди усиленно кормятся клубеньками рдестов (*Potamogeton* sp.).

Выявлены различия во времени, затраченном на кормление между территориальными и гнездящимися лебедями.

Гнездовые пары 5-10% времени кормятся на воде и примерно то же количество времени – на земле. Территориальные пары проводили в два раза больше времени за кормлением, в том числе и на воде. У гнездовых пар в диете осоки и другие травы составляли свыше 60% корма, у территориальных пар – 15%. Вместо осок и трав территориальные птицы кормились преимущественно водорослями (почти 60% потребляемой пищи). Таким образом, выявленные различия, вероятно, свидетельствуют о низком качестве занимаемых территорий негнездовыми парами (Ubels, 1995).

Враги, неблагоприятные факторы. Естественными врагами малого лебеда являются бурый медведь, волк, россомаха, красная лиса и песец, из пернатых хищников – орлан-белохвост, беркут, зимняк, а также поморники и чайки. Крупные хищные млекопитающие, за исключением песца, в восточно-европейских тундрах немногочисленны и, вероятно, не наносят какого-либо ощутимого ущерба популяции малого лебеда. В годы высокой численности мышевидных грызунов песец практически не охотится на лебедей и их птенцов. В годы отсутствия мышевидных грызунов песец обычно пытается унести яйца или захватить птенцов врасплох, что ему очень редко удается. Несмотря на это, почти во все годы у нор песцов встречены останки съеденных птиц и скорлупа яиц. Вероятно, его добычей становятся неоплодотворенные яйца в гнездах или брошенные кладки. Останки взрослых птиц у нор обычно являются следствием гибели или ранения лебедей в результате отстрела, отлова их капканами на гнездах. В тундрах европейского северо-востока России до настоящего времени производится незаконная добыча лебедей и сбор яиц местным населением и оленеводами. Погибших от ранений лебедей, в том числе окольцованных в местах гнездования и зимовок, их останки, а также скорлупу от яиц и шкуры убитых птиц мы находили почти во всех районах полевых работ. В ранних литературных источниках также имеются сведения об охоте на лебедей на о-ве Вайгач (Карпович, Коханов, 1967).

Размножающиеся птицы отрицательно реагируют на фактор беспокойства, вызванного выпасом оленей, производственными и научно-исследовательскими работами. Активная площадь выпаса оленей в низинной тундре во много раз выше, чем на возвышенных участках. Поэтому гнездовья и места кормежки лебедей здесь особенно подвержены фактору беспокойства, отмечены случаи гибели птенцов от стад оленей при выпасе («тропа выпаса») и переходах с зимних на летние пастбища. Это обстоятельство является главной причиной обнаружения и разорения гнезд оленеводами, которые собирают яй-

ца на любой степени их насиживания и отлавливают птиц на гнездах (Естафьев, Минеев, 1981). Во время русско-англо-голландской научной экспедиции (междуречье Хабуйка–Янгутейяха, Малоземельская тундра, 1991-1996 гг.) ее участники почти ежедневно находились в районе полевых работ. Из-за фактора беспокойства гнезда лебедей длительное время оставались без охраны. В результате в некоторые годы до 50% кладок погибло от чаек и поморников, свыше 11% кладок было оставлено лебедями на разных стадиях насиживания. Зарегистрированы случаи гибели от неизвестных причин семейных пар с выводками.

Во время дождливой и холодной погоды с ветрами увеличивается гибель кладок и птенцов лебедей от переохлаждения, а поздние выводки не успевают подняться на крыло и погибают при замерзании водоемов. В некоторые сезоны урон бывает очень значительным (20-25%). На морском побережье мы наблюдали добычу лебедей орланами-белохвостами и беркутами в местах их осенних предмиграционных скоплений.

Мечение шейными пластмассовыми кольцами – одна из причин гибели малых лебедей. Прямые наблюдения подтверждают, что некоторые птицы погибают в результате намерзания льда на шейное кольцо. Погибших лебедей по этой причине наблюдали при наступлении холодов и весной в районах размножения. Меченные шейными кольцами птицы нередко специально отстреливаются охотниками.

Глава 4.

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ И РАЗМЕЩЕНИЕ ЛЕБЕДЕЙ НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРО-ВОСТОКЕ РОССИИ

4.1. Территориальные связи

Имеются две принципиально противоположные точки зрения на территориальные связи птиц. Одна основана на представлении о существовании местных (элементарных, локальных) популяций (Исаков, 1947, 1948, 1957, 1982; Поливанов, 1954 и др.), которые достаточно обособлены и пополняются за счет собственного молодняка. Взрослые птицы возвращаются на места прежнего гнездования. Согласно другой точке зрения, у различных видов воробьиных птиц (Мальчевский, 1959, 1969 и др.) и речных уток (Чельцов-Бебутов, Кошкина, 1968 и др.) происходит интенсивный обмен особями, родившимися в разных местах. Дисперсия молодых охватывает значительную часть ареала, местных популяций не существует.

Многочисленные факты по вопросу территориальных связей свидетельствуют, что особям самых различных видов птиц свойственны две противоположные тенденции: первая – стремление к территориальному постоянству, вторая – к смене местообитаний и поиску новых. Обе тенденции у птиц могут идти одновременно и по пути сохранения прежних завоеваний вида, и в направлении освоения новых возможностей (Мальчевский, 1969).

Исследования малых лебедей убедительно демонстрируют их привязанность к прежним местам зимовок, хотя доля вернувшихся птиц ежегодно была различной (максимум 63.9%). Часть птиц (около 13%) на местах зимовок отмечена вновь через пять и более лет. Более слабая привязанность к традиционным зимним местообитаниям характерна для молодых птиц (Evans, 19796).

Наблюдения за окольцованными малыми лебедями свидетельствуют об их высокой активности на протяжении всего периода зимовки. Размещение и популяционная структура птиц в зимовочном ареале динамичны и характеризуются

перемещениями из одной страны в другую. Наиболее интенсивная миграционная активность выявлена между птицами, зимующими в Голландии и Германии (свыше 43% окольцованных лебедей). Значительно меньше (7-9%) лебедей перемещается между Голландией и Англией, Голландией и Данией, Голландией – Англией – Германией. Происходит периодическая смена зимовок птиц (около 5%) с последующим возвратом в исходную страну в пределах Дании–Германии и Дании–Голландии–Германии. Из основных районов зимовок (Голландия, Англия и Германия) лебеди совершают перемещения в другие страны (0.8-2.5%): Бельгия, Греция, Ирландия, Польша, Финляндия, Франция, Швеция. Некоторые птицы в течение зимовки посещают несколько стран. Так, отдельные особи лебедей перемещаются с остановками разной продолжительности (2-29 дней) по маршрутам Голландия–Германия–Голландия–Ирландия–Голландия; южная Финляндия–Эстония–Голландия–Англия–Дания; Голландия–Германия–Эстония–Германия–Эстония; Германия–Голландия–Англия–Германия.

Время пребывания птиц в той или иной стране варьирует от 1 до 90 дней, наиболее продолжительный срок (60-115 дней) характерен для основных районов зимовок. Длинные маршруты по разным районам зимовок совершают чаще неполовозрелые лебеди. На зимовках малые лебеди концентрируются преимущественно в одновидовые стаи, в составе которых присутствуют семейные группы и молодые особи прошлых лет. Вместе с тем, малые лебеди образуют скопления с другими видами лебедей (шипун, кликун) и гусями (серый гусь, гуменник). По окончании зимовки часть окольцованных лебедей концентрируется в Эстонии, откуда птицы летят в места гнездования. Сроки прибытия в эту страну растянуты (23 марта–9 мая).

Лебеди-кликуну, окольцованные в разных странах, найдены в районе наших исследований. Лебедь, окольцованный в Гетеборге (Швеция), добыт весной 1941 г. у дер. Каменка (вероятно, дельта Печоры) Архангельской области (Дементьев, 1947). У гнезда кликуна (дельта Печоры, июнь 1980 г.) одна из птиц была окольцована зеленым шейным кольцом (Щадилов, Орлов, 1987). Кольцами этого цвета метили кликунов на зимовках в Японии. Единичный факт связи кликунов, зимующих в Японии, с восточноевропейскими тундрами пока не дает оснований отвергать предположение о возможности зимовок части восточноевропейских птиц в азиатском регионе. Тем более, что в Японии зимует 10-12 тыс. птиц, определенных сведений о происхождении которых не имеется (Кищин-

ский, 1979а). В Шотландии 78% кликунов по крайней мере один раз вернулись на зимовку, а 40% зимует здесь из года в год. Из 42 окольцованных молодых кликунов вернулось 78.6% (Black, Rees, 1984).

Малые лебеди, окольцованные в разных районах зимовок, найдены в восточноевропейских тундрах. Малый лебедь, окольцованный в Голландии (кольцо № 296А), обнаружен мертвым 28 мая 1996 г. на берегу моря у мыса Константиновский (Большеземельская тундра). Птица с желтым шейным кольцом в июне 2006 г. встречена на Хайпудырской губе (район устья р. Коротаиха). На п-ове Русский Заворот (Малоземельская тундра) останки лебедей, окольцованных в Дании (кольца у 4260 и 4282, Zoolog. Mus. Denmark), найдены в августе 1992 г. и сентябре 1993 г. Лебеди, окольцованные в Англии (желтые шейные кольца с буквенно-цифровым кодом), встречены на Колоколковой губе.

С помощью мечения лебедей цветными шейными кольцами в междуречье Хабуйка–Янгутейяха (Малоземельская тундра) выяснено, что ежегодно на прежний гнездовой участок возвращалось в среднем 68% окольцованных брачных пар (Минеев Ю., 2003). Остальные малые лебеди, в основном без брачного партнера, а также неполовозрелые, в том числе часть и прошлогодних птенцов, в следующий летний сезон не были зарегистрированы в районах кольцевания. Отдельные птицы этих категорий в последующие летние сезоны встречены на Колоколковой губе, в Усинском районе (Республика Коми), на о-ве Вайгач и в районах, прилежащих к территории кольцевания. Дальние разлеты этого вида лебедей от мест рождения отмечены и в других районах. Так, из 43 молодых малых лебедей, помеченных на Чукотке зимой, один обнаружен на о-ве Адак (Алеутские острова), один – в Эстонии (Кондратьев, Кищинский, 1987).

