



УДК 598.33:061.62

Восстановление хода размножения азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) с использованием флотационного метода

Ю. И. Мельников

Байкальский музей Иркутского научного центра, Листвянка
E-mail: yumel48@mail.ru

Аннотация. На основе материалов многолетних исследований (1972–1987 гг.) рассматриваются специальные подходы к изучению размножения азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) – очень редкого вида, включённого в Красную книгу России. Для анализа особенностей размножения птиц необходимы точные даты формирования их кладок. В то же время во время полевых работ чаще всего регистрируются кладки, уже находящиеся на разных стадиях насиживания. Метод флотации позволяет достаточно точно рассчитать даты появления первых яиц в гнёздах любого вида. Однако сведения об использовании данного метода при изучении азиатского бекасовидного веретенника в литературе отсутствуют. В данном сообщении рассматриваются специальные подходы, позволяющие правильно определить даты откладки первых яиц в гнёздах этого вида и восстановить ход его сезонного размножения даже при относительно небольшом количестве кладок, находящихся на постоянном контроле.

Ключевые слова: азиатский бекасовидный веретенник, флотационный метод, откладка первых яиц в гнёзда, восстановление хода размножения вида.

Введение

Азиатский бекасовидный веретенник *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) – третичный реликт и эндемик азиатских степей, включённый в Красные книги всех государств, территории которых охватываются его ареалом. В настоящее время по критериям МСОП он отнесён к категории животных, «находящихся в состоянии, близком к угрожаемому» [24]. Однако в последней монографии, обобщающей все сведения по данному виду, с учётом редкости, гнездованием отдельными, часто очень небольшими, очагами и высокой уязвимости, усугубляемыми ограниченным размером кладки (2 яйца) [15], предложено перевести его в группу «находящиеся под угрозой исчезновения» («глобально угрожаемые виды») и категорию «уязвимые» [16].

Специальное изучение видов, включённых в Красные книги разных рангов, требует особых подходов как к сбору, так и к анализу материалов. Поэтому очень часто стандартные методики полевых исследований требу-

ют специальной доработки или адаптации, позволяющей работать с редкими и малочисленными видами [20; 21]. Флотационный метод широко применяется в исследованиях размножения птиц [2; 6; 8; 10; 16–18; 26; 27; 29; 32–34]. Однако для редких птиц получение материалов большого объёма, необходимого для детальной разработки этого метода применительно к конкретному виду, всегда является большой проблемой. Решение её возможно только при длительном изучении вида, часто достаточно многочисленными коллективами исследователей. В некоторых случаях такие сведения можно собрать при кратковременных концентрациях малочисленных видов на ограниченной территории. В такой ситуации их численность может неожиданно резко возрастать, что позволяет собрать материал необходимого объёма [15; 16].

Именно такая ситуация наблюдалась у азиатского бекасовидного веретенника в дельте р. Селенги и устье р. Иркут в 70–80-х гг. XX столетия. Она была вызвана кратковременным, но массовым выселением вида из Центральной Азии к северной границе ареала в результате сильных, обширных и продолжительных засух [8; 10; 16]. Здесь, в условиях ограниченной площади пригодных для гнездования местообитаний, птицы сформировали достаточно многочисленные и плотные гнездовые скопления, позволившие собрать необходимый материал за ограниченный период времени (порядка 5–8 лет) [8; 10; 15; 16].

Такая особенность экологии вида способствовала получению материалов, достаточных для отработки методики расчёта дат откладки первых яиц в гнёзда, без которого невозможно восстановление сезонного хода размножения. Основная часть найденных гнёзд, взятых на постоянный контроль для изучения лимитирующих факторов и успешности размножения вида, обнаруживается на разных фазах насиженности кладок. Это делает метод флотации, позволяющий определять даты появления первых яиц в кладках, находящихся на разных стадиях насиживания, крайне актуальным и необходимым для изучения гнездовой биологии птиц любого вида.

Материалы и методы

Работа выполнена в 1972–1987 гг. в дельте Селенги и устье Иркуты [16]. Это заболоченные участки, отличающиеся высокой плотностью гнездового населения многих видов околоводных и водоплавающих птиц. Их детальная физико-географическая характеристика приведена в монографии, посвящённой азиатскому бекасовидному веретеннику [16] и в настоящей работе специально не рассматривается. Однако мы считаем необходимым указать на некоторые факторы, важные для понимания особенностей биологии размножения вида в Восточной Сибири.

