

Социально-пространственная организация песочников *Calidrinae* в репродуктивный период

П.С.Томкович

Второе издание. Первая публикация в 1984*

Под обобщающим названием «песочники» мы подразумеваем куликов подсемейства *Calidrinae*, которое включает 23 рецентных вида, 19 из которых гнездятся в СССР. Подсемейство состоит из 5 монотипичных родов (*Philomachus*, *Tryngites*, *Micropalama*, *Eurynorhynchus*, *Limicola*) и одного крупного рода песочников *Calidris*, включающего 18 видов. Песочники наиболее разнообразны в тундровой зоне, хотя отдельные виды проникают как в полярные пустыни, так и по открытым ландшафтам на юг вплоть до степей. Род *Calidris* считается единственной большой группой птиц, сформировавшейся и эволюировавшей в тундровых ландшафтах.

В результате интенсивного изучения биологии отдельных видов песочников в последние десятилетия выяснилось большое разнообразие, в некоторых случаях уникальность брачных отношений песочников, их заботы о потомстве и их территориальной организации. Всё известное ныне разнообразие взаимоотношений половых партнёров у песочников представлено в таблице 1.

Моногамия характерна по крайней мере для 11 видов, т.е. для большинства из них. Относительно недавно у некоторых песочников (3-4 вида) было обнаружено «сдвоенное гнездование» (double nesting), называемое также серийной полигамией и полигамной системой множественных кладок. Оно заключается в том, что самка в норме последовательно откладывает две Кладки по 4 яйца на индивидуальных территориях двух самцов, заботу о первом гнезде берёт на себя самец, о втором – самка. Такое положение вещей можно рассматривать как последовательную полиандрию самок одновременно с последовательной или одновременной полигинией самцов (Hilden 1975). Вместе с тем, в зависимости от ряда обстоятельств возникают естественные ситуации, когда взаимоотношения партнёров у таких видов оказываются моногамными, типично полигиничными, а возможно, и типично полиандричными (подробно см.: Hilden 1975).

Если не учитывать последовательную полиандрию самок видов со «сдвоенным гнездованием» и редкие случаи вторых кладок с новыми

* Томкович П.С. 1984. Социально-пространственная организация песочников в репродуктивный период // *Системные принципы и эволюционные подходы в изучении популяций*. Пушчино: 197-205.

самцами у самок чернозобика *Calidris alpina* в Финляндии, то приходится признать, что типично полиандрические взаимоотношения среди песочников пока не известны. Однако их можно предполагать для лопатня *Eurynorhynchus pygmeus*, грязовика *Limicola falcinellus* и длиннопалого песочника *Calidris subminuta*, у которых в заботе о потомстве участвуют преимущественно (или исключительно) самцы (табл. 2). Что касается полигинии, то она свойственна по крайней мере для 3 видов, тогда как беспорядочное спаривание (промискуитет, или миксогамия), по-видимому, имеет место у 2 видов. Отнесение дутыша *Calidris melanotos* в последнюю группу видов (в большинстве современных публикаций), вероятно, ошибочно.

