

УДК 598.333.2(571.651)

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ
ПЕРЕПОНЧАТОПАЛОГО ПЕСОЧНИКА НА ЧУКОТКЕ**

П. С. Томкович, В. В. Морозов

В последнее время опубликовано немало работ, посвященных изучению биологии размножения различных видов песочников (п/сем.

Calidridinae), характеризующихся большим разнообразием адаптаций к условиям существования в Арктике (см., например, Pitelka et al., 1974; Myers, 1981). Однако удивительно мало известно о внутривидовой географической изменчивости плотности популяций, территориальности, роли самца и самки в воспитании потомства, успехе размножения и других биологических параметрах, хотя условия существования этих птиц в разных частях их ареалов нередко сильно различаются.

Объектом наших исследований был выбран перепончатопалый песочник *Calidris mauri* (Cab.), различные аспекты биологии которого достаточно полно изучены на Западной Аляске (Brown, 1962; Holmes, 1971, 1972, 1973). В азиатской части ареала, на Чукотском п-ове, материалы по гнездовой экологии этого кулика были получены сравнительно недавно (Кузякин, 1959; Портенко, 1972; Кондратьев, 1974, 1982; Кречмар и др., 1978). Уже эти, относительно небольшие по объему сведения показали существование некоторых отличий в биологии перепончатопалого песочника на Чукотке и на Аляске. Материалы, собранные нами в течение трех сезонов 1978—1980 гг. на крайнем северо-востоке Чукотского п-ова, позволяют провести более детальный сравнительный анализ биологии вида в этих двух частях его ареала¹.

Район исследований, методика

Основные материалы получены во время стационарных и маршрутных исследований в окрестностях пос. Уэлен; некоторые дополнительные наблюдения в ранневесенние периоды выполнены возле пос. Лаврентия. Краткая ландшафтная характеристика района дана нами в другой работе (Томкович, Сорокин, 1983). Необходимо подчеркнуть, что прибрежные части Чукотского п-ова характеризуются морским климатом с избыточным увлажнением, очень холодным летом, многочисленными туманами и сильными ветрами (Клюкин, 1970). Кроме того, важная особенность тундр в районе исследований — относительно слабое развитие зонального типа тундр — пушицевых кочкарников (Дервиз-Соколова, 1964).

Регулярные наблюдения за перепончатопалыми песочниками, картирование их индивидуальных территорий, гнезд, перемещений выводков, а также отлов и мечение осуществляли на ключевом участке, расположенном на западном макросклоне Дежневских сопок в 6,5 км к югу от Уэлена (рис. 1). В 1978 г. ключевой участок включал 28 га, но в дальнейшем был расширен до 150 га и охватывал шлейф и предгорную часть равнины. По мере возможности мы отыскивали и прослеживали судьбу всех других гнезд в окрестностях стационара, а также отлавливали и метили там взрослых особей и птенцов. Всего за 3 года исследований нами найдено 83 гнезда и окольцовано 95 взрослых и 135 птенцов. Для индивидуального опознавания птиц использовали наборы цветных ножных колец (Ковшарь, 1976). Пол взрослых птиц мы определяли в первом приближении по длине клюва (Phillips, 1975) и более надежно в начале гнездования по форме клоакального выступа и по поведению. По нашим материалам 6,8% самцов и самок имеют сходную длину клюва; у самцов она варьирует от 20,2 до 24,5 мм (в среднем $22,3 \pm 0,8$; $n=86$), а у самок — от 23,7 до 29,0 мм (в среднем $26,3 \pm 1,2$; $n=47$).

¹ За критические замечания по рукописи мы благодарим В. Е. Флинта и В. А. Зубакина.

Успех инкубации кладок мы вычисляли по методу Н. Ф. Mayfield (1975), ~~однако в отличие от него принимали в расчет только сроки наблюдений с момента обнаружения каждого гнезда, а не с начала инкубации, что точнее отражает действительный успех инкубации.~~



Рис. 1. Ключевой участок исследований в окрестностях пос. Уэлен

Плотность гнездования песочников на ключевом участке и в окрестностях стационара была установлена в результате картирования гнезд и выводков, чему способствовало индивидуальное распознавание меченых птиц.

Распространение, местообитания и плотность гнездования

Гнездовый ареал перепончатопалого песочника имеет вид прерывистой узкой полосы, протянувшейся вдоль береговой линии на Западной Аляске к северу до мыса Барроу (Holmes, 1972) и на Чукотском п-ове от лагуны Кивак до устья Амгуэмы (Портенко, 1972; Томкович, Сорокин, 1983). Однако, как подчеркивал R. T. Holmes (1972), основная концентрация этих куликов на гнездовье находится в обширной сильно заболоченной дельте рек Юкона и Кускоквима на Аляске. Именно там эти птицы дальше всего гнездятся от морского побережья (примерно до 200 км) и населяют сухую кустарничковую тундру вблизи болот, служащих им местом кормежки.