Для региона характерен горно-пойменный водный режим, с высоким, но коротким весенним половодьем и несколькими летними паводками (от 2 до 7), вызванными интенсивным таянием в горах снежников и ледников после продолжительных дождей и жаркой погоды в середине лета. Такие паводки приводят к высокой гибели гнёзд веретенника (отход составляет

от 12,0 % до 32,5 % отложенных яиц), обычно устраивающего их на мелко-водьях озёр и болот, часто по урезу воды. Лишь гнёзда, расположенные на более высоких речных террасах, могут избежать быстрой гибели, но в таких местах численность вида на гнездовье обычно невысока [13; 16].

Другим важным лимитирующим фактором является хищничество крупных чаек – хохотуны *Larus cahinnans* и сизой *L. canus*, часто гнездящихся в аналогичных биотопах в непосредственной близости от гнездовой веретенника – в результате гибнет от 3,7 % до 26,1 % от отложенных яиц. В то же время специализированные наземные и пернатые хищники оказывают на азиатского бекасовидного веретенника незначительное влияние [8; 10; 14; 16]. Часть кладок гибнет от выпаса скота, который затаптывает гнёзда в местах прогона с одного пастбища на другое. Кроме того, кладки гибнут на местах отдыха скота на обдуваемых ветром участках (от 1,2 % до 7,3 % отложенных яиц), где животные в летнее время спасаются от кровососущих насекомых в наиболее жаркие дни.

Высокая гибель гнёзд компенсируется повторным гнездованием птиц, что увеличивает общую продолжительность их гнездового периода. Свежие повторные кладки бекасовидного веретенника в дельте Селенги отмечаются до конца первой декады августа [8], а в устье р. Иркутка – до конца июля [10]. Это позволяет собирать достаточно массовый и разнокачественный материал по срокам яйцекладки, насиживанию кладок и особенностям инкубации яиц, которые необходимы для отработки флотационного метода. Однако высокая гибель гнёзд от вышеуказанных причин часто лишает возможности длительного изучения этих параметров на кладках с известными сроками формирования и резко увеличивает общую продолжительность работ, связанных с разработкой методики.

Флотационный метод определения даты появления первого яйца в кладках, сроки формирования которых неизвестны, является стандартным и общепринятым в работах по изучению биологии размножения многих видов птиц. Однако, несмотря на большое количество публикаций и широкое использование в экологических исследованиях [1–2; 6; 8; 10; 16; 18; 23; 25–34], его применение требует некоторых уточнений и доработок. Насколько нам известно, подробные сведения об особенностях его использования при изучении азиатского бекасовидного веретенника в литературе отсутствуют. Ссылка на использование данной методики имеется в обобщающей монографии, но особенности её применения при изучении данного вида до сих пор специально не рассматривались [16].

Разработка методики требует поиска гнёзд с неполными кладками. В оптимальном варианте в гнездо должно быть отложено только одно яйцо, что позволяет проследить за особенностями формирования полной кладки. Подобная работа проводится попутно с изучением экологии конкретного вида. Все гнёзда, найденные путём детальных наблюдений или специальных сплошных троплений гнездовых местообитаний, брались на постоянный контроль. Они отмечались пронумерованными колышками, устанавливаемыми в стороне от гнезда (2–4 м), но с наклоном в его сторону. Яйца

помечались чёрточками, число которых соответствовало порядку их откладки, установленному флотационным методом (первое яйцо кладки насижено наиболее сильно), нанесёнными несмывающейся краской (КЦ-52) на их заостренных концах.

За кладками с одним яйцом устанавливался дополнительный контроль, который при ежедневных проверках (до полного формирования кладки) или через день (в период её насиживания) позволял точно выяснить как даты появления очередных яиц, так и особенности их инкубации. После полного завершения кладки в контрольных гнёздах периодически проверялась степень насиженности всех яиц в баллах (флотационный метод). Кроме того, проводились их контрольные взвешивания, позволяющие проследить за динамикой изменения удельной плотности яиц (г/см^3) в процессе насиживания кладок и связать её с процессом инкубации.

Определение степени насиженности яиц флотационным методом проводилось с использованием широкого мерного цилиндра (яйцо не касалось его стенок) с плоским дном. Фиксировалось положение яйца в воде, которое оценивалось в баллах. Устанавливалась степень его насиженности на основе точно фиксированной даты появления хотя бы одного яйца кладки. При необходимости измерялся объём яиц, так как мерный цилиндр имел градуировку, позволяющую определять его с точностью $0,1 \text{ см}^3$. Поскольку такая работа требует значительного времени, после получения необходимого размера выборки по объёму яиц в контрольных гнёздах определялась только степень их насиженности.

