

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ И БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ИПАТКИ (*FRATERCULA CORNICULATA*, ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ

© 2023 г. Е. Ю. Голубова*

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,
Магадан, 685000 Россия

*e-mail: elena_golubova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.06.2023 г.

После доработки 20.06.2023 г.

Принята к публикации 01.09.2023 г.

Представлены результаты изучения в 1989–2019 гг. биологии размножения ипатки (*Fratercula corniculata*) на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря. Оценка численности ипатки, произведенная в начале 1990-х и 2007, 2008 гг. (90–100 и 75–112 тыс. особей, соответственно), не показала ее динамику, вследствие того, что были использованы различные методические приемы, однако данные по плотности гнездования в эти периоды указывали на ее повышение более чем на 30%. В последующие годы на поверхности модельных осыпей были зафиксированы более высокие показатели плотности птиц. С учетом этих данных, максимальная численность ипатки на острове может составить 166 тыс. ос. В зависимости от ледовой обстановки даты начала откладки яиц варьировали между 6 июня в 1990 и 17–18 июня в 1987, 1999 и 2001 гг. (средняя многолетняя 11 июня). Вылупление птенцов в разные годы начиналось в период с 17 по 29 июля (средняя многолетняя 22 июля). Однодневные птенцы весили от 35 до 53 г (в среднем 47.2). Средний вес месячных птенцов в 1999–2006 гг. составлял 145–329 г, при индивидуальном разбросе от 80 до 410 г. Средний возраст сходящих молодых птиц составил 44.7 сут. Первых из них отмечали в разные годы в конце августа и в начале сентября. По косвенным оценкам наиболее активно сход птиц проходит с 10 по 20 сентября и заканчивается в конце сентября–начале октября. Средний вес слетков, пойманных на пути следования к морю в 1987, 1988, 1989 и 1991 гг., составил 349, 338, 347 и 318 г, соответственно. Длина крыла варьировала от 153 до 156 мм. Успех размножения ипатов варьировал от 10.3 до 90.5% (в среднем 56.4%), успех инкубации – от 19.8 до 95.2% (в среднем 75.5%), успех птенцового периода – от 26.7 до 100% (в среднем 74.6%). В многолетнем аспекте успех размножения чаще всего был достаточно высоким, за исключением 2001, 2009–2012 и 2014, 2015 гг., когда этот показатель у птиц был ниже среднемноголетней оценки. Из наземных млекопитающих основную угрозу для живущих на острове взрослых ипатов, их кладок и сходящих в море птенцов представляют лисы, однако они не оказывают существенного влияния на состояние популяции вида. Эти хищники малочисленны и контролируют лишь определенные участки острова, в то время как ипатки рассредоточены практически повсеместно по его территории и чаще всего неуязвимы. Полевки выступают в качестве утилизаторов уже брошенных яиц. Тихоокеанские чайки и вороны не нападают на взрослых ипатов, но охотно подбьдают уже погибших птиц, а также погибших или живых птенцов во время их схода в море. Взрослых птиц добывают, хотя и редко, белоплечие орланы.

Ключевые слова: ипатка, *Fratercula corniculata*, численность популяции, фенология, успех размножения, вес слетков, хищничество, остров Талан, Охотское море

DOI: 10.31857/S0044513423110065, **EDN:** QLBWHD

Ипатка (*Fratercula corniculata* Naumann 1821) – типичный широко распространенный вид чистиковых птиц, обитающий на островах и побережьях Северной Пацифики. В американской части ареала гнездится на всем протяжении от северо-западного побережья Аляски до северной оконечности о-ва Ванкувер в Британской Колумбии. Самые крупные колонии сосредоточены в северо-западной части залива Аляска и на Алеутских

о-вах (Семиди, Шумагина, Агайк, Санак, Кейтик-кек, Саклик, Амагат, Большой Конюжий, Човиет, Булдырь), на некоторых островах Берингова и Чукотского морей (Прибылова, Св. Матвея, Св. Лаврентия, Малый Диомид, Чемиссо, Пуффин), а также на нескольких прибрежных и островных колониях вдоль материковой части Аляски. Всего в Северной Америке насчитывается 628 гнездовых колоний этого вида, где обитает

около 1 млн птиц (939 750). Численность мировой популяции оценивается в 1 088 500–1 200 000 особей (Byrd et al., 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Denlinger, 2006).

В российской части ареала самое северное гнездование ипатки отмечено на островах Врангеля (мыс Уэринг) и Геральд. По северному побережью Чукотского п-ова колонии этого вида известны на о-ве Колючин, а также на мысах Сердце Камень, Икугур, Волнистый, Инчоун, Кекурный. На востоке Чукотского п-ова ипатка гнездится на о-ве Ратманова (Большой Диомид) и практически на всем побережье от мыса Верблюжий до островов Кынкай, Ыттыгран, Аракамчечен и Ну-неанган, а также по его южному побережью полуострова до мыса Беринга. Побережье от Анадырского залива до Олюторского до сих пор детально не обследовано. Но в этой части ареала известно гнездование ипатки на небольшом о-ве Алюмка, расположенном в вершине Анадырского лимана, а также на участке побережья от мыса Гинтера до мыса Наварин (Головкин, Флинт, 1975; Кондратьев, 1986; Кондратьев и др., 1987; Велижанин, 1987; Портенко, 1939, 1973; Придатко, 2010; Харитонов, 1990; Стишов и др., 1991; Konyukhov et al., 1998). На Олюторском побережье и далее вдоль восточного побережья Камчатки ипатку отмечали практически повсеместно на мысах и прибрежных островах, таких как Василия, Богослова, Верхотурова, Карагинский, Маньчжур, Столбовой, Уташуд, Старичков и др. (Вяткин, 1986, 2000, 2008, 2016; Лобков, 2009; Зеленская, 2010). На Командорах ипатка гнездится главным образом на островах Медный и Беринга и очень редко на о-ве Арий Камень (Артюхин, 1999; Зеленская, 2001, 2004).

В Охотском море ипатка гнездится на западном побережье Камчатки от мыса Островской до о-ва Камбальный, возможно в Пенжинской губе и достоверно на береговых и островных колониях п-ова Тайгонос в Гижигинской губе (о-в Телан, мыс Халпили о-ва Халпили), на участке материкового побережья залива Шелихова от мыса Горки до мыса Островной, на о-ве Тайночин, на островах Ямского архипелага (Матыкиль, Атыкан, Баран, Хатемалью), на Кони-Пьягинском участке побережья, в Тауйской губе (острова Умара, Талан, Шеликан, Спафарьева, Завьялова, мыс Островной), а также вдоль западного побережья и, в частности, на мысе Москвитина (п-ов Она-ра), в районе мыса Дуга-Западная (п-ов Лисянского), на мысе Кекурный, о-ве Ионы, Мальминских о-вах, о-ве Нансикан, Шантарских о-вах, у восточного побережья Сахалина на п-ове Шмидта, на о-ве Тюлений (в прошлом), мысах Терпения и Делиль-де-ла-Кройера. В Японском море гнездовья ипаток отмечали в Татарском проливе — на о-ве Монерон (в прошлом), мысе Кузнецова (юго-западный Сахалин) (в прошлом) и в заливе

Чихачева на мысе Орлова (Гизенко, 1955; Велижанин, 1975, 1978; Яхонтов, 1975, 1975а, 1979; Харитонов, 1980; Вяткин, 1986, 2008; Лобков, Алексеев, 1987; Лейто, Мяндр, 1991; Нечаев, 1991; Кондратьев и др., 1992, 1993; Росляков, 1986; Росляков, Росляков, 1996; Трухин, Кузин, 1996; Шибаев, Литвиненко, 1996; Голубова, Плещенко, 1997; Утехина, 2006, 2008; Зеленская, 2006, 2009, 2012, 2013, 2018, 2022; Андреев, Ван-Пельт, 2007; Блохин, Тиунов, 2005, 2007; Трухин, 2006; Андреев, 2012; Андреев, Слепцов, 2013; Андреев и др., 2010, 2012; Андреев А.В., личн. сообщ.).

На Курилах ипатка отмечена только на северных островах, но практически повсеместно от о-ва Атласова до о-вов Черные Братья и северной части о-ва Уруп. Самые крупные колонии расположены на островах Шиашкотан и Черные Братья (Велижанин, 1972; Артюхин и др., 2001).

Согласно данным Портенко (1973), в 30-х гг. на о-ве Врангеля гнезилось только несколько пар ипаток. Позднее появились сведения (Стишов и др., 1991; Придатко, 2010), о численности ипаток на островах Врангеля и Геральд в период с 1978 по 1988 гг. в 160 особей, здесь же отмечалось, что непосредственно на о-ве Врангеля с 1976 по 1984 г. она сократилась в 5 раз. Согласно учетам 2020 г., на мысе Уэринг (о-в Врангеля) было обнаружено не более десятка птиц (5–9 особей) (Бабий, 2021). Численность ипатки на островах и береговых колониях Чукотки чаще всего варьировала от нескольких десятков до нескольких сотен особей. На о-ве Колючин этот показатель оценивался в 100–150 особей в 1938 г. и в 600 пар в 1985 г., на мысе Сердце Камень — 25 пар в 1970 г., а в целом в арктическом бассейне численность ипатки составляет, возможно, около 2000 птиц (Портенко, 1973; Головкин, Флинт, 1975; Кондратьев, 1986; Кондратьев и др., 1987; Kondratyev, 1991). На о-ве Алюмка численность ипатки составляла 2000–3000 особей в 1932 г. и 1500–2000 особей в 1983 г. (Портенко, 1939; Велижанин, 1987). Колонии от 1000 до 3000 особей отмечены на о-ве Кынкай, на мысах Столетия, Имтук, Уляхпэн, Якун, Кекилин. Самая крупная колония в этой части ареала находится на о-ве Ратманова (около 15 тыс. особей). Общая численность птиц на островах и побережье Чукотского п-ова оценивалась в 45 000 особей (Konyukhov et al., 1998). Единичные особи или десятки птиц отмечены на Олюторском побережье и вдоль восточного берега Камчатки. В 1972–1984 гг. общая численность ипаток составляла здесь 1305 пар (805 и 500 пар, соответственно). Из них только на о-ве Верхотурова насчитывалось 400 пар, а на о-ве Карагинский — 250 пар. Согласно учетам 1994, 1995 и 2007 гг., количество птиц на этом участке побережья существенно не изменилось (1839 пар), однако на о-ве Верхотурова оно увеличилось до 1100–1500 пар, на о-ве Уташуд — до 26 пар. На о-ве Старичков

численность птиц была долгое время постоянной (не более 20 пар), но к 2008 г. она увеличилась до 68 пар. При этом на о-ве Карагинском количество ипаток сократилось до 50 пар (Вяткин, 1986, 2000, 2008, 2011, 2016; Герасимов, 1986; Лобков, 2009; Зеленская, 2010). На островах Медный и Беринга морских птиц учитывали в период с 1986 по 1994 гг., при этом численность ипаток оценивалась в 2000 и 1000 пар соответственно. На о-ве Арий Камень этих птиц отмечали только единично. Другие учеты в 1999 и 2000 гг. резких различий в распространении и численности ипаток на этих островах не выявили (Артюхин, 1999; Зеленская, 2001). Численность ипатки в Пенжинской губе неизвестна, а на западном побережье Камчатки встречаются единичные ипатки в колониях с другими морскими птицами (чуть более 40 пар) (Вяткин, 1986, 2008). На п-ове Тайгонос ипатка — также немногочисленный гнездящийся вид. Разными исследователями в 1994 и 2009 гг. ее численность была оценена в 200 и 1000 особей, соответственно (USFWS, 1999; Андреев, 2012). На о-ве Матикиль численность ипатки в 1974 г. оценивалась в 2000 особей, в 1988 и 2006 гг. одинаково в 15000–20000 особей. На островах Атыкан, Баран и Хатемалью в 2016 г. — как более 3000, более 3000 и более 2000 особей, соответственно. На Кони-Пьягинском участке побережья ипатка встречается единично и десятками особей и приурочены эти встречи были, главным образом, к п-ову Пьягина, а также южной части п-ова Кони (мысы Первый и Алевина) и к мысу Скалистый на севере. На последнем численность ипатки варьировала от 100–150 особей в 1974 г. до единичных птиц в 1996 г., а в начале 2000-х гг. ипатки здесь уже не отмечали вовсе. Стабильно высокая численность ипаток была на о-ве Талан (90000–100000 и 75000–120000 особей в 1988–1991 гг. и 2007, 2008 гг., соответственно) и стабильно низкой — на островах Завьялова (около 20 особей), Умара (не более 50 особей), Ионы (7 и 20 пар в 1974 и 2009 гг., соответственно). Сократилась численность ипатки на о-ве Шеликан (с 40 особей в 1987 г. до 12 в 2009 г.) и мысе Островной (с 40 особей в 1991 до 7 в 2009 г.). На Шантарских о-вах (Утичий, Птичий, Южный, Средний, Северный и др.) в 1982 г. гнезилось до 2000 пар, в 1986 г. — почти 3000 пар, а в 1992 г. — не более 1500 пар. На островах Монерон и Тюлений в конце 1940-х и 1950-х гг. гнезилось всего несколько пар ипаток, однако уже с начала 1990-х гг. их там не отмечали вовсе. На мысе Кузнецова (о-в Сахалин) ипатки не гнездились с 1974 по 1984 гг. На последнем, а также на о-ве Монерон и Шантарских о-вах ее современный гнездовой статус неизвестен. На Курильских о-вах численность ипатки оценивалась в 3000–4000 и 2500 особей в 1963 и 2000 гг. соответственно.

Существующие сведения по биологии размножения ипатки касаются, главным образом, птиц, обитающих у побережья Аляски, в частности на островах Булдырь, Семиди, Чисик, Св. Лаврентия и других (Sealy, 1969; Hatch, Hatch, 1990; Wehle, 1983; Harding et al., 2003). Для российской части ареала подавляющее большинство публикаций затрагивали вопросы распространения и численности вида, и все они были упомянуты нами выше. Некоторые аспекты поведения и гнездовой биологии вида были описаны только на островах Алюмка, Ионы, Монерон и мысе Халюсткаина, однако эти сведения крайне фрагментарны (Гизенко, 1955; Харитонов, 1980, 1990; Велижанин, 1987).