Таблица 1. Взаимоотношения брачных партнёров у различных видов песочников

Вид	Моногамия 1♂ : 1♀	Полигамия			
		Полиандрия $n♂♂ : 1♀$	«Сдвоенное гнездование» (см. текст)	Полигиния $1♂ : n♀♀$	Промискуитет $n♂♂ : n♀♀$
<i>Philomachus</i>					
<i>pugnax</i>	+	+	—	+	+
<i>Tryngites</i>					
<i>subruficollis</i>	—	—	—	?	+
<i>Calidris</i>					
<i>melanotos</i>	?	—	—	+	?
<i>C. acuminata</i>	?	—	—	+	?
<i>C. fuscicollis</i>	?	—	—	+	—
<i>C. ferruginea</i>	+	—	—	+	—
<i>C. temminckii</i>	+	+	+	+	—
<i>C. minuta</i>	?	+	+	?	—
<i>C. alba</i>	+	?	+	?	—
<i>Eurynorhynchus</i>					
<i>pygmeus</i>	+	?	+	—	—
<i>Limicola falcinellus</i>	+	?	—	—	—
<i>Calidris subminuta</i>	?	?	—	—	—
<i>C. minutilla</i>	+	—	—	—	—
<i>C. ruficollis</i>	+	—	—	—	—
<i>C. mauri</i>	+	—	—	—	—
<i>C. pusilla</i>	+	—	—	—	—
<i>C. bairdii</i>	+	—	—	—	—
<i>C. alpina</i>	+	+	—	—	—
<i>C. maritima</i>	+	—	—	—	—
<i>C. ptilocnemis</i>	+	—	—	—	—
<i>C. canutus</i>	+	—	—	—	—
<i>C. tenuirostris</i>	+	—	—	—	—
<i>Micropalama</i>					
<i>himantopus</i>	+	—	—	—	—

* – зарегистрированы редкие случаи.

Таблица 2. Участие самцов и самок песочников в заботе о потомстве

Вид	Насиживает кладку			При выводке		
	♂ + ♀	только ♀	только ♂	♂ + ♀	только ♀	только ♂
<i>Philomachus pugnax</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Tryngites subruficollis</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Calidris melanotos</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Calidris acuminata</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Calidris fuscicollis</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Calidris ferruginea</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Calidris temminckii</i>	+**	+	+	—	+	+
<i>Calidris minuta</i>	—	+	+	—	+	+
<i>Calidris alba</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Eurynorhynchus pygmeus</i>	—	+**	+	+**	+**	+
<i>Limicola falcinellus</i>	—	—	+	+**	—	+
<i>Calidris subminuta</i>	—	—	+	—	—	+
<i>Calidris minutilla</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Calidris ruficollis</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Calidris mauri</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Calidris pusilla</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Calidris bairdii</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Calidris alpina</i>	+	—	—	+	—	+
<i>Calidris maritima</i>	+	—	—	—	—	+
<i>Calidris ptilocnemis</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Calidris canutus</i>	+	—	—	+	—	+
<i>tenuirostris</i>	+	—	—	?	—	+
<i>Micropalama himantopus</i>	+	—	—	+	—	+

* – Самки участвуют короткое время в некоторых выводках.

** – единичные случаи.

Роль брачных партнёров в заботе о потомстве определяется прежде всего типом брачных отношений (Myers 1981; и др.). В случаях типичной полигинии и промискуитета самцы исключены из участия в заботе о потомстве, и их роль сводится к оплодотворению максимального числа самок. В остальных случаях в принципе возможны любые варианты разделения родительских забот между самцами и самками, хотя при полиандрии следует ожидать существенного перевеса в сторону повышения роли самцов. Наибольшие возможности разнообразия в этом отношении представляет моногамия (табл. 2). К примеру, на Чукотке нами обнаружены одновременно в разных гнёздах и выводках все возможные варианты заботы о потомстве у перепончатопалого *Calidris mauri* (Томкович, Морозов 1983) и берингийского песочников *C. ptilocnemis*. Тем не менее, как в этих случаях, так и у подавляющего большинства видов песочников с моногамными отношениями роль самцов всегда преобладающая (ср. табл. 1 и 2).

У моногамных видов самки оставляют гнёзда и выводки обычно раньше самцов, возлагая на них обязанности заботы о потомстве, но, как оказалось, время покидания гнёзд и выводков самками, а также некоторыми самцами, в значительной степени зависит от сроков размножения пар. Самки из наиболее рано размножающихся пар могут водить птенцов вместе с самцами несколько дней, поздно размножающиеся самки не участвуют в заботе о птенцах и нередко откочёвывают даже до их вылупления. Точно так же самцы перепончатопалого песочника и песочника-красношейки *Calidris ruficollis* в наиболее поздних выводках оставляют ещё не лётных птенцов, тогда как в норме они сопровождают их до подъёма на крыло.