В восточноприбалтийской популяции лебедя-шипуна отмечен обмен особями с птицами из Латвии и Финляндии. Весной часть неполовозрелых лебедей-шипунов Эстонии возвращается к местам рождения или в соседние с ними районы. Другая часть птиц задерживается на пролетном пути или вообще не покидает зимовки (Паакспуу, Кастепыльд, 1987). Лебеди-шипуны из Латвии, помеченные сеголетками, в первые два-три года не возвращались в район своего рождения. Сведения о встреченных помеченных шипунах поступали из традиционных мест зимовок – Швеции и Дании. Однако в суровые зимы окольцованные птицы были обнаружены в Германии и Норвегии (Липсберг, 1987). У гнездящихся шипунов

в Литве ярко выражен гнездовой консерватизм. В исключительно холодные зимы лебеди гораздо активнее перемещались и чаще меняли места зимовок, чем в обычные годы (Недзинскас, 1987).

Гнездящиеся и окольцованные в дельте Волги шипуны после зимовки на Каспии вновь возвращаются на гнездование в дельту. Фактов, свидетельствующих о смене гнездования, не имеется. Более 25% птиц на следующий год возвращается непосредственно в район кольцевания и прилежащую местность. Часть непополовозрелых и неразмножающихся лебедей по разным причинам отмечены в разных районах дельты. Выяснено также, что часть птиц из дельты р. Волга в первые годы после кольцевания зимой была обнаружена в различных пунктах Причерноморья и Северного Кавказа. Получены сведения о встречах на зимовках в Причерноморье птиц, окольцованных в дельте р. Волга молодыми, через два года и через пять лет (Кривоносов, 1987б).

Таким образом, по материалам кольцевания лебедей пока нет четких доказательств о значительном перемешивании популяций птиц, зимующих в разных районах, в пределах конкретной части гнездового ареала. Имеющиеся данные свидетельствуют о наличии элементарных популяций у лебедей, в которых определенная часть местной популяции птиц относительно постоянна, хотя и не имеет резко очерченных границ. Ядро каждой местной популяции состоит из старых птиц, которые значительно прочнее связаны с определенными местами гнездования. Однако и у старших возрастных групп имеется тенденция к смене местообитаний во время зимовок, миграций и в незначительной степени к районам гнездования. Молодые лебеди более лабильны, смена местообитаний у них более выражена, они перемещаются в другие районы зимовок чаще во время миграций.

4.2. Территориальное размещение лебедей

Из всего многообразия местообитаний лебедь-кликун и малый лебедь предпочитают для обитания приморские низины и низовья тундровых рек. Эти районы служат основными местами гнездования, скоплений птиц на линьке и остановок во время сезонных миграций. Крупные озера в летний период лебеди посещают редко. В зоне криволесья птицы в основном приурочены к рекам, старицам и озерным системам.

В восточноевропейских тундрах лебеди размещены неравномерно, что обусловлено ландшафтными особенностями территории. Запад Ненецкого автономного округа (Канинская тундра) представляет собой низменную, сильно заболоченную равнину, на севере которой расположен кряж Канин Камень (наивысшая высота 242 м над ур.м.).

К югу от кряжа простирается заболоченная тундра с огромным количеством озер и густой сетью медленно текущих рек и ручьев. Основная масса лебедей в августе – сентябре концентрируется на озерно-болотистой низменности междуречий Шойна–Перепуск, Чижа–Несь. Здесь преобладают гнездовые пары и небольшие группы по три-восемь особей. Плотность населения лебедей в тундре варьирует от 0.3 до 0.5 особи на 1 км². Южная часть территории между реками Мезень и Пеша занята плоскобугристыми болотами и еловым редколесьем с малочисленными небольшими озерами. Численность птиц здесь незначительна.

В полосе приморской тундры шириной 50-60 км, между реками Вижас и Пеша, плотность населения возрастает. Наибольшее их количество наблюдается в междуречье Снопы и Омы (0.6-1.3 особи на 1 км²). В южной части междуречья, в зоне криволесья и обширных болот, плотность их населения сокращается до 0.03 особи на 1 км².

На территории между реками Пеша и Индига расположена Тиманская тундра, значительную часть которой занимает Тиманский кряж, сильно сглаженный и разделенный плоскими понижениями. Из-за отсутствия условий, пригодных для обитания, лебеди размещены крайне неравномерно, и их численность невысокая. В приморской низменности междуречья Пеша–Волонга, примыкающая к Чешской губе, а также на обширном пространстве заболоченных еловых и березовых редколесий междуречий Пеша–Индига и Сула–Большая Пула лебеди не отмечены.

Относительно большое количество птиц в этой тундре зарегистрировано осенью в районе Индигской губы (0.2-0.3 особи на 1 км²). В северной и южной лесотундре (районы Варшских, Косминских, Келдарских и Мотинских озерных систем) в августе-сентябре встречаются в основном выводки и пары птиц, скопления лебедей не обнаружены. Плотность населения птиц в этих местообитаниях колеблется от 0.05 до 0.09 особей на 1 км².

В Малоземельской тундре численность лебедей возрастает с юго-запада на северо-восток: от верховьев Индиги к п-ову Русский Заворот. Обширные болота с мелколесьем в междуре-

чьях Печоры–Соймы и Сулы–Индиги (район Индигских озер) заселены почти исключительно кликуном (от 0.1 до 0.8 особи на 1 км²). На крупных озерах (Урдюжское, Кореговое, Индигские и др.) летнее население птиц (кликун) незначительно. С началом осенних миграций эти местообитания служат местом остановок лебедей для отдыха и кормежки. Их численность в это время довольно высока (0.13–2.2 особи на 1 км²).

Тундровые междуречья Индига–Вельт и от Индигских озер до морского побережья заселяются летом более или равномерно, но численность птиц невысока (около 0.2 особи на 1 км²). Скопления птиц не встречены, здесь обычны пары, выводки и одиночные особи.

Местность от р. Вельт до Колоколкиной губы и р. Печоры представляет собой волнистую равнину, рельеф которой формирует в основном Ненецкая гряда. К северо-западу от гряды местность понижается, образуя болотистую, богатую озерами и невысокими возвышенностями низменность. Для данной территории характерна высокая численность лебедей, особенно в междуречьях Юнь–Яги–Неро–Яги (1.2–3.1 особи на 1 км²).

К юго-востоку от Ненецкой гряды численность птиц летом сравнительно невысокая. Она резко возрастает осенью за счет мигрантов, которые останавливаются кормиться на озерах. Наиболее привлекательно для лебедей оз. Голодная губа, на котором временами скапливается до 50–150 птиц.

Особенно много лебедей на озерной низменности п-ова Русский Заворот (Захарьин берег Печорской губы). Здесь многочисленны гнездящиеся и стаи (6–60 особей) птиц. В сентябре на полуострове преобладают лебеди с выводками. Скопления лебедей редки, хотя некоторые из них достигают 100–120 и более птиц.

Крупные скопления лебедей (стаи от 30 до 400 особей) на линьке и в период осенних миграций отмечены на Колоколкиной губе (8.6–10.1 особи на 1 км²) и на озерах окружающей тундры (Минеев Ю., Минеев О., 2009б). Линные (от 80 до 150 птиц) и предотлетные скопления (стаи до 250 особей) малых лебедей обычны на мелководьях Кузнецкой губы, низких местообитаниях побережья Кузнецкой губы и в устье р. Кузнецкая.

С конца августа и в сентябре птицы концентрируются на низменных территориях, прилегающих к юго-восточной части Коровинской губы (13.8–25.9 особи на 1 км²). Во время осенних миграций лебеди, в основном малые, собираются в большом количестве (6–17 тыс. особей) на мелководьях Коровинской губы. Отдельные стаи их насчитывали до 100–300 особей.

На небольших островках Печорской губы (Зеленые, Ловецкий, Долгий) лебеди гнездятся, линяют и концентрируются осенью. Наиболее велика их численность на островах Зеленые. В пойме и дельте р. Печоры с ее многочисленными протоками, старицами и озерами концентрируются предлетные кликуны и малые лебеди (0.15-0.8 особи на 1 км²). Южнее г. Нарьян-Мара количество кликунов уменьшается до 0.07 особи, в Усть-Цилемском районе (Республика Коми) – до 0.06 особи на 1 км². На болотах нижнего течения р. Шапкина плотность населения лебедя-кликунa варьирует от 0.03 до 0.05 особи на 1 км².

В Большеземельской тундре к наиболее заселенным малыми лебедями территориями относятся приморские тундры междуречья Печоры–Хыльчую (0.7-2.8), тундра от р. Черная до Варандейской лапты (0.13-0.7) и п-ов Медынский Заворот (0.5-3.2 особи на 1 км²). В тех же местах летом отмечены линяющие лебеди, а осенью – отдыхающие перед отлетом стаи.

В кустарниковой тундре основную массу лебедей составляют одиночные птицы и пары, в меньшем числе встречаются группы по три-восемь особей. Их численность сильно колеблется по годам, что вызывает неравномерность размещения по территории. От северной границы лесотундры до верховьев Большой Роговой и Адзвы плотность населения лебедей низкая (0.03-0.04) и возрастает лишь в районе Вашуткиных озер (в среднем 0.3 особи на 1 км²). В междуречьях Колва–Море-Ю и Черная–Колва она не превышает 0.03-0.03 особи на 1 км² и лишь в междуречье Печора–Черная заметно увеличивается (0.2-1.5 особи на 1 км²). На крупных озерах птицы летом почти не встречаются и становятся там многочисленными (до 4.2 особи на 1 км²) лишь осенью.