В настоящее время изучение биологии размножения ипатки проводится только в северной части Охотского моря, на о-ве Талан (59°18' с.ш., 149°04' в.д.), где с 1988 г. ведется долговременный мониторинг гнездящихся морских птиц. Некоторые данные по численности и биологии размножения ипатки на о-ве Талан были уже опубликованы (Kitaysky, 1996; Piatt, Kitaysky, 2002; Kitaysky, Golubova, 2000; Китайский, 1991; Голубова, 1992, 2002, 2007, 2010; Кондратьев и др., 1992; Кондратьев, 1993; Перемитин, 1999; Утехина, 1999; Голубова, Назаркин, 2009; Андреев и др., 2010; Кленова, Бахтурина, 2014). В представленной нами публикации сведения по численности и биологии размножения вида были существенно дополнены и обобщены за многолетний период наблюдений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Биологию размножения ипатки изучали в 1989–1993 гг. в период с 7 мая по 14 сентября и в 1999–2012, 2014–2019 гг. с 1 июня по 2 сентября на о-ве Талан, расположенном в Тауйской губе Охотского моря (рис. 1). Данные за 1987, 1988, 1994, 1996 и 2013 гг. были получены из опубликованных источников (Kitaysky, 1996; Piatt, Kitaysky, 2002; Перемитин, 1999; Кленова, Бахтурина, 2014) и архивных материалов лаборатории орнитологии ИБПС ДВО РАН.

Тотальные учеты численности ипаток на о-ве Талан проводились автором совместно с другими исследователями в 2007 и 2008 гг., результаты которых были опубликованы ранее (Андреев и др., 2010). Применяемые нами методические подходы разнились в зависимости от гнездового биотопа птиц. Ипаток, гнездящихся в каменистых осыпях, учитывали с использованием цифровой фотосъемки в пики наиболее высокой их активности. Такая активность, согласно данным предыдущих исследований (Harding et al., 2005), чаще всего наблюдается на о-ве Талан в вечернее время в период выкармливания птенцов. В качестве модельных участков в северной части острова были выбраны изолированные друг от друга и доступные

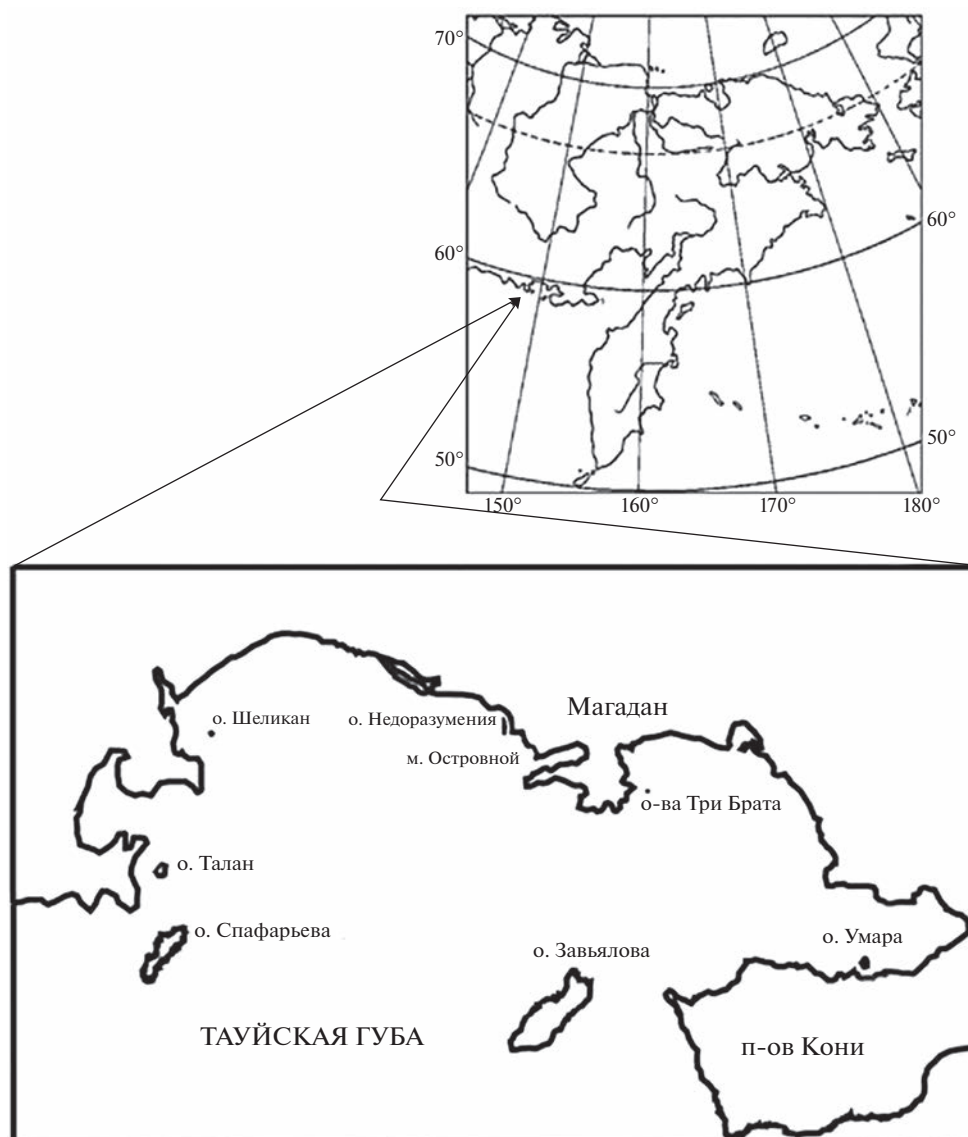


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

для учетов осыпи, для которых были произведены расчеты площадей (рис. 2). В течение сезона размножения птиц учитывали, по возможности, неоднократно, а при определении плотности гнездования птиц на 1 м^2 поверхности осыпи за основу брали результат с максимальным их количеством. В кочкарниках, где ипатки, как правило, малочисленны, на стандартных участках площадью 200 м^2 учитывали гнезда птиц. Для пересчета числа учтенных на осыпях птиц в общее количество пар мы использовали поправочный коэффициент 0.75, т.е. промежуточную оценку между всей численностью ($k = 1.0$) и ее половиной ($k = 0.5$). Полученные в различных биотопах данные по плотности гнездования птиц на 1 м^2 впоследствии экстраполировали на площади глыбовых осыпей

и кочкарников, вычисленных для всей территории острова и опубликованных ранее (Андреев и др., 2010). В дальнейшем некоторые проверочные учеты птиц на осыпях северного склона острова были произведены автором в 2009, 2011, 2016 и 2018 гг.

При изучении гнездовой биологии ипатки наблюдения проводились на склонах западной и северной экспозиции. С этой целью в западной части острова мы регулярно обследовали полосу склона над основанием пляжа высотой 15–20 м и протяженностью около 500 м, в северной — отдельные осыпи в нижних и верхних участках склона, где были помечены и пронумерованы все обнаруженные за весь период исследований гнезда птиц. Участки затрагивают различные гнездо-

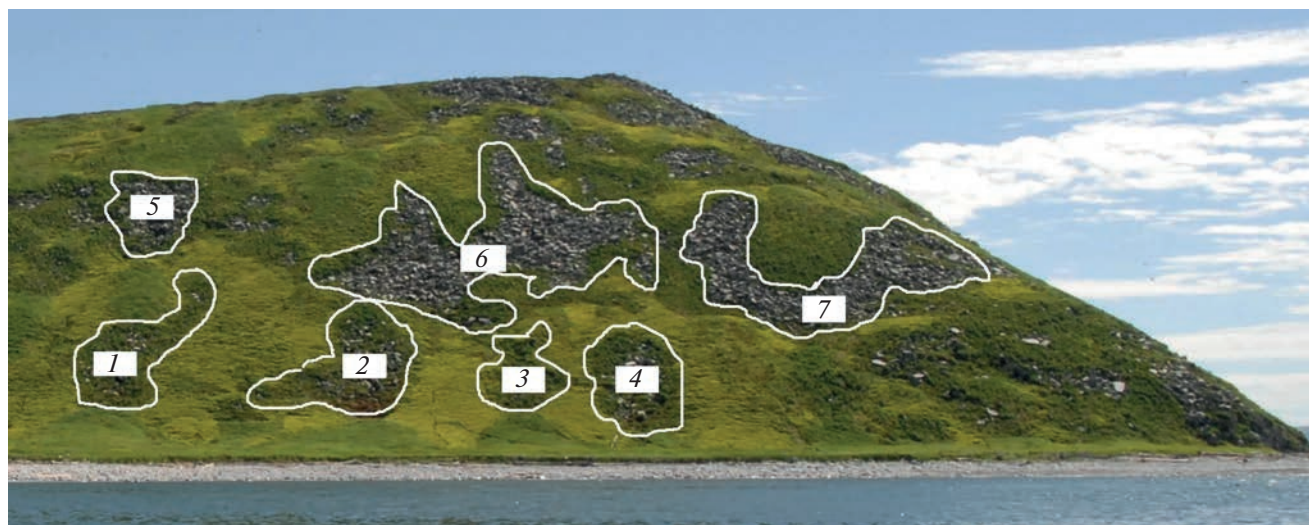


Рис. 2. Площадки для учета ипаток на северном склоне о-ва Талан.

вые биотопы ипатки, что позволяло получать репрезентативные данные. Для определения сроков начала откладки яиц в первую очередь проверялись известные с предыдущих сезонов гнезда, поскольку они заселяются птицами регулярно и на протяжении многих лет. В этот период такие обследования проводились по возможности ежедневно или через день. Параллельно этому осуществлялся поиск новых гнезд. Обнаруженные гнезда с кладками не беспокоили до конца инкубации и снова проверяли только накануне вылупления птенцов, а в дальнейшем с регулярностью 1–2 раз в неделю. Если в найденных гнездах птицы уже насиживали яйца, и дата их откладки была неизвестной, то ее рассчитывали косвенным путем, исходя из сроков вылупления птенцов и длительности инкубации, равной 41 сут. Кроме того, в обязательном порядке гнезда проверяли после циклонов и штормовых дней, поскольку в такие дни чаще всего отмечалась гибель птенцов и кладок. В результате таких наблюдений были установлены ежегодные сроки откладки яиц, вылупления и схода птенцов, продолжительность инкубации и различные параметры продуктивности вида. Для периодов откладки яиц и вылупления птенцов вычисляли среднюю дату.

Успех инкубации для ипатки определяли по отношению числа вылупившихся птенцов к числу отложенных яиц, успех птенцового периода — по отношению числа сошедших птенцов в море птенцов к общему числу вылупившихся, успех размножения — по отношению числа сошедших в море птенцов к числу отложенных яиц. Сходящих оперенных птенцов из наблюдаемых нами гнезд мы отмечали только в 1989–1991 гг. Начиная с 1999 г., полевые исследования на о-ве Талан обычно завершались в конце августа, когда сезон размно-

жения ипаток все еще продолжался, а возраст находящихся в гнездах птенцов в зависимости от сроков их вылупления широко варьировал. Так, например, в 1999–2006 гг. он колебался от 10 до 42 сут ($n = 320$), при этом птенцы в возрасте менее и более 20 сут составляли 7.5 и 92.5% соответственно. Считается (Sealy, 1973; Wehler, 1980; Harding et al., 2003), что птенцы этого вида погибают чаще всего в возрасте 10 сут и меньше, но те, кто выживают в течение 2–3 недель, обычно доживают до схода в море. В наших исследованиях возраст погибших или рано сошедших птенцов варьировал от 2 до 29 сут ($n = 96$), причем смертность в возрасте до 10 и до 20 сут была примерно одинаковой и составила в целом 75%. В связи с этим для расчета показателей продуктивности за “выживших” мы принимали всех оставшихся в контрольных гнездах птенцов, возраст большинства из которых был уже более 20 сут, что вполне адекватно должно было отражать общий итог гнездования ипаток. Сроки схода молодых птиц, не покинувших гнезда к моменту нашего отъезда с острова, устанавливали косвенным образом, исходя из средней ($44.7 \text{ сут} \pm 1.2 \text{ SE}$) продолжительности пребывания их в гнезде, установленной для о-ва Талан в предыдущих исследованиях (Kitaysky, 1996).

Динамику роста птенцов, путем измерения их веса, изучали в 1999–2006 гг. Для того чтобы зафиксировать начальную массу птенцов, по мере доступности взвешивали только что вылупившихся птенцов, а также птенцов с известными датами вылупления по истечении 3–5 сут, когда они находились в гнездах уже без родителей. По возможности взвешивание повторяли каждые 3 дня, в одно и то же время суток и при отсутствии у птенцов корма. Накормленных птенцов взвешивали

вали позднее в течение текущего дня или уже на следующие сутки. Во время дождей и циклонов гнезда не посещали, поэтому интервалы между взвешиванием в такие периоды увеличивались. Прирост веса рассчитывали по отношению массы тела птенца к его возрасту. В качестве показателя массы использовали разницу между весом птенца накануне выхода из гнезда и весом в момент вылупления. Если вес вылупившегося птенца известен не был, использовали средний показатель, полученный для птенцов из других гнезд. В разные годы возраст птенцов на момент последнего измерения их веса варьировал от 25 до 38 сут. С целью единообразия и корректного сравнения весовых параметров птенцов и прироста их веса в течение наблюдаемого периода, мы анализировали птиц в возрасте не более 30 сут (30 ± 4). К этому моменту, как известно (Harding et al., 2003), происходит быстрое увеличение веса тела, после чего, примерно к 38-суточному возрасту, следует период медленного набора массы, а в дальнейшем, к моменту полного оперения птенца, наблюдается короткий период ее падения. С начала исследования динамики роста птенцов под наблюдением находилось всего 106 гнезд. К моменту завершения работ только в 59 из них птенцы оставались еще живыми.

Частоту кормления птенцов изучали 13 и 17 августа 1999 и 8, 10, 21 и 25 августа 2000 гг. путем дистанционных наблюдений из укрытия одновременно за группой выбранных гнезд. Также в отдельных гнездах каждые два часа проводили взвешивание каждого птенца и прощупывание его пищевода, с целью выяснения наличия или отсутствия порции корма. Все работы проводили в светлое время суток с 6:00 до 24:00. Всего в эти годы под наблюдением находилось 14 (1999 г.) и 23 (2000 г.) гнезда с птенцами, соответственно.

В ходе исследований измеряли и взвешивали доступные яйца ипаток и погибших взрослых птиц. Причины гибели яиц в гнездах и стадии развития в них эмбрионов устанавливали по окончании сезона размножения, разбивая их. Причины гибели взрослых птиц определяли по характеру повреждений, также выясняли по возможности их пол и гнездовой статус по наличию наседных пятен. В 1993 г. на одной из осыпей острова проводился отлов взрослых ипаток, с целью их кольцевания и проведения стандартных измерений. В 1988, 1989 и 1991 гг. с участием нескольких исследователей проводили массовый отлов на территории острова сходящих в море молодых птиц, у которых, как и у взрослых птиц, измеряли вес, длину сложенного крыла, цевки, клюва и хвоста.