На Чукотском п-ове перепончатопалый песочник не встречается вдали от побережий. В окрестностях Уэлена мы отмечали выводки на расстоянии до 8 км от ближайшего берега лагун и 13 км от берега

моря. На периферийных участках они распространены очень локально и непосредственно вблизи моря (Кондратьев, 1982; Томкович, Сорокин, 1983; Кищинский, устное сообщение).

В Дежневских сопках возле Уэлена в зависимости от условий увлажнения, дренажа, экспозиции и крутизны склонов, ветрового режима развита мозаика тундровых растительных сообществ, которые имеют высотную поясность (Дервиз-Соколова, 1964). Перепончатопалые песчаники наиболее охотно заселяют там мохово-осоково-ивнячковую сырую тундру (со стелящимися формами ив — *Salix pulchra* и *S. chamissonis*), преобладающую на шлейфах сопки и в широких долинах, а также встречающуюся на склонах сопки и на водораздельном плато в центре Дежневских сопки. По этим благоприятным местообитаниям отдельные гнездящиеся пары поднимаются до 500 м над ур. моря (Морозов, Томкович, 1980). При медленном снеготаянии летом 1979 г. 3 гнезда найдены в более сухой мохово-лишайниково-кустарничковой тундре, что следует рассматривать как исключение. Эти птицы наиболее обычны на западном макросклоне Дежневских сопки и совершенно не посещают небольшие долины, обращенные к морю. Средняя плотность гнездования вида в долинах и на склонах сопки в окрестностях стационара варьировала в разные годы от 3,9 до 5,3 пар/км². В отдельных местах (например, ключевой участок) плотность гнездования была выше и в зависимости от условий снеготаяния изменялась от 17,0 (1980 г.) до 31,9 пар/км² (1978 г.). В местах исследований Р. Т. Holmes (1971) на Аляске плотность гнездования перепончатопалых песчаников была на порядок выше² и составляла 240—350 пар/км². Максимальная плотность вида (расчет на площадь участка, за вычетом площади неблагоприятных местообитаний) была там также очень высокой — 325—490 пар/км². Аналогичный расчет для нашего ключевого участка (с вычетом площади россыпей камней и сухой мохово-лишайниково-кустарничковой тундры) дает максимальную плотность вида — лишь 52 пары/км². Для косы Беяка в Колючинской губе А. Я. Кондратьев (1974, 1982) сообщает, что в излюбленных местах плотность гнездования этого кулика достигала 0,5 пары на 1 га (50 пар/км²), т. е. была сходна с установленной нами.

На всхолмленной равнине, отделяющей Дежневские сопки от гор внутренней Чукотки, развиты пушицевые кочкарные тундры с заболоченными депрессиями и приозерными низинами. Там перепончатопалые песчаники значительно менее обычны и чаще всего приурочены к участкам осоково-пушицево-ивнячковой тундры, «зажатой» на склонах между кочкарниками и руслами ручьев и рек или озерными котловинами. Иногда, однако, они селятся также в слабо заболоченных понижениях среди пушицевых кочкарников и, как исключение, в самих кочкарниках. Примерная плотность гнездования вида на равнине в разные годы составляла около 1—2 пар/км².

Анализ показывает, что на Чукотке перепончатопалые песчаники гнездятся со значительно более низкой плотностью, в более узкой приморской зоне и населяют ограниченный набор местообитаний, отличающихся от местообитаний дельты Юкона—Кускоквима. Вместе с тем максимальная плотность гнездования вида на Чукотке сходна в разных точках и, как отмечал А. Я. Кондратьев (Кречмар и др., 1978), относительно постоянна для данного региона, поскольку отражает имеющиеся запасы кормовых ресурсов и пресс хищников.

² Наш пересчет на 1 км².

Гнездовой консерватизм служит показателем прочности связей популяции с территорией, в значительной мере определяет колебания численности на гнездовье и характеризует у песочников стратегию эксплуатации непостоянных ресурсов среды в Арктике (Pitelka et al., 1974). На Аляске перепончатопалый песочник имеет сравнительно стабильную плотность гнездования и значительную степень гнездового консерватизма, обеспечивающего воссоединение части прежних брачных пар (Holmes, 1971). Там ежегодно возвращалось к месту мечения 45,5—68,4% (в среднем 57,6) взрослых самцов и 37,5—60,0% (в среднем 48,8) взрослых самок. В противоположность этому, на Чукотке в 1979 г. мы не обнаружили ни одного из 11 помеченных в предыдущий год взрослых песочников, а в 1980 г. встретили 5 самцов и 1 самку (из 49, помеченных на гнездах в 1979 г.), причем все они были из разных пар. Следовательно, в район предыдущего размножения возвращалось 0—12% (в среднем 10) взрослых песочников. Кроме того, ни одной из 98 птиц, окольцованных птенцами в 1978 и 1979 гг., не было отмечено в последующие годы, тогда как на Аляске возвращалось 3% молодых (Holmes, 1971). Расстояния между старым и новым гнездами у трех вернувшихся песочников, включая самку, варьировали от 43 до 520 м. Еще один меченый самец встречен в паре с самкой более чем в 1 км от предыдущего места гнездования. На Аляске вернувшиеся самцы гнездились на расстоянии до 221 м (в среднем 37,7; $n=38$), а самки до 241 м (в среднем 68,8; $n=25$) от места гнездования в предыдущий год (Holmes, 1971).