Формирование пар и даже копуляция у некоторых песочников (главным образом виды или популяции, населяющие наиболее северную полосу тундр) может происходить ещё во время миграции, до достижения ими мест гнездования, что следует рассматривать как адаптацию к обитанию в наиболее суровых условиях и к краткости благоприятного для размножения сезона. Остальные самцы формируют пары на охраняемых территориях, которые у разных видов могут сильно различаться по размерам, выраженности границ и прочим характеристикам. Вариант крайней специализации территориальности имеет место у турухтана *Philomachus pugnax*. Самцы этого вида собираются на постоянные традиционные тока (до 50 птиц) или формируют небольшие временные «подвижные», спонтанно возникающие тока из нескольких птиц. На постоянных токах тёмноокрашенные самцы охраняют территории площадью 1-3 м²; светлоокрашенные же самцы не охраняют территорий и перемещаются по разным токам. С возрастом окраска самцов (детерминирована генетически) существенно не меняется, следовательно сохраняется и их социальная роль (Hogan-Warburg 1966). Ток турухтанов служит только для привлечения самок, тогда как территории других песочников по крайней мере частично обеспечивают птиц кормом.

У полигиничных и промискуитетных видов самцовые территории сохраняются почти до отлёта самцов (перед вылуплением птенцов). У некоторых других видов после формирования пары территории могут не претерпевать существенных изменений до начала насиживания (белохвостый песочник *Calidris temminckii*) или до вылупления птенцов (некоторые популяции чернозобика, перепончатопалого песочника). Однако у ряда видов самцы, обретя самку, охраняют уже не чётко ограниченные территории, а «подвижные» территории, центром которых является самка. Такие пары (и их территория) перемещаются по участку обитания или кочуют, не придерживаясь определённого района (песочник-красношейка, кулик-воробей *Calidris minuta*, песчанка *C. alba* и др.). У последней группы видов, а также у дутыша и, воз-

можно, других не моногамных песочников, с момента откладки яиц центром активности становится гнездо. После вылупления птенцов песочники большинства видов (если не всех) охраняют «подвижные» территории вокруг выводка, предназначенные, по-видимому, не только для поддержания определённой плотности выводков в местах кормёжки, но и для предотвращения обмена птенцами в выводках.

На вопрос о причинах разнообразия социально-пространственной организации у песочников по сути дела пытался ответить только коллектив американских зоологов (Pitelka *et al.* 1974). Проанализировав имевшиеся к тому времени материалы, они пришли к выводу, что это результат независимой эволюции видов, шедших различными путями к достижению единой конечной цели – адаптации к специфическим условиям существования в Арктике и Субарктике. Специфика этих условий заключается в крайнем непостоянстве и часто непредсказуемости трёх основных факторов: погоды, кормовых ресурсов и пресса хищников. Эволюция песочников шла в двух основных направлениях, отражая лабильную (opportunistic) и консервативную (conservative) стратегии эксплуатации ресурсов среды.

Виды с лабильной стратегией, к которым относятся песочники с полигамными брачными отношениями, не обладают гнездовым консерватизмом и, как следствие, имеют многократные колебания численности по годам, которые, скорее всего, обусловлены перемещениями внутри ареала и оседанием птиц для размножения в местах с наиболее благоприятными в данном сезоне условиями. У многих из этих видов сильно варьируют размеры охраняемых территорий (дутьш, острохвостый *Calidris acuminata* и бонапартов *C. fuscicollis* песочники) и в отдельных благоприятных местах эти песочники могут концентрироваться с высокой плотностью. Риск неудачного размножения у них сбалансирован очень высокими результатами размножения в случае благоприятной погодной обстановки и слабого пресса хищников.