Линейные промеры и взвешивания яиц и птиц выполнены с помощью электронного штангенциркуля с точностью до 0.01 мм и весов “Pesola” — до 1 г. В тексте и таблицах средние величины при-

ведены как среднее $\pm SD$ (стандартное отклонение). Все расчеты выполнены в программе “Excel” с использованием описательной статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика местообитаний и динамика численности

О-в Талан — небольшой горный останец общей площадью 2.5 км², находящийся в 8 км от побережья. Южный склон острова преимущественно скалистый и крутой, а с восточной стороны он представлен скалистыми от основания берегами и обширными крупноглыбовыми каменистыми осыпями в предвершинных его участках. Высота обрывов в разных частях острова варьирует от 180 до 220 м. Склоны северной и западной экспозиции более пологие с каменистыми осыпями и задернованными участками, где преобладают вейниковые и разнотравно-вейниковые луга, а также кочкарники. При этом на северном склоне заметная доля луговых биотопов приходится на папоротниковые и папоротниково-морошковые заросли. Северный склон острова постепенно переходит в морскую террасу высотой 3–6 м над ур. м., шириной 150–200 м, окаймленную береговым каменистым валом и пляжем с нагромождениями плавника. С западной стороны к острову примыкает узкий каменистый пляж, ширина которого на всем его протяжении при максимальном приливе варьирует от 2 до 10 м.

Ипатка гнездится по всему периметру и всему высотному профилю острова, благодаря разнообразию пригодных для гнездования биотопов. Главным образом это крупноглыбовые каменистые осыпи, которые занимают на острове 24 га и составляют около 14% от суммарной площади (175 га) всех его биотопов (Андреев и др., 2010). Наиболее многочисленные поселения ипаток расположены на западном и восточном склонах острова, где площадь осыпей составляет около 8 и 9 га, соответственно. На склонах северной и южной экспозиций количество ипаток не столь высоко, поскольку такие биотопы занимают меньшую площадь (около 3 и 4 га, соответственно). Не многочисленны, но обычны гнезда ипаток в завалах крупных камней в небольших бухтах и на пляжах острова, на участках склонов, задернованных и проросших вейником Лангсдорфа (*Calamagrostis langsdorfii*), а также по периферии осыпей, зарастающих растительностью. Некоторое количество ипаток селится в предвершинной части острова, среди заросших кедровым стлаником (*Pinus pumila*) выступающих камней и небольших осыпей, а также в возвышающихся на вершинном плато острова двух кекурах. Практически везде в этих биотопах они образуют при разных соотношениях общие колонии с большой конюгой (*Aethia*

Таблица 1. Максимальное количество учтенных ипатов и их плотность на модельных участках северного склона острова Талан в разные годы

№ участка	Площадь участка, м ²	Годы				
		2007–2008	2009	2011	2016	2018
1	Около 600	52/0.08	101/0.17	104/0.17	82/0.14	119/0.20
2	856	114/0.13	250/0.29	210/0.24	130/0.15	108/0.13
3	Около 300	34/0.11	28/0.09	53/0.18	36/0.12	45/0.15
4	677	102/0.15	160/0.24	185/0.27	95/0.14	90/0.13
5	Около 800	185/0.23	328/0.41	369/0.46	216/0.27	233/0.29
6	Около 2500	654/0.26	1502/0.60	1450/0.58	816/0.33	998/0.40
7	Около 2000	543/0.27	1300/0.65	1114/0.56	690/0.34	632/0.32

Примечания. Данные по годам представлены как число особей/плотность на поверхности осыпей на 1 м². Номера модельных участков соответствуют номерам на рис. 2.

cristatella), топорком (*Lunda cirrhata*), стариком (*Synthliboramphus antiquus*) и белобрюшкой (*Aethia psittacula*). Небольшие группы птиц или одиночные пары гнездятся также в расщелинах скалистых обрывов на южной и восточной оконечностях острова, где с ними соседствуют два вида кайр (*Uria aalge*, *U. lomvia*), моевка (*Rissa tridactyla*), реже топорок, белобрюшка и большая конюга.

В 2007 и 2008 гг. общее количество птиц на поверхности осыпей северного склона варьировало с плотностью от 0.08 до 0.27 особей/м² (табл. 1). Более высокая их численность была отмечена в крупноглыбовых осыпях, расположенных в срединной части склона (рис. 2, участки 5–7), где их плотность варьировала от 0.23 до 0.27 особей/м² (в среднем 0.253 ± 0.020 особей/м²). В нижних зарастающих растительностью осыпях плотность ипатов варьировала от 0.08 до 0.15 особей/м² (в среднем 0.117 ± 0.029 особей/м²) (рис. 2, участки 1–4). По усредненным оценкам, птицы распределялись по поверхности осыпей северного склона с плотностью 0.175 особей/м². Экстраполируя эту плотность на всю площадь осыпей острова (245634 м²), мы получили численность птиц в 42986 особей. Общая площадь задернованных участков на острове составила 610983 м² (Андреев и др., 2010). При этом гнездовая плотность ипатов в них варьировала от 0 до 7 пар/200 м², или от 0 до 0.03 пар/м². В среднем она составила 0.021 ± 0.012 пар/м² и в соответствии с этим на таких участках острова могло гнездиться 12830 пар, или 25660 особей. Кроме того, около 4–5 тыс. птиц были визуальнo учтены на камнях и кекурах вершинного плато острова. В итоге общая численность ипатки в 2007 и 2008 гг., согласно прямому подсчету, составила 73646 особей. С применением поправочного коэффициента ($k = 0.75$) для птиц, гнездящихся на склонах и вершинном плато острова, она составила 48819 пар, или 97638 особей. Эти данные несколько расходятся с ранее

опубликованными суммарными данными (56.2 тыс. пар, или 112.5 тыс. особей; Андреев и др., 2010), что связано с некоторыми неточностями в предыдущих расчетах, однако оба результата достаточно близки и определяют общую численность ипатов примерно в 100 тыс. особей.

В некоторые из последующих годов, когда проводились учеты, количество ипатов на поверхности модельных осыпей в северной части острова оказалось в 1.5–2 раза выше, при этом максимальная плотность на отдельных из них варьировала от 0.18 до 0.65 особей/м² и в среднем составила 0.378 ± 0.191 особей/м² (табл. 1). Согласно новым расчетам, выполненным по аналогии с предыдущими, численность ипатов только на осыпях острова возрастает примерно до 140 тыс. особей, а в целом по острову — до 166 тыс. особей, и это при условии, что количество птиц на вершинном плато и в задернованных участках острова остается прежним, поскольку новых учетов здесь не проводили. В данном случае мы не можем, вероятно, говорить об общем увеличении численности птиц этого вида. Скорее всего, нам не всегда удавалось зафиксировать ее относительный максимум на отдельных участках, поскольку в разные годы учеты были не систематическими, а выборочными, при этом состояние наиболее высокой численности птиц в некоторые дни оценивалось сугубо субъективно. Тем не менее, эти данные показывают более реалистичную плотность птиц, населяющих каменистые осыпи острова. Вполне вероятно также, что в какой-то из учетов мы могли зафиксировать практически полную численность обитающих на участке птиц и в таком случае установленный нами в 2007 и 2008 гг. поправочный коэффициент (0.75) становится нецелесообразным. Следуя последнему предположению, численность ипатов только на осыпях может составить около 93000 особей, а в целом по острову — около 124 тыс. особей. В итоге мы приходим к выводу, что в последнее десятиле-

тие численность ипатки на о-ве Талан могла составлять 124–166 тыс. особей, или 62–83 тыс. пар. По оценкам 1988 и 1989 гг., численность ипатки на о-ве Талан составляла 45–50 тыс. пар, или 90–100 тыс. особей, при этом плотность ее гнездования в некоторых осыпях северного склона достигала 0.15 гнезд/м², или 0.30 особей/м² (Кондратьев и др., 1992; Китайский, 1991). Этот показатель был лишь немного ниже среднего значения, установленного для острова в последние годы, но практически в два раза отличался от максимальных значений, что указывает, несомненно, на рост численности ипатки в последние 30 лет.

Морфологическое описание взрослых птиц

По окраске оперения самки и самцы ипатов, как и других чистиковых птиц, не различаются. Однако различия среди самцов и самок хорошо видны по морфометрическим параметрам и, прежде всего, таким как длина и высота клюва (табл. 2). У самцов клюв длиннее и выше, чем у самок, и эта особенность позволяет иногда безошибочно идентифицировать птиц по полу даже визуально. В числе других признаков — длина крыла и хвоста, которая также больше у самцов. Значительные различия по этим признакам прослеживаются и у птиц из других колоний (Piatt, Kitaysky, 2002). По длине плюсны самцы и самки ипатки, как в наших, так и других исследованиях, существенно не различались. В дополнение к этим морфологическим признакам половой диморфизм ипатки хорошо проявляется при измерении некоторых частей скелета. Показано (Piatt, Kitaysky, 2002), что 16 из 20 костей скелета самцов значительно крупнее, чем у самок. Средние показатели по весу птиц также существенно отличаются самцов ипатов от самок (табл. 2). При этом в представленной нами сводной таблице средние данные варьировали у разных авторов, что может быть связано как с размером представленной выборки, так и с методом сбора полученной информации. Например, в 1993 г. измеряли живых птиц, тогда как наши данные были получены при обработке уже погибших, главным образом от хищников, птиц. В их числе могли быть ослабленные или молодые особи. К тому же необходимо учитывать потери веса, которые произошли между моментами их смерти и обнаружения.

Как показали исследования (Piatt, Kitaysky, 2002), весовые и морфометрические параметры, в частности длина клюва и крыла, статистически различаются не только у самцов и самок, но и у ипатов в различных частях их ареала. Птицы с о-ва Талан по этим признакам оказались легче и мельче птиц с побережья Чукотского (мыс Томпсон) и Берингова (острова Св. Лаврентия, Прибылова, Командорские) морей, крупнее птиц с

Алеутских о-вов и достаточно схожими с птицами, обитающими вдоль западного и восточного побережья п-ова Аляска.

Биология размножения

Фенология. Весной первые группы ипатов зарегистрированы у о-ва Талан между 18 и 22 мая (в 1988 г. — 21.05, в 1989 г. — 18.05, в 1990 г. — 20.05, в 1991 г. — 22.05, в 1998 г. — 18.05, в 2003 г. — 20.05, 2017 — 20.05) (Кондратьев и др., 1992; Утехина, 1999; наши данные). Дата начала откладки яиц варьировала между 6 июня в 1990 и 17–18 июня в 1987, 1999 и 2001 гг., но чаще всего она приходилась на 9–13 июня. Стабильно раннее гнездование птиц отмечалось только в начале 1990-х годов. В соответствии с известными сроками прилета и началом яйцекладки, предгнездовой период ипатки в некоторые годы занимал от 18 до 24 дней. Средняя дата начала откладки яиц в 1987–2019 гг. приходилась на 11 июня (10.89 ± 2.84 , $n = 29$) (рис. 3). Откладка яиц у птиц продолжалась обычно до конца июня (24.06). Поздние в сезоне кладки были отмечены 7 и 16 июля. В последнем случае это наблюдалось лишь дважды (в 2006 и 1999 гг.) и, возможно, было связано либо с поздним началом гнездования птиц, либо с повторной кладкой, которая хотя и редко, но среди ипатов отмечается через 10–21 день после исчезновения яйца (Wehle, 1980, 1983). В ранние по срокам размножения годы средняя дата периода откладки яиц варьировала между 12 и 20 июня, а в поздние сезоны, как например в 1999 и 2001 гг., она приходилась на 25 и 21 июня, соответственно. За весь период исследований — 17 июня (16.9 ± 2.98 , $n = 20$).

В кладке ипатки всего одно яйцо. Его длина варьировала от 62.1 до 75.3 мм (в среднем 67.86 ± 2.86 мм, $n = 54$), ширина от 40.9 до 49.4 мм (в среднем 45.64 ± 1.67 мм, $n = 54$) (наши данные). Согласно другим исследованиям, выполненным на о-ве Талан, размеры яйца в среднем составили 67.4 ± 0.27 мм $\times$ 45.9 ± 0.14 мм ($n = 91$), масса свежееотложенного — 75.9 ± 0.68 г ($n = 78$) (Piatt, Kitaysky, 2002), а также $62.8\text{--}75.3 \times 44.8\text{--}49.4$ мм (в среднем 67.4 ± 1.37 мм $SE \times 46.6 \pm 0.63$ мм, $n = 8$), масса свежееотложенного — 69–78 (в среднем 71.3 ± 1.25 г, $n = 8$) (Перемитин, 1999). В течение инкубационного периода потери массы яйца составляют 17.6 ± 0.83 г SE , или около 23% ($n = 39$) (Piatt, Kitaysky, 2002).

Как и у других чистиковых птиц (Gaston, Powel, 1989; Кондратьев, 1993), период инкубации у разных пар ипатов варьирует. Обычно почти сразу после откладки яйца самка улетает в море и возвращается на гнездо по истечении нескольких часов, но иногда птицы не приступали к насиживанию в течение 1–3 сут, также они могли оставлять гнезда на некоторое время и во время инкубации.

Таблица 2. Морфометрические параметры взрослых особей и слетков ипатки с острова Талан

Показатель	Среднее	<i>SD</i>	<i>n</i>	min–max	Годы	Источник
Самцы						
Вес, г	520.95	54.9	21	390–580	1997–2018	Наши данные
	529.9	48.5	35	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
	539	–	30	475–620	1987–1992	Кондратьев и др., 1992
Длина крыла, мм	194.0	4.29	22	184–201	1997–2018	Наши данные
	190.2	6.1	35	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Длина хвоста, мм	70.71	7.8	22	61–85	1997–2018	Наши данные
Длина цевки, мм	29.72	1.82	22	26.84–34.21	1997–2018	Наши данные
	31.3	1.9	35	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Длина клюва, мм	48.85	2.04	22	41.3–52.45	1997–2018	Наши данные
	49.3	2.4	34	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Высота клюва, мм	42.07	1.47	16	38.5–44.0	1997–2018	Наши данные
	40.8	3.6	8	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Самки						
Вес, г	479.65	74.96	20	328–625	1997–2018	Наши данные
	512.5	49.1	32	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
	520	–	27	440–620	1987–1992	Кондратьев и др., 1992
Длина крыла, мм	190.52	5.38	21	180–199	1997–2018	Наши данные
	185.7	6.5	32	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Длина хвоста, мм	68.95	6.49	21	60–82	1997–2018	Наши данные
Длина цевки, мм	29.70	2.17	20	27.23–35.5	1997–2018	Наши данные
	30.2	1.7	32	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Длина клюва, мм	46.54	3.81	20	33.4–51.2	1997–2018	Наши данные
	47.5	1.8	32	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Высота клюва, мм	39.55	2.09	12	35.9–42.86	1997–2018	Наши данные
	40.9	1.9	9	–	1987–1989	Kitaysky, 1996
Самцы + самки						
Вес, г	495.55	68.49	45	328–625	1997–2018	Наши данные
	521.15	34.7	39	455–605	1993	Архив лаборатории
	520.9	–	67	–	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
Длина крыла, мм	191.90	5.01	51	180–201	1987–2018	Наши данные
	188.10	6.20	39	174–200	1993	Архив лаборатории
	187.9	–	68	–	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
Длина хвоста, мм	69.66	6.55	48	60–85	1987–2018	Наши данные
Длина цевки, мм	29.58	1.89	48	26.84–35.5	1987–2018	Наши данные
	30.31	1.90	39	27.3–34.6	1993	Архив лаборатории
	30.7	–	68	–	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
Длина клюва, мм	47.61	3.01	49	33.4–52.45	1987–2018	Наши данные
	47.19	1.82	39	43.1–51.3	1993	Архив лаборатории
	48.3	–	67	–	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
Высота клюва, мм	40.98	2.03	32	35.9–44.0	1987–2018	Наши данные
	39.04	1.45	39	36.1–42.1	1993	Архив лаборатории

Таблица 2. Окончание

Показатель	Среднее	<i>SD</i>	<i>n</i>	min–max	Годы	Источник
Слетки (самцы + самки)						
Вес, г	349	—	—	—	1987	Kitaysky, 1996
	341	—	—	—	1988	Kitaysky, 1996
	338.91	32.28	157	187–470	1988	Архив лаборатории
	348.83	29.87	139	285–450	1989	Архив лаборатории
	354	—	—	—	1989	Kitaysky, 1996
	348.7	—	76	—	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
	318.30	26.18	62	265–380	1991	Архив лаборатории
Длина крыла, мм	156.11	5.12	157	140–167	1988	Архив лаборатории
	155.92	5.32	138	143–168	1989	Архив лаборатории
	156.9	—	76	—	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
	153.09	5.39	62	140–165	1991	Архив лаборатории
Длина цевки, мм	29.88	1.20	22	27.3–32.3	1988	Архив лаборатории
	30.2	—	74	—	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
Длина клюва, мм	31.75	1.17	22	29.8–34	1988	Архив лаборатории
	31.8	—	74	—	1987–1989	Piatt, Kitaysky, 2002
Длина хвоста, мм	48.90	3.12	21	43–55	1988	Архив лаборатории

Прочерк — нет данных.