В северной лесотундре, несмотря на обилие различных водоемов, лебеди немногочисленны. Больше всего птиц (кликун) в Колвинской низменности и в бассейнах рек Лая и Куя (0.2-0.4 особи на 1 км²). На востоке данной территории лебеди встречаются преимущественно в междуречьях нижних течений Колва–Хоседаю и Хоседаю–Адзвы–Большая Роговая (0.02-0.3 особи на 1 км²). В лесотундре преобладают обычно одиночные птицы и пары, небольшие группы (три-шесть птиц) встречаются редко. Осенью на озерах появляются стайки лебедя-кликунa по 9-12 особей.

В Республике Коми кликуны обычны в бассейне средней Печоры (междуречья Усы–Адзвы–Лаи). Эта территория занята заболоченными тундрами с разреженными еловыми и березовыми лесами, имеет многочисленные небольшие озера и

речки. Плотность населения лебедей в конце августа–сентябре в этих местообитаниях различна. Наиболее высока она в междуречье Уса–Адзьва–Малая Роговая (0.13 особи на 1 км²). Численность птиц в междуречьях Усы–Большой Нерцеты–Большой Роговой и Усы–Адзьвы–верховья Сандивея – 0.03, в районе среднего течения Лаи – до 0.04 особи на 1 км².

На Югорском п-ове в послегнездовое время птицы (преимущественно малые лебеди) немногочисленны, места обитания их приурочены к приморским низинам Баренцева и Карского морей. В этих местообитаниях встречаются редкие выводки и отдельные пары птиц. В местообитаниях нижнего течения р. Большая Ою в июне–июле плотность населения лебедей варьировала от 0.7 до 0.9, в междуречьях Табью–Кары–Путью (район Карской губы) – от 1.7 до 4.0 особей на 1 км². В первой декаде сентября численность птиц в данных местообитаниях снижалась более чем в пять раз. На остальной территории Югорского п-ова плотность населения лебедей в сентябре варьировала от 0.07 до 0.19 особи на 1 км². В послегнездовой период и во время осенней миграции скопления птиц отсутствуют.

В августе–сентябре лебеди многочисленны в прибрежно-морских местообитаниях, которые служат им местом кормежки и отдыха во время миграций. Птицы особенно многочисленны в это время на мелководьях Хайпудырской (3–5 тыс.) и Болванской (до 2 тыс. особей) губ. В прибрежно-морских местообитаниях восточноевропейских тундр численность птиц летом варьирует от 9 до 17 тыс. особей, осенью – от 20 до 30 тыс. особей (Минеев Ю., Минеев О., 2008). В августе группы птиц (до пяти особей) рассредоточены на морской акватории Хайпудырской губы, преимущественно, в районе островов Долгий, Зеленец и Вайгач (Strøm et al, 2000). На о-ве Колгуев скопление (до 300 особей) мигрирующих малых лебедей отмечено только на оз. Песчанка в третьей декаде сентября (Морозов, Сыроечковский-мл., 2004).

Рассматривая распределение лебедей и их численность по территории восточноевропейских тундр, важно отметить, что обилие птиц в том или ином районе обусловлено наличием массовых кормовых объектов: осок, водных макрофитов (рдесты, водоросли и др.) в континентальных водоемах и на морских побережьях. Наибольшее видовое богатство травянистых растений, в том числе и различных видов осоковых, составляющих основу питания лебедей, характерно для полосы северных тундр (Растительность..., 1980). В восточноевропейских тундрах рдесты, урути, харовые водоросли и другие ги-

датофиты встречаются преимущественно в крупных и средних озерах. Местами они образуют полосу мощных ковровых образований (Флора и фауна..., 1978). Эти виды и другие макрофиты служат основными кормовыми объектами лебедям перед миграциями на зимовку. Водоемы с произрастанием этих видов гидатофитов привлекают лебедей, где они делают остановки на длительное время в период сезонных миграций.

Ненецкий автономный округ Архангельской области и бассейн р. Печоры (Республика Коми) служат важными районами гнездования кликуна и малого лебедя на европейском северо-востоке России. На этой территории ежегодно гнездится и линяет от 30 до 40 тыс. особей малых лебедей и 8-10 тыс. особей кликуна. Анализ трендов многолетней динамики численности этих видов выявил в ней наличие цикличности подъемов и спадов. Флуктуации высокой численности кликуна происходят через 2-5 лет, их средний интервал – 2.7 года. Максимумы численности малого лебедя происходят с амплитудой в 2-9 лет, их среднегодовой интервал равен 3.8 года. В динамике численности лебедей прослеживаются и более продолжительные периоды. Для кликуна характерен цикл продолжительностью 9-10 лет, для малого лебедя – 13 лет (Минеев Ю., 2003).

Глава 5. ОХРАНА ЛЕБЕДЕЙ

На протяжении последних десятилетий ведется активная дискуссия о том, в какой мере влияет на биосферу рост численности населения планеты и разные формы хозяйственной деятельности. По мнению Дирзо и Рейвена, «...только потеря биоразнообразия является действительно непреложно установленным глобальным изменением природной среды, которое доказано в настоящее время» (Dirzo, Raven, 2003). Антропогенные изменения всегда обедняют фауну и делают уязвимыми сохранившиеся виды и группировки. Снижение биоразнообразия происходит в первую очередь за счет утраты редких видов.

Численность лебедей по ряду причин в разных регионах и странах в последние десятилетия повсюду сократилась. В некоторых районах они исчезли полностью, в других – их численность сильно сократилась. Это произошло вследствие хозяйственного освоения многих, еще недавно нетронутых территорий, где лебеди гнездились, и из-за сокращения площадей и ухудшения качества угодий, где они зимовали. Немаловажную роль в сокращении численности лебедей сыграло и играет браконьерство и другие еще не выясненные факторы.

Обеспечение охраной редких видов – безусловное требование российского законодательства. Редкие виды являются наиболее уязвимыми компонентами биоразнообразия, самым чутким интегрированным индикатором его неблагоприятных изменений.

Отдельные звенья биологического цикла лебедей (места гнездования, линьки, формирования крупных пролетных скоплений и остановок во время сезонных миграций) неотъемлемо связаны с освоением определенных объектов – ключевых биотопов. Каждый критический временной отрезок жизни птиц сопровождается использованием конкретного ключевого биотопа. В это время они наиболее уязвимы, поэтому даже незначительное нарушение этих биотопов может привести к непоправимым последствиям для популяций лебедей.

Лебеди, как правило, чувствительны к фактору беспокойства, даже к легко нарушаемым в процессе хозяйственной деятельности биотопам. Сохранение их обитания требует специальных режимов, что, по существу, возможно только на особо охраняемых природных территориях.

В настоящее время состояние тундровых местообитаний и акваторий прибрежных мелководий Баренцева моря Ненецкого автономного округа (НАО) вызывает определенные опасения. Нефтегазопромысловое освоение территории и создание транспортной инфраструктуры обедняет видовое разнообразие птиц и ведет, в конечном счете, к деградации тундровых экосистем (Mineyev Yu., 1998, Минеев Ю., 1982, 2000). Для контроля качества природной среды необходим экологический мониторинг всех ее компонентов. В качестве ограничивающих факторов целесообразно рассматривать экологические, гидрометеорологические, геологические, навигационные и другие условия. К наиболее значимым экологическим факторам относятся ООПТ, водоохраные зоны водотоков и водоемов, уровень загрязнения компонентов природной среды, зоны повышенной биопродуктивности и места обитания охраняемых видов фауны и флоры (Юдахин и др., 2002).

Сложность природных тундровых экосистем и их высокая уязвимость в условиях антропогенной трансформации – основной фактор изменения в биологических компонентах природной среды, которая служит жизненной ареной лебедям. Ряд ценных водно-болотных угодий восточноевропейских тундр утрачивает значение как места массового размножения и линьки лебедей. Наибольшие изменения в тундровых экосистемах отмечены в Большеземельской тундре на п-ове Медынский Заворот, в бассейне рек Черная, Колва, Шапкина, Море-Ю и на побережье Баренцева моря (Mineyev Yu., 1998, Минеев Ю., 2003).

Северо-Западная Европейская популяция малого лебедя, зимующая в Западной Европе, размножается главным образом в восточноевропейских тундрах. В последние годы в тундре значительно выросла численность кликуна, тундровые местообитания интенсивно осваиваются шипуном. В настоящее время восточноевропейские тундры по видовому разнообразию и численности лебедей не имеют себе равных в пределах России. В пределах региона расположены узловые пункты остановок мигрирующих и концентрации предотлетных лебедей: Коровинская, Болванская и Колоколкова губы, п-ов Русский Заворот и бассейн Печоры. Учитывая ценность региона, как района размножения и линьки малого лебедя, необ-

ходимость охраны уникальной территории европейского северо-востока России очевидна (Минеев Ю., 1982, 1987, 1994, 2000, 2003; Водно-болотные..., 2003; Mineyev Yu., 1998). При этом следует принять во внимание риск, связанный с возможными нарушениями и загрязнением окружающей среды, вызванных в результате добычи нефти, газа и организации соответствующей инфраструктуры, в местах гнездования и линьки лебедей.