Таким образом, связь с территорией у чукотских птиц в несколько раз слабее, чем из района дельты Юкона—Кускоквима. Эти различия, вероятно, объясняются степенью стабильности условий гнездования в разные годы. На Аляске в районе исследований климат сравнительно мягкий, с редкими летними заморозками и продолжительным бесснежным периодом (Holmes, 1970). На Чукотском п-ове в начале лета погода очень сурова и крайне изменчива, до конца июня обычны заморозки и метели. Но даже при благоприятной погоде для песочников не всегда имеется возможность приступить к размножению из-за медленного стаивания глубокого, неравномерно залегающего снегового покрова (например, в 1979 г.). Следовательно, на Аляске прилетающие перепончатопалые песочники всегда находят приемлемые для размножения условия, тогда как на Чукотском п-ове такие условия появляются лишь периодически, поэтому часть вернувшихся птиц, вероятно, оседает в других благоприятных районах. В этой ситуации сравнительно небольшие колебания численности песочников в окрестностях Уэлена, возможно, объясняются, во-первых, локальным перераспределением гнездящихся птиц по территории в зависимости от хода снеготаяния (рис. 2) и, во-вторых, периодическим появлением возможностей для вселения новых партий песочников.

Прилет и территориальность

На Чукотку, как и на Аляску, перепончатопалые песочники прилетают небольшими группами, первоначально состоящими преимущественно из самцов. Однако на Аляске они появляются 8—20 мая и некоторое время держатся в группах (Brown, 1962; Holmes, 1972), а на Чукотском п-ове — в среднем несколько позднее и птицы обычно сразу оседают в гнездопригодных местообитаниях. Даты прилета первых пе-

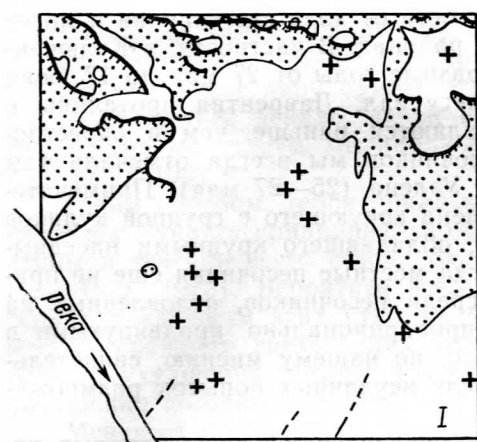
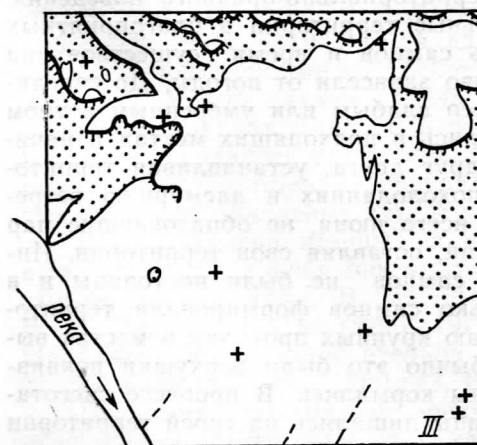
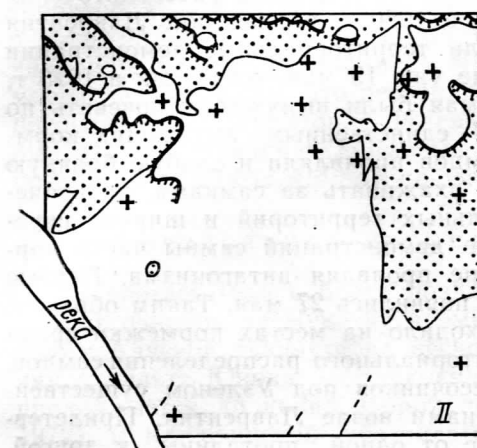


Рис. 2. Размещение гнезд и недавно покинутых гнезд выводков перепончатопалого песочника на ключевом участке в разные годы:

I — 1978 г.; II — 1979 г.; III — 1980 г.; 1 — различные варианты сырой мохово-осоково-ивнячковой тундры; 2 — участки сухих тундр и россыпей камней; 3 — край склоновых солифлюкционных террас; 4 — гнезда и выводки