Хотя в норме насиживание должно быть непрерывным, прерывание инкубации чаще всего не сказывалось на вылуплении птенца и его последующем развитии, однако влияло на продолжительность инкубации у отдельно взятых пар (Wehle, 1980, 1983; наши данные). На о-ве Талан, согласно данным Китайского (Piatt, Kitaysky, 2002), в 1987–1989 гг. период с момента откладки яйца и до вылупления птенца у ипатки варьировал от 38

до 45 сут и в среднем составил $39.6 \pm 0.53 SE$ ($n = 15$). Согласно нашим наблюдениям, в разные годы этот период составлял $40.5 \pm 1.29 SE$ (38–43, $n = 29$), при этом в 11 из 29 случаев птицы инкубировали яйца в течение 41 сут. По результатам исследований на о-ве Св. Лаврентия, период насиживания ипатки составлял 40–43 сут (в среднем 41.4, $n = 5$) (Sealy, 1969). На о-ве Баррен этот период составил в среднем 40.2 (39–42 сут для 2 гнезд), а на п-ове

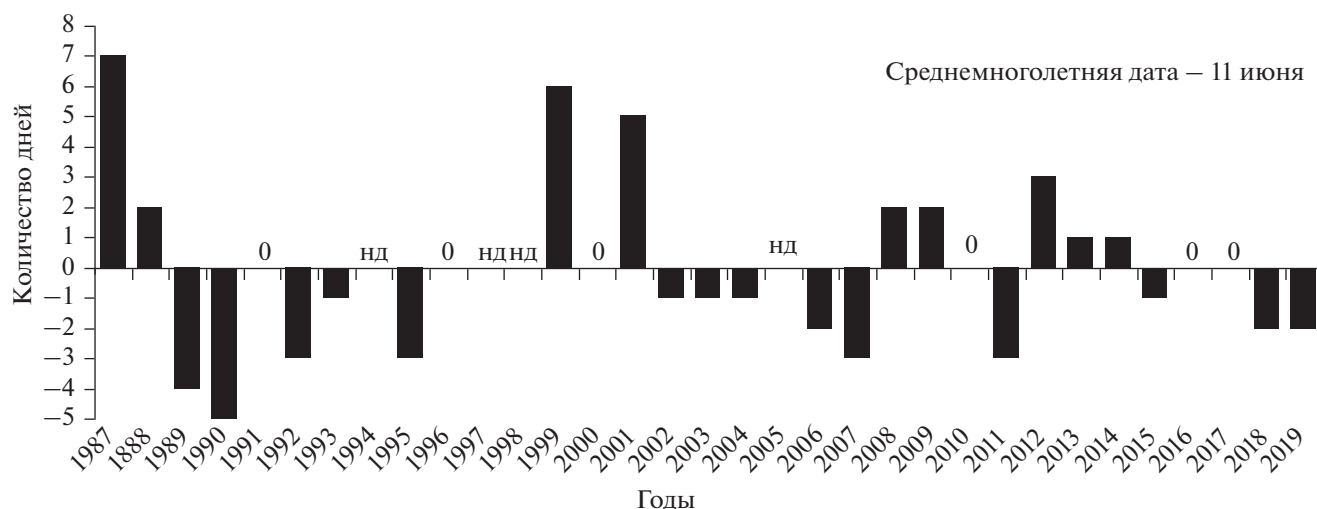


Рис. 3. Ежегодные отклонения от среднееголетнего значения сроков начала откладки яиц у ипатки на острове Талан (нд — нет данных).

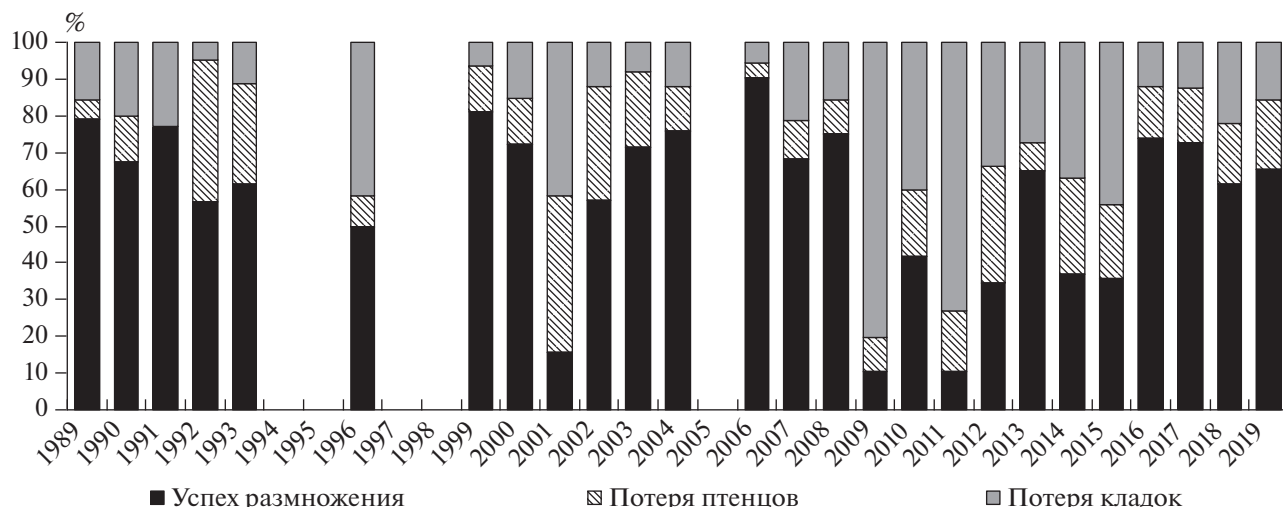


Рис. 4. Продуктивность ипатки на острове Талан в 1989–2019 годах. В 1994–1995, 1997–1998 и 2005 гг. данные отсутствуют.

Аляска – $41.2 \text{ сут} \pm 3.4 \text{ SD}$ ($n = 20$) (Amaral, 1977; Petersen, 1983).

В зависимости от сроков откладки яиц вылупление птенцов в разные годы начиналось в период с 17 по 29 июля (среднемноголетняя 22 июля (21.89 ± 2.84 , $n = 29$)). Наиболее поздним (23–29.07) оно было в 1987–1988, 1999, 2001, 2008–2009, 2013–2014 гг. В другие годы сроки начала появления птенцов отмечались в пределах среднемноголетней отметки или были более ранними. Чаше всего это происходило 19–22 июля. В разные годы поздних недавно вылупившихся птенцов отмечали в период с 4 по 16 августа и в двух случаях – 26 августа. В разные годы средняя дата периода вылупления птенцов варьировала между 23 июля и 5 августа, а за весь период исследований она приходилась на 27 июля (27.15 ± 2.97 , $n = 21$).

Первых сходящих в море птенцов отмечали в конце августа (27–30.08) и начале сентября (2.09). По косвенным оценкам, наиболее активно сход птенцов на острове проходит с 10 по 20 сентября и заканчивается в конце сентября–начале октября. Например, в 1990 г. таких птиц наблюдали даже 2 октября, тогда как первых в этом сезоне отмечали 3 сентября (Кондратьев и др., 1992). Взрослые особи покидают остров постепенно, по мере схода молодых птиц.

Продуктивность. Успех размножения ипатки варьировал от 10.3 до 90.5% и в среднем за весь период наблюдений составил 56.4 ± 22.04 ($n = 29$; CV 40%), успех инкубации – от 19.8 до 95.2% (в среднем 75.5 ± 18.87 , $n = 28$; CV 25%), успех птенцового периода – от 26.7 до 100% (в среднем 74.6 ± 18.10 , $n = 26$; CV 24%) (табл. 3). В многолетнем аспекте успех размножения ипатки чаще все-

го был достаточно высоким. Исключение составили сезоны 1987, 1988, 1996, 2001, 2009–2012, 2014 и 2015 гг., когда этот показатель у птиц оказался ниже среднемноголетней оценки. При этом в 1987, 1988 и 2001 гг. более высокие потери отмечали на стадии выкармливания птенцов, в 1996 г. – на стадии инкубации, тогда как 2001, 2009–2012, 2014 и 2015 гг. определялись одновременно высокой гибелью кладок и птенцов (рис. 4).

Число погибших яиц в разные годы варьировало от 4.8 до 80.2%. Частично это были свежесложенные яйца, которые не насиживались вообще, а также насиженные и брошенные на разных стадиях инкубации, которых было большинство (табл. 3). Многие из этих яиц со временем не находили вовсе, однако их исчезновение не всегда могло быть связано с деятельностью хищников (см. раздел “Хищничество”). Они могли выкатиться из гнездовой лунки и провалиться в осыпь во время активности птиц, поскольку гнезда даже уже с брошенными кладками посещаются ипатками до конца сезона размножения. Кроме того, яйца из гнезд, расположенных на нижних участках склона, иногда вымываются волнами во время штормов. Наибольшее количество погибших кладок было отмечено в 2009 и 2011 гг. Большинство из них были брошены птицами на последних стадиях насиживания, перед началом вылупления птенцов. Неоплодотворенные яйца (“болтуны”) встречались практически ежегодно, и их доля составляла от 1 до 5% от всех отложенных яиц или 2–33% от числа брошенных. Поскольку такие яйца могли быть и в числе исчезнувших, их количество, возможно, было бы больше. Некоторые кладки, вероятно, могли быть брошены или повреждены (надколотые или треснутые яйца) взрослыми птицами после или во время нашего

Таблица 3. Показатели продуктивности ипатки на контрольных площадках острова Талан в 1987–2019 гг.

Показатель	87	88	89	90	91	92	93	94	96	99	00	01	02	03	04	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Всего гнезд	27	30	19	40	44	62	62	20	12	96	98	103	107	136	142	179	179	141	116	125	153	113	40	57	106	108	113	109	101
Всего погибших яиц	—	—	3	8	10	3	7	—	5	6	15	43	13	11	17	10	38	22	93	50	112	38	11	21	47	13	14	24	16
Причины гибели: Брошены, ненасиженные Брошены, насиженные из них: “болтун” повреждено (трещина) беспокойство исчезли съедено полевками	—	—	1	4	0	0	1	—	4	0	12	0	1	1	3	1	8	9	5	12	25	11	1	5	7	3	3	5	2
	—	—	2	4	10	3	6	—	1	6	3	43	12	10	14	9	30	13	88	38	87	27	10	16	40	10	11	19	14
	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	1	0	0	0	0	—	0	2	0	0	1	2	4	3	2	0	2	5	3	0	—	2	0	3	1	2	1
	—	1	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	—	0	0	0	2	0	
	—	0	0	0	2	0	0	—	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0
	—	0	0	0	4	1	2	—	3	1	0	22	4	0	5	3	11	13	50	10	32	19	—	7	18	7	10	12	12
	—	—	0	4	4	1	0	—	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	1	0	5	1	—	0	2	1	3	1	0
Всего выпупилось птенцов	—	—	16	32	34	59	55	—	7	90	83	60	94	125	169	141	119	23	75	41	75	29	36	59	95	99	85	85	
Всего погибших птенцов	—	—	1	5	0	24	17	—	1	12	12	44	33	28	17	7	19	13	11	23	25	36	3	15	21	15	17	18	19
Причины гибели голодание (погибли в гнезде) исчезли (ранний сход) убиты беспокойство аномальное развитие	—	—	1	3	0	11	3	—	0	7	6	34	17	14	12	5	14	9	4	14	13	34	3	8	7	3	9	9	11
	—	—	0	0	0	13	14	—	0	5	3	10	16	14	3	2	5	4	7	9	12	2	—	7	14	12	8	9	8
	—	—	0	0	0	0	0	—	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0
	—	—	0	2	0	0	0	—	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0
	—	—	0	0	0	0	0	—	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0
	—	—	15	27	34	35	38	—	6	78	71	16	61	97	108	162	122	106	12	52	16	39	26	21	38	80	82	67	66
Всего сошло птенцов	—	—	15	27	34	35	38	—	6	78	71	16	61	97	108	162	122	106	12	52	16	39	26	21	38	80	82	67	66
Успех (%)																													
инкубации	89	77	84.2	80.0	77.3	95.2	88.7	—	58.1	93.7	84.7	58.2	87.8	91.9	88.0	94.4	78.8	84.4	19.8	60.0	26.8	66.4	72.5	63.1	55.7	87.9	87.6	77.9	84.1
птенцового периода	25	43	93.7	84.4	100	59.3	69.1	—	85.7	86.7	85.5	26.7	64.9	77.6	86.4	95.8	86.5	89.1	52.2	69.3	39.0	52.0	89.6	58.3	64.4	84.2	82.2	78.8	77.6
размножения	22	33	78.9	67.5	77.3	56.4	61.3	64	50.0	81.2	72.4	15.5	57.0	71.3	76.0	90.5	68.1	75.2	10.3	41.6	10.4	34.5	65.0	36.8	35.8	74.1	72.6	61.5	65.3

Примечания. 1987–1988, 1994 гг. — данные А.С. Китайского (Kityaisky, 1996); 1996 г. — данные В.Г. Перемитина (Перемитин, 1999); 2013 г. — данные А.В. Кленовой (Кленова, Бахтурина, 2014); в 1995, 1997, 1998, 2005 гг. данные отсутствуют; прочерк — нет данных.

