

БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ ПЕСОЧНИКА-КРАСНОШЕЙКИ НА ВОСТОЧНОЙ ЧУКОТКЕ

В. В. Морозов, П. С. Томкович

Таблица 1

Половой диморфизм в размерах взрослых песочников-красношееек (живые и свежедобытые птицы) в окрестностях Уэлена.

Показатели	♂	♀	Уровень различий	Доля неотличичных птиц, %
Длина клюва*	$16,7 \pm 0,7$ 14,8—18,0 (71)	$17,7 \pm 0,6$ 16,5—19,0 (36)	$t=7,76$ $p<0,001$	64,5
Длина цевки	$19,6 \pm 0,7$ 17,8—21,0 (71)	$19,9 \pm 0,7$ 18,8—21,2 (36)	$t=2,57$ $p<0,02$	91,6
Хорда прижатого крыла	$100,7 \pm 2,3$ 94,5—104,5 (59)	$102,8 \pm 2,0$ 98,0—108,0 (32)	$t=4,51$ $p<0,001$	86,8
Длина выпрямленного крыла	$104,4 \pm 2,2$ 97,5—107,5 (74)	$106,8 \pm 1,9$ 103—112 (38)	$t=5,89$ $p<0,001$	78,6

Примечание: * — до границы оперения лба; в числителе — $\bar{x} \pm \sigma$; в знаменателе — пределы изменчивости; в скобках — число промеров.

кладки яиц, яйца маркировались нитрокраской по мере их появления. Средние величины в статье приводятся с указанием среднего квадратического отклонения ($\bar{x} \pm \sigma$); уровень различий определен по критерию Стьюдента.

Преднездовой период

В окрестностях Уэлена транзитный пролет песочников-красношееек не выражен. Первые красношейки (рис. 1) появляются, как правило, в последних числах мая поодиноке или группами до 4—5 особей (Томкович, Сорокин, 1983). Небольшая часть птиц, вероятно, прилетает на места гнездования уже в парах, однако большинство брачных пар образуется на индивидуальных охраняемых территориях самцов через 1—5 (до 8) дней после формирования этих территорий (Морозов, Томкович, 1986).

Наиболее интенсивна территориальная активность холостых самцов в начале и середине июня, хотя в целом период выполнения демонстративных полетов с песней (токовых полетов) более продолжителен. Самцов, совершивших более или менее длительные токовые полеты, мы наблюдали со 2/VI по 5/VII 1978 г., с 27/V по 28/VI 1979 г. и с 5/VI по 1/VII 1980 г., хотя отдельные элементы тока можно было отметить с момента появления первых птиц весной и даже в конце сезона размножения. Большую продолжительность периода проявления

Сравнительный анализ песочников (п/сем. Calidridinae) затруднен из-за крайне слабой изученности отдельных видов. Сюда относится песочник-красношейка (*Calidris ruficollis* (Pall.)), обитающий в низкогорных ландшафтах тундровой зоны Сибири (Морозов, Томкович, 1984). Биологию размножения песочника-красношейки мы изучали в летние сезоны 1978—1980 гг. стационарно в окрестностях пос. Уэлен на востоке Чукотского полуострова. Ландшафтная и геоботаническая характеристика района исследований приведена в другой работе (Томкович, Сорокин, 1983). Нами использованы также некоторые сведения, полученные в 1975 г. в бассейне р. Канчалан и в 1975—1976 гг. в Корякском нагорье, частично уже опубликованные (Флинт и др., 1980). Материалы по биотопическому размещению, численности и пространственной структуре популяции песочника-красношейки также освещались ранее (Морозов, Томкович, 1980, 1984, 1986).

Наблюдения производились главным образом на ключевом участке площадью 150 га, расположенным на западном макросклоне Дежневского горного массива, а также в его окрестностях. Кроме песочника-красношейки там же был обычен другой вид мелких песочников — перепончатопалый песочник *Calidris mauri* (Cab.), сведения о котором мы используем для сравнения. По мере возможности мы отыскивали и прослеживали судьбу гнезд, отлавливали и метили взрослых птиц и птенцов. Всего за три года найдено и описано 56 гнезд песочника-красношейки и окольцовано 113 взрослых и 154 молодых песочника. Гнезда измеряли с точностью до 0,5 см. Цвета, характеризующие окраску яиц и птенцов, приведены по шкале А. С. Бондарцева (1954). Наблюдения были облегчены индивидуальным распознаванием некоторых птиц, помеченных наборами цветных целлулоидных колец по методу А. Ф. Ковшаря (1976). Определение пола взрослых птиц производили по их поведению, у добывших птиц — по репродуктивным органам при вскрытии, кроме того, практика выявила возможность определения пола (особенно в начале сезона размножения) по форме клоакального выступа. Установленные таким образом определенные различия в размерах между самцами и самками (табл. 1) в некоторых случаях также использованы в целях определения пола.

Интенсивность и характер окраски головы и шеи красношееек широко варьируют индивидуально и, по-видимому, слабо связаны с полом и возрастом. В гнездах, найденных в период от-

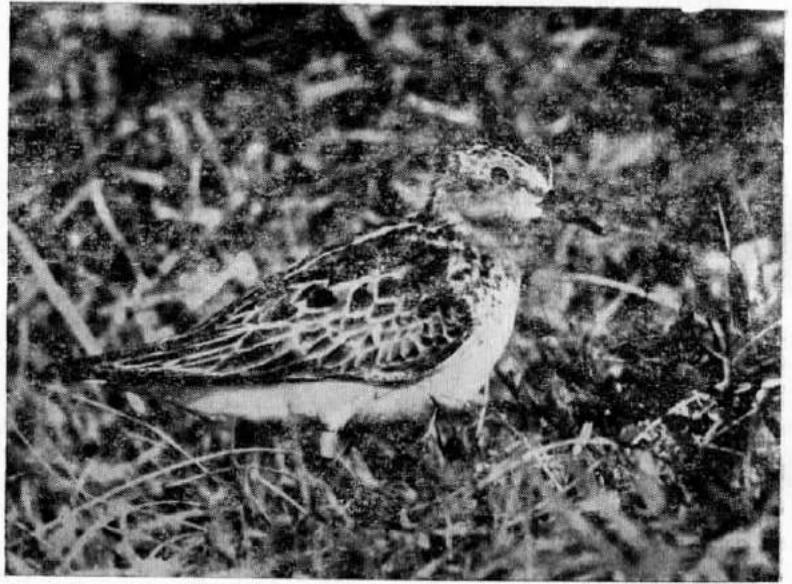


Рис. 1. Песочник-красношейка, Дежневские сопки

территориального поведения у красношеек мы связываем с растянутостью прилета птиц и с разновременностью освобождения от снега гнездовых местообитаний на склонах гор разной экспозиции. Для сравнения у перепончатопалого песочника территориальная активность завершалась в те же годы к 23—27/VI (Томкович, Морозов, 1983).

Комплекс территориального и сексуального поведения песочников-красношеек требует специального рассмотрения; здесь можно только отметить значительное сходство репертуара поведения этого вида и большинства других песочников. С момента образования пары до начала откладки яиц (4—5 дней) самец везде следует за самкой, и пара перемещается по участку обитания (Морозов, Томкович, 1986). В этот период самец изготавливает несколько гнездовых ямок, к которым подзывает самку. Одна из этих ямок впоследствии становится гнездом. На участках обитания разных пар нам удавалось обнаружить от 4 до 20 гнездовых ямок.

Гнездование

Гнездо. Пара устраивает гнездо на своем участке обитания в районе прежней самцовой территории, помещая его, как правило, на вершине или пологом склоне невысокой кочки или бугра (89% из 56 гнезд), очень редко на ровном участке

тундры (9%) или, как исключение, в ложбинке между буграми (1 гнездо — 2%). Большинство гнезд песочника-красношейки (81,3% из 56 гнезд) не были прикрыты растительностью или она едва закрывала гнездо с края, так что кладка располагалась практически открыто. 14,3% гнезд помещались среди куртинок осоки и оказывались прикрытыми ее листьями; в этом случае кладка слабо просматривалась через растительность. Наконец, единичные гнезда (5,4%) были хорошо замаскированы и совершенно незаметны. У обитающего там же перепончатопалого песочника укрытость гнезд несколько лучше. Из 83 обследованных гнезд этого кулика только 30 (36,2%) располагались открыто или были слабо прикрыты, укрытость 40 гнезд (48,2%) была средней и 13 гнезд (15,6%) были хорошо укрыты. Следует заметить, что к концу периода инкубации укрытость гнезд несколько возрастает за счет появления зеленых листьев осок и ив. Это сильнее заметно у перепончатопалого песочника, несколько чаще устраивающего гнезда под прикрытием веточек стелющихся ив. Все гнезда песочников-красношеек помещались в моховой дернине. Гнезда перепончатопалого песочника иногда расположены в осоковых куртинах. Одно его гнездо было устроено в старом деформированном гнезде какой-то из воробынных птиц под прикрытием пушицевой кочки в кочкарной тундре.