К группе песочников с консервативной стратегией эксплуатации ресурсов относятся все моногамные виды. Кулики этой группы обладают значительным гнездовым консерватизмом, слабыми колебаниями численности, преимущественно крупными, но сравнительно стабильными размерами охраняемых территорий, на которых птицы находят достаточно корма при любых погодных условиях. Пара птиц лучше обеспечивает охрану гнезда от хищников и лучшую защиту кладки в плохую погоду, т.к. партнёры имеют возможность кормиться поочерёдно. В результате успех размножения моногамных видов более стабилен по годам, чем у немоногамных, поскольку большего или меньшего успеха они достигают в любые по условиям годы.

Многое из сказанного подтверждается более поздними исследованиями, но всё же гипотеза Ф.Пителки и его коллег имеет ряд исклю-

чений, бездоказательных положений и в то же время базировалась ещё на слабом знании видов группы. Следует отметить, что некоторые виды трудно отнести к группе с лабильной или консервативной стратегией. Так, в первую группу попал белохвостый песочник, который, вместе с тем, обладает консервативными связями с районом гнездования. Кроме того, нами установлены различия в социально-пространственной организации перепончатопалого песочника в центре и на периферии ареала: на Аляске (центр) он проявляет черты преимущественно консервативной стратегии, тогда как на Чукотском полуострове (периферия) его территориальная организация и забота о потомстве в большей мере лабильны (Томкович, Морозов 1983). Песчанка в восточной Гренландии моногамна, а в Канадском Арктическом архипелаге и на Таймыре имеет «сдвоенное гнездование». Такие случаи пластичности и промежуточные варианты между лабильной и консервативной стратегиями вполне логичны, т.к. эти стратегии нельзя рассматривать как взаимоисключающие. Они могут в той или иной мере сочетаться, и каждый вид (популяция) должен достигнуть определённого компромисса между двумя крайними вариантами.

Дж.Миерс (Myers 1981) попытался иначе объяснить существующие различия в социальной организации песочников. Он проанализировал расстояния между центрами областей гнездования и зимовки песочников и показал, что у наиболее дальних мигрантов, как правило, один из брачных партнёров улетает из области гнездования значительно раньше другого, а у ближних мигрантов разница в сроках отлёта самок и самцов невелика. На этом основании он заключил, что дальние миграции способствуют селективному отбору песочников в направлении более раннего отлёта, и это ведёт к развитию тактики заботы о потомстве одним из родителей, а это, в свою очередь, облегчает эволюцию немоногамных типов взаимоотношения брачных партнёров у этих птиц.

Среди моногамных видов самки действительно остаются с выводками чаще у обитателей южных тундр и откочёвывают раньше у более северных видов. Вместе с тем, анализ зонального распределения моногамных и немоногамных видов показывает, что число моногамных видов с оптимумами ареалов в каждой данной зоне или подзоне растёт от лесной зоны к арктическим тундрам. В полярные пустыни выходят только моногамные виды, так же как моногамны практически все виды, населяющие горные тундры. Мы объясняем это суровостью климатических условий и скудностью кормовой базы в полярных пустынях и динамичностью распределения мест кормёжки в горах, что требует от птиц длительных отлучек с гнезда и диктует им необходимость попеременного обогрева кладки самцом и самкой и, следовательно, развития или сохранения моногамных отношений.

Важное значение периода осенней миграции для сроков отлёта куликов из мест гнездования и, соответственно, для некоторых аспектов социальной организации песочников было установлено Д.Шнейдером и Б.Харрингтоном (Schneider, Harrington 1981). Они показали, что на основных остановочных пунктах мигрирующих куликов происходит быстрое истощение кормовых ресурсов и поэтому куликам выгодно прилетать туда из области гнездования рано для использования этих ресурсов и для снижения внутривидовой конкуренции с позднее летящими птицами. Возможно, именно этим следует в ряде случаев объяснять внутрисезонные различия участия самцов и самок в заботе о потомстве у моногамных видов: поздно размножающиеся птицы раньше оставляют гнездо или выводок, чтобы своевременно мигрировать на юг.