Таблица 4. Весовые показатели птенцов ипаток в возрасте 30 ± 4 сут на острове Талан в разные годы

Год	Вес, г	Возраст, сут	Прирост веса, г/сут
1999	233.00 ± 56.74 (170–310; $n = 5$)	29.20 ± 1.92 (27–32; $n = 5$)	6.39 ± 1.50 (4.66–8.31; $n = 5$)
2000	252.22 ± 40.16 (180–310; $n = 9$)	31.44 ± 1.87 (29–34; $n = 9$)	6.49 ± 1.16 (4.41–8.2; $n = 9$)
2001	145.33 ± 54.27 (80–214; $n = 6$)	27.83 ± 1.83 (26–30; $n = 6$)	3.37 ± 1.97 (1.11–6.3; $n = 6$)
2002	235.6 ± 48.42 (168–300; $n = 5$)	28.6 ± 1.34 (27–30; $n = 5$)	6.56 ± 1.49 (4.49–8.44; $n = 5$)
2003	270.0 ± 59.34 (200–360; $n = 8$)	28.5 ± 1.30 (27–30; $n = 8$)	7.83 ± 1.91 (5.51–10.47; $n = 8$)
2004	295.83 ± 61.78 (220–390; $n = 12$)	30.16 ± 2.32 (27–33; $n = 12$)	8.21 ± 1.82 (6.02–11.42; $n = 12$)
2006	329.28 ± 63.70 (215–410; $n = 14$)	30.42 ± 2.59 (26–34; $n = 14$)	9.20 ± 1.73 (6.21–11.64; $n = 14$)

Данные представлены как среднее $\pm SD$ (min–max; n).

посещения гнезд, но такие случаи за весь период исследований были единичными.

Число погибших птенцов варьировало от 0 до 73.3% от общего числа вылупившихся. В условиях достаточно высокой ежегодной выживаемости птенцов часть из них погибала от голода. Как правило, это происходило в период продолжительных циклонов со штормовыми ветрами, которые затрудняли добычу корма, как это было, например, в 2001 г., когда отмечали самую высокую гибель птенцов за весь период исследований. Обычно мертвых птенцов мы обнаруживали непосредственно в норах или гнездовых камерах или уже на выходе из них, а некоторые исчезали вовсе. По возрасту среди последних были как уже подростки, так и совсем пуховые. Как показали наблюдения, при недостатке корма голодные птенцы всегда стремятся покинуть гнездо и сойти в море, однако в раннем возрасте они не имеют шансов на дальнейшее выживание. Такое поведение характерно и для обитающих на острове других чистиковых птиц, таких как топорок, большая конюга, белобрюшка. Как и в случае с кладками, птенцы погибали или исчезали из некоторых гнезд во время наката, в результате чего происходило затопление и нарушение целостности гнездовой камеры. В то же время непосредственно продолжительные ливневые дожди на выживаемость большинства птенцов влияния не оказывали, поскольку места гнездования ипаток расположены в достаточно хорошо дренированных каменистых осыпях. Гибель яиц и недавно вылупившихся птенцов из очень поздних кладок, происходила практически всегда. Случаи гибели птенцов по вине человека или хищника (учитывалось наличие телесных повреждений) регистрировались достаточно редко, хотя такие особи могли быть в числе исчезнувших из нор.

Развитие птенцов. На о-ве Талан однодневные птенцы ипатки весили от 35 до 53 г (в среднем 47.2 ± 0.94 , $n = 22$) (наши данные). Согласно другим проведенным на острове исследованиям (Piatt, Kitaysky, 2002), такие птенцы весили в среднем $47.9 \pm 1.02 SE$ г ($n = 15$), что согласуется и

с нашими данными, при этом длина клюва и цевки у них в среднем составила $18.9 \pm 0.22 SE$ мм ($n = 18$) и $20.7 \pm 0.25 SE$ мм ($n = 18$), соответственно.

Как показали экспериментальные исследования, средний вес месячных птенцов в разные годы колебался от 145.33 ± 54.27 до 329.28 ± 63.70 г, при индивидуальном разбросе от 80 до 410 г. (табл. 4). Наиболее высокие показатели прироста веса птенцов отмечали в 2003, 2004 и 2006 гг., что соответствовало и их достаточно хорошей весовой кондиции в данном возрасте. В другие годы вес птенцов достигал более низкой отметки, а экстремально низким он был в 2001 г. Практически ежегодно в первые 10–15 сут прирост веса у всех исследованных птенцов был достаточно равномерным и без существенных индивидуальных расхождений. В дальнейшем происходило постепенное увеличение массы, хотя скорость роста варьировала в зависимости от сезона (рис. 5). Исключениями были 1999 и 2001 гг., когда птенцы набирали вес лишь до 20-суточного возраста и далее он оставался практически на одинаково низком уровне, хотя показатели 1999 г. были все же выше. В 2002 г. скорость прироста веса была также достаточно низкой у птенцов при достижении 25-суточного возраста. Впоследствии наблюдалось ее существенное увеличение, но показатели конечного веса птенцов остались в итоге достаточно низкими для сезона.

По разным сведениям (Sealy, 1969; Wehle, 1980; Petersen, 1983; Gaston, Jones, 1998; Harding et al., 2003), в зависимости от обеспеченности кормовыми ресурсами молодые ипатки покидают колонии в возрасте 29–49 сут. Средний возраст сходящих птиц на о-ве Талан составил $44.7 \pm 1.2 SE$ сут (Kitaysky, 1996). Большинство из них были полностью оперенными, у некоторых же отмечали остатки пуха только на груди, горле, голове, затылке, спине, подхвостье, у других, он сохранялся по всему телу. По весу, а также показателям длины клюва, крыла и хвоста сходящие птицы значительно уступали взрослым птицам (табл. 2). По разным данным их вес составлял 61–71% от

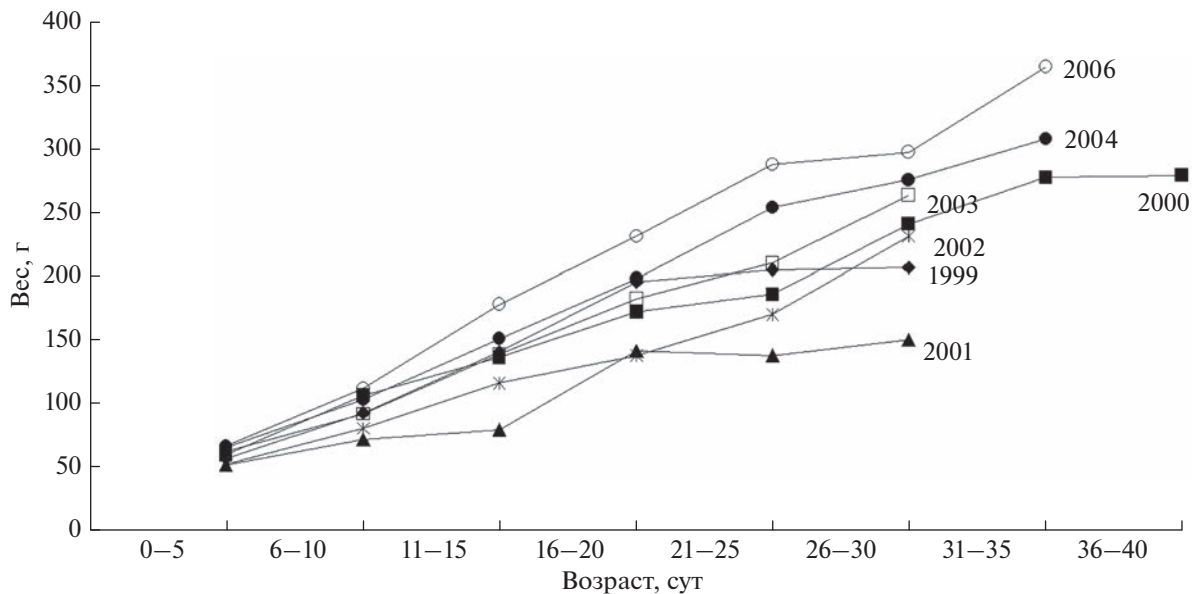


Рис. 5. Динамика роста птенцов ипатки на острове Талан в разные годы.

веса взрослой птицы, длина клюва — 65–67%, длина крыла — 79–83%. При этом у них была уже хорошо развита цевка, соответствующая параметрам взрослых птиц, что позволяет еще нелетным молодым птицам активно передвигаться по суше и водной поверхности. В 1987–1989 гг. вес сходящих на воду ипаток хотя и незначительно, но варьировал, однако показатели длины крыла, перьев спины, брюшка, хвоста и некоторых маховых были достаточно постоянными (Kitaysky, 1996). В 1991 г. такие птицы существенно уступали в развитии, что было хорошо видно по их весу и длине крыла (табл. 2).

Хищничество

Из наземных млекопитающих и пернатых хищников, которые могут в той или иной степени быть причастны к гибели взрослых ипаток, их птенцов и кладок, на острове постоянно обитают горностай (*Mustela erminea*), лисица (*Vulpes vulpes*) и три вида полевок — красно-серая (*Clethrionomys rufocanus*), красная (*C. rutilus*) и эконома (*Microtus oeconomus*), а также сапсан (*Falco peregrinus*), белоплечий орлан (*Haliaeetus pelagicus*), ворон (*Corvus corax*), тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus*). Полевки, как правило, выступают своего рода утилизаторами уже брошенных яиц. Они надгрызают яйцо по окружности и затем частично или полностью выедают его содержимое. От общего числа погибших яиц доля съеденных полевыми варьировала в разные годы от 1 до 50%. Вполне вероятно, что яйцами ипаток может питаться и горностай. Кроме того, нами был отмечен случай, когда взрослый горностай перетаскивал

в свое логово слетка ипатки, который по размерам превосходил его самого. Иногда мы отмечали в гнездах уже погибших травмированных пуховых птенцов, при этом вполне упитанных и даже накормленных, что могло произойти либо из-за укуса горностая, либо по вине взрослой птицы в результате беспокойства, вызванного приближением этого хищника. Большинство гнезд ипаток находятся глубоко среди камней, однако гнезда, устроенные в приповерхностных частях осыпей, вполне доступны для лис. Эти хищники достают из таких гнезд яйца даже при наличии взрослой птицы, которая в это время убегает. Подобные случаи наблюдались неоднократно, кроме того, мы часто находили яйца ипаток, прикопанные про запас. Жертвами лис становятся и взрослые птицы. На северной террасе острова они находят в траве идущих к морю птиц, которым по каким-то причинам не удалось благополучно слететь со склона. Но особенно уязвимы ипатки на вершинном плато острова. Гнездящиеся здесь птицы не имеют возможности совершить быстрый взлет, в отличие от тех, которые живут на склонах. При неожиданном появлении хищника или человека они предпочитают сразу прятаться в осыпи, а те, кто пытается в панике взлететь, не набирая высоты, часто падают в траву, где их и вылавливают лисы. Убитых ипаток мы встречаем достаточно много на так называемых “лисыных полянах”, где лисы проводят время со своими выводками. Находящиеся в гнездах птенцы ипаток, за редким исключением, недоступны для лис, однако во время схода, что происходит с начала сентября до начала октября, они становятся особенно уязвимыми, поскольку достигают моря пешком. В этот

период молодые ипатки, как и топорки, являются, по всей видимости, основным и легко доступным источником пропитания лис.

Тихоокеанская чайка, как правило, не нападает на взрослых ипатов, однако может питаться уже погибшими птицами. Их доля в составе питания чаек была невелика и составляла 1.9 и 0.7% в течение мая и июня, соответственно (Кондратьева, 2004). Находящиеся в гнездах птенцы обычно недоступны для чаек, однако погибшие или еще живые птенцы во время их схода в море становятся доступными для хищников. Содержание птенцов в питании чаек было также невысоким и составило в течение августа 1.9% от всех кормов. Таким же способом вполне могут добывать птенцов и вороны, хотя никакими данными мы не располагаем. В питании белоплечего орлана на о-ве Талан ипатка встречается достаточно редко. Так, в общей доле питания этого вида топорки и ипатка составляет 8.3% (Утехина, 2004). Случаев охоты взрослых сапсанов на ипатов мы никогда не отмечали, хотя молодые иногда были замечены в погоне за ними, но эти попытки были всегда нерезультативными. Скорее всего, такие действия можно расценивать как игровые или тренировочные для только что вылетевших из гнезда молодых сапсанов. Достаточно большой вес ипатки не позволяет соколу схватить и нести ее в лапах, но он, вероятно, способен сбить ее в полете. Мы иногда находили ипатов, у которых была прокусана шея и частично ошипана, как это делает сапсан со своими жертвами. Однако эти птицы были в итоге брошены. По сравнению с мелкими чистиковыми птицами, которых предпочитает добывать сапсан, у взрослых ипатов достаточно толстая и прочная шкура, которую, вероятно, трудно разорвать сапсану. В то же время, поздним летом и ранней осенью соколы, при отсутствии на острове привычного для них корма, находят на открытых пространствах и охотно подбьдают молодых ипатов (и топорков), уже погибших от лис во время ночного схода. Нам приходилось находить ошипанных и частично съеденных птиц и непосредственно наблюдать в этот момент самих сапсанов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среди гнездящихся на о-ве Талан чистиковых птиц ипатки появлялись в числе последних, при этом сроки их прилета были достаточно близкими из года в год, а даты откладки яиц существенно не отклонялись от среднесезонной отметки. Исключение составляли лишь годы с повышенной ледовитостью Охотского моря, что выражалось в поздних сроках разрушения ледовых полей в северной его части, как например в 1999 и 2001 гг. (Устинова и др., 2002). В некоторые, относительно малоледовитые сезоны, например 2008,

2009 и 2012 гг., ледовая обстановка у берегов острова усугублялась ветрами южных румбов, которые в течение первой декады июня удерживали льды в прибрежной зоне Тауйской губы, что также задерживало откладку яиц у ипатов. Положительная корреляция между датами разрушения льда и начала откладки яиц у ипатки была отмечена нами в более ранних исследованиях (Голубова, 2007). Достаточно стабильные сроки гнездования ипатов, включая даты прилета, отмечались и в других отдельно взятых колониях, хотя в пределах ареала, в колониях, находящихся в низких и высоких широтах, разница в этих сроках может достигать одного месяца (Wehle, 1980; Evans et al., 2019; Youngren et al., 2019; Mudge et al., 2019). Известно, что на о-вах Семиди (южное побережье Аляски) среди гнездящихся морских птиц ипатки также прилетают позже всех (Hatch, Hatch, 1990). Состояние снежного покрова, которое может оказать влияние на сроки начала гнездования у таких видов, как топорки и большая конюга, практически не сказывается на ипатке, поскольку откладка яиц у последней проходит уже в отсутствие снега в регионе (Голубова, 2007). Как известно, ипатка кормится в прибрежных водах (от 1–2 км) и во многом зависит от подхода молодой пелагической рыбы и их обилия. Питание ипатов вблизи колоний часто связывают с локальной высокой продуктивностью акваторий в районах гнездования птиц и предпочтительным обитанием на мелководьях тихоокеанской песчанки (*Ammodytes hexapterus*), хотя в поисках доступной для них этой и другой рыбы ипатки могут совершать и более длительные перелеты (Piatt, Kitaysky, 2002; Harding et al., 2003). У нас нет данных по питанию взрослых ипатов с о-ва Талан, однако известно (Piatt, Kitaysky, 2002), что в период размножения основу питания этого вида составляют одни и те же кормовые объекты. Согласно нашим исследованиям (Голубова, Назаркин, 2009), встречаемость тихоокеанской песчанки в питании птенцов ипатки на о-ве Талан достаточно высока и превосходит ее содержание у экологически близкого ей рыбоядного вида – топорка. Песчанка является одним из немногих видов рыб, нерест которой растянут с ноября по июнь, в связи с чем ее молодь появляется в акватории Тауйской губы уже в июне. В непосредственной близости от о-ва Талан наибольшие концентрации песчанки отмечены в Амахтонском и Мотыклейском заливах, восточнее и западнее о-ва Спафарьева (Черешнев и др., 2001). В то же время, обилие песчанки и характерные для нее вертикальные и горизонтальные миграции во многом зависят от степени прогрева поверхности моря (Abookire et al., 2000). В условиях низкой температуры воды ее доступность и обилие заметно снижаются для морских птиц. На наш взгляд, эти особенности биологии песчанки, как главного кормового ресурса

са ипатки, объясняют позднее гнездование этих птиц как на о-ве Талан, так и в других колониях.