По форме гнезда красношеек представляют собой неглубокие чашевидные ямки с круглой или овальной проекцией края, типичные для большинства куликов. Внешний поперечник 55 гнезд, промеренный по короткой и длинной осям, составлял 6,5—10,0 см ($8,0 \pm 0,7$); поперечник лотка не во всех гнездах был отличим от внешнего и равен 5,0—8,0 см ($6,2 \pm 0,6$); глубина лотка варьировалась в пределах 2,5—5,0 см ($3,4 \pm 0,6$). По литературным сведениям (Гладков, 1958; Капитонов, 1962) гнезда красношеек близ бухты Тикси имеют сходные размеры, хотя глубина лотка варьирует сильнее: от 2,2 до 6,0 см.

Гнезда перепончатопалого песочника, близкого по размерам с красношейкой, почти неотличимы от гнезд последнего. Внешний поперечник 83 гнезд перепончатопалого песочника равен 6,5—11,0 см ($8,3 \pm 0,9$); поперечник лотка — 5,0—8,0 см ($6,2 \pm 0,6$), глубина лотка — 2,0—4,5 см ($3,3 \pm 0,6$). Некоторые отличия сводятся к тому, что гнезда этого кулика бывают несколько шире и мельче, чем у красношейки.

Выстилка гнезд перепончатопалого песочника поражала исследователей (Кузякин, 1959; Кречмар и др., 1978) обилием сухих листьев карликовых ив. По нашим данным, выстилка гнезд этого вида и красношейки в окрестностях Уэлена практически идентична, и ее основной компонент — сухие листья ивы полярной (*Salix polaris*). В отдельных случаях могут преобладать листья других ив (*S. pulchra* и *S. chamaissonis*), но обычно они встречаются только как примеси. В качестве примесей в гнездах бывают и другие растительные остатки: наи-

более часто — обломки листьев осок, слоевища светлоокрашенных лишайников; редко — кусочки зеленого мха, листьев пушкицы (*Eriophorum vaginatum*), листики морошки. В выстилке гнезд красношечки встречаются также кусочки сфагnumа, стеблей хвоща (*Equisetum* sp.), листья ивы сетчатой (*S. reticulata*); у перепончатопалых песочников — кусочки стебля кассиопы (*Cassiope tetragona*), листья берески (*Betula exilis*) и ивы темнеющей (*S. fuscescens*). Выстилка гнезд обоих видов нередко содержит мелкие перья, которые попадают туда, несомненно, при формировании наседных пятен. Глазомерная оценка по трехбалльной системе показала, что в выборке из 46 гнезд красношечек большое количество выстилки содержалось в 67,4% гнезд, среднее количество — в 30,4% и мало — в одном гнезде (2,2%); для 83 гнезд перепончатопалого песочника эти показатели соответственно равны 69,9, 30,1 и 0%. Это еще раз говорит о сходстве требований рассматриваемых видов.

Гнездовой материал, используемый красношечками в других точках ареала, состоит также или почти исключительно из сухих листьев ив (Капитонов, 1962; Bent, 1927), или может существенно отличаться. Так, в 1 из 4 гнезд этого вида в верховых р. Канчалан преобладали сухие листья и однолетние побеги голубики (*Vaccinium uliginosum*), в двух других — листья берески, в четвертом — обломки сухих листьев осок и листья берески составляли равные доли по объему. В качестве незначительных добавок в гнездах встречены зеленый мох, лишайники, листья дриады (*Dryas* sp.), кустарничковых ив (*Salix* sp.) и кусочки листьев пушкицы. В хатырской котловине Корякского нагорья в 5 осмотренных гнездах преобладали листья бересок (*B. exilis*, *B. Middendorffii*), хотя в 2 из них существенным элементом были и листья голубики; отмечены также листья ив, дриады, пушкицы, лишайники, зеленый мох. Эти наблюдения свидетельствуют, что везде песочники используют для выстилки гнезд доступный им материал, имеющийся в непосредственной близости у гнезда, но явно отдают предпочтение сухим листьям кустарничков.

Яйца. Примерный интервал откладки последовательных яиц самкой красношечки обычно равен одним суткам. В 5 из 11 гнезд (45,5%), находившихся под наблюдением во время откладки яиц, этот показатель был увеличен до двух суток между снесением 3-го и 4-го яиц; в 2 гнездах из 7 (28,6%) аналогичное увеличение интервала отмечено между откладкой 1-го и 2-го яйца, причем в одном из них интервал был более 48,5 ч. В одном гнезде в 1980 г. интервалы перед откладкой 3-го и 4-го яйца были значительно больше 25 и 27 ч соответственно. Чаще всего самка откладывает яйца вечером, ночью или утром ($n=20$), но в одном случае зарегистрирована откладка последнего яйца в дневные часы. Отсутствие более или менее жесткого времени откладки яиц известно и для других

песочников, в частности перепончатопалого (Holmes, 1972).

В окрестностях бухты Тикси прежде находили только 4-яйцевые кладки песочника-красношечки (Гладков, 1958; Капитонов, 1962), а на Чукотском полуострове — кладки из 3 и 4 яиц (Портенко, 1972; Кицинский и др., 1983), но доля 3-яйцевых кладок оставалась неизвестной. Нами установлено, что уменьшенные кладки — в общем большая редкость, и за 3 года исследований мы обнаружили всего 4 таких гнезда (табл. 2).

Таблица 2

Сроки размножения и величина кладки песочника-красношечки в окрестностях Уэлена, Чукотский полуостров

Год	Предельные даты откладки яиц	Число кладок с количеством яиц:				Средняя величина кладки	Предельные даты вылупления птенцов		
		3		4					
		абс.	%	абс.	%				
1978	6/VI—7/VII	0	0	14	100	4,0	29/VI—27/VII		
1979	5/VI—4/VII	2	9	20	91	3,91	28/VI—24/VII		
1980	10/VI—5/VII	2	10,5	17	89,5	3,89	4/VII—25/VII		
В среднем				7,3	92,7	3,93			

Средняя величина кладки варьировала в разные годы от 3,89 до 4,0 яиц. В Корякском нагорье все 5 кладок, найденных в 1976 г., содержали 4 яйца. У перепончатопалого песочника средняя величина кладки варьировала сильнее, так как попадались полные кладки даже из 1 и 2 яиц, а доля 4-яйцевых кладок была меньше (Томкович, Морозов, 1983). Существенно заметить, что в некоторых гнездах песочников, случалось, пропадали 1—2 яйца в ходе насиживания, и если бы отсутствовали сведения об изначальной величине кладки, то это искажало бы представления о реальном соотношении кладок разной величины.

Имеющиеся в литературе описания окраски яиц песочника-красношечки достаточно подробны (Гладков, 1958; Козлова, 1962; Портенко, 1972), тем не менее большой материал, который оказался в нашем распоряжении, позволяет детализировать изменчивость этого показателя и сравнить его с аналогичными материалами по экологически близкому перепончатопалому песочнику. Анализом 16 кладок коллекции Зоомузея МГУ установлено, что наиболее обычны (50% кладок) для песочников-красношечек яйца, у которых по всему охряно-желтому, темно-телесному или темно-инкарнатовому фону разбросаны многочисленные шоколадно-бурые и коричневые мелкие и крупные пятна и мазки, сливающиеся у тупого конца в

сплошную шапочку. Довольно обычны также несколько иные кладки (37,5%): по основному охряно-желтому или терракотовому фону рассеян густой мелкий ржавчено-красный и ржавый крап. Очень редко (одна кладка — 6,25%) встречаются кладки, у которых по беловатому или бледно-сероватому основному фону скопления рассредоточены темно-коричневые мазки и пятна бистрового цвета, сгущающиеся у тупого конца. Одна кладка (6,25%) содержала 2 яйца первого типа окраски и 2 яйца второго типа. Интересно, что первый и третий тип окраски яиц мы находили и у перепончатопалого песочника, у которого они, однако, представлены в иной пропорции (82,3 и 17,7%; $n=17$); второй тип окраски характерен только для красношейки. Сходство в окраске яиц и указанные количественные различия у обоих песочников обусловлены, вероятно, тем уровнем совпадения биотопических и микробиотопических требований, которые свойственны этим видам (Морозов, Томкович, 1984); кроме того, почти полная идентичность гнездового материала, по-видимому, также дополнительно определяет сходство окраски яиц красношейки и перепончатопалого песочника.