□ 1 ▨ 2 ~ 3 + 4
100М
С ← Ю

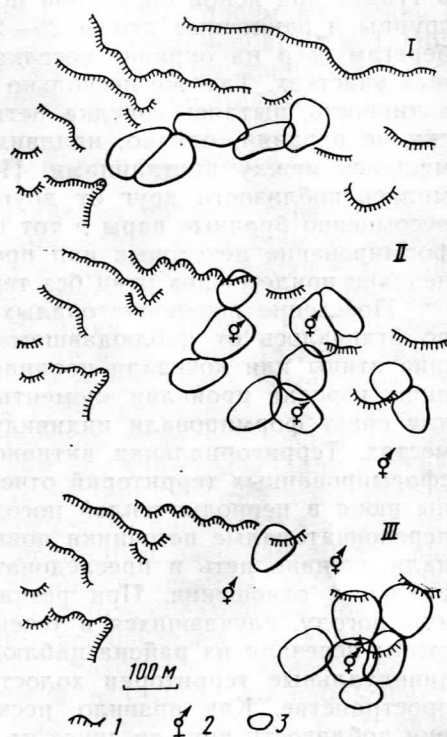


Рис. 3. Размещение индивидуальных территорий самцов в разные дни в 1978 г. на части ключевого участка:

I, II, III — 15, 18, 20 июня; 1 — край склоновых солифлюкционных террас; 2 — пары песочников; 3 — охраняемые территории самцов

сочников сильно варьируют в зависимости от хода снеготаяния и могут существенно различаться в соседних районах. В частности, в Колочинскую губу эти кулики прилетали в разные годы от 27 мая до 17 июня (Кондратьев, 1982). На южном берегу зал. Лаврентия проталины в благоприятных местообитаниях появляются раньше, чем в окрестностях Уэлена, поэтому и первых песочников мы всегда отмечали там раньше (19—26 мая), нежели возле Уэлена (25—27 мая). Примечателен факт добычи в окрестностях Уэлена кочующего с группой куликов самца перепончатопалого песочника, обладавшего крупными наседными пятнами, 3 июня 1978 г., т. е. когда местные песочники еще не приступили к гнездованию. В 1979 г. среди песочников, отловленных на свежих кладках, были птицы с непропорционально продвинутыми в развитии наседными пятнами. Все это, по нашему мнению, свидетельствует о прилете некоторых птиц после неудачных попыток размножения где-то южнее.

Вероятно, именно более позднее появление перепончатопалых песочников на Чукотке является причиной их быстрого рассредоточения по тундре. При раннем снеготаянии в 1980 г. вблизи пос. Лаврентия несколько самцов активно выполняли территориальные демонстрации в тундре при ясной спокойной погоде уже 19 мая, тогда как в 1978 г. группы и одиночные птицы 26—27 мая были вынуждены кочевать по берегам озер на окраине поселка — единственных вытаявших кормных участках. Там же несколько самцов проявляли и слабую брачную активность, пытаясь изредка петь и ухаживать за самками, практически не охраняя, однако, индивидуальных территорий и широко перемещаясь между проталинами. После демонстраций самцы часто кормились поблизости друг от друга, не проявляя антагонизма. Первые несомненно брачные пары в тот год появились 27 мая. Таким образом, формирование некоторых пар происходило на местах кормежки среди недавно прилетевших птиц без территориального распределения самцов.

Поведение перепончатопалых песочников под Уэленом существенно отличалось от наблюдавшегося нами возле Лаврентия. Прилетевшие птицы или кочевали поодиночке от одной проталины к другой, лишь изредка проявляя элементы территориально-брачного поведения, или сразу формировали индивидуальные территории в благоприятных местах. Территориальная активность самцов и время существования сформированных территорий отчетливо зависели от погоды. До середины июня в периоды теплой погоды со слабым или умеренным ветром перепончатопалые песочники появлялись в подходящих местах и начинали активно петь и преследовать друг друга, устанавливая территориальные отношения. При резких похолоданиях в пасмурную ветреную погоду, случавшихся в течение всего июня, не образовавшие пары птицы исчезали из района наблюдений, оставляя свои территории. Индивидуальные территории холостых самцов не были постоянны и в пространстве. Как правило, несколько самцов формировали территории поблизости друг от друга на краю крупных проталин в местах вытаявания сети мелких проталин (обычно это были верхушки появившихся из-под снега кочек), где птицы кормились. В процессе снеготаяния край проталины отступал и птицы лишались на своей территории предпочитаемых мест кормежки. В результате этого сложившееся территориальное распределение самцов существовало не более нескольких дней, после чего птицы, не успевшие образовать пару, перемещались на другие, вновь вытаявающие участки тундры (рис. 3). Образовавшиеся к этому времени пары оседали и в дальнейшем кочевали в окрестностях бывшей территории самца, причем создалось впечатление, что с

этого времени самец охранял не границы какой-то определенной территории, а некоторое пространство вокруг самки.