Успех размножения ипатки в многолетнем аспекте оказался достаточно вариабельным, однако сезоны или периоды с относительно высоким его показателем отмечались все же чаще. В целом, по среднему значению этого показателя ипатки с о-ва Талан сопоставимы с птицами из других колоний, где ведется многолетний мониторинг продуктивности вида. Так, на островах Булдырь этот показатель колебался от 23 до 71% (в среднем 48%, $n = 31$), Айтак — от 29 до 77% (в среднем 56%, $n = 17$), Човиет, по разным данным от 5 до 74% (в среднем 37%, $n = 14$) и от 34 до 77% (в среднем 59%, $n = 7$), Семиди — от 31 до 70% (в среднем 56%, $n = 8$) (Hatch, Hatch, 1990a; Byrd et al., 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Harding et al., 2003; Evans et al., 2019; Youngren et al., 2019; Mudge et al., 2019). Как было отмечено (Piatt, Kitaysky, 2002), до начала 2000-х гг. вариабельность успеха размножения на таких островах, как Чисик, Семиди и Булдырь была достаточно низкой (CV 24–30%). На о-ве Талан в 1987–1994 гг. коэффициент вариации (CV) был чуть выше и составил 35% (Piatt, Kitaysky, 2002). С начала 2000-х гг. колебания успеха размножения ипаток на этих и других островах стали более заметными, а сезоны с успехом размножения ниже среднемноголетней отметки стали отмечаться чаще (Dragoo et al., 2020). В этот период неблагоприятными для гнездящихся на о-ве Талан ипаток стали 2009–2015 гг., что, на наш взгляд, могло быть связано с океанографическими изменениями в регионе и, следовательно, с доступностью кормовых ресурсов. Причем этот период стал еще более неблагоприятным для таких гнездящихся на острове рыбоядных птиц, как моевки и топорки (Голубова, 2018; наши данные). Наши исследования, проведенные в 1987–2004 гг., показали тесную статистическую связь между гидрологическим режимом акватории Тауйской губы с динамикой населяющих их гидробионтов, составом питания и успехом размножения морских птиц (Kitaysky, Golubova, 2000; Голубова, 2007). В годы с ранним разрушением ледового покрова и высокой температурой поверхностных вод успешнее размножались рыбоядные птицы (топорки, ипатка), чему способствовали повышение биомассы мезопланктона и увеличение концентрации молоди пелагических рыб в акватории Тауйской губы. Сезоны с поздним разрушением льда и низкой температурой поверхностных вод благоприятствовали размножению холодноводного макропланктона, в частности эвфаузиид, и, таким образом, повышали успешность размножения планктоноядных видов (большая конюга, белобрюшка). В 2009–2015 гг., как и в другие годы (1999, 2001), были отмечены сезоны с относительно более поздним разрушением льда в акватории Тауйской губы, что обуславливало, как указыва-

лось выше, некоторую задержку в откладке яиц у ипатки. Позднее, в летний период, температура поверхности воды в эти годы была ниже среднемноголетней отметки (https://rp5.ru/Архив_погоды_на_о.Спафарьева). Все эти факторы могли косвенным образом определить снижение показателей успеха размножения ипатки в эти годы, как мы и показали в предыдущих исследованиях (Kitaysky, Golubova, 2000; Голубова, 2007). Однако в этот же период, а затем и в последующие годы мы наблюдали снижение успеха размножения большой конюги, что несколько не вписывается в наши ранее высказанные предположения (Голубова, 2021). Все это указывает на постоянную динамичность океанографических процессов, происходящих в настоящее время в Мировом океане в результате климатических изменений. В связи с этим эта тема станет для нас предметом дополнительных исследований и анализов. В то же время, нельзя исключать местные погодные факторы, такие как практически ежегодные продолжительные циклоны со штормовыми ветрами, которые затрудняют добычу кормовых ресурсов морскими птицами, и ипатками в частности, что сказывается на выживаемости их птенцов в эти периоды.

Изучение динамики роста птенцов ипатки в 1999–2006 гг. на о-ве Талан показало существенные колебания их веса в многолетнем аспекте. Темп прироста массы птенцов и успех размножения были исключительно низкими в 2001 г. При этом успех размножения вида в равной степени определялся одинаково высокой потерей кладок и птенцов, что, несомненно, было связано с дефицитом кормовых ресурсов в акватории Тауйской губы в течение всего репродуктивного периода. Такие же низкие его показатели мы наблюдали и у топорка. На наш взгляд, та часть молодых ипаток, которые сходили в этом году в море, в дальнейшем были нежизнеспособными в естественной среде обитания, а многие могли погибнуть еще на суше. В последующие годы подобная ситуация проявилась еще в 2009 и 2011 гг. Исследования (Голубова, Назаркин, 2009) по питанию птенцов в эти годы показали, что основу их рациона составляли песчанка, сельдь (*Clupea pallasii*) и мойва (*Mallotus villosus catervarius*), при этом содержание (в процентах от общей массы корма и по частоте встречаемости), а также линейные, весовые и возрастные характеристики этих видов рыб ежегодно варьировали. В 1999–2002 гг., в годы с низкими показателями веса птенцов и успехом размножения от 15 до 81.2%, средняя масса порции корма варьировала от 8.92 до 10.55 г (0.1–35.0), а среднее количество рыб в пробе — от 1.14 до 4.77 шт. (1–45). По нашим данным, частота (раз/сутки) кормления птенцов в 1999 и 2000 гг. составила 3.3 ± 1.15 (2–6, $n = 10$) и 2.21 ± 1.38 (1–5, $n = 23$) соответственно. Согласно другим источникам, частота их кормления

может варьировать от 1 до 9 раз в день. В частности, 2–6 на о-ве Баррен; $3.0 \pm 1.0 SD$ (1–5, $n = 19$) и $6.1 \pm 2.1 SD$ (3–9, $n = 10$) на о-ве Чисик в 1997 и 1996 гг. соответственно; 5–7 на о-ве Угайушак (Wehle, 1980, 1983; Piatt, Kitaysky, 2002). В другие годы (2003–2006) исследуемого нами периода вес месячных птенцов на о-ве Талан также варьировал, хотя и был несколько выше. При этом средняя масса порции корма варьировала от 10.21 до 14.02 г ($0.3–51.3$, $n = 14$), а среднее количество рыб в ней – от 3.17 до 6.67 шт. (1–61) (Голубова, Назаркин, 2009). В эти годы успех размножения варьировал от 71 до 90% и был достаточно высоким для популяции ипаток, хотя в годы с наиболее высокими его показателями весовые характеристики птенцов были также высоки. Таким образом, на фоне высоких показателей успеха гнездования масса молодых ипаток оказалась более вариабельной. То же касается и имеющихся у нас данных по весу сходящих море птенцов в 1987–1991 гг. Вес слетков в годы с высокими и низкими показателями успеха размножения был достаточно сопоставимым. Некоторые исследования биологии размножения вида на других островах также привели к подобным результатам, при этом отмечается (Kitaysky, 1996; Erikstad et al., 1997; Harding et al., 2002, 2003), что ипатка способна выкармливать птенцов до схода даже в условиях сокращения кормовой базы и дальних кормовых перелетов. Она “регулирует” частоту кормления птенцов и количество приносимых рыб в порции корма в зависимости от их потребностей. При этом в условиях сокращения частоты кормления уровень метаболизма птенцов может снизиться на 47.4%. При улучшении кормовой ситуации птенцы вновь быстро набирают темп развития. Тем не менее гибель птенцов от голода отнюдь не редкость, и этот показатель способен оказать заметное влияние на успех гнездования. Следует также подчеркнуть, что птенцы, не набравшие достаточного веса ко времени схода на воду, оказываются в очень невыгодном положении и, вероятно, большей частью гибнут до того, как научатся успешно добывать себе корм.

Как и другие исследователи, мы считаем, что темп роста птенцов, в частности прирост веса, а также их вес накануне или в момент схода в море являются достаточно показательными и служат индикаторами состояния кормовой базы ипатки в период размножения. В связи с этим вес птенцов, как и успех размножения, должны учитываться при мониторинге популяции ипатки в том или ином регионе. Экологическая пластичность ипатки очевидна в сравнении с другими близкими видами. Например, у топорка отмечаются более широкие межгодовые и географические вариации успеха размножения (Piatt, Kitaysky, 2002a; Голубова, 2010). У тупика (*Fratercula arctica*), экологически близкого вида, обитающего в Север-

ной Атлантике, наряду с более низкими показателями успеха размножения в некоторых колониях, были отмечены и случаи полного отказа от гнездования из-за нехватки кормовых ресурсов (Anker-Nilssen, 1987; Barrett et al., 1987; Baillie, Jones, 2003).

Из наземных млекопитающих основную угрозу для ипаток, живущих на о-ве Талан, представляют лисы, однако они не оказывают существенного влияния на состояние их популяции. Вследствие своей малочисленности, эти хищники контролируют лишь определенные участки острова, в то время как ипатки рассредоточены практически повсеместно по его территории, где в большинстве случаев неуязвимы. На других островах лисы являются причиной гибели взрослых птиц и их птенцов. На о-ве Большой Конюжий например, ипатки составляют 50% их диеты. Кроме того, в местах размножения ипатки страдают от песцов (*Vulpes lagopus*), серых крыс (*Rattus norvegicus*), канадских выдр (*Lontra canadensis*) (Мое, 1977; Bailey, Kaiser, 1993; Piatt, Kitaysky, 2002; Denlinger, 2006). По сравнению с другими гнездящимися на о-ве Талан морскими птицами, ипатки в меньшей степени подвержены прессу и со стороны пернатых хищников. Находящиеся в гнездах кладки и птенцы чаще всего недоступны для воронов и крупных чаек, что также отмечено в других исследованиях (Hatch, Hatch, 1990a). Однако случаи их гибели по вине этих хищников в природе все же встречаются (Amaral, 1977; Wehle, 1980). Ипатки практически неуязвимы для сапсана. Кроме того, несмотря на высокую численность ипаток и кажущуюся легкую доступность их для белоплечих орланов, эти хищники предпочитают охотиться на кайр и моевок (Утехина, 2004). Содержание ипаток в их диете не существенно, как и у белоголовых орланов (*Haliaeetus leucocephalus*) на о-ве Большой Конюжий, где этот показатель достигает 13% (Мое, 1977). В то же время, для о-ва Большой Конюжий подсчитано, что в результате общего хищничества орланов, соколов и лис изымается ежегодно около 2% размножающейся здесь популяции ипаток.

Как и все морские птицы, большую часть своей жизни ипатки проводят в открытом море. В связи с этим эта категория птиц особенно уязвима к разливам нефти и использованию дрейфтерных сетей в промышленном рыболовстве. Сведения о случаях гибели ипаток в результате этого немногочисленны, например, количество птиц, погибших в дрейфтерных сетях в северной части Тихого океана с 1950-х по 1990-е гг., исчислялось десятками тысяч. В последующие годы потери птиц сократились существенно, поскольку такой промысел на некоторых территориях был полностью ликвидирован. В российских водах Охотского и Берингова морей дрейфтерный лов рыбы велся в 1989–2015 гг. и был закрыт в 2016 г.

Исследования (Артюхин и др., 1999, 2000, 2001а) в этой области показали, что смертность ипаток была все же на порядки ниже по сравнению с такими рыбадными видами, как топорок, толстоклювая и тонкоклювая кайры. На наш взгляд, это вполне объясняется образом жизни ипатки и ее тяготению к прибрежной зоне во время добычи кормов, в результате чего она не столь уязвима, по сравнению с другими морскими птицами, а в числе погибших вероятно основную часть составляли неразмножающиеся особи. Во время осенне-зимних миграций в северо-восточной части Тихого океана были отмечены случаи массовой гибели морских птиц, в т.ч. и некоторого количества ипаток, от истощения, что возможно связано с широкомасштабными климатическими изменениями и снижением доступности их кормовых ресурсов (Piatt, Kitaysky, 2002; Jones et al., 2019).

В целом, ипатку мы можем отнести к вполне благополучному и процветающему на о-ве Талан виду птиц. На это указывают стабильно высокая ее численность, которая поддерживается на острове уже десятки лет, и достаточно высокие показатели успеха размножения по сравнению с показателями других рыбадных морских птиц. По данным 2008–2015 гг. выживаемость взрослых ипаток на о-ве Талан составила 81.3%, и этот показатель оказался самым высоким среди таких видов, как большая конюга, белобрюшка и топорок. В 1988–1991 гг. он был ниже (63.4%), однако на полученных результатах могло сказаться слишком малое количество окольцованных в тот период птиц (Зубакин, Зубакина, 1991; Vodolazova et al., 2016; Водолазова и др., 2021). Кроме того, продолжительность жизни этого вида может достигать более 20 лет (Gaston, Jones, 1998). Для тупика, например, зарегистрирован максимальный возраст 40 лет (Gaston, Jones, 1998; Fransson et al., 2010). До сих пор неизвестно, характерна ли для ипатки, как вида, натальная филопатрия. Однако если предположить, что выросшие на острове птенцы вновь возвращаются сюда по достижении половой зрелости, то сезоны с низкой продуктивностью вида, периодически отмеченные на о-ве Талан, никаким образом не могут повлиять на состояние ее популяции. В случае, если пополнение колоний происходит за счет иммиграции молодых птиц, то состояние численности и продуктивности ипатки в других колониях таковы, что могут только способствовать положительной ее динамике на о-ве Талан.