В этой связи общая стратегия охраны видов должна заключаться в сохранении возможно большего числа естественных угодий, как среды обитания птиц. При анализе территорий, ценных для обитания лебедей, мы выбрали в качестве критериев показатели высокой численности птиц на гнездовые (100-500 пар), линьке (свыше 1 тыс. особей) и остановках на пролете (3-5 тыс. особей). На основе совокупности названных критериев к очагам массового обитания лебедей мы отнесли приморские тундры и морские заливы Колоколковой, Коровинской, Болванской, Хайпудырской и Бельковской губ, а также бассейн р. Сеньгяхи и полуостровов Русский Заворот (Малоземельская тундра) и Медынский Заворот (Большеземельская тундра) и бассейн Печоры. В ряде случаев некоторые территории в конкретный период нахождения птиц в тундре не соответствуют выделенным выше критериям. Однако по функциональной значимости (места линьки и массовых остановок мигрантов) они заслуживают выделения в охраняемые территории. К этим угодьям отнесены бассейн р. Черная, Вашуткины озера (Большеземельская тундра), междуречья Бельковская-Васьяха, Лымбадаяха-Седьха, Табью-Сааяха-Сопчаю с приморской тундрой Карской губы (Югорский п-ов).

Названные 15 тундровых территорий имеют первостепенное, а ряд из них международное значение для охраны лебедей. К категории международного значения и внесенных в Перспективный список Рамсарской конвенции (Водно-болотные..., 2003) в Малоземельской тундре относятся Колоколкова и Коровинская губы (заливы), п-ов Русский Заворот, дельта Печоры, в Большеземельской тундре – побережье и мелководья Хайпудырской губы. Большинство ценных местообитаний лебедей до настоящего времени не является особо охраняемыми природными территориями (ООПТ). В восточноевропейских тундрах охрана водно-болотных комплексов и обитающих в них лебедей осуществляется только в нескольких природных территориях. Прежде всего, это государственный природный заповедник «Ненецкий». Он располагается на п-ове Русский Заворот, включая акватории Коровинской, Средней

и Кузнецкой губ, а также острова Гуляевские Кошки. Частью заповедника является территория низовий дельты Печоры и часть дельты р. Восточная Нерута (Большеземельская тундра). В состав заповедника входят Болванская губа, острова в юго-восточной части Баренцева моря (Матвеев, Голец, Долгий, Большой и Малый Зеленцы). В заповеднике гнездится, линяет и концентрируется перед осенней миграцией основная масса малого лебедя, обитающего в европейской части России. Территория заповедника внесена в список перспективных водно-болотных угодий международного значения в России. Места гнездования, линьки и остановок мигрирующих лебедей охраняются в государственном республиканском зоологическом заказнике «Ненецком», региональных природных заказниках «Нижнепечорский» и «Шоинский». Планируется организация ООПТ «Большеземельский» в западной части Югорского п-ова и «Вайгачский» на о-ве Вайгач.

В Республике Коми организовано значительное количество особо охраняемых природных территорий (Таскаев и др., 1996), многие из которых важны для охраны лебедей. К наиболее ценным водно-болотным угодьям относятся Косминские, Маерские и Путинские озерные системы, болотные урочища Усванюр и Океан, водно-болотные угодья бассейна р. Печора (от устья р. Колва до р. Зверинец), низовья Лемва и междуречья Усы–Юньяхи (Минеев Ю., 2000).

Основа стратегии охраны лебедей на современном этапе – сохранение местообитаний и обеспечение необходимых условий для обитания во все периоды их годового цикла. На рассматриваемой территории наиболее приемлемой формой сохранения ценных природных территорий для лебедей является создание новых ООПТ с достаточно строгим режимом охраны. Разумеется, определить точную долю от какой-либо территории или от площади какой-либо экосистемы, которую необходимо взять под охрану для предотвращения ее дальнейшей деградации или потери естественного биоразнообразия – задача, которую ввиду сложности социально-экономической ситуации в настоящее время еще предстоит решить.

В современной сложившейся ситуации в первую очередь необходимо сохранить водно-болотные угодья, имеющие особое значение в качестве мест обитания водоплавающих птиц, приоритетная роль которых определена Рамсарской конвенцией (1971). Перечисленные выше территории соответствуют также критериям ключевых орнитологических территорий всемирного и общеевропейского значения. В качестве дополнительных мер по сохранению водно-болотных угодий п-ова

Русский Заворот, Коровинской и Колоколковой губ является организация на их основе биосферного заповедника.

Проблема сохранения природных комплексов тундровой зоны в силу природно-экономических особенностей имеет большую остроту по сравнению с другими районами. Последнее обусловлено тем, что тундровый биом характеризуется сообществами, которым в общих суровых условиях свойственны низкая ценотическая активность и малая экспансия, что, в конечном счете, обуславливает их повышенную уязвимость и низкую устойчивость к антропогенным воздействиям (Соколов, Чернов, 1983). Реализация проекта сети охраняемых водно-болотных угодий – важный этап основы дальнейшего изучения, мониторинга и охраны лебедей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В монографии приведены материалы по распространению и биологии лебедя-шипуна, кликуна и малого лебедя на европейском северо-востоке России. Наше исследование не претендует на исчерпывающие сведения об экологии птиц региона. Многие вопросы, функционально связанные с пространственной динамикой ареалов, численностью, размножением и миграцией лебедей, требуют дальнейших исследований. Нуждается в существенном углублении изучение биологии размножения лебедей, особенно расширяющих свой ареал (шипун и кликун).

На основе материалов наземных и авиавизуальных учетов сделана попытка определить численность лебедей. Используемые литературные источники подчас отрывочны либо основаны на неполной или устаревшей информации. Это затрудняет представить общую картину движения численности локальных популяций.

Установлено, что для лебедей свойственна внутривидовая территориальность, основная функция которой – регуляция плотности гнездования, препятствие переуплотнению. Поселения изученных видов, вероятно, не являются демографическими или эволюционными единицами, возможно, они относятся к социальным общностям низшего порядка. Необходимы генетические исследования лебедей в различных частях ареала России, что позволит выяснить закономерности их размещения, преемственности поселений и дальнейшей эволюции в условиях Субарктики.

Одним из главнейших факторов, определяющих существование лебедей, служит кормовая база. Климатические тренды последних десятилетий в Арктике способствуют появлению местообитаний с оптимальными условиями для лебедей, обитающих в более южных частях ареалов. Это главные причины размножения и скоплений на линьке кликуна и шипуна в тундровой зоне.

В отдельных районах европейского северо-востока России, обладающих высокой биологической продуктивностью, птицы

концентрируются на гнездовье, линьке и в период сезонных миграций. В таких местах они скапливаются в значительных количествах. Крупные скопления лебедей, изымая значительное количество органического вещества в виде корма, возвращают обратно продукты распада в природные экосистемы. Однако биоценотические связи лебедей с растительностью наземных и водных субарктических экосистем практически не исследованный аспект экологии птиц.

Важнейшее условие дальнейшего изучения экологии лебедей – проведение экспериментальных исследований с применением индивидуального кольцевания шейными цветными кольцами и радиомечения. Эти методы дают возможность не только обосновать ряд теоретических исходных положений (границы локальных популяций, территориальные связи, межгодовые изменения популяционной структуры, ход динамики численности), опираясь на безупречный материал, но позволяют выработать правильную стратегическую линию в деле охраны лебедей.

В условиях бурного экономического развития Арктической зоны быстро меняется облик тундровых ландшафтов, усиливается фактор беспокойства, растет прямое влияние человека на места обитания и численность лебедей. Хозяйственная деятельность человека приводит к трансформации и загрязнению мест обитания птиц, при этом не всегда уделяется необходимое внимание их охране. В условиях возрастающей антропогенной трансформации природной среды как никогда актуальны мониторинговые исследования по лебедям. Одна из важнейших задач мониторинга – выявление и установление оптимального режима охраны местообитаний лебедей в высоких широтах.

ЛИТЕРАТУРА

Алисов Б. П. Климатические области и районы СССР. М.: Географгиз, 1947. 211 с.

Андреев А. В. Редкие виды птиц острова Вайгач//Материалы X Всесоюзной орнитологической конференции (г. Витебск, 17-20.08.1991 г.). Минск, 1991. Ч. 2. Кн. 1. С. 21.

Андреев А. В. Экологические особенности миграций гусеобразных в устьевой области Северной Двины: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГПУ, 2005. 206 с.

Андреев В. Д. Усть-Сысольский уезд (Краткий орнитологический очерк). СПб., 1910. Т. 2. С. 33-41. (Тр. эксп. по исследованию земель Печорского края Вологодской губ).

Андреев В. Д., Бианки В. Л. К авифауне Усть-Сысольского уезда Вологодской губернии//Ежегодник зоол. музея АН. СПб., 1910. Т. 15. Вып. 2. С. 247-253.

Антипин В. М. Фауна позвоночных северо-востока Новой Земли//Проблемы Арктики. 1938. № 2. С.153-171.

Анорова Н. С. Возрастные изменения птиц//Орнитология. 1965. Вып.7. С. 308-415.

Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.

Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: ДиК, Дрофа, 1997. 116 с.

Банников А. Г. Заметки по орнитофауне полуострова Канин//Тр. Арктич. ин-та. Л., 1934. Вып. XI. С. 87-94.

Белоусова А. В. Стратегия размножения малого лебедя *Cygnus columbianus bewickii*: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы, 1999. 30 с.

Бешкарев А. Б., Теплов В. В. Новые виды Печоро-Илычского заповедника//Рус. орнит. журн. 1993. Т. 2. Вып. 1. С. 90-92.

Бешкарев А. Б., Теплов В. В. Новые находки птиц в Печоро-Илычском заповеднике//Экология животных в естественных и антропогенных ландшафтах европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1994. С. 5-8. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 136).

Бианки В.В. К экологии лебедя-кликун на Кольском полуострове//Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 1. Мелитополь, 1990. С. 76-81.

Бианки В. В., Коханов В. Д., Скокова Н. Н. Осенний пролет водоплавающих птиц на Белом море. Мурманск, 1975. С. 3-76. (Тр. Кандалакшск. гос. заповедника, Вып. 9).

Бианки В. В., Шутова Е. В. Размещение и численность лебедей на севере Европейской части СССР//Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 20-28.

Брагин А. Б. Охрана и гнездование лебедя-кликуна в Лапландском заповеднике// Экология и миграции лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 142-143.