В Зоомузее МГУ измерены яйца в 16 кладках красношейки восточной части ареала и в 17 кладках перепончатопалого песочника. Яйца красношейек с верховьев Канчалана оказались в среднем заметно мельче, чем под Уэленом, и немного мельче, чем в Корякском нагорье, но, поскольку эти различия недостоверны, мы приводим размеры всей выборки восточной части ареала. Из табл. 3 видно, что размеры яиц обоих видов

Таблица 3

Размеры (мм) и масса (г) свежих яиц
песочника-красношейки и перепончатопалого песочника

Вид	Измерение	Пределы изменчивости	$\bar{x} \pm \sigma$	n	С. В (%)
Песочник-красношейка	длина	29,7—33,0	$31,17 \pm 0,80$	62	2,6
	ширина	21,0—23,9	$22,26 \pm 0,61$	63	2,8
	масса	6,5—9,4	$7,84 \pm 0,61$	59	7,7
Перепончатопалый песочник	длина	29,3—32,6	$31,31 \pm 0,83$	61	2,6
	ширина	21,0—23,4	$22,09 \pm 0,50$	61	2,3
	масса	6,5—8,4	$7,47 \pm 0,57$	23	7,6

дов практически идентичны, но сравнение коэффициентов вариации показывает, что у красношейки, в противоположность перепончатопалому песочнику, а также песочнику-крошке (*C. minutilla*) (Miller, 1979) ширина яиц варьирует сильнее, чем длина.

Масса ненасиженных яиц, установленная по 15 кладкам красношейки и 6 кладкам перепончатопалого песочника, так-

же оказалась идентичной у обоих видов (табл. 3). В 4 кладках красношейки нам был известен порядок откладки всех яиц и еще в 4 — порядок откладки хотя бы одного яйца. Оказалось, что во всех кладках ($n=5$) наиболее тяжелым было третье по порядку откладки яйцо; наиболее легким было первое (в трех из 5 кладок) или последнее (в трех из 8 кладок). У перепончатопалого песочника нам была известна масса только последних яиц в 5 кладках; в двух случаях это было самое легкое яйцо кладки и в двух — самое тяжелое. Следовательно, откладка тяжелых яиц у этого кулика менее предсказуема, чем у красношейки.

Для 6 кладок красношейки и 5 кладок перепончатопалого песочника мы имеем сведения о массе яиц сразу после завершения кладки и одновременно о массе самки, отловленной в начале периода насиживания. У красношейки масса полных свежих кладок из 4 яиц варьировала от 28,5 до 35,6 г ($31,28 \pm 2,75$), масса отложивших их самок — от 29,8 до 34,5 г ($32,40 \pm 1,60$), а соотношение массы кладки и массы отложившей ее самки — от 85,5 до 106,3% ($97,8 \pm 7,5\%$). Аналогичные показатели для перепончатопалого песочника равны соответственно 27,2—31,75 г ($29,85 \pm 1,95$); 27,8—29,5 ($28,62 \pm 0,61$) и 97,8—109,5% ($104,2 \pm 5,4\%$). Из этих данных следует, что перепончатопалые песочники откладывают относительно более тяжелые кладки по сравнению с красношейками, однако эти различия статистически недостоверны ($t=1,64$; $p>0,1$). Масса полной 4-яйцевой кладки этих куликов примерно равна массе самки. Можно добавить, что достоверной зависимости между массой кладки и массой самки красношейек не прослеживается. Вместе с тем масса двух кладок одной самки красношейки в разные годы была почти одинакова (34,1 и 32,65 г), и их последние яйца наиболее легкие. Следовательно, можно предположить, что для каждой особи эти показатели стабильны. Индивидуальность вариации размеров яиц у разных самок песочника-крошки подчеркивалась Э. Миллером (Miller, 1979).

Масса свежих яиц песочника-красношейки и перепончатопалого песочника сходна (см. табл. 3). По 36 взвешиваниям яиц 22 кладок известной насиженности красношейек установлено, что в ходе инкубации яиц до 18 сут масса яиц изменяется по формуле $P=8,12-0,06T$, где P — масса яйца, T — время в сутках ($t=2,72$, $p<0,02$). Для перепончатопалого песочника при расчете на основании 18 взвешиваний 14 кладок то же уравнение выглядит как $P=7,76-0,08T$ ($t=2,73$; $p<0,05$). Различия между полученными коэффициентами регрессии для этих видов статистически высокодостоверно ($t=10,05$; $p<<0,001$), т. е. в ходе инкубации уменьшение массы яиц перепончатопалого песочника происходит быстрее, чем у красношейки. В результате этого за 18 дней насиживания масса яиц перепончатопалого песочника и красношейки в среднем умень-

шается соответственно на 18,9 и 13,7%. Интересно отметить, что в наиболее часто взвешивавшейся кладке красношейки одно из яиц оказалось неоплодотворенным, а коэффициенты регрессии массы этого яйца и остальных яиц кладки были идентичны. Следовательно, уменьшение массы яиц происходит только за счет физических процессов испарения влаги без влияния процессов жизнедеятельности эмбрионов.

Первые наклевы на яйцах красношееек появляются за 1—4 дня до вылупления птенцов, в среднем через $2,6 \pm 1,1$ сут (данные по 15 гнездам). С этого момента масса яиц начинает быстро уменьшаться, и график изменения массы приобретает отчетливо криволинейную форму. Данный процесс особенно ускоряется с появлением сквозных проклевов (за 12—24 ч до вылупления).

Инкубационный период. Красношейки начинают плотное насиживание кладки после снесения предпоследнего яйца (Козлова, 1962; Портенко, 1972, наши наблюдения) либо после завершения кладки. Многочисленные наблюдения за мечеными птицами показали, что насиживание кладок до вылупления птенцов попеременно осуществляют самцы и самки, хотя одновременно увидеть их возле гнезда удается очень редко. Это же отмечено нами в Корякском нагорье, где вместе с тем зарегистрировано гнездо, посещавшееся одной птицей и вскоре брошенное (Флинт и др., 1980).

О характере участия партнеров в насиживании мы можем судить только по частоте выпугивания с гнезд меченых птиц известного пола и отловам. Оказалось, что в дневное время (с 10 до 18 ч) при 54 регистрациях на 31 гнезде в 36 случаях (75%) на гнездах были самцы и в 18 (25%) — самки. В остальное время суток (с 18 до 10 ч) при 34 регистрациях на 23 гнездах в 27 случаях (79,4%) кладки обогревались самками и в 7 случаях (20,6%) — самцами. Следовательно, как и у многих других видов песочников (Рубинштейн, 1973; Holmes, 1966, 1971), у песочника-красношейки днем кладку насиживают преимущественно самцы, а вечером и рано утром — чаще самки.

Длительность периода насиживания с момента откладки 4-го яйца до вылупления из него птенца варьировала в разных гнездах от 20,3 до 21,8 сут; одна 3-яйцевая кладка обогревалась не менее 22 сут. В среднем инкубационный период в 6 кладках был равен $20,9 \pm 0,6$ сут.