В соответствии с этими данными уточнена система балльной оценки степени насиженности яиц по их положению в воде, применявшаяся многими авторами [2; 6; 8, 10; 16–18; 23; 25–28; 30–34]. После появления наклёва («звёздочек») и «проклёва» (небольших дырочек) на поверхности скорлупы и вылупления отдельных птенцов и всего выводка, продолжительность инкубации каждого яйца и всей кладки дополнительно определялась по этим параметрам. Точно фиксированная дата откладки первого или второго яйца позволяла установить соответствие между баллами насиженности или состоянием скорлупы отдельных яиц и общим количеством дней их инкубации и насиживания кладки. В дальнейшем это позволяло достаточно точно определять сроки появления первого яйца во всех найденных гнёздах на основе определения степени насиженности яиц кладки в баллах с использованием флотационного метода (степени погружения и положения яиц в воде).

За время работы под контролем находилось более ста гнёзд азиатского бекасовидного веретенника с точно установленными датами откладки первого яйца. Очень много гнёзд погибло от различных причин, указанных выше. Поэтому на каждый период насиженности кладки, оценённый в баллах, приходится значительно меньшее количество гнёзд. Однако минимальный размер выборки ($n = 11$) позволял достаточно точно определять количество дней инкубации каждого яйца, соответствующее степени его насиженности, рассчитывать среднее количество дней, приходящееся на каждый балл его насиженности и оценивать достоверность различий меж-

ду этими показателями с использованием стандартных статистических подходов [4].

За период исследований было проведено 306 измерений степени насиженности яиц с известными датами их откладки в гнездо. Кроме того, на 16 свежих, еще не насиженных, яйцах определены объём и масса, на основе которых рассчитана их средняя удельная плотность (г/см^3) [16]. Используя вышеуказанные показатели, а также линейные размеры яиц веретенника [9; 11; 15], построена формула для определения их объёма, позволяющая рассчитывать его достаточно точно, используя только линейные размеры [12; 16].

Результаты

Масса яйца, а следовательно, и его удельная плотность заметно снижаются в процессе инкубации. Такое уменьшение обычно называется усушкой яйца и, преимущественно, определяется общими потерями воды [1; 19; 23; 25–33]. Масса яйца начинает уменьшаться сразу после его откладки, что связано с потерями воды при формировании воздушной камеры – «пуги» [25; 32; 33]. Вслед за этим часто наблюдается фаза стабилизации, когда она остаётся практически постоянной. Для начальных этапов инкубации яиц характерна достаточно высокая изменчивость, что хорошо отражается на специальном графике (рис. 1).

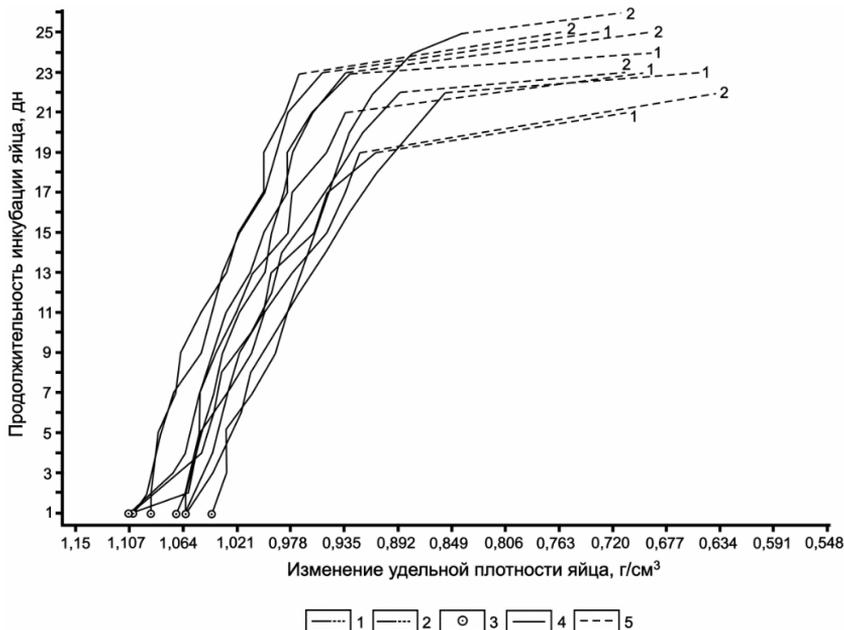


Рис. 1. Особенности инкубации разных яиц кладки азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus*. 1 – инкубация первого яйца кладки, 2 – инкубация второго яйца кладки, 3 – удельная плотность яйца (г/см^3) в первый день после откладки, 4 – изменения удельной плотности яйца (г/см^3) в процессе его инкубации, 5 – изменение удельной плотности яйца (г/см^3) от «проклёва» (появления небольших отверстий) до полного вылупления птенца