Не нашедшие пару самцы откочевывают из области гнездования в начале третьей декады июня. Последних самцов, совершавших демонстративные полеты, мы наблюдали 23 июня 1978 г., 27 июня 1979 г. и 25 июня 1980 г.

Таким образом, территориальная система перепончатопалых песочников на Чукотке принципиально отличается от таковой на Аляске, где птицы в течение всего сезона охраняют стабильные территории (Holmes, 1971, 1973). Вероятнее всего, именно следствием особенностей территориальности этих птиц на Чукотке является их слабая связь с местом прежнего гнездования, откочевка холостых самцов в периоды резкого ухудшения погоды и вселение новых партий птиц в периоды улучшения погодных условий.

Меньшая плотность гнездования перепончатопалых песочников на Чукотке определяет более изменчивые размеры охраняемых самцами территорий — 0,25—1,7 га (в среднем $0,55 \pm 0,3$; $n=40$) по сравнению с Аляской — 0,2—0,3 га (Holmes, 1971). Возможно, что увеличение индивидуальных территорий на Чукотке связано также с худшей кормовой базой и с тем, что песочники кормятся здесь преимущественно в пределах своих территорий. Именно к таким выводам пришел R. T. Holmes (1970), сравнивая кормовые ресурсы и размеры территорий чернозобиков (*Calidris alpina*) на юго-западе и севере Аляски.

Гнездование и сопровождение выводков

В соответствии с более поздними датами прилета перепончатопалых песочников на Чукотку время размножения в среднем по сравнению с Аляской сдвинуто на несколько более поздние сроки. Откладка яиц в дельте Юкона — Кускоквима начинается примерно с 19 мая и продолжается до конца второй декады июня (Brown, 1962; Holmes, 1972). В Колючинской губе полные кладки находили с 18 июня (Кречмер и др., 1978). В окрестностях Уэлена первые яйца обычно появляются в гнездах в конце первой декады июня, последние — 25—28 июня (табл. 1). Лишь в 1979 г. на единственном рано вытаявшем участке тундры с подходящими местообитаниями две пары загнездились 30 мая и 1 июня. Между датами начала откладки яиц (а затем и вылупления птенцов) в группах гнезд мы нередко отмечали промежутки в 2—4 дня, когда не появлялось новых гнезд. С некоторым запозданием эти промежутки соответствовали периодам ухудшения погоды, когда откочевывали территориальные самцы и прерывалось образование новых пар.

Вблизи Уэлена птенцы, за редким исключением, вылуплялись в июле (табл. 1), причем пик вылупления приходится на конец первой — вторую декады июля. В зал. Лаврентия в 1970 г., по наблюдениям В. В. Леоновича (Портенко, 1972), вылупление началось с 16 июня. На Аляске большинство птенцов появляется в июне и ни одного — во второй половине июля (Holmes, 1972).

Поздними сроками гнездования и слабой связью с территорией объясняется то, что нам не удалось отметить ни одного достоверного случая повторного гнездования при гибели первых кладок. На Аляске повторные кладки не представляют редкости (Holmes, 1972).

Число яиц в кладке (включая повторные) в дельте Юкона — Кускоквима в разные годы равнялось в среднем 3,8—3,95 (Holmes, 1972), т. е. заметно выше, чем в районе наших исследований (табл. 1). Эти различия вызваны большим числом кладок с двумя-тремя (и даже од-

Сроки размножения и величина кладки перепончатопалого песочника в окрестностях Уэлена

Год	Дата откладки яиц	Число кладок с кол-вом яиц:								Средняя величина кладки	Дата вылупления
		1		2		3		4			
		абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%		
1978	7—25/VI	—	—	—	—	6	24	19	76	3,76	1—16/VII
1979	30/V—28/VI	—	—	6	15	11	27,5	23	42,5	3,43	22/VI—20/VII
1980	9—27/VI	3	17,6	—	—	4	23,5	10	58,9	3,25	2—19/VII
Всего		3	—	6	—	21	—	52	—	—	—
Среднее		—	3,7	—	7,3	—	25,6	—	63,4	3,49	—

ним) яйцами, что, возможно, отражает более скудные кормовые ресурсы на Чукотке. Средняя величина 20 кладок в Колючинской губе была равна 3,85 (Кондратьев, 1982).

Инкубационный период, определяемый сроком от откладки последнего яйца кладки до момента вылупления последнего птенца, в Уэлене изменялся в пределах от 20 до 23,5 дня (в среднем 21,8; $n=8$), т. е. был несколько длительнее и варьировал сильнее, чем на Аляске, где он равен 20,5—22,0 дня (в среднем 21,0) (Holmes, 1972). Следует заметить, что наиболее длительный инкубационный период отмечен нами для кладки в 4 яйца, где 3 эмбриона погибли, и для кладки с одним яйцом.

По сравнению с Аляской на Чукотке существенно ниже успех гнездования. В дельте Юкона — Кускоквима (Holmes, 1972) доля кладок с хотя бы одним успешно вылупившимся птенцом в разные годы изменялась от 72,5 до 91,7% (в среднем 83,7), а вблизи Уэлена этот показатель варьировал сильнее (табл. 2) и в среднем составлял 53,4%.