Повторное гнездование. В случае гибели кладки в самом начале сезона размножения красношейки могут откладывать повторную кладку яиц. Однако повторное гнездование в районе исследований было крайне редко, и, оставаясь без кладки, меченные птицы практически сразу бесследно исчезали. За 3 года исследований во второй декаде июня погибло 5 кладок хотя бы с одной меченой насиживавшей птицей, в третьей декаде июня — еще 5 кладок и в июле — 9 кладок. Зарегистри-

ровано только 2 случая повторного гнездования у птиц, потерявших кладки в первые дни насиживания в начале второй декады июня. В частности, у пары красношееек, помеченных на разных гнездах в 1978 г.; в 1979 г. первая кладка была завершена 9/VI. 14/VI гнездо с оставшимися в нем двумя яйцами оказалось брошенным, а пара была встречена неподалеку, причем самка имела сильно провисавший живот, по-видимому с формирующимся яйцом. 4/VII у той же пары в 230 м от первого гнезда обнаружено гнездо с повторной очень сильно насиженной кладкой из 4 яиц; к сожалению, после 5/VII эта кладка также была разорена: осталось одно яйцо с эмбрионом на кануне вылупления. Во втором случае самец, отловленный 14/VI 1980 г. на гнезде, кладка которого была взята в коллекцию, позднее, 21/VII, был обнаружен беспокоящимся при вылете в том же районе. У перепончатопалого песочника, несмотря на сравнительно большое число найденных гнезд и меченых птиц, случаев повторного гнездования не зарегистрировано, хотя оно известно для этого вида на юго-западе Аляски (Holmes, 1971).

Выводковый период

Вылупление. Из кладок большинства гнезд песочников-красношееек птенцы вылупляются более или менее синхронно: в 20 из 24 кладок (83%), по которым мы имеем такие сведения, все птенцы вылуплялись за 6—12 ч. В некоторых кладках (17%) процесс вылупления всех птенцов происходил в течение одних суток или немногим более. Для перепончатопалого песочника, по нашим данным, эти цифры соответственно равны 75 и 25% ($n=12$), т. е. близки у рассматриваемых видов и сходны с литературными сведениями (Кондратьев, 1974; Holmes, 1972). Наблюдения возле гнезд показали, что птенцы у обоих видов песочников вылупляются поочередно с интервалом не менее 1 ч (обычно через 2—4 ч), но в некоторых гнездах последний птенец вылупляется через 8—12 ч после предыдущего, вероятно, в соответствии со временем начала плотного насиживания родителей. На 4 кладках красношейки и на 3 кладках перепончатопалого песочника прослежено, что во всех случаях первым вылупляется птенец из первого отложенного яйца, а последний из последнего. После самостоятельного освобождения птенца от скорлупы (родители не помогают) взрослая птица относит скорлупу в клюве на расстояние не менее 10 м и сразу возвращается в гнездо.

Птенцы. Как и у других куликов, в гнезде пуховые птенцы могут оставаться на разный срок в зависимости от времени суток и погоды при вылуплении. По нашим данным, этот срок был равен у красношееек примерно 8—24 ч (в среднем 14,5; $n=13$) и у перепончатопалых песочников — 12—24 ч (в среднем 16,5; $n=12$). В момент оставления гнезда величина 30 вы-

водков красношеек варьировала в пределах 2—4 птенцов ($3,5 \pm 0,7$), 39 выводков перепончатопалого песочника — от 1 до 4 птенцов ($3,3 \pm 0,9$).

Пуховой наряд птенцов красношейки и перепончатопалого песочника описан в литературе (Гладков, 1958; Козлова, 1962; Портенко, 1972). Важно отметить только, что верхняя сторона тела птенцов красношейки характеризуется общим желтовато-бурым, иногда рыжевато-бурым цветом; птенцов перепончатопалого песочника — табачно-бурым цветом. Эти видовые различия в окраске птенцов соответствуют предпочтаемым ими микробиотам в первые дни жизни. Пуховых птенцов красношеек, как правило, мы находили на участках, поросших сфагнумом рыжего цвета, но чаще зелеными мхами светло-коричневой и рыжевато-буровой окраски (*Hylocomium splendens*, var. *alascanum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Tomentypnum pittens*) с разреженной травянистой растительностью; окраска птенцов поразительно соответствовала цвету мхов. Выводки перепончатопалого песочника кочуют по подсохшим мочажинам или ложбинам стока между кочками и буграми, где доминирует влаголюбивый мох *Calliergon sarmentosum*, окрашенный в коричневый цвет, а в некоторых биотопах обильны также скопления примятых листьев осоки. Таким образом, окраска пуховых птенцов песочников соответствует цвету субстрата (главным образом мхов) в местах обитания выводков. При приближении опасности птенцы реагируют на беспокойство родителей затаиванием на маскирующем их субстрате или разбегаются и прячутся в куртинки осоки, под веточки ив, в ложбинки и ниши между кочками. Несколько подросшие оперяющиеся птенцы уже не проявляют тесной связи с каким-то моховым субстратом и чаще всего прячутся между кочек, в густой растительности, иногда забираются в норки грызунов в кочках.

Выводки красношеек и перепончатопалых песочников могут перемещаться на значительные расстояния, покрывая за одни сутки сотни метров. Попадая на участки тундры с благоприятными кормовыми условиями, выводки могут надолго там задерживаться (Морозов, Томкович, 1986).

Меченные птенцы красношейки в одном из выводков впервые начали перелетать в возрасте от 16—16,5 сут (2 птенца пролетели примерно 30 и 100 м). В другом выводке, регулярно отлавливавшемся для измерений, один из птенцов в возрасте 17,5 сут тяжело перелетал примерно такие же расстояния, как и птенцы предыдущего выводка; второй птенец с трудом перепорхнул 1,5 м, а третий — только убегал и не мог взлететь. Мы предполагаем, что задержка развития птенцов этого выводка произошла за счет нашего постоянного вмешательства. Таким образом, можно считать, что подъем птенцов красношейки на крыло происходит в норме в возрасте 16—17 сут. У перепончатопалого песочника точное время подъема птенцов

на крыло не зарегистрировано. Р. Холмс (Holmes, 1972) сообщает, что первая летная молодая птица этого вида отмечена через 18 дней после вылупления первых птенцов; нами добыт помеченный птенец в возрасте 19—19,5 сут, который летал уже без принуждения, но тяжеловато. Следовательно, резонно предположить, что первые полеты молодые перепончатопалые песочники совершают в возрасте около 17 сут.

Участие родителей в заботе о птенцах. У песочника-красношейки в большинстве случаев участие самок в заботе о потомстве завершается при вылуплении птенцов; помеченные самки прекращали встречаться возле гнезда и исчезали незаметно из района исследований. До конца вылупления самки задерживались только возле трети числа гнезд; с выводками оставались почти исключительно одни самцы (табл. 4). Только

Таблица 4

Роль самцов и самок песочника-красношейки в заботе о потомстве в районе Уэлена (данные за 3 года)

Показатель	Только ♂		♂+♀		Всего	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
В момент вылупления	25	67,6	11	32,4	36	100
С выводками	62	96,9	2	3,1	64	100

дважды возле одно- и трехдневных птенцов мы наблюдали и во втором случае отловили как самца, так и самку (позднее с этими выводками также остались только самцы). Надо заметить, что не было случаев оставления гнезд самками красношейки до появления проклевов в яйцах. Существенно также, что самки возле выводков отмечены 29/VI 1979 г. и 11/VII 1980 г., т. е. в первую половину периода вылупления птенцов. В более южных частях ареала самки красношейки, по-видимому, остаются с выводками несколько чаще, чем в Уэлене, поскольку 7—8/VII 1975 г. в бассейне р. Канчалан возле З обнаруженных выводков держались пары птиц (Флинт и др., 1980; Кишинский и др., 1983), а от трехдневных птенцов добыта обогревавшая их самка.

У перепончатопалого песочника роль самок в заботе о потомстве менее детерминирована и широко варьирует: самки, а иногда и самцы могут откочевывать в любое время в период насиживания, но могут и долго оставаться с выводком (Томкович, Морозов, 1983).

Самцы красношеек остаются с птенцами, по-видимому, в большинстве случаев до их подъема на крыло. Беспокоящиеся самцы зарегистрированы возле подлетывавших птенцов в 4 случаях и еще в 2 случаях — в Корякском нагорье в 1975 и

1976 гг. Близ Уэлена на следующий день эти птицы уже отсутствовали (1 самец встречен кормившимся в группе с другими куликами и не проявлял беспокойства). Несколько раз хорошо летавшие молодые красношечки встречены возле беспокоившихся самцов, однако всегда птицы оказывались немечеными и не исключено, что молодые самостоятельные песочники присоединялись к самцам, сопровождавшим собственных еще нелетных птенцов. У перепончатопалых песочников родители очень часто оставляют птенцов без опеки задолго до их подъема на крыло, но в некоторых случаях достоверно сопровождают летных птенцов первые несколько дней (Томкович, Морозов, 1983; Holmes, 1972). Факты покидания нелетных птенцов самцами красношечек мы имеем только для наиболее поздних выводков: в 5 зарегистрированных случаях за 3 года последние встречи беспокоившихся самцов приходились на начало августа, когда возраст их птенцов был 12,5—15,5 сут. В одном таком случае, когда самец не наблюдался на ключевом участке позднее 12,5 дней с момента вылупления птенцов, один из птенцов выводка добыт в возрасте 26,5 дней. Следовательно, даже в случае раннего оставления птенцов родителями, примерно с 13-дневного возраста, они способны к самостоятельному существованию, определяемому скорее всего окончательным становлением терморегуляции. В ситуациях более раннего (через 5—9 дней после вылупления) исчезновения беспокоившихся при выводках самцов мы считали выводки погибшими, так как непосредственные наблюдения показали, что в таком возрасте птенцы еще нуждаются в обогреве. Примерно такой же минимальный срок заботы о птенцах необходим и для перепончатопалого песочника (Томкович, Морозов, 1983).