Основываясь на приведенных нами опубликованных данных, мы можем предположить, что в российской части ареала обитает более 200 000 (213 387) особей ипаток, при этом около 155 000 (154 709) птиц зарегистрировано в Охотском море, включая Курильские о-ва. Эти данные несколько отличаются от приведенных ранее други-

ми авторами, в частности около 285 000 в РФ, согласно Шунтову (1998), а также 148 750 и 119 330 в РФ и в Охотском море, соответственно, согласно оценкам американских орнитологов (Piatt, Kitaysky, 2002). С учетом североамериканских птиц мировая популяция ипатки может составлять 1 153 137 особей, что в общем-то вписывается в порядок цифр, предложенный для этого вида в более ранних публикациях. Согласно более уточненным и современным данным, в дальневосточных морях обитает около 20% птиц от этой популяции, а не 30%, как считалось ранее (Конюхов, 2010). Тренд численности ипаток в тех или иных регионах ее обитания в большинстве случаев не известен. В колониях российской части ареала данные свидетельствуют либо о стабильности численности, либо об ее увеличении. В американском секторе численность ипатки в результате изменений климата и кормовой базы снижалась во многих колониях до конца 90-х гг., а с начала 2000-х гг. ее тенденция неизвестна из-за несуществующих данных о современной ее численности.

В пределах всего ареала ипатка гнездится практически повсеместно на береговых обрывах и прибрежных островах, при этом количество гнездящихся птиц в той или иной колонии полностью определяется наличием гнездовых биотопов. По берегам в качестве гнездовий ипатки используют расщелины в скалах и селятся небольшими группами или отдельными парами совместно с другими морскими птицами. В силу ограниченности подходящих для гнездования мест в таких биотопах она немногочисленна. Однако, несмотря на небольшую плотность гнездования, суммарная их численность оказывается достаточно высокой, что обусловлено большой протяженностью береговых обрывов, например, на Чукотском п-ове. Наиболее высокие численность и плотность гнездования этого вида наблюдаются все же на островах и участках побережья с крупноглыбовыми каменистыми осыпями. Такие биотопы, как правило, привлекают больших конюг и конюг-крошек, поэтому в местах их массового гнездования зачастую отмечается и высокая численность ипатки. Например, в Беринговом море это о-в Большой Диомид и прибрежные участки на мысах Ягночымло, Уляхпэн, Имтук, Кекилин. В Охотском море это острова Ямского архипелага и Талан. На последнем популяция ипатки составляет 78 и 56% от ее численности в Охотском море и РФ в целом, а оба эти участка поддерживают 95 и 70% их численности, соответственно. Хотя средний размер колонии ($n = 201$) на побережье Охотского моря по данным (USFWS, 1999; Piatt, Kitaysky, 2002) на 1999 г. составлял всего 10 птиц. Подобная ситуация отмечается и в Северной Америке, где большая часть (80%) птиц этого вида обитает на п-ове Аляска, при среднем размере колонии 48 птиц.

При этом проведенное нами и другими исследователями обследование колоний ипатки в российской части ареала не может в полной мере достоверно отражать состояние ее численности. Скрытый характер гнездования, сильно выраженные суточные и сезонные колебания численности присутствующих в колониях птиц зачастую определяют значительный недоучет. Подобные аспекты гнездового поведения ипаток хорошо отслеживаются во время мониторинговых работ, однако они проводятся не везде (Hatch, 2002; Harding et al., 2005; Конюхов, 2010). Большинство данных по численности ипаток базируется на разовых маршрутных учетах птиц на воде или скалах, где количество учтенных особей принималось за количество гнездящихся пар. В крупных колониях проводили пересчеты — применяли поправочные коэффициенты различной величины, исходя из субъективной оценки исследователей. То же самое верно и в отношении о-ва Талан. В настоящее время плотность гнездования ипатки как визуально, так и согласно расчетам, увеличилась в некоторых местах на порядки. В то же время, оценка общей численности вида в конце 1980-х и в последующие годы не столь наглядно отражает его повышение, что, безусловно, связано с методиками учетов. Как в наших, так и предыдущих исследованиях (Кондратьев и др., 1992; Андреев и др., 2010) количество или плотность гнездования птиц, учтенных на модельных участках, экстраполировались на всю территории острова. Какими показателями плотности птиц и площади биотопов руководствовались исследователи при проведении более ранних учетов — нам не известно, и поэтому оценки численности ипаток в эти и последующие годы становятся несопоставимы. Вполне вероятно, что ее численность в конце 1980-х гг. могла быть несколько завышенной. В настоящее время численность и плотность гнездования ипатки на о-ве Талан отслеживаются нами на модельных участках, а произведенные в 2008 г. расчеты площадей гнездовых биотопов (Андреев и др., 2010) позволяют проводить экстраполяцию полученных данных на всю территорию острова. В результате этого мы можем получать сравнимые данные о численности этого вида и отслеживать ее динамику.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю огромную благодарность А.В. Андрееву, А.В. Кондратьеву, Ю.А. Слепцову за содействие и помощь в организации полевых исследований на о-ве Талан, А.В. Кленовой за предоставление дополнительной информации по успеху размножения ипатки в 2007 и 2011 гг., А.И. Обушенковой, И.И. Хардани, А.С. Плещенко, в разные годы принимавшим участие в сборе материала, а также волонтерам И.А. Кудряшовой,

П.В. Тимофеевой, С.А. Строеву за всестороннюю помощь в полевые сезоны 2018 и 2019 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев А.В., 2012. Птицы береговой полосы п-ова Тайгонос (Гижигинская губа, Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 1. С. 20–32.
- Андреев А.В., Ван-Пельт Т., 2007. Размещение и численность птиц в прибрежных водах зал. Шелихова (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 4–17.
- Андреев А.В., Слепцов Ю.А., 2013. Материалы к изучению островных биот Тауйской губы: биотопическая структура и фауна птиц о. Спафарьева // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 4. С. 82–89.
- Андреев А.В., Голубова Е.Ю., Зубакин В.В., Харитонов С.П., 2010. Численность морских птиц на колониях о. Талан: двадцатилетний тренд // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 30–42.
- Андреев А.В., Харитонов С.П., Слепцов Ю.А., 2012. Колонии морских птиц острова Ионы (Охотское море) // Зоологический журнал. Т. 91. № 7. С. 843–855.
- Артюхин Ю.Б., 1999. Кадастр колоний морских птиц Командорских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ. Вып. 1. С. 25–35, 139–144.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Вяткин П.С., 1999. Случайная гибель морских птиц в дрейфтерных сетях на промысле лосося японскими судами в исключительной экономической зоне России в 1993–1998 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Диалог-МГУ. Вып. 1. С. 93–111.
- Артюхин Ю.Б., Бурканов В.Н., Заочный А.Н., Никулин В.С., 2000. Смертность морских птиц в дрейфтерных сетях на японском промысле лососей в российских водах Берингова моря в 1993–1999 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Россельхозакадемия. Вып. 2. С. 110–126.
- Артюхин Ю.Б., Трухин А.М., Корнев С.И., Пуртов С.Ю., 2001. Кадастр колоний морских птиц Курильских островов // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 3–59.
- Артюхин Ю.Б., Заочный А.Н., Корнев С.И., Никулин В.С., Тестин А.И., 2001а. Смертность морских птиц в дрейфтерных сетях на японском промысле лососей в российских водах Берингова моря в 2000–2001 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 81–85.
- Бабий У.В., 2021. Орнитофауна // Летопись природы государственного природного заповедника “Остров Врангеля”. С. 63–95.
- Блохин А.Ю., Тиунов И.М., 2005. Мыс Делиль-де-ла-Кройера (остров Сахалин) — новая точка гнездования морских птиц // Биология моря. Т. 31. № 1. С. 61–62.
- Блохин А.Ю., Тиунов И.М., 2007. Колонии птиц залива Чихачева и перспективы их сохранения // Современные проблемы природопользования, охотове-

- дения и звероводства: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Киров: ВНИИОЗ. С. 50–51.
- Велижанин А.Г., 1972. Морские колониальные птицы Курильских островов. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 28 с.
- Велижанин А.Г., 1975. Птичьи базары Ямских островов // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 18–19.
- Велижанин А.Г., 1978. Размещение и состояние численности колоний морских птиц на Дальнем Востоке // Актуальные вопросы охраны природы на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 154–173.
- Велижанин А.Г., 1987. Заметки о морских птицах острова Алюмка (Чукотский автономный округ) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 39–42.
- Водолазова Д.С., Клёнова А.В., Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 2021. Демографические и этологические характеристики закрытогнездящихся чистиковых птиц (Alcidae, Charadriiformes) колонии острова Талан (Охотское море): изменения за 20 лет // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1262–1275.
- Вяткин П.С., 1986. Кадастр гнездовий колониальных птиц Камчатской области // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 20–36.
- Вяткин П.С., 2000. Кадастр гнездовий колониальных морских птиц Корякского нагорья и восточного побережья Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 2. С. 7–15.
- Вяткин П.С., 2008. Размещение и численность морских колониальных птиц на юге Камчатки // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 8. С. 12–17.
- Вяткин П.С., 2011. Морские колониальные птицы о. Уташуд (Юго-Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: тез. докл. XII междунар. науч. конф. П.-Камчатский: Камчатпресс. С. 211–214.
- Вяткин П.С., 2016. Остров Верхотурова // Морские ключевые орнитологические территории Дальнего Востока России (под ред. Ю.Б. Артюхина). М.: РОСИП. С. 47–48.
- Герасимов Н.Н., 1986. Морские колониальные птицы острова Карагинский // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 57–65.
- Гизенко А.И., 1955. Птицы Сахалинской области. М.: Изд-во АН СССР. 328 с.
- Головкин А.Н., Флинт М.В., 1975. Колониальные гнездовья морских птиц в районе мыса Сердце Камень (Чукотка) // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 171–173.
- Голубова Е.Ю., 1992. Изучение успешности размножения чистиковых птиц // Прибрежные экосистемы северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 197–203.
- Голубова Е.Ю., 2002. Состояние кормовой базы и успех размножения топорка и ипатки в северной части Охотского моря // Экология. № 5. С. 378–387.
- Голубова Е.Ю., 2007. Морские колониальные птицы северной части Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 22 с.
- Голубова Е.Ю., 2010. Особенности сезона размножения морских птиц на о. Талан (Тауйская губа Охотского моря) в 2009 г. на фоне многолетних исследований // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы XI международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения выдающихся российских ихтиологов А.П. Андрияшева и А.Я. Таранца. Петропавловск-Камчатский: "Камтпресс". С. 319–322.
- Голубова Е.Ю., 2018. Численность популяции, фенология и продуктивность моевки (*Rissa tridactyla*, Charadriiformes, Laridae) в Тауйской губе Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 97. № 1. С. 32–55.
- Голубова Е.Ю., 2021. Биология размножения большой конюги (*Aethia cristatella*, Alcidae, Charadriiformes) в северной части Охотского моря // Зоологический журнал. Т. 100. № 4. С. 385–408.
- Голубова Е.Ю., Назаркин М.В., 2009. Экология питания топорка (*Lunda cirrhata*) и ипатки (*Fratercula corniculata*) в северной части Охотского моря // Известия ТИНРО. Вып. 158. С. 303–323.
- Голубова Е.Ю., Плещенко С.В., 1997. Колонии морских птиц северной части Охотского моря // Видовое разнообразие и состояние популяций околоводных птиц Северо-Востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 141–162.
- Зеленская Л.А., 2001. Распределение и численность морских колониальных птиц на Командорских островах в 1999–2000 годах // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 3. С. 64–71.
- Зеленская Л.А., 2004. Результаты учетов морских колониальных и гусеобразных птиц на побережье острова Медного, Командорские острова // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 6. С. 79–84.
- Зеленская Л.А., 2006. Динамика изменений в колонии морских птиц о. Умара (северное Охотоморье) // Биология и охрана птиц Камчатки. Вып. 7. М.: Изд-во центра охраны дикой природы. С. 100–106.
- Зеленская Л.А., 2009. Численность и распределение птиц на острове Маткиль (Ямские острова, Охотское море) // Зоологический журнал. Т. 88. № 5. С. 546–555.
- Зеленская Л.А., 2010. Морские птицы острова Старичков (Авачинский залив) // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 9. С. 82–90.
- Зеленская Л.А., 2012. Численность и распределение гнездящихся морских птиц // остров Завьялова (геология, геоморфология, история, археология, флора и фауна). М.: ГЕОС. С. 179–183.
- Зеленская Л.А., 2013. Колонии морских птиц Тауйской губы и п-ова Кони (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 87–100.
- Зеленская Л.А., 2018. Морские открытогнездящиеся птицы Ямских островов (Охотское море). Численность и распределение // Зоологический журнал. Т. 97. № 5. С. 572–581.