Таблица 2

Успех гнездования перепончатопалых песочников в окрестностях Уэлена

Год	n		Число успешных кладок		Вылупилось птенцов		Брошено кладок		Разорено хищниками кладок		Пропавшие и невылупившиеся яйца		Успех инкубации
	кладок	яиц	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	%
1978	13	49	10	76,9	34	69,4	0	0	3	23,1	3	4,7	69,7
1979	32	106	19	59,3	58	54,7	6	18,8	7	21,9	7	10,8	46,4
1980	13	40	2	15,4	5	12,5	0	0	11	84,6	0	0	9,0
Всего	58	195	31	—	97	—	6	—	21	—	10	—	—
Среднее				53,4		49,7		10,3		36,2		7,1	42,0

С учетом же величины кладок, исчезнувших яиц и яиц с неразвившимися эмбрионами успех инкубации, вычисленный по методу Meuyfield (1975), был еще меньше (табл. 2) — в среднем 42,0%. В Колючинской губе от хищников погибло 40% кладок перепончатопалых песочников.

Наконец, сильно различается на Чукотке и Аляске роль самцов и самок в воспитании потомства. По наблюдениям R. T. Holmes (1971, 1973), в дельте Юкона — Кускоквима оба партнера обогревают кладку по очереди до вылупления птенцов, при этом роль самца несколько увеличивается к концу инкубации. С выводком чаще также остаются

оба партнера, но самка нередко оставляет выводок раньше самца. Следовательно, у песочников на Аляске между самцом и самкой сохраняется длительная связь. В Колючинской губе на Чукотке А. Я. Кондратьев (1974, 1982) отметил, что в двух случаях из пяти самки покинули свои гнезда через несколько дней после окончания откладки яиц, тогда как другие участвовали в насиживании наряду с самцами, хотя возле птенцов, покинувших гнезда, были одни самцы. В Уэлене мы зарегистрировали все возможные варианты участия самцов и самок в заботе о потомстве (Томкович, Морозов, 1980). Приводим данные за 3 года:

Показатель	Только ♂		Только ♀		♂ + ♀		Всего	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
В момент вылупления	19	63,3	6	20,0	5	16,7	30	100
С выводками	41	75,9	9	16,7	4	7,4	54	100

О кладках и выводках больше заботятся самцы. На Чукотке эта тенденция выражена ярче, чем на Аляске. Вместе с тем на Чукотке регулярны случаи заботы о потомстве самок без самцов, что не отмечено для Аляски. Следует также добавить, что гнезда, при которых к моменту вылупления оставались лишь самцы, самки покидали на любой стадии насиживания. Все кладки с одним яйцом насиживали только самцы, причем с первого дня. При выводках, у которых держались оба партнера (наиболее ранние выводки в сезоне), самки отмечены лишь в первые дни после вылупления (до двух дней). Несмотря на кратковременное участие некоторых особей в размножении, случаев полигамии мы не отмечали.

Причины некоторой беспорядочности в отношениях между самцами и самками в период гнездования и воспитания птенцов на Чукотке не ясны, но они вряд ли отражают недостаток кормов. Это подтверждается стабильностью веса самок и слабыми изменениями веса самцов, добытых или отловленных в течение лета (рис. 4); эта картина сходна с отмеченной для Аляски (Holmes, 1972).

По мере оставления гнезд или выводков взрослые птицы почти сразу покидают район гнездования, не образуя на Чукотке больших скоплений. На Аляске Holmes (1972) отметил последних взрослых песочников 28 июля. Мы же самых последних взрослых птиц наблюдали в окрестностях Уэлена 2 августа 1978 г., 1 августа 1979 г. и 30 июля 1980 г., а А. Я. Кондратьев (1982) в Колючинской губе встречал их до 5 августа в 1974 г. Следовательно, предельные даты отлета взрослых песочников сравнительно стабильны в разных частях ареала и, возможно, определяют наиболее поздние сроки размножения вида. В этом отношении интересен тот факт, что между датами вылупления самых поздних выводков (табл. 1) и откочевки последних самцов проходит не менее 12 дней. Вероятно, это необходимый срок заботы о птенцах, диктуемый развитием у них гомотермии. Следует подчеркнуть, что в отличие от Аляски на Чукотке перепончатопалые песочники, как правило, оставляли выводки до подъема птенцов «на крыло». Например, в 1978 г. в 11 из 19 случаев меченые беспокоящиеся песочники последний раз наблюдались через 5—12 дней после вылупления их птенцов, хотя среди них могли быть и птицы от погибших выводков. Лишь в

единственном случае мы достоверно отметили самца, беспокоившегося возле птенцов на 20-й день после вылупления. Обычно же едва перелетающие птенцы в возрасте от 18 дней были уже самостоятельны.