Успех размножения

Для 52 гнезд красношечки в окрестностях Уэлена мы имеем по крайней мере двухразовые наблюдения, которые позволяют рассчитать успех гнездования по методу Х. Мейфилда (Mayfield, 1975). Кроме того, для 51 гнезда прослежена судьба кладок до вылупления (табл. 5).

Основной и, возможно, единственной причиной гибели кладок была деятельность хищников. Среди пернатых хищников в районе исследований обычен длиннохвостый поморник (*Stercorarius longicaudus*). Мы наблюдали регулярные поисковые полеты неразмножавшихся поморников вдоль склонов сопок и две их попытки охоты на взрослых песочников (успешных случаев такой охоты не отмечено). Гнездившиеся пары этих поморников охотились только на равнине и поэтому практически не имели контактов с красношечками. Другие хищные птицы (*St. parasiticus*, *St. pomarinus*, *Buteo lagopus*, *Falco peregrinus*, *F. rusticolus*, *Nyctea scandiaca*) встречались в годы исследований редко и не могли существенно повлиять на успех раз-

множения красношечек. Достоверно случаев гибели кладок этого песочника от пернатых хищников нами не зарегистрировано. Из млекопитающих наиболее существенна в отдельные годы хищническая роль песца (*Alopex lagopus*). Так, в 1980 г. песцы норились на востоке Чукотки со значительной плотностью, и гибель большинства кладок птиц в районе исследований в тот год (см. табл. 5) была связана именно с песцом.

Таблица 5

Успех гнездования песочника-красношечки в окрестностях Уэлена

Год	<i>n</i>		Число успешных кладок*		Вылупилось птенцов		Разорено хищниками кладок		Невылупившиеся яйца	Успех инкубации
	кладок	яиц	абс.	%	абс.	%	абс.	%		
1978	14	56	10	71,4	34	60,7	4	28,6	4	10,5
1979	21	83	13	61,9	47	56,6	8	38,1	4	7,8
1980	16	62	5	31,3	17	27,4	11	68,7	2	10,5
Всего	51	201	28		98		23		10	9,3
Среднее				54,9		48,8		45,1		32,5

* Успешными считались кладки, в которых вылупился хотя бы 1 птенец;

** % от числа яиц успешных кладок.

В начале сезона размножения, судя по следам, песцы регулярно «прочесывали» проталины в поисках гнезд; позднее, летом, у края гнезд мы нередко находили их помет. Несколько меньшее по сравнению с песцами влияние на успех гнездования птиц оказывали горностаи (*Mustela erminea*), которые были обычны в Дежневских сопках. Их пресс был более равномерен по годам и, вероятно, определял основную гибель кладок куликов в 1978—1979 гг. Помет горностая мы находили в двух разоренных гнездах красношечек и в двух гнездах перепончатопалых песочников. Кроме того, в 1980 г. в одном из гнезд был съеден горностаем выводок только что вылупившихся птенцов перепончатопалого песочника (остались несколько лапок птенцов). По крайней мере в двух случаях отмечена гибель кладок красношечки от сусликов (*Citellus parryi*). Эти грызуны разбивали яйца, не выпивая содержимого до конца, и выгребали выстилку гнезда.

В некоторых гнездах яйца пропадали неодновременно. Мы склонны связывать их исчезновение с деятельностью горностая или пернатых хищников. В двух гнездах красношечки после исчезновения двух яиц в каждом кладки были брошенны; при расчете успеха гнездования мы относим их к разоренным хищниками. Других случаев оставления кладок красношечками не было, в отличие от перепончатопалого песочника, у которого

брошенные кладки составляли значительную долю (Томкович, Морозов, 1983).

Из 10 невылупившихся яиц красношайки в одном обнаружен зародыш, погибший на ранней стадии развития, остальные, по-видимому, были не оплодотворены. Неоплодотворенные яйца содержались по два в двух кладках и по одному — в остальных пяти. У перепончатопалого песочника в одном гнезде зарегистрированы три неоплодотворенных яйца. Гибели птенцов красношайки в гнездах от хищников не отмечено, однако отмечен выводок, в котором один из 4 обсохших птенцов был крайне слаб (почти не мог стоять на ногах) и был явно нежизнеспособен (взят в коллекцию). В целом успех гнездования песочников-красношееек близ Уэлена был невысок (см. табл. 5) и сравним с таковым у перепончатопалого песочника (Томкович, Морозов, 1983). В разные годы этот показатель изменялся в несколько раз, но его вариабельность была значительно ниже, чем у перепончатопалого песочника.

Регистрация беспокоившихся взрослых меченых красношееек возле выводков, покинувших известные гнезда, и встречи молодых меченых птиц показали, что из 21 выводка до возраста подъема на крыло просуществовали (точно или предположительно) 14 выводков (66,7%). Принимая величину выводка при подъеме на крыло условно за 2 птенца (в ряде выводков оставалось по 1 птенцу) и таким образом уменьшение величины выводка на 43% и учитывая успех гнездования (см. табл. 5), мы можем подсчитать, что примерный успех размножения красношееек в окрестностях Уэлена в годы исследований был равен в среднем 12,4%. По нашему мнению, эта цифра близка к реальной. Следовательно, пара размножавшихся птиц в среднем производила 0,5 птенца за один год. В 1978 г., когда было наиболее успешное гнездование красношееек, эти показатели равны соответственно 19% и 0,76 птенца в год.

Результаты размножения, возможно, влияют на степень гнездового консерватизма песочников, что известно для некоторых других куликов (Ozing, Lank, 1984). Так, из 10 случаев возвращения красношееек в район прежнего размножения (8 самцов и 2 самки), когда индивидуальность птиц была точно установлена, 9 птиц успешно завершили насиживание кладок в предыдущем сезоне и только 1 самец был зарегистрирован 3 года подряд, несмотря на гибель кладки во втором сезоне. Все 5 идентифицированных вернувшихся в 1980 г. перепончатопалых песочников (4 самца и 1 самка) успешно гнездились летом 1979 г.

Сроки размножения

Оба вида изучавшихся песочников прилетают в районы гнездования, имея максимально увеличенные семенники (рис. 2) или крупные гродзевидные яичники, т. е. птицы готовы к раз-

множению. Сроки массового прилета и начала размножения определяются погодной ситуацией и характером снежного покрова на местах гнездования в этот период (Томкович, Морозов, 1983; Томкович, Сорокин, 1983; Морозов, Томкович, 1986).

Сроки размножения песочников рассчитаны нами на основании известных дат откладки яиц, вылупления птенцов и

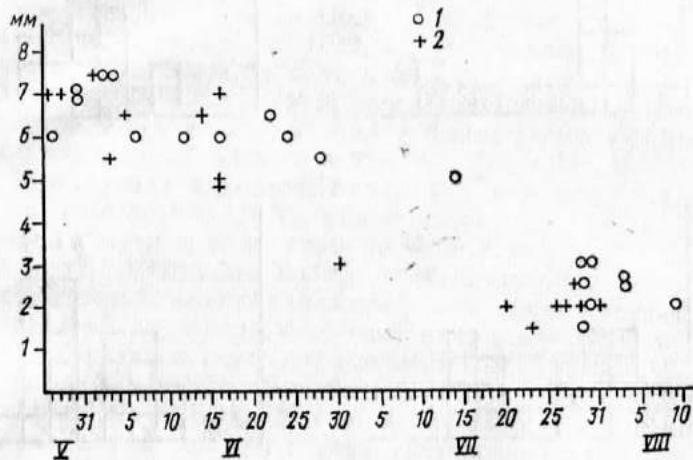


Рис. 2. Изменения длины левого семенника взрослых самцов песочника-красношайки (1) и перепончатопалого песочника (2) на Чукотке в течение лета

возраста птенцов, принимая ежедневную откладку одного яйца и инкубационный период в 21 день. Откладка яиц во всех гнездах красношайки в разные годы растянута на 26—32, в среднем — на 30 дней, и происходит со второй декады июня по начало июля (см. табл. 2). Эти сроки определяют и период вылупления птенцов, который растянут на один месяц, с последних чисел июня по середину третьей декады июля (см. табл. 2; рис. 3). Размножение перепончатопалых песочников завершается в более ранние сроки (Томкович, Морозов, 1983), разница в вылуплении самых поздних выводков двух видов в разные годы составляла 4—11 дней. Вычисление средних дат вылупления птенцов для каждого сезона показало, что в 1978—1980 гг. исследований красношайки вылуплялись в среднем 11, 11 и 14/VII, а перепончатопалые песочники соответственно 11, 10 и 12/VII, т. е. опять-таки в среднем несколько раньше красношееек.