Бороздин Э. К., Забродин В.А., Востряков Н. П. и др. Северное оленеводство. М., 1979. 286 с.

Бородин Л. Н. Промысловые виды из отряда пластинчатоклювых// Верхне-Вычегодская экспедиция. М., 1932. С.163-175.

Брауде М. И. Миграции лебедя-кликуна и малого лебедя на Нижней Оби//Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 97-99.

Бузун В. А. Краткий обзор миграций и гнездования водоплавающих птиц в восточной части Финского залива и на Ладожском озере//Гусеобразные Северной Евразии: III Международный симпозиум (6-10 октября 2005 г., Санкт-Петербург, Россия). СПб., 2005. С. 50-53.

Бутурлин С. А. Гагаровые, веслоногие, цапли, пластинчатоклювые, куриные, пастушковые, триперстки. М.-Л.: КОИЗ, 1935. 280 с.

Величко А. А., Борисова О. К., Креницкий К. В. Миграция границы тундра-лес при изменяющемся климате// Природа. 1997. № 2. С. 34-47.

Венгеров М. П. Линька лебедя-кликуна в пойме Нижней Оби (Ханты-Мансийский район Тюменской области)//Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 2. Мелитополь, 1990 а. С. 35-36.

Венгеров М. П. Размножение лебедя-кликуна в Ханты-Мансийском районе Тюменской области//Экология и охрана лебедей в СССР. Мелитополь, 1990 б. Ч. 2. С. 36-39.

Водно-болотные угодья России. Т. 3. (Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции). М.: Wetlands International Global Series № 3, 2000. 490 с.

Голдина Л. П. География озер Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1972. 110 с.

Головатин М. Г., Пасхальный С. П. Птицы Полярного Урала. Екатеринбург, 2005. 559 с.

Гольцберг Н. А. Микроклимат СССР. Л.: Наука, 1967. 286 с.

Горбацкий Г. В. Физико-географическое районирование Арктики. Ч.1. Полоса материковых тундр. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967. 136 с.

Горбунов Г. П. Материалы по распространению млекопитающих и птиц Новой Земли. М., 1929. С. 169-239. (Тр. Ин-та по изучению Севера, Вып. 40).

Гофман Э. К. Северный Урал и береговой хребет Пай-Хой. Т. 2. СПб., 1856. 376 с.

Гурьев В. Н. Видовой состав, численность и биомасса птиц среднего течения р. Вычегды. Сыктывкар, 1982. С. 10-20. (Тр. Коми ФАН СССР, № 51).

Гуртовая Е. Н. Об агрессивных взаимодействиях малых лебедей и других видов водоплавающих птиц в период размножения//Казарка. 2000. Вып. 6. С. 167-176.

Гусаков Е. С. Численность и население лебедя-кликун Пенжинско-Парапольского дола//Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 126-130.

Данилов Н. Н. Прошлое и современное распространение лебедя-кликун на Урале//Орнитология. 1962. Вып. 5. С. 281-283.

Данилов Н. Н., Рыжановский В. Н., Рябицев В. К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 134 с.

Детярев А. Г. Лебедь-кликун на северо-востоке Якутии//Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 2. Мелитополь, 1990. С. 72-75.

Дементьев Г. П. Птицы полуострова Канин//Сб. тр. Гос. Зоол. музея (при МГУ). М., 1935. Вып. II. С. 23-55.

Дементьев Г. П. Результаты кольцевания гусей. М., 1947. С. 76-82. (Тр. Центрального бюро кольцевания, Вып. VI).

Денисова М. Н. Особенности роста птенцовых, полувыводковых и выводковых птиц//Орнитология. 1958. Вып. 197. С. 165-181 (Учен. зап. МГУ).

Динамика ландшафтных компонентов и внутривековых морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. М.: ГЕОС, 2002. Вып. 3. 232 с.

Дмоховский А. В. Птицы Средней и Нижней Печоры//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1933. Т. 42. Вып. 2. С. 214-242.

Естафьев А. А. Птицы Западного склона Приполярного Урала//Животный мир западного склона Приполярного Урала. Сыктывкар, 1977. С. 44-101. (Тр. Коми филиала АН СССР, № 34).

Естафьев А. А. Современное состояние, распределение и охрана авифауны таежной зоны бассейна р. Печоры. Сыктывкар, 1981. 54 с. (Науч. докл. КФАН СССР, Вып. 68).

Естафьев А. А., Минеев Ю. Н. Распределение и численность птиц на местах выпаса оленей в Большеземельской тундре//Влияние антропогенных факторов на природу тундр. М., 1981. С. 55-65.

Естафьев А. А., Кочанов С. К., Лешко Ю. В., Мартыненко В. А., Сидоров Г. П. Растительный и животный мир озера Донты и его окрестностей//Эколого-фаунистические исследования на европейском северо-востоке России. Сыктывкар, 1998. С. 4-24 (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 157).

Исаков Ю. А. К вопросу об элементарных популяциях у птиц//Изв. АН СССР. Сер. биол. 1947. № 1. С. 54-70.

Исаков Ю. А. Элементарные популяции у птиц//Сезонное размещение и миграция птиц по данным кольцевания в СССР. М., 1948. С. 48-67 (Тр. центрального бюро кольцевания, Вып. 7).

Исаков Ю. А. Некоторые вопросы изучения фауны и географического распределения птиц. М., 1957. С. 292-308 (Тр. II Прибалт. орнитол. конф.).

Исаков Ю. А. Учет и прогнозирование численности водоплавающих птиц//Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 36-82.

Исаков Ю. А. Знание наследственных факторов, коллективного и индивидуального опыта в сезонном размещении и миграции птиц// XVIII Междунар. орнитол. конгресс.: Тез. докл. и стенд. сообщ. М.: Наука, 1982. С. 34.

Калякин В. Н. Гнездящиеся водоплавающие птицы Югорского полуострова// Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц. М., 1984. С. 14-16.

Калякин В. Н. Лебеди северо-востока Югорского п-ова и о-ва Вайгач// Экология и миграции лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 90-104.

Калякин В. Н. Антропогенные изменения фауны и населения наземных позвоночных некоторых районов Крайнего Севера// Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тр. Всесоюзн. совещания. М., 1987. Ч. 2. С. 96-97.

Калякин В. Н. К уточнению распространения некоторых видов гусеобразных в пределах Баренцевоморья и севера Западной Сибири// Бюл. Рабочей Группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. М., 1995. № 1. С. 150-157.

Калякин В. Н. Новые данные по фауне птиц Новой Земли и Земли Франца-Иосифа// Орнитология. 2001. Вып. 29. С. 8-28.

Карпович В. Н., Коханов В. Д. Учет численности охотничье-промысловых птиц на о. Вайгач// Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 91-99.

Карпович В. Н., Коханов В. Д. Фауна птиц острова Вайгач и Северо-Востока Югорского полуострова. М.: Лесная промышленность, 1967. С. 268-335. (Тр. Кандалакшск. гос. заповедн., Вып. 5).

Квартальянов П. В., Литвинова Е. М., Эрнандес Бланко Х. А. Новые сведения о гусеобразных Терского берега Белого моря// Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии: Тез. докл. Междунар. симпозиума (23-28 апреля 2003 г., г. Олонец, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск, 2003. С. 66-67.

Керцелли С. В. По Большеземельской тундре с кочевниками. Архангельск, 1911. 116 с.

Кищинский А. А. Учеты птиц с самолета. М., 1973. С. 197-235 (Тр. Окского гос. заповедн., Вып. 9).

Кищинский А. А. Птицы Коряжского нагорья. М.: Наука, 1980. 336 с.

Кищинский А. А. Миграции лебедя-кликуна *Cygnus cygnus cygnus* (L.)// Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Аистообразные-пластинчатоклювые. М.: Наука, 1979а. С. 70-75.

Кищинский А. А. Миграции тундрового лебедя – *Cygnus bewickii* Yarr.// Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Аистообразные-пластинчатоклювые. М.: Наука, 1979. С. 75-79.

Кондратьев А. Я., Кищинский А. А. Мечение малых лебедей на Западной Чукотке// Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 141-142.

Корякин А. С. Гусеобразные Мурманской области// Гусеобразные Северной Евразии. III Международный симпозиум (6-10 октября 2005 г., Санкт-Петербург, Россия). СПб., 2005. С. 158-160.

Коузов С. А. Адаптации к морским мелководьям у лебедей-шипун (Cygnus olor), гнездящихся на Кургальском полуострове (восточная часть Финского залива)//Гусеобразные Северной Евразии. III Международный симпозиум (6-10 октября 2005 г., Санкт-Петербург, Россия). СПб., 2005. С. 160-162.

Кречмар А. В. Экология лебедя-кликун (Cygnus cygnus) на крайнем северо-востоке Азии//Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 2. Мелитополь, 1990. С. 78-82.

Кречмар А. В., Кондратьев А. В. Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии. Магадан, 2006. 458 с.

Кривенко В. Г., Молочаев А. В., Азаров В. И., Борщевский В. Г., Мартышин Т. Н. Распределение и численность лебедя-кликуна в Ямало-Ненецком автономном округе//Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 94-95.

Кривоносов Г. А. Лебедь-шипун в СССР//Экология и миграции лебедей в СССР. М.: Наука, 1987а. С. 3-10.

Кривоносов Г. А. Результаты кольцевания и цветного мечения лебедей шипунов в дельте Волги//Экология и миграции лебедей в СССР. М.: Наука, 1987 б. С. 56-61.

Кривцов С. К., Минеев Ю. Н. Суточные бюджеты времени и энергии лебедя-кликуна и малого лебедя в гнездовый период//Экология и миграция лебедей в СССР. Ч. 2. М.: Наука, 1987. С. 111-114.

Кузнецов Е.А., Анзигитова Н. В. Гнездовая численность и летнее распределение лебедя-шипун в СССР. Обзор//Казарка. 2002. № 8. С. 199-232.