Необходимо иметь в виду, что начальная удельная плотность яиц несколько различается, что обусловлено достаточно высокой её изменчивостью и временем обнаружения гнезда. Для разных яиц время их обнаружения после откладки самкой может колебаться от 0,5 до 10–11 часов. За это время формируется воздушная камера («пуга») и масса яйца несколько уменьшается. Однако методика полевых исследований, связанная с поиском неполных кладок, из-за ограниченного количества найденных гнёзд не позволяет нивелировать эти различия. На рисунке 1 хорошо видно, как может меняться в течение суток масса только что отложенного яйца (группа яиц с удельной плотностью $1,107 \text{ г/см}^3$).

Удельная плотность яйца – достаточно специфический показатель. Он очень близок у разных видов птиц, что позволяет использовать в работе среднее значение удельной плотности, равное $1,031 \text{ г/см}^3$ [33]. На основе известного объёма яиц и их средней удельной плотности с использованием специальной формулы [33] можно достаточно точно восстановить начальную массу яйца. Однако реальные показатели для разных видов определены, хотя и незначительно, различаются. Выявлена общая тенденция повышения массы и удельной плотности у более крупных яиц одного вида и у видов, отличающихся большими их размерами [33]. Наиболее чётко эти различия выявляются у куриных птиц, яйца которых имеют более толстую и тяжёлую скорлупу. В целом удельная плотность яиц неворобьиных птиц колеблется от $1,049 \text{ г/см}^3$ до $1,22 \text{ г/см}^3$. У воробьиных птиц данный показатель несколько меньше – $1,06\text{--}1,09 \text{ г/см}^3$. Куриные птицы имеют удельную плотность яиц около $1,19 \text{ г/см}^3$ [33].

Средняя масса ненасиженных яиц азиатского бекасовидного веретенника составляет $29,595 \pm 0,53 \text{ г}$ (коэффициент вариации CV – $6,99 \pm 1,28$) и меняется от $25,25$ до $32,2 \text{ г}$ ($n = 16$). Средний объём яиц этого вида равен $27,481 \pm 0,5 \text{ см}^3$, CV – $7,16 \pm 1,3$, с колебаниями от $22,8$ до $30,0 \text{ см}^3$ ($n = 16$). Удельная плотность этих же яиц менялась от $1,056$ до $1,107 \text{ г/см}^3$ (см. рис. 1), в среднем составляя $1,077 \pm 0,004 \text{ г/см}^3$, CV – $1,28 \pm 0,23$ ($n = 16$). Данные показатели удельной плотности яиц приблизительно соответствуют таковым для других видов ржанкообразных птиц – от $1,047$ до $1,1 \text{ г/см}^3$, в среднем $1,069 \pm 0,003 \text{ г/см}^3$, CV – $1,16 \pm 0,193$ ($n = 18$) [33].

Считается, что потери воды в процессе инкубации яиц достаточно постоянны [23; 26; 32]. Однако, согласно материалам многих авторов, они очень неравномерны и явно просматривается их увеличение к концу инкубации, что подтверждается и нашими данными (см. рис. 1). По мнению ряда авторов, причины увеличения потерь воды обусловлены ростом проницаемости скорлупы для газов в результате её истончения и повышением температуры внутри яйца, связанным с ростом теплопродукции эмбриона [19; 28–30]. Несмотря на высокую изменчивость массы яиц ($0,2\text{--}1\ 500 \text{ г}$) и продолжительности их инкубации ($11\text{--}80 \text{ сут.}$), общие потери воды из яйца за время инкубации сходны у разных видов. Они составляют в среднем около $14,0\text{--}18,0 \%$ от начальной массы яйца [26; 32; 33]. Согласно нашим данным, у азиатского бекасовидного веретенника до проклёва скорлупы потери влаги существенно ниже $13,44 \pm 0,73 \%$ (от $8,18$ до $34,54 \%$) ($n = 36$).