Из рис. 3 видно, что даты вылупления птенцов перепончатопалого песочника близки к нормальному распределению. У красношайки эта картина менее отчетлива, и для 1979 и 1980 гг. прослеживается двувершинность в распределении дат. Причины этого не вполне ясны, и картина вряд ли обусловле-

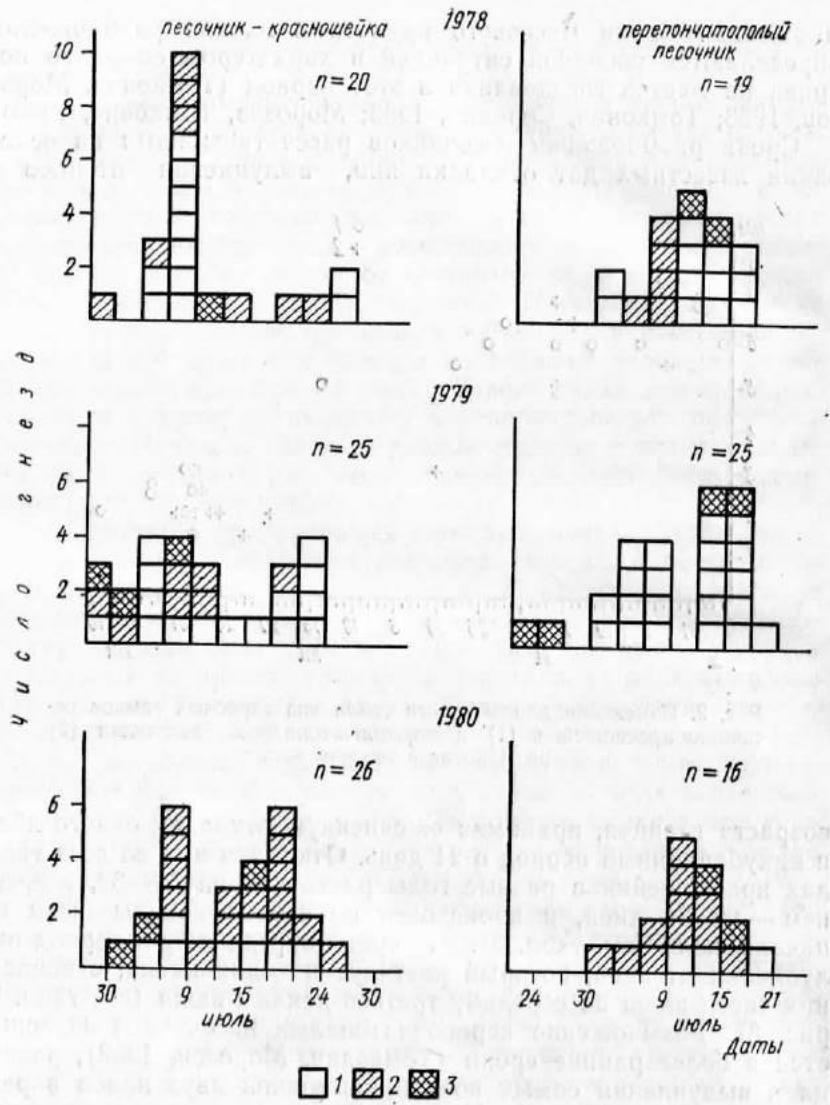


Рис. 3. Сроки вылупления птенцов (скомбинированы по 3 дня) в гнездах песочника-красношейки и перепончатопалого песочника в окрестностях Узлена, Чукотский п-ов, в разные годы: 1 — гнездо, в котором отмечено вылупление; 2 — срок рассчитан по возрасту птенцов в выводках; 3 — срок рассчитан из даты завершения кладки

на только повторными кладками (кстати, в двух известных случаях примерные даты вылупления птенцов из повторных кладок красношеек попадают между двумя вершинами распределения дат). Возможно, однако, что это результат раз-

личий в сроках гнездования старых и молодых птиц. 5 вернувшихся повторно размножавшихся взрослых красношееек гнездились в начале сезона, и только у двух старых птиц в 1980 г. (в год высокой гибели кладок) отмечены поздние выводки. Вернувшийся в 2-летнем возрасте молодой самец, размножался в 1980 г. в середине сезона.

Сроки размножения красношееек в других частях ареала (Гладков, 1958; Портенко, 1939, 1972; Кищинский, 1980; и др.) полностью укладываются в установленные нами пределы для окрестностей Узлена. Следует при этом заметить, что везде сообщается почти исключительно о более ранних сроках, чем средние сроки размножения в Узлене. Действительно, судя по тому, что токовая активность самцов в верховьях Канчалана в 1975 г. завершилась 16/VI (Кищинский и др., 1983), а в бассейне р. Хатырки в Корякском нагорье в 1976 г. — 22—23/VI (Кищинский, 1980; наши набл.), можно утверждать, что средние сроки размножения красношееек там были ранними. Наиболее поздний случай размножения известен из района м. Отвесного (Корякское нагорье), где 9/VIII 1975 г. встречен едва перелетавший птенец (Кищинский, 1980), что соответствует вылуплению 23—24/VII. Из сказанного можно сделать вывод, что близ Узлена поздние случаи гнездования наиболее обычны, чем где-либо еще; мы связываем это с поздним стаиванием глубокого снежного покрова, характерного для района исследований.

Отлет

Осенний пролет красношееек и перепончатопалых песочников в окрестностях Узлена, как и весенний, почти не выражен. Отлет незагнездившихся и потерявших кладки куликов скорее всего начинается в период завершения территориальной активности самцов, т. е. в середине третьей декады июня у перепончатопалых песочников и с последних чисел июня у красношееек. Именно в это время попадались широко кочевавшие неактивные птицы и встречены первые группы из 2—3 совместно кормившихся и перелетавших птиц. Самые ранние два песочника-красношейки, кормившиеся вместе на галечнике ручья, добыты 28/VI 1980 г. самец и самка с наследными пятнами и уменьшенными гонадами.

С вылуплением птенцов откочевывают самки. 14/VII 1980 г. из группы в 4 птицы (кормились на щебнистом обсохшем русле ручья) добыты 2 самки с начавшими заастать наследными пятнами. Последняя достоверная встреча самки красношейки у гнезда с проклюнутыми яйцами зарегистрирована 23/VII 1980 г. После самок улетают самцы, покинувшие выводки. Последние встречи самцов красношееек (беспокоившихся при птенцах) в разные годы относились к 7—9/VIII, самцов перепончатопалых песочников — к 30/VII—2/VIII, самок перепончатопалых песочников — к 24—25/VII. Молодых самостоятель-

ных красношееек мы наблюдали во все 3 года с 25/VII. С первых чисел августа они начинали объединяться в группы и при соединяться к другим куликам; в это время, вероятно, шел их отлет. Слабый пролет молодых перепончатопалых песочников происходил с последних чисел июля. Последних молодых красношееек и перепончатопалого песочника в 1979 г. близ Уэлена мы отметили соответственно 17 и 20/VIII. Л. А. Портенко (1972) сообщает о встрече одной молодой красношейки возле Уэлена 28/VIII 1933 г. и перепончатопалого песочника — 24/VIII 1934 г.