Кучин А. П. Зимовка лебедя-кликуна на Алтае//Редкие наземные позвоночные Сибири: Материалы совещания (пос. Шушенское, 17-21 марта 1986 г.). Новосибирск, 1988. С. 125-137.

Ларионов В. Ф. Значение возраста в размножении птиц//ДАН АН СССР. 1949. Т. 65. № 6. С. 915-917.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М., 1957. 404 с.

Леонович В. В. Изменения в авифауне юга полуострова Канин//Орнитология. 1986. Вып. 21. С. 136-137.

Липсберг Ю. К. Апробация метода и результаты мечения лебедя-шипун шейными кольцами в Латвии// Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 51-54.

Литвин К. Е., Гуртовая Е. Н., Сыроечковский Е. В. Структура популяции малых лебедей в период размножения// Казарка, 1999. № 5. С. 185-202.

Литвин К. Е., Гуртовая Е. Н. Миграции на линьку лебедей-кликунов на полуострове Канин//Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии: Тез. докл. (23-28 апреля 2003 г., г. Олонек). Петрозаводск, 2003. С. 106-107.

Мальчевский А. С. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 280 с.

Мальчевский А. С. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц//Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969. Кн.1. С. 111-124.

Мензбир М. А. Птицы России. Т.1. М., 1895. 836 с.

Миграции птиц Восточной Европы и Северной Азии. Аистообразные-пластинчатоклювые. М.: Наука, 1979. 247 с.

Минеев О. Ю. Водоплавающие птицы Малоземельской тундры и дельты Печоры. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 161 с.

Минеев О. Ю., Минеев Ю. Н. Птицы дельты реки Печоры//Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 2002. Т. XI. № 183. С. 373-381.

Минеев Ю. Н. Весенний пролет и места линьки водоплавающих птиц Большеземельской тундры//Материалы Всесоюзн. конф. по миграциям птиц. М., 1975. Ч. 1. С. 215-217.

Минеев Ю. Н. Пространственная структура популяции лебедей Большеземельской тундры//Экология и охрана птиц: Тез. докладов VIII Всесоюзной орнитол. конф. Кишинев: «Штиинца», 1981а. С. 151.

Минеев Ю. Н. Сезонное размещение и численность водоплавающих птиц Малоземельской тундры// Изв. АН СССР. Сер. географ. 1981 б. № 4. С.119-122.

Минеев Ю. Н. Ресурсы водоплавающих птиц и их охрана на Европейском северо-востоке СССР//Проблемы охраны природы и рационального использования природных ресурсов в Северных регионах. Архангельск, 1982. С. 71-73.

Минеев Ю. Н., Размещение и численность водоплавающих птиц в Тиманской и Канинской тундрах//Современное состояние ресурсов водоплавающих птиц: Тез. Всесоюзн. семинара (20-23 октября 1984 г.). М., 1984. С. 13-14.

Минеев Ю. Н. Численность и характер пролета птиц весной 1978 г. на побережье Баренцева моря. Сыктывкар, 1986а. С. 30-37 (Тр. Коми филиала АН СССР, № 74).

Минеев Ю. Н. Сезонное размещение и численность лебедей на северо-востоке европейской части СССР// Бюл. МОИП, отд. биол. 1986б. Т. 91. Вып. 3. С.19-28.

Минеев Ю. Н. Водоплавающие птицы Большеземельской тундры. Фауна и экология. Л.: Наука, 1987 а. 110 с.

Минеев Ю. Н. Влияние некоторых экологических факторов на продуктивность водоплавающих птиц Большеземельской тундры// Влияние экологических факторов на продуктивность диких животных в экосистемах европейского северо-востока СССР. Сыктывкар, 1987 б. С. 28-35 (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 89).

Минеев Ю. Н. Лебедь-кликун (*Cygnus cygnus*) на европейском северо-востоке СССР//Зоол. журн. 1988. Т. LXVII. Вып. 9. С. 1430-1434.

Минеев Ю. Н. Влияние антропогенных факторов на население птиц (на примере Харьягинской нефтегазоносной структуры)//Эко-

логия животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Сыктывкар, 1994а. С. 27-38. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 136).

Минеев Ю. Н. Водоплавающие птицы Югорского полуострова. Сыктывкар, 1994 б. 103 с.

Минеев Ю. Н. Птицы заказника «Ненецкий» (северо-восток Малоземельской тундры) // Рус. орнитол. журн. 1994 в. №3(4). С. 319-336.

Минеев Ю. Н. Отряд *Anseriformes*, гусеобразные//Фауна европейского северо-востока России. Птицы. Т.1. Ч.1. СПб.: Наука, 1995. С. 15-67.

Минеев Ю. Н. Миграции малых лебедей в тундрах европейского северо-востока России//Экологические аспекты сохранения видового разнообразия на европейском северо-востоке России. Сыктывкар, 1996. С. 46-57. (Тр. Коми НЦ УрО РАН, № 148).

Минеев Ю. Н. Охрана водно-болотных угодий на европейском северо-востоке России//Финно-угорский мир: Состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды: Матер. Междуна-род. конф. (Сыктывкар, 2-5 июня 1997 г.). Сыктывкар, 2000. С. 205-208.

Минеев Ю. Н. Гусеобразные птицы восточноевропейских тундр. Екатеринбург, 2003. 225 с.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Современное распространение шипуна и кликуна в Малоземельской тундре//Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии: Тез. докл. Междуна-род. симпозиума (23-28 апреля 2003 г., г. Олонец, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск, 2003. С. 117-119.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Фауна птиц бассейна реки Черная (Большеземельская тундра)//Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 2007. Т. XVI. № 357. С. 595-614.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Птицы прибрежно-морских экосистем Баренцева моря//Север: Арктический вектор социально-экологических исследований. Сыктывкар, 2008. С. 258-276.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Орнитофауна Колокольной губы (Малоземельская тундра)// Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 2009а. Т. XVIII. № 540. С. 2367-2381.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Птицы Малоземельской тундры и дельты Печоры. СПб.: Наука, 2009б. 263 с.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Экология лебедя-кликуна (*Cygnus cygnus*) на европейском северо-востоке России//Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2011а. № 4(8). С. 42-47.

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю. Орнитофауна района горы Малая Падея (хребет Пай-Хой, Югорский п-ов)// Рус. орнитол. журн. 2011б. Т. XX. № 649. С. 759-770 .

Минеев Ю. Н., Минеев О. Ю., Накул Г. Л. К орнитофауне долины реки Коротайхи (Большеземельская тундра)//Рус. орнитол. журн. Экспресс-выпуск. 2009. Т. XVIII. № 474. С. 519-534.

Михеев А. В. Материалы по изучению перелетов птиц в СССР// Ученые записки Москов. гос. педагогич. ин-та им. В.И. Ленина. 1953. Т. LXXIV. Вып. 4. С. 113-146.

Михельсон Х. А., Леиньш Г. Т., Меднис А. А., Климпиньш В. А. Демография популяции хохлатой чернети (*Aytia fuligula*) озера Энгурес//Экология водоплавающих птиц Латвии: Орнитологические исследования. 1968 а. № 5. С.109-152.

Михельсон Х. А., Леиньш Г. Т., Меднис А. А., Климпиньш В. А. Демография популяции широконоски (*Anas clypeata*) озера Энгурес// Экология водоплавающих птиц Латвии: Орнитологические исследования. 1968. № 5. С.153-166.

Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум Н. Н. Популяционная экология мигрирующих уток в Латвии. Рига, 1986. 111 с.

Морозов В. В. К фауне и распространению птиц в Большеземельской тундре и на Югорском полуострове//Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1997. С. 110-116.

Морозов В. В., Сыроечковский Е. Е.-мл. Материалы к познанию орнитофауны острова Колгуев//Орнитология. 2004. Вып. 31. С. 9-50.

Недзинскас В. С. Опыт цветного мечения лебедей-шипун в Литве// Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 54-56.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Наука, 1953. 502 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Изд-во «Мир», 1975. 740 с.

Паакспуу В. М. Матсалуский залив как место остановки пролетных лебедей//Тр. Матсалуского заповедника. Таллин, 1968. Вып. 1. С. 132-133.

Паакспуу В. М., Кастепыльд Т. А. Предварительные результаты цветного мечения лебедей-шипун в Эстонской ССР// Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 46-51.

Перфильев В. И. Лебедь-кликун и малый лебедь на севере Якутии// Экология и миграция лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 134-136.

Плесский П. В. К орнитофауне бассейна р. Летки. М., 1928. С. 31-57 (Тр. Вятского педагогического ин-та, Т. 3. Вып. 1).

Поливанов В. М. К вопросу о постоянстве местных гнездовых популяций у птиц//Тез. докл. II Прибалтийской орнитол. конфер. по проблеме миграции птиц. Таллин, 1954. С. 41-43.

Портенко Л. А. Фауна птиц внеполярной части Северного Урала. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 8. 240 с.

Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 429 с. Республика Коми. Энциклопедия. Т.1. Сыктывкар, 1997. 472 с.

Рихтер Г. Л., Чикишев А. Г. Север Европейской части СССР. М., 1966. 238 с.

Романов А. А. О залетах некоторых видов птиц на о-в Вайгач и Югорский полуостров//Орнитология, 1991. Вып. 5. С. 174.

Рыкова С. Ю. Миграции гусеобразных в районе Пинежского заповедника (Архангельская область)//Вестник охотоведения. 2010. Т. 7. № 2. С. 268-271.

Рыкова С. Ю., Рыков А. М. Редкие виды животных Пинежского заповедника//Экология редких, малоизученных и хозяйственно важных животных европейского северо-востока СССР. Сыктывкар, 1989. С. 60-66. (Тр. Коми НЦ УрО РАН СССР, № 100).

Рябицев В. К., Алексеева Н. С., Поленц Э. А., Тюлькин Ю. А. Авифаунистические находки на Среднем Ямале//Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1995. С. 64-66.