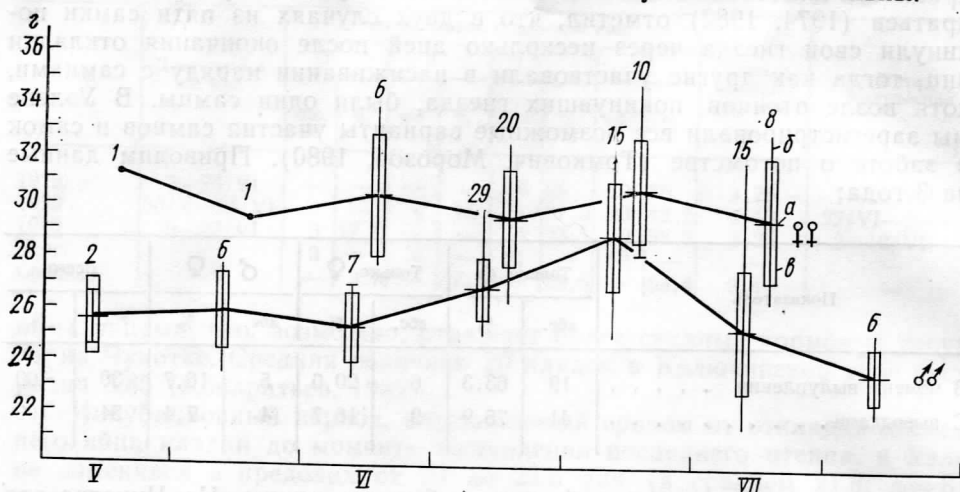


Рис. 4. Подекадные изменения веса самцов и самок перепончатопалого песочника в окрестностях пос. Уэлен:

а — средняя арифметическая; *б* — пределы изменчивости; *в* — среднее квадратическое отклонение по одну сторону от средней арифметической; цифры — величины выборки

Заключение

Полученные результаты свидетельствуют о больших различиях в популяционных параметрах в разных частях ареала перепончатопалого песочника. Особенности распространения и различия в плотности популяции на гнездовье, по нашему мнению, объясняются тем, что район дельты Юкона — Кускоквима на Аляске, несомненно, представляет собой своего рода центр ареала вида, тогда как на Чукотском п-ове расположена его периферийная часть. В пользу этого говорят также различия в стабильности связей песочников с территорией, в показателях репродуктивных способностей (средняя величина кладки, успех гнездования) и, возможно, различия роли самцов и самок в заботе о потомстве.

В целом складывается впечатление, что более мягкие в климатическом отношении условия в дельте Юкона — Кускоквима благоприятствовали созданию там стабильной популяции с консервативными связями и сравнительно жестко детерминированным комплексом территориального и брачного поведения, обеспечивающего наилучшие результаты размножения. Плотная популяция, имеющая высокий репродуктивный потенциал, должна была производить существенный избыток потомства, служивший резервом для расселения вида. Такое расселение происходило лишь в северном направлении, где имелись тундровые ландшафты. Однако природные условия там значительно суровее и, очевидно, на этих окраинах перепончатопалые песочники смогли закрепиться лишь в некоторых местообитаниях, не имеющих широкого распространения, что мы и наблюдаем в настоящее время на Чукотке.

Анализируя особенности биологии перепончатопалого песочника на Чукотском п-ове, можно заметить, что некоторые из них нельзя рас-

смаатривать как показатель благополучия популяции. Это прежде всего уменьшенная средняя величина кладки, а также раннее оставление выводков родителями, что означает ослабление заботы о потомстве. Уменьшение успеха гнездования и успеха размножения в целом, несомненно, отражает меньшую приспособленность вида к данным условиям существования по сравнению с условиями в дельте Юкона — Кукоквива. Наконец, не исключено, что известная беспорядочность в отношениях между брачными партнерами в периоды гнездования и воспитания птенцов представляет собой просто разбалансированность этих отношений.

В то же время перепончатопалые песочники на Чукотке обладают некоторыми прогрессивными в данных условиях чертами биологии. Это слабый гнездовой консерватизм и, как следствие, ежегодное локальное перераспределение гнездящихся птиц по территории в зависимости от особенностей снеготаяния, «подвижность» индивидуальных территорий самцов и группирование индивидуальных территорий, служащее, вероятно, в целях увеличения их аттрактивности для самок, что, несомненно, важно при низкой плотности гнездования. Можно предположить, что эти черты — новоприобретение в ходе эволюции популяции на периферии ареала. Однако низкие результаты размножения, низкая численность и слабая связь с территорией в этой части ареала вряд ли позволяли существовать обособленной и, следовательно, самостоятельно эволюирующей популяции. Скорее всего в эту периферийную зону постоянно осуществляется «подток» особей из центра ареала, что подтверждается появлением песочников с наседными пятнами до начала размножения местных птиц. Поэтому, вероятно, многие своеобразные черты биологии вида на Чукотке следует рассматривать в основном не как новоприобретения периферийной популяции, а как потенциальные возможности вида в целом, реализуемые только в субоптимальных условиях. Вместе с тем нельзя исключать определенное влияние естественного отбора на периферии ареала, поэтому правомочно предположить, что некоторый обмен особями центра и периферии мог способствовать расширению нормы реакции вида.