После проклёва скорлупы вылупляющимся птенцом потери воды резко возрастают (см. рис. 1). Они сильно варьируют в разных яйцах и явно зависят от продолжительности развития эмбриона. Однако существенных различий по данным показателям между первыми и вторыми яйцами кладки не просматривается (см. рис. 1). С момента точечного наклёва (обычно 10 баллов насиживания) до проклёва яйца, т. е. на последнем этапе инкубации, потери влаги явно возрастают, что хорошо видно на представленном графике (см. рис. 1). Считается, что в это время из яйца птиц испаряется ещё около 5,0 % воды и суммарные потери влаги за период инкубации составляют в среднем около 20,0 % от его первоначальной массы [5; 19; 23; 25; 28; 29; 33]. У азиатского бекасовидного веретенника на последнем этапе инкубации яиц потери воды составляют в среднем $2,91 \pm 0,22$ % (от 0,93 % до 8,36 %) ($n = 36$). За весь период инкубации, т. е. до проклёва яйца, потери воды в среднем составляют $16,45 \pm 0,79$ % (от 10,0 до 37,27 %) ($n = 36$). Они явно меньше, чем суммарные усреднённые показатели для нескольких видов птиц [23; 33]. С момента проклёва до полного освобождения птенца от скорлупы наблюдаются наибольшие потери влаги, но этот процесс уже не относится к периоду инкубации яиц (см. рис. 1).

Наблюдается довольно существенное варьирование потерь влаги за период инкубации, которое, находясь в определенном диапазоне, не влияет на выживаемость эмбрионов [1; 19; 28]. Пределы таких потерь довольно близки у разных систематических групп птиц, хотя материалов по этому вопросу накоплено пока недостаточно. Известно, что успешное вылупление птенцов у розовой крачки *Sterna dougallii* наблюдалось при потерях яйцами влаги за период инкубации от 9,0 до 25,0 %, а у мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* они составляли от 9,0 до 31,0 % [1]. Для белокрылой крачки *Chlidonias leucopterus* они колебались от 8,4 до 39,5 % [наши данные]. Успешное вылупление птенцов азиатского бекасовидного веретенника зафиксировано при потерях яйцами влаги от 10,0 до 37,3 %.

Полученные материалы по динамике удельной плотности яиц в процессе их инкубации подчеркивают приблизительно линейный характер изменений данного показателя (см. рис. 1). Использование его в полевых исследованиях имеет ограниченное значение – слишком много времени тратится на взвешивание яиц. Однако ещё в 40-х гг. XX столетия на примере охотничьего фазана *Phasianus colchicus* была показана возможность использования для этих целей водного теста, основанного на изменении положения яйца, погружаемого в воду в процессе его инкубации, которое оценивалось в баллах [34]. Дальнейшее развитие данной методики значительно улучшило получаемые оценки степени насиженности яиц и она стала широко использоваться в полевых работах, получив название флотационного метода [2; 6; 8; 10; 16–18, 26–28; 31–33].

Многочисленные наблюдения подтверждают, что снижение удельной плотности яиц за время их инкубации очень хорошо отслеживается по изменению их положения в воде. Эти положения или фазы инкубации яйца в большинстве случаев хорошо отличаются друг от друга (табл. 1, рис. 2). Яйцо всплывает на поверхность воды после того, как его удельная плот-

ность достигнет значения $1,0 \text{ г/см}^3$ (4–5 баллов). Это время приблизительно соответствует середине периода инкубации. Однако в ряде случаев могут быть затруднения при выделении уровня насиженности яиц в 6–8 баллов. Основная причина этого – отсутствие опыта использования флотационного метода в полевых исследованиях.

Уже после нескольких дней работы возможно достаточно точно различать фазы инкубации. Одного полевого сезона (около месяца работы) достаточно, чтобы полностью освоить данную методику, особенно если изучается один вид. Начало вылупления птенцов фиксируется по появлению хорошо различимых трещин-«звёздочек» на скорлупе яйца (10 баллов). С этого времени определение стадии насиженности яиц проводится визуально по нарушениям поверхности скорлупы яйца и выделяются две стадии – наклёв (появление небольших трещин-«звёздочек») и проклёв (появление в скорлупе небольших отверстий). После проклёва яйца птенец чаще всего вылупляется в течение суток. Баллы с 10 по 12 определяются по силе наклёва, проклёва и количеству вылупившихся птенцов.