На основании всех рассмотренных точек зрения напрашивается вывод о множественности факторов, определявших эволюцию социально-пространственной организации различных видов песочников. К этому можно добавить, что не все типы социальной организации могут быть преобразованы один в другой. В частности представляется, что промискуитет и полигиния (кроме случая «сдвоенного гнездования»), когда роль самцов сводится исключительно к оплодотворению самок,— тупиковые ветви эволюции, т.к. вероятность включения самцов в процесс насиживания крайне мала. Следует также отметить, что при изменениях среды обитания преобразования социально-пространственной организации могут происходить только на той основе, которую виды имеют ко времени этих изменений. Следовательно, имеется и определённая ограниченность в «выборе» направлений эволюционных преобразований социально-пространственной организации видов.

Большие различия социально-пространственной организации у совместно обитающих видов, в том числе в некоторых случаях и между близкими видами, свидетельствуют о вероятностном характере изменений этой организации в ходе эволюции видов. Тем не менее, направления конкретных преобразований этого показателя в ряде случаев, несомненно, в той или иной степени были детерминированы или ограничены историей вида и условиями его обитания на разных этапах этой истории и в разные периоды жизненного цикла.

Л и т е р а т у р а

- Томкович П.С., Морозов В.В. 1983. Особенности биологии перепончатопалого песочника на Чукотке // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **83**, 5: 38-50.
- Hilden O. 1975. Breeding system of Temminck's stint *Calidris temminckii* // *Ornis fenn.* **52**, 4: 117-146.
- Hogan-Warburg A.J. 1966. Social behaviour of the ruff, *Philomachus pugnax* (L.) // *Ardea* **54**, 3/4: 109-229.

- Myers J.P. 1981. Cross-seasonal interactions in the evolution of sandpiper social systems // *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 8, 3: 195-202.
- Pitelka F.A., Holmes R.T., MacLean S.F.J. 1974. Ecology and evolution of social organization in arctic sandpipers // *Amer. Zool.* 14, 1: 185-204.
- Schneider D.C., Harrington B.A. 1981. Timing of shorebird migration in relation to prey depletion // *Auk* 98, 4: 301-311.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2011, Том 20, Экспресс-выпуск 637: 438-444

О птицах острова Ионы

В.А.Нечаев, А.А.Тимофеева

Второе издание. Первая публикация в 1973*

Остров Ионы (площадь 4 км²) расположен в северо-западной части Охотского моря на расстоянии около 120 миль как от побережья материка, так и от северной оконечности Сахалина, на одной параллели с посёлком Аян, а также на меридиане Охотска и полуострова Шмидта на Сахалине. Это скалистый остров с отвесными берегами высотой 60-70 м, максимальная высота его около 160 м. В течение лета здесь, как правило, стоит относительно сухая и малооблачная погода с частыми туманами и сильными ветрами. На острове произрастает только два вида высших растений: злак колосняк *Elymus mollis* и зонтичное – дудник Гмелина *Angelica gmelinii*, а из низших – несколько видов лишайников (Кабанов 1960). По всему его побережью расположены лежбища сивучей *Eumetopias jubatus*.

Орнитофауна Ионы изучена недостаточно. До настоящего времени не выяснены видовой состав и численность морских колониальных птиц гнездящихся на его скалах. Первые сведения о птицах Ионы были приведены в статье Ф.А.Дербека (1913), который не высаживался на остров, но вблизи его наблюдал 5 сентября 1912 чаек, глупышей, топорков, кайр, а также стаю гусей. Ещё раньше, 18 августа 1909, около берегов этого острова побывал военный транспорт «Шилка», офицеры которого доставили оттуда в музей Общества изучения Амурского края во Владивостоке глупыша и толстоклювую кайру (Черский 1915). Летом 1922 года вблизи Ионы был известный путешественник и писатель В.К.Арсеньев (1949). Он также не высаживался на остров, но в его прибрежных водах видел бакланов, кайр, чаек, топорков и «маленьких морских петушков», по-видимому, конюг. Некоторые сведения о птицах

* Нечаев В.А., Тимофеева А.А. 1973. О птицах острова Ионы // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 68, 1: 35-39.