Рябицев В. К., Тарасов В. В., Искандаров А. К. К распространению птиц на северо-востоке Ямала//Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири. Екатеринбург, 1995. С. 66-69.

Саввинов Д. Д. Прогнозирование тундровых почв расчетным методом//Растительность и почвы Субарктической тундры. Новосибирск, 1980. С. 195-200.

Сдобников В. М. Методы промыслово-биологической съемки в Арктике. Л., 1938. 36 с. (Тр. НИИ полярного земледелия, животноводства и промыслового х-ва. Сер. «Промысловое х-во». Вып. 3).

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 316 с.

Семенов-Тянь-Шанский О. И., Гилязов А. С. Экология лебедя-кликлуна в Лапландском заповеднике//Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 1. Мелитополь, 1990. С. 118-121.

Соколов Л. В. Филопатрия и дисперсия птиц (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 230). Л.: Наука, 1991. 231 с.

Соколов В. Е., Чернов Ю. И. Арктические экосистемы: особенности их организации, развития и проблемы охраны//Природа и ресурсы. Июль-сентябрь 1983. Т.19. № 3. С. 2-9.

Сотников В. Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Неворобьиные. Т. 1. Ч. 1. Киров, 1999. 399 с.

Спангенберг Е. П., Леонович В. В. Птицы северо-восточного побережья Белого моря//Тр. Кандалакш. гос. заповедника. Вып. II. Мурманск, 1960. С. 213-336.

Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны СССР. М.: Наука, 1990. 728 с.

Сыроечковский Е. В., Литвин К. Е., Калякин В. Н. Особенности гнездования малых лебедей на о. Вайгач в 1986-1987 гг. //Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 1. Мелитополь, 1990. С. 121-123.

Таскаев А. И., Гладков В. П., Дегтева С. В., Алексеева Р. Н. Система особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 1996. 36 с.

Теплов В. П. Водоплавающие птицы района Печоро-Илычского заповедника//Тр. Печоро-Илычского гос. заповедн. Вып. 4. Ч. 2. М., 1948. С. 3-66.

Теплов В. П. О распространении и прилете лебедя-кликун в районе Печоро-Ильчского заповедника//Тр. Бюро кольцевания. Вып. 8. М., 1955. С. 171-173.

Ткаченко Е. Э. Численность и размещение лебедей на зимовках в Азербайджане//Экология и охрана лебедей в СССР. Ч. 1. Мелитополь, 1990. С. 135-136.

Турьева В. В. Птицы Удорского района//Изв. Коми филиала ВГО. Т. 1. Вып.1. Сыктывкар, 1951. С. 71-79.

Успенский С. М. Птицы востока Большеземельской тундры, Югорского полуострова и острова Вайгач//Тр. ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск. 1965. Вып. 38. С. 65 - 101.

Успенский С. М., Кищинский А. А. Опыт аэровизуального учета гнездовых популяций водоплавающих птиц в тундре// Охотоведение. М.: Лесная промышленность, 1972. С. 210-234.

Фауна европейского Северо-Востока России. Птицы. Т. 1. Ч. 1. (Неворобьинообразные). СПб.: Наука, 1995. 325 с.

Фильчагов А. В. К изучению гусей и лебедей на полуострове Канин//Бюл. рабочей группы по Гусям Восточной Европы и Северной Азии. 1995. № 1. С. 170-172.

Флинт В.Е. Стратегия сохранения редких видов в России: теория и практика. М.: ГЕОС, 2000. 200 с.

Флора и фауна водоемов Европейского Севера. Л.: Наука, 1978. 192 с.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. Опыт трансконтинентальной коррекции этапов развития растительности и климата, М.: Наука, 1977. 200 с.

Чельцов-Бебутов А. М., Кошкина А. К. Консервативны ли территориальные связи речных уток?//Орнитология. 1968. Вып. 9. С. 13-26.

Чернов Ю. И. Структура животного населения Субарктики. М.: Наука, 1978. 167 с.

Чикишев А. Г. Природное районирование//Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 305-349.

Щадилов Ю. М., Орлов В. А. Численность, размещение и экология лебедей в гнездовой период на севере Ненецкого автономного округа//Экология и миграции лебедей в СССР. М.: Наука, 1987. С. 77-84.

Щадилов Ю. М., Белоусова А. В., Риз А., О'Коннел М. Лебеди дельты Печоры и прилегающих территорий//Казарка. 1999. № 5. С. 203-209.

Шважас С. Изменения областей распространения популяций отдельных видов гнездящихся и зимующих водоплавающих восточной Прибалтики// Современное состояние популяций, управление ресурсами и охрана гусеобразных птиц Северной Евразии: Тез. докл. Международн. симпозиума (23-28 апреля 2003 г., г. Олонец, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск, 2003. С. 158-159.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Свердловск, 1969. 198 с. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Вып. 5).

Шнитников А. В. Изменчивость общей увлажненности материков Северного полушария // Зап. географ. об-ва СССР. М.-Л., 1957. Т. 16. 337 с.

Шнитников А. В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л.: Наука, 1969. 246 с.

Юдахин Ф. И., Губайдуллин М. Г., Коробов В. Б. Экологические проблемы освоения нефтяных месторождений севера Тимано-Печорской провинции. Екатеринбург: УрО РАН, 2002. 314 с.

Andersen F. S. Egg size and the age composition of bird populations // Vid. medd. Dansk naturhistor. foren. København, 1958. V. 119. P. 1-24.

Andersen-Harild P. En undersøgelse af Knosvanens (*Cygnus olor*) faeldningsladed i Danmark // Dan. ornithol. foren. tidsskr., 1971. V. 65. № 3. S. 89-97.

Atkinson-Willes G. L. The numerical distributions and conservation requirements of swans in North-west Europe // 2nd Int. Swan Symposium, Sapporo/ IWRB, Slimbridge, UK. 1981. P. 40-49.

Bacon P. J., Andersen-Harild P. Colonial breeding in mute swans (*Cygnus olor*) associated with an allosyme of lactate dehydrogenase // Biol. J. Soc. 1987. V. 30. № 3. P. 193 - 228

Beekman J. H. International censuses of the north-west European Bewick's Swan population, January 1990 and 1995 // Swan Specialist Croup Newsletter. 1997. P. 7-9.

Beekman J.H., Van Eerden M. R., Dirksen S. Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* utilizing the changing resource of *Potamogeton pectinatus* during autumn in the Netherlands // Wildfowl-Supplement. 1991. № 1. P. 238-248.

Beekman J. H., Van Eerden M. R., Mineyev Yu. N., Luigujoe L., Den Hollander H. J. Landsite satellite images for detection of submerged macrophytes: in search of potential stop-over feeding sites for Bewick's Swans (*Cygnus columbianus bewickii*) along their migratory route between Arctic Russia and Western Europe // Giber Faune Sauvage, Game and Wildlife. 1996. Vol. 13. P. 421-450.

Black J. M., Rees E. C. The structure and behaviour of the Whooper swan population wintering at Caerstudy, Dumfries and Galloway, Scotland: an introductory study // Wildfowl, 1984. V. 5. P. 21-36.

Brown J. A. Harvie. Sketch of the ornithology of the Lower Petchora // Proc. Nat. Hist. Soc. of Glasgow. January 25 th. 1876. P. 44-56.

Brown J. A. Harvie. On the distribution of birds in North Russia // Ann. a. Mag. Natur. Hist. 4 th ser. 1877. Vol. 19. N 112. P. 277-290.

Burges R. M., Stickney A. A. Interspecific aggression by Tundra Swans Toward Snow Geese on the Sagavanirktok River Delta, Alaska. Auk, 1994. V.111, № 1. P. 204-207.

Cong P.H., Cao L., Fox A. D., Barter M., Rees E.C., Jiang Y. W., Zhu W., Song G. Changes in Tundra Swan *Cygnus columbianus bewickii* distribution and abundance in Yangtze River floodplain // Bird Conservation International. 2011. V. 21. P. 260-265.

Cramp S. One hundred and fifty years of Mute Swans on the Thames// Wildfowl, 1972. № 23. P. 119-124.

Dau C. P. Population structure and productivity of *Cygnus c. columbianus* on the Yukon Delta, Alaska// Proc. Second International Swan Symposium, I.W.R.B., Slimbridge, UK, 1981. P. 161-169.

De Smet M. Overwinterende Rleine Zwanen (*Cygnus bewickii*) in hun foeragaargebieden rond Assenede (Oost-Vlaanderen)//Veldornitol. Tijdschr., 1987. V. 10. № 2. S. 42-56.

Dirksen S., Beekman J. H., Slagboom T. H. Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* in the Netherlands: number, distribution and food choice during the wintering season// Wildfowl-Supplement. 1991a. № 1. P. 228-237.

Dirksen S., Beekman J. H. Population size, breeding success and distribution of Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* wintering in Europe in 1986-1987// Wildfowl-Supplement. 1991b. № 1. P. 120-124.

Dirzo R., Raven P. H. Global state of biodiversity and loss//Ann. Rev. Environment and Resources. 2003. V. 28. P. 137-167.

Evans M. E. Recognizing individual Bewick's Swans by bill pattern//Wildfowl, 1977. № 28. P. 153-158.

Evans M. E. Aspect of the life of the Bewick's Swan, based in recognition of individuals at a wintering site// Bird Study, 1979 a. V. 26. № 3. P. 149-162.

Evans M. E. Population composition, and return according to breeding status, of Bewick's Swan wintering at Slimbridge, 1963 to 1976// Wildfowl, 1979 b. № 30. P.118-128.

Haapanen A., Helminen M., Suomalainen H. Population growth and breeding biology of the Whooper Swan *Cygnus cygnus* in Finland in 1950-1970//Riistatieteell. Julk. 1973. Vol. 33. P. 39-60.

Haapanen A., Helminen M., Suomalainen H. R. The summer behaviour and habitat use of the Whooper Swan *Cygnus c. cygnus*//Finnish Game Research, 1977. № 36. P. 49-81.