- Зеленская Л.А., 2022. Морские птицы острова Тайночин // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 2. С. 112–117.
- Зубакин В.А., Зубакина Е.В., 1991. Гнездовой консерватизм, выживаемость и постоянство пар у четырех чистиковых птиц Охотского моря // Материалы 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск, 17–20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 1. Мн.: Наука і тэхніка. С. 73–74.
- Китайский А.С., 1991. Экологические взаимоотношения чистиковых птиц на о-ве Талан (Охотское море) // Материалы 10-й Всес. орнитол. конф. Витебск, 17–20 сент. 1991 г. Книга 1. Ч. 2. Мн.: Наука і тэхніка. С. 277–278.
- Кленова А.В., Бахтурина Д.С., 2014. Особенности сезонной активности и успех размножения колонизальных чистиковых птиц на о. Талан в 2013 г. (Охотское море) // Вестник СВНЦ ДВО РАН. № 3. С. 83–87.
- Кондратьев А.Я., 1986. Колонии морских птиц на арктическом побережье крайнего Северо-Востока СССР // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 37–47.
- Кондратьев А.Я., 1993. Ржанкообразные Северо-Восточной Азии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ДВО РАН. 47 с.
- Кондратьев А.Я., Коровин М.М., Бодяк Н.Д., 1987. Численность и структура колоний морских птиц на острове Колочин (Чукотское море) // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 22–35.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.В., Голубова Е.Ю., Кондратьева Л.Ф., Харитонов С.П., Китайский А.С., 1992. Фауна наземных позвоночных животных острова Талан // Прибрежные экосистемы Северного Охотоморья. Остров Талан. Магадан: ИБПС ДВО РАН. С. 72–109.
- Кондратьев А.Я., Зубакин В.А., Харитонов С.П., Тархов С.В., Харитонова И.А., 1993. Изучение птичьих базаров островов Матикиль и Коконце (Ямские острова) и полуострова Пьягина // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 98. Вып. 5. С. 21–31.
- Кондратьева Л.Ф., 2004. Особенности летнего рациона тихоокеанской чайки *Larus schistisagus* Stejneger на острове Талан, Охотское море // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Центр охраны дикой природы. Вып. 6. С. 91–96.
- Конюхов Н.Б., 2010. Суточные и сезонные изменения количества ипатов (*Fratrercula corniculata*) по учетам при помощи фотографирования // Зоологический журнал. Т. 89. № 9. С. 1118–1124.
- Лейто А., Мянд Р., 1991. Состав и численность орнитофауны морского побережья // Исследование экосистем полуострова Кони (Магаданский заповедник). Талин: Академия наук Эстонии. С. 166–177.
- Лобков Е.Г., 2009. Фауна, население птиц и их роль в экосистеме острова Старичков // Труды Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский. Вып. 8. С. 280–340.
- Лобков Е.Г., Алексеев С.А., 1987. Размещение и численность морских колониальных птиц на крайнем юге полуострова Камчатка // Распространение и биология морских птиц Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 36–38.
- Нечаев В.А., 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 748 с.
- Перемитин В.Г., 1999. Результаты размножения чистиковых птиц на острове Талан в 1996 году // Морские птицы Берингии. Вып. 4. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. С. 7–11.
- Портенко Л.А., 1939. Фауна Анадырского края. Птицы. Ч. 2. Л.: Изд-во Главсевморпути. 198 с.
- Портенко Л.А., 1973. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. 2. Л.: Наука. 323 с.
- Придатко В., 2010. Морские колониальные птицы островов Врангеля и Геральда (экология, охрана). Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Киев: ИЗ АН УССР, 1986, 26 с. (Переиздание 3-е, авторское. Киев: Моя Арктика..., 2010 <<http://vasylprydatko.org.ua/>>).
- Росляков Г.Е., 1986. Птицы морских побережий Шантарских островов // Морские птицы Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 66–70.
- Росляков Г.Е., Росляков А.Г., 1996. К орнитофауне создаваемого национального парка “Шантарские острова” // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 86–92.
- Стишов М.С., Придатко В.И., Баранюк В.В., 1991. Птицы острова Врангеля. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 254 с.
- Трухин А.М., 2006. Состояние птичьего базара на острове Тюлений (Охотское море) в условиях роста численности ластоногих // Русский орнитологический журнал. Т. 15. (Экспресс-вып. 328). С. 794–798.
- Трухин А.М., Кузин А.Е., 1996. Многолетняя динамика видового состава и численности морских птиц, гнездящихся на острове Тюлений (Охотское море) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 214–221.
- Устинова Е.И., Сорокин Ю.Л., Хен Г.В., 2002. Межгодовая изменчивость термических условий Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 130. С. 44–51.
- Утехина И.Г., 1999. Заметки о пролете птиц на о. Талан весной 1998 г. // Морские птицы Берингии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН. Вып. 4. С. 16–19.
- Утехина И.Г., 2004. Белоплечий орлан *Haliaeetus pelagicus* (Pallas, 1811) на северном побережье Охотского моря: распространение, численность, экология, миграции. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 22 с.
- Утехина И.Г., 2006. К распределению колоний морских птиц на северном побережье Охотского моря // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 7. С. 95–99.
- Утехина И.Г., 2008. К распределению птиц на морском побережье полуострова Лисянского, Северное Охотоморье // Биология и охрана птиц Камчатки. М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. Вып. 8. С. 112–114.
- Харитонов С.П., 1980. Материалы по птицам острова Ионы // Орнитология. Вып. 15. С. 10–15.

- Харитонов С.П., 1990. Ипатка // Птицы СССР. Чистиковые. М.: Наука. С. 164–173.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Хованский И.Е., Шестаков А.В., 2001. Прибрежные рыбы северной части Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. 197 с.
- Шибяев Ю.В., Литвиненко Н.М., 1996. Современное состояние и проблемы охраны морских колониальных птиц острова Монерон (Южный Сахалин) // Птицы пресных вод и морских побережий юга Дальнего Востока России и их охрана. Владивосток: ДВО РАН. С. 93–102.
- Шунтов В.П., 1998. Птицы дальневосточных морей России. Владивосток: ТИНРО-центр. Т. 1. 423 с.
- Яхонтов В.Д., 1975. Птичьи базары Пенжинской губы и их состояние // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 185–186.
- Яхонтов В.Д., 1975а. Остров Нансикан // Колониальные гнездовья околоводных птиц и их охрана. М.: Наука. С. 186–187.
- Яхонтов В.Д., 1979. Птицы Пенжинского района // Птицы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. С. 135–162.
- Abookire A.A., Piatt J.F., Robards M.D., 2000. Nearshore fish distributions in an Alaskan Estuary in Relation to stratification, temperature and salinity // Estuarine, costal and shelf science. V. 51. P. 45–59.
- Amaral M.J., 1977. A comparative breeding biology of the Tufted and Horned puffin in the Barren Islands, Alaska. Master's thesis, Univ. of Washington, Seattle.
- Anker-Nilssen T., 1987. The breeding performance of Puffins *Fratercula arctica* on Røst, northern Norway in 1979–1985 // Fauna Norv. Ser. C. V. 10. P. 21–38.
- Bailey E.P., Kaiser G.W., 1993. Impacts of introduced predators on nesting seabirds in the northeast Pacific // The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa, ON. P. 218–226.
- Baillie S.M., Jones I.L., 2003. Atlantic Puffin (*Fratercula arctica*) chick diet and reproductive performance at colonies with high and low capelin (*Mallotus villosus*) abundance // Canadian Journal of Zoology. V. 81. P. 1598–1607.
- Barrett R.T., Anker-Nilssen T., Rikardsen R., Valde K., Røv N., Vader W., 1987. The food, growth and fledging success of Norwegian puffin chicks *Fratercula arctica* in 1980–1983 // Ornith. Scandinavica. V. 18. P. 73–83.
- Byrd G.V., Murphy E.C., Kaiser G.W., Kondratiev A.Y., Shibaev Y.V., 1993. Status and ecology of offshore fish-eating alcids (murre and puffins) in the North Pacific // The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Can. Wildl. Serv. Special Publ., Ottawa. P. 176–186.
- Denlinger L.M., 2006. Alaska Seabird Information Series. Unpubl. Rept., U.S. Fish and Wildl. Serv., Migratory Bird Management, Nongame Program, Anchorage, AK.
- Dragoo D.E., Renner H.M., Kaler R.S.A., 2020. Breeding status and population trends of seabirds in Alaska, 2019. U.S. Fish and Wildlife Service Report AMNWR 2020/01. Homer, Alaska.
- Erikstad K.E., Asheim M., Fauchald P., Dahlhaug L., Tveraa T., 1997. Adjustment of parental effort in the Puffin: the roles of adult body condition and chick size // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 40. P. 95–100.
- Evans S.A., Schultz D.J., Galvan R., Rojek N.A., 2019. Biological monitoring at Buldir Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/15. Homer, Alaska.
- Fransson T., Kolehmainen T., Kroon C., Jansson L., Wenninger T., 2010. EURING list of longevity records for European birds.
- Gaston A.J., Jones I.L., 1998. The auks: Alcidae // Bird families of the world. V. 4. New York: Oxford University Press. Inc. 349 p.
- Gaston A.J., Powell D.W., 1989. Natural incubation, egg neglect, and hatchability in the Ancient murrelet // Auk. V. 106. P. 433–438.
- Harding A.M.A., Piatt J.F., Byrd G.V., Hatch S.A., Konyukhov N.B., Golubova E.U., Williams J.C., 2005. Variability in colony attendance of crevice-nesting Horned Puffins: implications for population monitoring // Journal of Wildlife Management. V. 69. № 3. P. 1279–1296.
- Harding A.M.A., Pelt T.J., Piatt J.F., 2002. Reduction of provisioning effort in response to experimental manipulation of chick nutritional status in the Horned Puffin // Condor. V. 104. P. 842–847.
- Harding A.M.A., Piatt J.F., Hamer K.C., 2003. Breeding ecology of Horned Puffins (*Fratercula corniculata*) in Alaska: annual variation an effects of El Nino // Canadian Journal of Zoology. V. 1. P. 1004–1013.
- Hatch S.A., 2002. Activity patterns and monitoring numbers of Horned Puffins and Parakeet Auklets // Waterbirds. V. 25. № 3. P. 348–357.
- Hatch S.A., Hatch M.A., 1990. Breeding seasons of oceanic birds in a subarctic colony // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 1664–1679.
- Hatch S.A., Hatch M.A., 1990a. Components of breeding productivity in a marine bird community: key factors and concordance // Canadian Journal of Zoology. V. 68. P. 1680–1690.
- Jones T., Divine L.M., Renner H., Knowles I.S., Lefebvre K.A., Burgess H.K., Wright Ch., Parrish J.K., 2019. Unusual mortality of Tufted puffins (*Fratercula cirrhata*) in the eastern Bering Sea // Plos One. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0216532>
- Kitaysky A.S., 1996. Behavioural, physiological and reproductive responses of alcids (Alcidae) to variation in food availability: Ph.D. Thesis. IRVIWE: University of California, USA.
- Kitaysky A.S., Golubova E.Yu., 2000. Climate change causes contrasting trends in reproductive performance of planktivorous and piscivorous alcids // Journal of Animal Ecology. V. 69. P. 248–262.
- Kondratyev A.Ya., 1991. Status of the seabirds nesting in Northeast U.S.S.R // Seabird status and conservation: a supplement. International Council for Bird Preservation Technical Publication. Cambridge. № 11. P. 165–173.
- Konyukhov N.B., Bogoslovskaya L.S., Zvonov B.M., Van Pelt T.I., 1998. Seabirds of the Chukotka Peninsula, Russia // Arctic. V. 51. № 4. P. 315–329.
- Moe R.A., 1977. The summer diets of three predator species on Big Koniugi Island, Alaska. Unpubl. rep., U.S. Fish Wildl. Serv., Anchorage, AK.

- Mudge M.L., Pietrzak K.W., Rojek N.A., 2019. Biological monitoring at Chowiet Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/16. Homer, Alaska.
- Petersen M.R., 1983. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // The breeding biology and feeding ecology of marine birds in the Gulf of Alaska (P.A. Baird and P.J. Gould, eds). U.S. Dep. Commer., Natl. Ocean. Atmos. Admin., OCSEAP. Final Rep. 45. P. 401–426.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002. Horned Puffin (*Fratercula corniculata*) // The Birds of North America. № 603 (A. Poole and F. Gill, eds). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Piatt J.F., Kitaysky A.S., 2002a. Tufted Puffin (*Fratercula cirrhata*) // The Birds of North America. № 708 (A. Poole and F. Gill, eds). The Birds of North America, Inc., Philadelphia, PA.
- Sealy S.G., 1969. Incubation and nesting periods of the Horned Puffin // Condor. V. 71. P. 81.
- Sealy S.G., 1973. Breeding biology of the Horned Puffin on St. Lawrence Island, Bering Sea, with zoogeographical notes on the North Pacific puffins // Pacific Science. V. 27. № 2. P. 99–119.
- Vodolazova D.S., Klenova A.V., Zubakin V.A., Zubakina E.V., 2016. Twenty years changes in survival rates of banded auks (Alcidae) on Talan island, Russia // 5th International Eurasian Ornithology congress, 10–13 May 2016, Çanakkale, Turkey. P. 53.
- Wehle D.H.S., 1980. The breeding biology of the puffins: Tufted Puffin (*Lunda cirrhata*), Horned Puffin (*Fratercula corniculata*), Common Puffin (*F. arctica*) and Rhinoceros Auklet (*Cerorhinca monocerata*). Ph.D. diss., Univ. of Alaska, Fairbanks.
- Wehle D.H.S., 1983. The food, feeding and development of young Tufted and Horned puffins in Alaska // Condor. V. 85. P. 427–442.
- Youngren S.M., Rapp D.C., Rojek N.A., 2019. Biological monitoring at Aiktak Island, Alaska in 2019. U.S. Fish and Wildl. Serv. Rep., AMNWR 2019/14. Homer, Alaska.
- USFWS, 1999. Beringian seabird colony catalog: Computer database and colony status record files. Anchorage, Alaska.

STATE OF POPULATIONS AND BREEDING BIOLOGY OF THE HORNED PUFFIN (*FRATERCULA CORNICULATA* ALCIDAE, CHARADRIIFORMES) IN THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

E. Yu. Golubova*

Institute of the Biological Problems of the North, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, 685000 Russia

*e-mail: elena_golubova@mail.ru

The breeding biology of the Horned Puffin, *Fratercula corniculata*, was studied in 1989–2019 on Talan Island, Tauiskaya Bay, Sea of Okhotsk. Even though the estimates of the population size of the Horned Puffin made in the early 1990s and 2007–2008 (90–100 and 75–112 thousand individuals, respectively) failed to reveal its dynamics due to different study methods applied, data on the nesting density in these periods indicated its increase by more than 30%. In subsequent years, higher bird densities were recorded on the surface of model screens. Taking into account these data, the maximum numbers of horned puffins on the island could reach 166 thousand individuals. Depending on ice cover conditions, the dates of the onset of egg laying varied between June 6 in 1990 and June 17–18 in 1987, 1999 and 2001, the average long-term date being June 11. Chicks in different years started hatching between July 17 to 29, the average long-term being July 22. The weight of hatchlings varied from 35 to 53 g (mean 47.2). The average weight of monthly chicks in 1999–2006 ranged from 145 to 329 g, in some individuals from 80 to 410 g. The average age of the young birds captured on the ground was 44.7 days. The first individuals were recorded in different years at the end of August (August 27–30) and at the beginning of September (September 2). According to indirect estimates, fledglings left nest burrows between September 10 and 20, to end in late September to early October. The average weight of fledglings heading to the sea in 1987, 1988, 1989 and 1991 was 349, 338, 347 and 318 g, respectively. The wing length varied from 153 to 156 mm. The reproductive success of horned puffins varied from 10.3 to 90.5% (on average 56.4%), the hatching success from 19.8 to 95.2% (on average 75.5%), the fledging success from 26.7 to 100% (on average 74.6%). In the long-term aspect, the breeding success was most often quite high, with the exception of 2001, 2009–2012 and 2014–2015, when this indicator was lower than the long-term average. Among terrestrial mammals, red foxes cause the main threat to adult horned puffins living on the island, as well as to their clutches and chicks descending to the sea, but foxes fail not render a significant impact on the state of the horned puffin population. Due to their small numbers, these predators control only a certain parts of the island, while horned puffins are dispersed almost throughout its territory, where in most cases they are safe from fox predation. Voles act as utilizers of already abandoned eggs. Slaty-backed gulls and ravens do not attack adult horned puffins, but willingly eat adult birds found dead, as well as dead or still alive chicks during their descent to the sea. Adult birds are also taken, albeit rarely, by Steller's sea eagles.

Keywords: Horned puffin, *Fratercula corniculata*, population numbers, phenology, reproductive success, fledging weight, predation, Talan Island, Sea of Okhotsk