Таблица 1

Изменение положения помещённых в воду яиц азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* в разных фазах насиживания кладки (в баллах) (n = 306)

Степень инкубации яйца, баллы	Описание фазы инкубации яйца
0	Яйцо лежит на дне мерного сосуда на боку плашмя
1	Тупой конец яйца приподнимается, хотя вся плоскость заострённой его части касается дна мерного сосуда
2	Яйцо опирается на острый конец и располагается на дне под углом около 30–45 °
3	Яйцо располагается на дне мерного сосуда вертикально
4	Яйцо плавает в толще воды, но нередко «ныряет», т. е. опускается на дно или поднимается вверх, иногда слегка касаясь поверхности
5	Яйцо очень медленно всплывает и касается поверхности воды. Воздушная камера («пуга») едва выступает над поверхностью
6	Яйцо медленно всплывает и «пуга» несколько выступает из воды.
7	Яйцо довольно быстро всплывает и пляшет на поверхности воды, а «пуга» выступает на всю величину
8	Яйцо выскакивает на поверхность воды «как пробка» и имеет хорошо выраженный наклон
9	Яйцо почти мгновенно выскакивает на поверхность воды и сильно ложится на бок. При внимательном рассмотрении поверхности яйца нередко можно заметить чуть заметный наклёв (небольшие трещинки-«звёздочки»)
10	Наклёв («звёздочки» из трещин на скорлупе) или проклёв (небольшие отверстия) хорошо заметны, хотя бы на одном яйце. В отдельных случаях может вылупиться один птенец (принимается во внимание при контроле гнезда поздно вечером)
11	Вылупился один птенец. Одно яйцо сильно наклонено или проклонено
12	Вылупились все птенцы, но один из них еще не полностью обсох

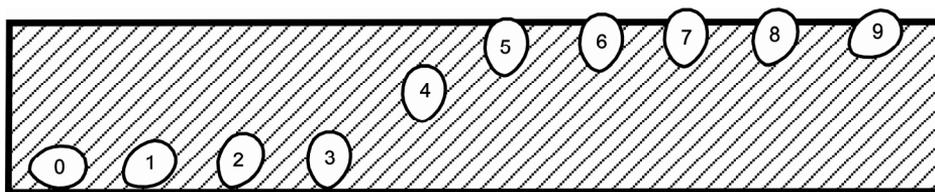


Рис. 2. Положение яйца в воде при разной степени инкубации в баллах, отражающей продолжительность насиживания кладки (описание положения см. в табл. 1)

Все выделенные фазы степени насиженности яиц визуально достаточно хорошо отличаются друг от друга, что позволяет точно определять каждую из них. Некоторые затруднения, как указывалось выше, вызывает определение степени инкубации яиц в 6–8 баллов. Переходы от одного балла к другому в данном диапазоне иногда трудно улавливаются, особенно начинающими исследователями. Вероятно, именно поэтому они не выделялись в предыдущих работах, в которых максимальная степень насиженности яиц оценивалась чаще всего в 6–7 баллов [2; 6; 18; 26; 30; 31; 33; 34]. Однако наши результаты показывают, что выделение данных фаз является необходимым элементом работы, позволяющим повысить точность полученных данных. В таких случаях, даже при некоторых ошибках, связанных с трудностью отличия переходных положений разных фаз, статистически достаточно точно определяется соответствующий средний балл инкубации (табл. 2).

Все выделенные нами фазы статистически достоверно отличаются друг от друга по среднему количеству дней насиживания кладки (см. табл. 2). Наименьшее достоверное значение различий наблюдается между средним количеством дней, приходящихся на смежные баллы насиживания 10–11: $t_{st} = 2,17 > 2,08 = t_{табл.}$; $P < 0,05$, число степеней свободы $\nu = 20$. Основной причиной этого, несомненно, стало небольшое количество кладок с известными сроками откладки яиц, проконтролированных в этот период. Между прочими баллами насиживания достоверность различий значительно выше: $t_{st} = 3,39-6,76 > 2,086-3,85 = t_{табл.}$; $P < 0,001$ ($\nu = 27-67$).

В связи с небольшим размером кладки у веретенника (от 1 до 4 яиц, в среднем 2) вылупление птенцов завершается быстро [8; 10; 15; 16]. Нередко от проклёва яиц до вылупления всех птенцов проходят только сутки. В целом даже в таких небольших кладках вылупление всех птенцов может затягиваться до 4 дней. Основная причина этого – разное время начала постоянного (плотного) насиживания кладки. Как известно, для большинства птиц с более крупными кладками в период их формирования характерна прерывистая инкубация яиц. Первые яйца кратковременно подогреваются во время откладки очередных яиц. Только после завершения всей кладки птицы приступают к её плотному насиживанию. В больших кладках постоянное насиживание может начинаться и до завершения всей кладки во второй половине её формирования [1–3; 18; 22; 26; 27; 30–32].