Возраст последних встреченных молодых меченых красношееек варьировал от 24 до 31,5 дня ($27,5 \pm 3,0$; $n=5$). В 1979 г. 2 молодых окольцованных нами песочника-красношейки добыты на Восточной Камчатке 18 и 22/VIII в возрасте 44 и 50 дней, т. е. ориентировочно через 17 и 23 дня после отлета из окрестностей Уэлена. Два молодых помеченных перепончатопалых песочника еще держались в районе рождения в возрасте не менее 32 и 34,5 дней, т. е. дольше молодых красношееек.

Установленные сроки отлета красношееек из Уэлена хорошо соответствуют известным сведениям о ходе пролета этих куликов на Дальнем Востоке (Портенко, 1939; Кишинский, 1980; Поливанова, Глущенко, 1975; и др.).

Заключение

В ходе исследований удалось однозначно установить, что песочник-красношайка — типично моногамный вид, у которого самец и самка насиживают кладку; как и у большинства видов песочников, с выводком у него остаются самцы. Попеременное участие обоих родителей в насиживании дает птицам возможность надолго и далеко отлучаться от места расположения гнезда. По нашему мнению, эта важная черта биологии кулика-зондировщика, населяющего горный ландшафт, где в ходе летнего сезона динамично размещение благоприятных мест кормежки, прежде всего участков с увлажненной моховой дерниной, поэтому у птиц не всегда бывает возможность кормиться во время коротких отлучек с гнезда в его ближайших окрестностях. В этом отношении высокая влажность приморского климата окрестностей Уэлена предположительно создает более благоприятные условия кормежки, чем в более континентальных районах, например в верховьях Канчалана и в Хатырской котловине Корякского нагорья. Более влаголюбивый перепончатопалый песочник ограничен в своем распространении только сырьими приморскими тундрами Чукотского полуострова и Аляски. В соответствии с этим у него менее определена роль самца и самки в заботе о потомстве и нередки случаи раннего оставления гнезд одним из партнеров (Томкович, Морозов, 1983).

Интересен тот факт, что у большинства куликов, у песочников в частности, в заботе о птенцах основная роль ложится на самцов. Нередко это объясняют истощенностью самок после откладки крупных яиц. Действительно, как нами показано, масса полной кладки, формирующейся за 4—5 дней, у мелких песочников примерно равна массе самки. Однако упитанность самок, отловленных на гнездах после завершения кладок, была всегда средней или высокой. Масса самок, отражающая их упитанность, в ходе сезона следовала тем же тенденциям, что и масса самцов, и не уменьшалась до конца июля (рис. 4).

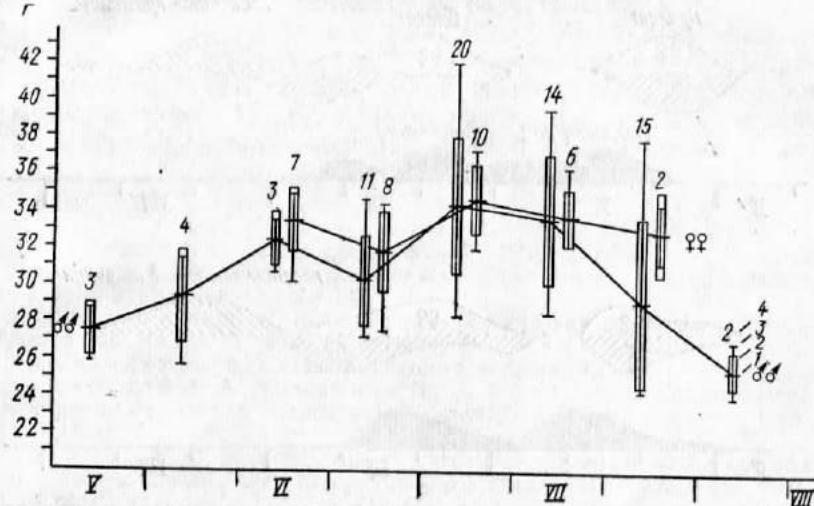


Рис. 4. Подекадное изменение массы взрослых самцов и самок песочника-красношайки в районе пос. Уэлен, Восточная Чукотка:
1 — средняя арифметическая; 2 — среднее квадратическое отклонение; 3 — пределы изменчивости; 4 — величина выборки

Этот факт и формирование повторных кладок свидетельствуют о возможности быстрого восполнения птицами основных энергетических затрат на местах гнездования. Следовательно, различия в участии самцов и самок в заботе о потомстве и некоторая разница в сроках их осенней миграции определяются иными причинами. По нашему мнению, наиболее вероятно, что эти причины лежат в межвидовых и внутривидовых конкурентных отношениях на основных остановочных пунктах мигрирующих куликов (см. Schneider, Harrington, 1981).

Сроки размножения большинства тундровых птиц широко перекрываются, что определяется краткостью арктического лета. Поэтому вполне естественно сходство сроков протекания основных биологических событий (миграции и размножения) у экологически близких куликов, таких, как красношайка и перепончатопалый песочник (рис. 5). Тем не менее отчетливо

прослеживается более раннее завершение размножения и несколько более ранние предельные сроки отлета взрослых перепончатопалых песочников по сравнению с красношайками. Эти различия, по-видимому, связаны с адаптациями к условиям существования в районах оптимума ареалов. Дело в том, что перепончатопалый песочник — кулик южных тундр Аляски, и на Чукотке он находится на периферии ареала в пессимальных для него условиях. Сроки размножения вида на Чукотке представляют собой поздний отрезок в пределах изменчивости сроков его размножения в районе оптимума ареала на

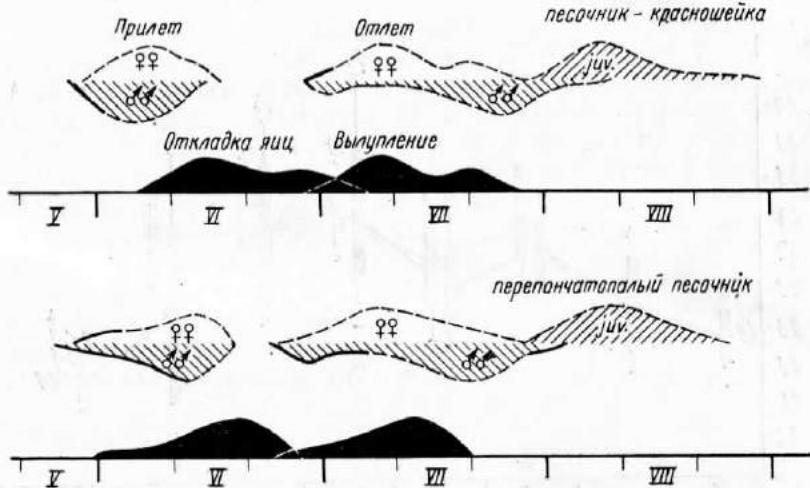


Рис. 5. Распорядок биологических событий у песочника-красношайки и перепончатопалого песочника в окрестностях Уэлена

Аляске (Томкович, Морозов, 1933). Песочник-красношайка — кулик горных тундр, где таяние снега бывает поздним и происходит менее равномерно, поэтому вид приспособлен к несколько более поздним срокам размножения. В противоположность перепончатопалому песочнику, в районе Уэлена у красношайки отмечены предельные известные для вида сроки размножения. Время же отлета на зимовку у этих видов в значительной мере связано со сроками размножения.