С этой точки зрения особый интерес приобретает лабильность таких видовых черт перепончатопалого песочника, как гнездовой консерватизм, территориальность, роль брачных партнеров в заботе о потомстве. Если в зоне оптимума ареала на Аляске эти черты имеют параметры консервативного типа эксплуатации видом ресурсов среды (Pitelka et al., 1974), то в районе наших исследований на Чукотке уже в большей мере они характеризуют лабильный (opportunistic) тип, позволяющий птицам использовать локальные и временные ресурсы среды. Лабильность этих черт, с одной стороны, несомненно, дает возможность виду существовать в более суровых и одновременно более изменчивых условиях Чукотского п-ова, а с другой — представляет обширный материал для дальнейшего действия естественного отбора.

CERTAIN BIOLOGICAL FEATURES OF THE WESTERN SANDPIPER ON THE CHUKOTSKI PENINSULA

P. S. Tomkovich, V. V. Morosov

Summary

Studies carried out in 1978—1980 in the eastern part of the Chukotski Peninsula revealed essential differences between the biology of the western sandpiper (*Calidris mauri*) at the region and that of the same

species from the Yukon and Kuskokwim river deltas on Alaska (Holmes, 1971, 1972, 1973). The Chukot western sandpipers breed later with lower density, have a smaller mean clutch, smaller breeding success and some opportunistic features: weak nest tenacity, «mobility» of male territories and unordered parental care system. Most of these peculiarities are believed to be the result of the more changeable and severe environment on the Chukotski Peninsula. It is assumed that an exchange of birds between the central and outlying parts of the breeding area occurs.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дервиз-Соколова Т. Г. 1964. Растительность крайнего востока Чукотского полуострова. — В кн.: Пробл. Севера, вып. 8. М.—Л. Клюкин Н. К. 1970. Климат. — В кн.: Север Дальн. Востока. М. Ковшарь А. Ф. 1976. Индивидуальное цветное мечение как перспективный метод исследования биологии птиц. — В кн.: Миграции птиц в Азии. Алма-Ата. Кондратьев А. Я. 1974. Особенности гнездовой экологии перепончатопалого песочника. — В кн.: Биол. пробл. Севера. VI симпозиум, вып. 1. Якутск. Кондратьев А. Я. 1982. Биология куликов в тундрах Северо-Востока Азии. М. Кречмар А. В. и др. 1978. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М. Кузякин А. П. 1959. Перепончатопалый песочник на востоке Чукотского полуострова. — В кн.: Орнитология, вып. 2. М. Морозов В. В., Томкович П. С. 1980. Размещение и численность гнездящихся песочников в окрестностях пос. Уэлен (Чукотка). — В кн.: Новое в изуч. биологии и распространении куликов. М. Портенко Л. А. 1972. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля, ч. 1. Л. Томкович П. С., Морозов В. В. 1980. К биологии размножения перепончатопалого песочника на Чукотке. — В кн.: Новое в изуч. биологии и распространении куликов. М. Томкович П. С., Сорокин А. Г. 1983. Птицы Восточной Чукотки. — В кн.: Распространение и систематика птиц (исслед. по фауне Сов. Союза). Тр. Зоол. музея МГУ, т. 21. М. Brown R. G. B. 1962. The aggressive and destruction behaviour of the Western Sandpiper *Ereunetes mauri*. — Ibis, vol. 104, N 1. Holmes R. T. 1970. Differences in population density, territoriality and food supply of Dunlin on Arctic and Subarctic tundra. — In: Animal Populations in relation to their food resources. Oxford—Edinburgh. Holmes R. T. 1971. Density, habitat and the mating system of the Western Sandpiper (*Calidris mauri*). — Oecologia, vol. 7, N 2. Holmes R. T. 1972. Ecological factors influencing the breeding season schedule of Western Sandpipers (*Calidris mauri*) in Subarctic Alaska. — Amer. Midland Natur., vol. 87, N 2. Holmes R. T. 1973. Social behaviour of breeding Western Sandpipers *Calidris mauri*. — Ibis, vol. 115. Mayfield H. F. 1975. Suggestions for calculating nest success. — Wilson Bull., vol. 87, N 4. Myers J. P. 1981. Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social system. — Behavioral Ecology and Sociobiology, vol. 8. Phillips A. R. 1975. Semipalmated Sandpiper: identification, migrations, summer and winter ranges. — Amer. Birds, vol. 29, N 4. Pitelka F. A. et al. 1974. Ecology and evolution of social organization in Arctic Sandpipers. — Amer. Zool., vol. 14, N 1.