Haapanen A. Whooper Swan *Cygnus c. cygnus* population dynamics in Finland// Wildfowl -Supplement. 1991. № 1. P. 137-141.

Haapanen A., Hautala H. Bimodality of spring migration of the Whooper Swan *Cygnus cygnus* in Finland//Wildfowl-Supplement. 1991. № 1. P. 195-200.

Hansen H. A., Shepherd P. E. K., King J. G., Troyer W. A. The Trumpeter Swan in Alaska//Wildlife Monographs. № 26, 1971. P. 6-83.

Helgeson N. C. The color phases of Downy Mute Swans// Wilson Bull. , 1978. V. 88, № 1. P. 1-3.

Hokhlova T. Y., Artemjev A. V. Reassessment of the Southern Limit for Whooper Swans Breeding in Northwest Russia //Waterbirds. 2002. V. 25. (Spec. Publication 1). P. 67-73.

Hora Jan. Bestandssituation des Höckerschwans *Cygnus olor* in der USSR// Beitr. Vogelk. 1985. B. 31. № 1-3. S. 93-103.

Kritsov S.K., Mineyev Yu. N. Daily time and energy budgets in Whooper Swans *Cygnus Cygnus* and Bewick's Swans, *Cygnus bewickii* in the breeding period // Wildfowl-Supplement. 1991. № 1. P. 319-321.

Laubek B. Habitat use by Whooper Swan *Cygnus cygnus* and Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* wintering in Denmark: increasing agricultural conflicts. *Wildfowl*, 1995. № 46. P. 8-15.

Laubek B., Nilsson L., Wieloch M., Koffijberg K., Sudfeldt C., Follstad A. // Distribution, numbers and habitat choice of the NW European Whooper Swan (*Cygnus cygnus*) population: results of an international census in January 1995. *Vogelvelt*, 1999. V. 120. P. 141-154.

Leeuw J. J., Beekman J. H. Growth and biometry of Mute Swan cygnets *Cygnus olor* in Groningen, the Netherlands// *Wildfowl –Supplement*. 1991. № 1. P. 288 -295.

Lensink C.J. Population structure and productivity of Whistling Swan on the Yukon Delta, Alaska// *Wildfowl*, 1973. V. 24. P. 21-25.

Luigujoe L., Kuresoo A., Leivits A. Numbers and distribution of Whooper Swans breeding, wintering and migration in Estonia, 1999-2000//*Waterbirds*, 2002. V. 25 (Spec. Publication-1). P. 61-66.

Ma Ming, Cai Dai. Swans in China. The Trumpeter Swan Society, Maple Plain, MN. 2000. 105 p.

Mathiasson S. Eurasian Whooper Swan *Cygnus cygnus* migration with particular reference to birds wintering in Southern Sweden// *Wildfowl –Supplement*. 1991. № 1. P. 201-208.

Mineyev Yu. N. Distribution and numbers of Bewicks Swans *Cygnus bewickii* in the European North East of the USSR// *Wildfowl –Supplement*. 1991. № 1. P. 62-67.

Mineyev Yu. N. Problems of Nature conservation of Eastern-European Tundra's// *Conserving our common Heritage of the Arctic*. Moscow, 1998. P. 203.

Mineyev Yu. N., Mineyev O. Yu. Waterfowl of Petchora River delta and Ruskij Zavorot peninsula//*Newsletter. Migratory Birds of the Western Palearctic (OMPO)*. 1999. № 20. P. 5-10.

Mineyev Yu. N., Mineyev O. Yu. Habitat selection and breeding biology of Bewick's Swans (*Cygnus c. bewickii*) on the Russkij Zavorot Peninsula (The North-Eastern part of the Malozemelskaya tundra)//*Acta Zoologica Lituanica*. 2000. V.10. № 2. P. 39-46.

Scott P. The Berwick's Swans at Slimbridge// *Wildfowl Trust Ann. Rep.*, 1966. № 17. P. 20-26.

Scott D. K. Functional aspect of prolonged care in Bewick's Swans// *Animal Behaviour*. 1980. V. 28. P. 938-952.

Scott D. K. Reproductive success in Bewick's Swans// In *Reproductive Success* (ed. T. H. Clutton-Brock). / University of Chicago Press. Chicago, 1988. P. 220-236.

Scott D. A., Rose P. M. Atlas of Anatidae Populations in Africa and Western Eurasian. Wetlands International Publication № 40. 1996. 336 p.

Seebom H. and Brown J. A. Harvie. Notes on the birds of the Lower Petchora// *Ibis*. 1876. Separ. P. 1-90.

Seebom H. On the migration of birds in Northeast Russia//*Ornithological Miscellany*, Edited by G. D. Rowley. London, 1876. Vol. 1. P. 239-247.

Seebhom H. Siberia in Europe. A visit to the valley of the Petchora, in North East Russia. London, 1880. 312 p.

Seebhom H. Birds of Siberia. A record of a naturalist visits to the valleys of the Petchora and Yenisei. London. 1901. 512 p.

Schaanning H.T.L. Verdrørend trakterne om Varangerfjorden spesielt Sydvarangers fauna i aarene 1900-1906//Ostfinmarrens fuglefauna. Ornithologiske meddeleser. Bergen, 1907. 98 p.

Sladen W. J. L. A continental study of Whistling Swan using neck collars// Wildfowl, 1973. V. 24. P. 8-14.

Syroechkovski-Jr. E. E. Distribution and population estimates for Whooper Swans in the Siberian Arctic in the 1990s. Vogelvelt, 2002. V. 25 (Special Publication 1). P. 100-113.

Syroechkovsky E. V., Litvin K. E., Gurtovaya E. N. Nesting ecology of Bewick's Swan on Vaygach Island, Russia// Waterbirds, 2002. Special Publication № 1. P.221-226.

Strom H., Isaksen K., Golowkin A. (eds.). Seabird and wildfowl surveys in the Pechora See during August 1998// Norwegian Ornithological Society. Report № 2. 2000. 63 p.

Ohtonen A., Huhtala K. Whooper Swan *Cygnus cygnus* egg production in different nesting habitat in Finland//Wildfowl-Supplement. 1991. № 1. P. 256-259.

Pearson H. J. Notes on the Birds observed on Vaigats, Novaya Zemlya, and Dolgoi Island, in 1897//Ibis. Seven series. 1898. № XIV. P. 185-208.

Pleske Th. Birds of the Eurasian tundra. Boston, 1928. Vol. 6. № 3. P. III-483.

Poot M. J. M., Beekman J. H., Mineyev Yu. N., Andersen-Harild P. The biology of growth and reproduction in anarctic breeding swan species, the Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii*// Unpubl. Zoological Laboratory, University of Groningen. The Netherlands. 1993. 29 p.

Rees E. C. Bewick's Swans: their feeding ecology and coexistence with other grazing anatidae// Journal of Applied Ecology, 1990. V. 27. P. 939-951.

Rees E. C. Distribution within the USSR of Bewick's Swans *Cygnus c. bewickii* marked in Britain//Wildfowl-Supplement. № 1. 1991. P. 209-213.

Rees E. C., Bowler P. J. Feeding activities of Bewick's Swan *Cygnus columbianus bewickii* at a migratory site the Estonian SSR// Wildfowl-Supplement. № 1. 1991. P. 249-255.

Rees E. C., Black J. M., Spray C. J., Thorisson S. Comparative study of the breeding success of Whooper Swans *Cygnus cygnus* nesting in upland and lowland regions of Iceland//Ibis. 1991. V.133. P. 365-373.

Rees E. C., Lievesley P., Pettifor R. A., Perrins C. Mate fidelity in swans: an interspecific comparison// Partnerships in Birds: the study of monogamy.(edited by J. M. Black) Oxford. University Press, Oxford. 1996. P. 118-137.

Rees E. C., Bowler J.M., Beekman J.H. *Cygnus columbianus* Bewick's Swan and Whistling Swan//Birds of the Western Palaearctic (BWP) Update 1. 1997. P. 63-74.

Rees E. C., Beekman J. H. Northwest European Bewick's Swans: a population in decline// British Birds, 2010. V.103. P. 640-650.

Roselaar C. S. Een vondst van een kleine zwaan *Cygnus columbianus bewickii* met gele poten//Limosa. 1975. V. 48. № 3-4. P. 202-204.

Tolvanen P., Aarvak T., Anufriev V. Lesser White-fronted Goose survey in Kanin Peninsula, Russia, in September 2008//Conservation of Lesser White-fronted Goose on the European migration rout/ Final report of the EU LIFE-Nature project 2005-2009. Helsinri, 2009. P. 40-43.

Ubels R. Diet choice and breeding success in Bewick's Swans (*Cygnus columbianus bewickii*)//Unpubl. Master Thesis Rijksuniversiteit Groningen, 1995. 47 p. + Appen. Figure 50.

Weiloch M., Czapuak A. *Cygnus olor immutabilis* in Poland// Wildfowl-Supplement. № 1. 1991. P. 304-309.

Worden J., Cranswick P. A., Crowe O., McElwaine G., Rees E. C. Numbers and distribution of Bewick's Swans *Cygnus columbianus bewickii* wintering in Britain and Ireland: results of international censuses, January 1995, 2000 and 2005//Wildfowl, 2006. №. 56. P. 3-22.

Научное издание

Юрий Николаевич Минеев
Олег Юрьевич Минеев

ЛЕБЕДИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Рекомендовано к изданию Ученым советом
Института биологии Коми НЦ УрО РАН

Редактор О.А. Гросу
Оригинал-макет Е.А. Волкова

Фото на обложке О.Ю. Минеев

Лицензия № 0047 от 10.01.99.

Подписано в печать 21.07.2014. Формат 60901/16. Бум. офсетная. Печать офсетная. Уч.-изд.
л. 8.0. Усл. печ. л. 8.0. Тираж Заказ.....

Адрес типографии