Выявленная продуктивность размножения песочников-красношайки в районе Уэлена (0,5 птенца на пару за сезон) низка, что отчетливо вырисовывается из сравнения с имеющимися данными по другим видам мелких песочников (Hilden, 1978; Miller, 1983). Ответить на вопрос, достаточны ли столь низкие темпы размножения для поддержания стабильности гнездовой популяции можно благодаря работе по демографии вида, выполненной на зимовках в Тасмании (Harris, 1983). Расчет частоты повторных отловов птиц позволил установить, что ежегодная выживаемость зимующих красношайек близка к

80%, а их средняя ожидаемая продолжительность жизни — 4,4 г. Принимая во внимание, что красношайки приступают к размножению в возрасте 1 г. 10 мес (Paton, Wykes, 1978; и др.), ясно, что для нормального воспроизведения каждая пара за оставшийся отрезок времени ($4,4 - 1,8 = 2,6$ г) должна вырастить по крайней мере 2 птенцов. Следовательно, за один сезон размножения успех размножения должен быть не менее 0,77 птенца на пару. Эта величина несколько занижена, так как еще не учтена гибель молодых птиц в первую осень жизни до появления на зимовках. Таким образом, установленный уровень продуктивности красношайек в окрестностях Уэлена значительно ниже необходимого минимума. Поскольку численность вида там в разные годы достаточно стабильна (Морозов, Томкович, 1986), можно сделать вывод о притоке птиц на гнездование извне. Не исключено, что такая ситуация типична для периферийных участков ареалов многих видов птиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондарцев А. С. Шкала цветов. М.—Л., 1954. С. 1—28.
- Гладков Н. А. Птицы Заполярной Якутии, бухта Тикси//Проблемы Севера. Вып. 2. М., 1958. С. 169—193.
- Капитонов В. И. Орнитологические наблюдения в низовьях Лены// //Орнитология. Вып. 4. М., 1962. С. 40—63.
- Кишинский А. А. Птицы Корякского нагорья. М., 1980.
- Кишинский А. А., Томкович П. С., Флинт В. Е. Птицы бассейна Канчалана (Чукотский национальный округ)//Труды Зоол. музея МГУ. Т. 21. М., 1983. С. 3—76.
- Ковшарь А. Ф. Индивидуальное цветное мечение как перспективный метод исследования биологии птиц//Миграции птиц в Азии. Алма-Ата, 1976. С. 227—233.
- Козлова Е. В. Ржанкообразные. Подотряд кулики. Fauna СССР. Птицы. 1962. Т. 2, вып. I, ч. 3. М.
- Кондратьев А. Я. Особенности гнездовой биологии перепончатопалого песочника//Биологические проблемы Севера. VI Симпозиум. Вып. 1. Якутск, 1974. С. 158—160.
- Кречмар А. В., Андреев А. В., Кондратьев А. Я. Экология и распространение птиц на Северо-Востоке СССР. М., 1978.
- Кузякин А. П. Перепончатопалый песочник на востоке Чукотского полуострова//Орнитология. Вып. 2. М., 1959. С. 130—134.
- Морозов В. В., Томкович П. С. Размещение и численность гнездящихся песочников в окрестностях пос. Уэлен (Чукотка)//Новое в изучении биологии и распространении куликов. М., 1980. С. 157—159.
- Морозов В. В., Томкович П. С. Закономерности распространения и гнездовые места обитания песочника-красношайки//Биол. науки. 1984. № 4. С. 42—48.
- Морозов В. В., Томкович П. С. Динамика пространственной организации популяции песочника-красношайки в репродуктивный период//Орнитология. М., 1986.
- Поливанова Н. Н., Глушченко Ю. Н. Пролет куликов на оз. Ханка в 1972—1973 гг.//Труды биологического-почвенного института. Новая серия. Т. 29 (132). Владивосток, 1975. С. 223—253.
- Портенко Л. А. Fauna Анадырского края. Ч. 1—2. Птицы//Труды Ин-та Полярного земледелия, животнов. и промысл. хоз-ва. Сер. Промысловое хоз-во. Вып. 5—6. Л., 1939. Ч. 1. С. 1—210; Ч. 2. С. 1—200.
- Портенко Л. А. Птицы Чукотского полуострова и острова Врангеля. Ч. 1. Л., 1972.

Рубинштейн Н. А. Сравнительная характеристика поведения некоторых куликов в период насиживания//Фауна и экология куликов. Вып. 1. М., 1973. С. 134—137.

Томкович П. С., Морозов В. В. Особенности биологии перепончатопалого песочника на Чукотке//Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 5. С. 38—50.

Томкович П. С., Сорокин А. Г. Птицы Восточной Чукотки//Труды зоол. музея МГУ. Т. 21. М., 1983. С. 77—159.

Флинт В. Е., Томкович П. С., Кишинский А. А. Новые данные по распространению и биологии размножения песочника-красношейки//Новое в изучении биологии и распространении куликов. М., 1980. С. 178—180.

Bent A. C. Life histories of North American Birds. Part 1//U. S. National Museum Bulletin. 1927. N 142. P. 1—420.

Harris J. G. K. Mortality rates of Red-necked Stint determined from rocket-net catches//An Occasional Stint (Tasmanian Shorebird Study Group Bull), 1983. N 2. P. 56—64.

Hilden O. Population dynamics in Temminck's Stint *Calidris temminckii*//Oikos. 1978. Vol. 30, N 1. P. 17—28.

Holmes R. T. Breeding ecology and annual cycle adaptations of Red-backed Sandpiper (*Calidris alpina*) in northern Alaska//Condor. 1966. Vol. 68. N 1. P. 3—46.

Holmes R. T. Density, habitat and mating system of the Western Sandpiper (*Calidris mauri*)//Oecologia. 1971. Vol. 7. N 2. P. 191—208.

Holmes R. T. Ecological factors influencing the breeding season schedule of Western Sandpiper (*Calidris mauri*) in subarctic Alaska//The American Midland Naturalist. 1972. Vol. 87. N 2. P. 472—491.

Mayfield H. F. Suggestions for calculating nest success//Wilson Bulletin. 1975. Vol. 87. N 4. P. 456—466.

Miller E. H. Egg size in the Least Sandpiper *Calidris minutilla* on Sable Island, Nova Scotia, Canada//Ornis Scandinavica. 1979. Vol. 10. P. 10—16.

Miller E. H. Habitat and breeding cycle of the Least Sandpiper (*Calidris minutilla*) on Sable Island, Nova Scotia//Can. J. Zool. 1983. Vol. 61. N 12. P. 2880—2898.

Oring L. W., Lank D. B. Breeding area fidelity, natal philopatry and the social systems of Sandpipers//Shorebirds: Breeding Behaviour and Populations./Ed. Burger J., Olla B. L. 1984. P. 125—147.

Paton D. C., Wykes B. J. Re-appraisal of Moult of Red-necked Stints in Southern Australia//Emu. 1978. Vol. 78. N 2. P. 54—60.

Schneider D. C., Harrington B. A. Timing of shorebirds migration in relation to prey depletion//Auk. 1981. Vol. 98. N 4. P. 801—811.

BREEDING BIOLOGY OF RED-NECKED STINT (*Calidris ruficollis*) ON EASTERN CHUKOTSKI PENINSULA

W. W. Morosov, P. S. Tomkovich

SUMMARY

Studies of the biology of the Red-necked Stint mainly near Uelen, Chukotski Peninsula, in 1978—1980 allowed to describe breeding schedule, nests, eggs, and some other characteristics in comparison with those of the Western Sandpiper (*Calidris mauri*). Red-necked Stint is monogamous. Both parents incubate their clutch for 20.9 ± 0.6 days. Renesting takes place only in few cases in early season. Sometimes both parents attend the brood for a few days, but more often only male remains with the chicks till fledging. Juveniles accomplish their first flight in age of 16—17 days. The slight difference in breeding phenology of Red-necked Stint and Western Sandpiper probably is a result of specific adaptations to the different areas with optimal environment. Hatching success of Red-necked Stint varied from 13 to 50 per cents in the local population, it is not enough for the population maintenance. So only immigration of birds could provide the stability of breeding density which was revealed.

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ

том XXVI

ARCHIVES OF ZOOLOGICAL MUSEUM MOSCOW

STATE UNIVERSITY

vol. XXVI

Главный редактор

О. Л. РОССОЛИМО

Редакторы тома:

проф. В. Е. ФЛИНТ, П. С. ТОМКОВИЧ

Editor-in-chief O. L. Rossolimo

Editors of this volume

Prof. V. E. Flint, P. S. Tomkovich

Птицы осваиваемых территорий (Исследования по фауне Советского Союза): Сборник/Под ред. О. Л. Россолимо. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988.—224 с. — ISBN 5—211—00142—7.

Сборник посвящен изучению на примере птиц влияния различного рода деятельности человека на живую природу. Рассматриваются состав, численность, размещение птиц на территориях, в различной степени освоенных человеком: на севере Сибири, в зоне влияния БАМ в Нижнем Приамурье, в районах интенсивной рекреации в Закавказье, интенсивного земледелия и ведения охотничьего хозяйства в Нечерноземье. Представлены сведения о редких и малоизученных видах птиц.

Для зоологов, зоогеографов, работников в области охотничьего хозяйства и охраны природы, а также для широкого круга любителей природы.

Рецензенты:

доктор биологических наук Р. Л. Бёме,
кандидат биологических наук В. Т. Бутьев

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

П 2005000000—106
077(02)—88 142—88

ISBN 5—211—00142—7

© Издательство Московского университета, 1988 г.