Таблица 2

Продолжительность насиживания кладки у азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* по данным флотационного метода (дельта Селенги, 1973–1980 гг. и устье Иркутта, 1983–1987 гг., n = 306)

Наси- жен- ность яиц, баллы	Продолжительность насиживания кладки, в днях																										Продол- житель- ность насижи- вания, дни	n	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26			
0	24	19	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1,53±0,11	45
1	2	5	10	4	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2,86±0,21	22
2	–	–	1	4	5	6	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	5,28±0,29	18
3	–	–	–	–	3	8	6	6	3	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	7,04±0,26	27
4	–	–	–	–	–	–	1	7	4	5	5	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9,5±0,29	24
5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	10	5	5	5	2	1	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	11,7±0,35	32
6	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	9	4	5	4	2	0	1	1	–	–	–	–	–	–	–	13,7±0,38	27
7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	8	3	4	5	3	–	–	–	–	–	–	–	–	15,5±0,32	24
8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	8	2	5	4	5	–	–	–	–	–	–	–	17,7±0,33	25
9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6	3	7	4	4	–	–	–	–	–	19,9±0,29	24
10	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	2	3	2	1	–	–	21,6±0,41	11
11	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	6	4	1	–	–	22,6±0,21	11
12	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	3	4	1	23,9±0,26	16

Несмотря на ограниченный размер кладки, для азиатского бекасовидного веретенника также характерна прерывистая инкубация яиц. Обычно плотное насиживание у этого вида начинается после откладки первого яйца, отложенного в ещё недостроенное гнездо – $58,1 \pm 5,4$ % случаев. Однако нередко оно начинается и после появления второго яйца ($41,9 \pm 5,5$ %) ($n = 57$). Немаловажную роль в синхронности вылупления птенцов из разных яиц кладки играет и режим формирования последней. Основная часть кладок веретенника формируется в течение двух суток ($87,2 \pm 3,6$ %). Однако имеются случаи, когда между появлением очередных яиц наблюдаются суточные ($5,8 \pm 2,5$ %) и, крайне редко, 2–3-суточные (по $3,5 \pm 1,9$ %) перерывы ($n = 105$) [8; 10; 15; 16]. Более заметный перерыв между появлением очередных яиц наблюдается только при проявлении «внутривидового гнездового паразитизма», когда самки из других пар подкладывают яйца в чужие гнёзда [15–17].

Для азиатского бекасовидного веретенника характерна значительная индивидуальная изменчивость режимов насиживания [16], сказывающаяся на продолжительности вылупления всех птенцов в кладке. Этот процесс, как и у других видов ржанкообразных птиц [7], нередко оказывается растянут на несколько суток. Кроме того, определённое влияние оказывают и погодные условия в период вылупления птенцов. В сухую солнечную погоду птенцы в кладке вылупляются в течение одних, редко двух (в среднем за $1,3 \pm 0,07$) суток ($n = 49$). В пасмурную погоду с сильными затяжными дождями они вылупляются, преимущественно, в течение 3–4 (в среднем $3,0 \pm 0,27$) суток ($n = 8$). Различия между данными параметрами высоко достоверны: $t_{st} = 6,0 > 3,5 = t_{табл.}$, $P < 0,001$ ($n = 57$). Кратковременные ухудшения погоды не оказывают заметного влияния на продолжительность вылупления птенцов в одной кладке. Однако в пасмурную сухую погоду продолжительностью около недели они чаще появляются в течение двух суток. Общая продолжительность насиживания кладок (с момента откладки последнего яйца до вылупления всех птенцов) колеблется от 23 до 26 (в среднем $23,9 \pm 0,3$) сут. ($n = 16$). Однако половина птиц ($50,0 \pm 0,1$ %) насиживают кладку 23 дня. В связи с небольшим размером кладки, несмотря на существенную вариацию длительности инкубации яиц, насиживания кладок и вылупления птенцов, изменчивость этих параметров в каждой фазе, измеренная в баллах и днях, является относительно невысокой (см. табл. 2, рис. 1, 3). Однако она явно возрастает в середине насиживания кладок (5–6 баллов) (см. рис. 3). Вероятнее всего, это дополнительно связано с ошибками в их идентификации, требующей определённого опыта работы.

Темпы развития эмбрионов возрастают во второй половине инкубации (фактическая кривая расположена выше линии регрессии), что хорошо отражается динамикой потери массы яиц, особенно перед фазой их наклёва (появление «звёздочек» на скорлупе) и уровнем их насиженности, оценённой в баллах и днях (см. рис. 1, 2, 3; табл. 2). Продолжительность прохождения развивающимся эмбрионом каждой фазы в это время несколько сокращается, а изменчивость, наоборот, увеличивается. В данный период у птенцов происходит установление собственной терморегуляции, предшествующее их вылуплению.

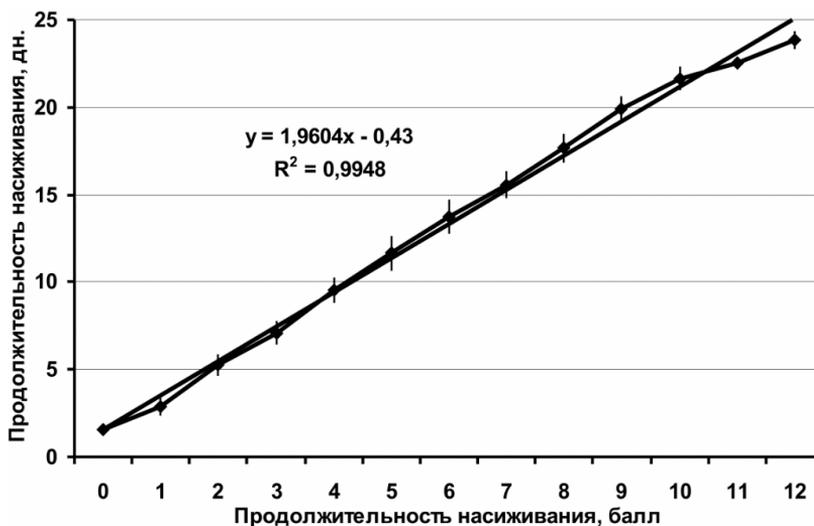


Рис. 3. Аппроксимация фактической кривой хода инкубации яиц в кладках азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (306 измерений), полученной методом флотации, с использованием линейной регрессии. Вертикальная линия – стандартное отклонение, как мера изменчивости степени насиженности кладки (в днях)

В целом полученная линия и уравнение прямолинейной регрессии указывают на очень высокий уровень связи между продолжительностью инкубации яиц, оценённой в баллах и длительностью их насиживания в днях. Коэффициент детерминации (R^2), указывающий, какую долю общей изменчивости признаков выбирает прямолинейная регрессия, очень высок: $R^2 = 0,9948$. Следовательно, полученное уравнение прямолинейной регрессии очень хорошо отражает зависимость между уровнем насиженности кладки и продолжительностью данного процесса. Это позволяет использовать его для определения продолжительности инкубации яиц (в днях) в зависимости от степени их насиженности (в баллах).

Полученные данные указывают на то, что продолжительность инкубации первых и вторых яиц в кладке может различаться (см. рис. 1). Это в большинстве случаев связано с плотным насиживанием кладки сразу после откладки первого яйца. Однако даже в таком случае их насиживание в период формирования кладки является менее плотным, чем после её завершения, что подтверждается средними сроками формирования кладки ($2,23 \pm 0,09$ дня) и вылупления птенцов ($1,5 \pm 0,13$ дня). Эффект синхронизации вылупления птенцов проявляется только в том случае, когда в первый период формирования кладки наблюдается прерывистое насиживание первых яиц [1; 3; 22].

Расчётное уравнение регрессии даёт очень хорошую оценку продолжительности насиживания яиц, оценённую в баллах (см. рис. 3). Однако для получения более точной оценки лучше всё же использовать фактическую продолжительность инкубации последнего (второго) яйца кладки (см.

табл. 2). Это позволяет более точно определить дату откладки первого яйца. Кладки, найденные в середине периода насиживания (5–8 баллов), для более точного определения дат их формирования лучше повторно проконтролировать перед завершением инкубации яиц (дополнительно определить степень их насиженности в баллах по состоянию скорлупы или числу птенцов).

Обсуждение

Собранные материалы по особенностям инкубации яиц и насиживания кладок у азиатского бекасовидного веретенника – редкого и, по мнению многих исследователей, исчезающего вида, могут быть положены в основу методики определения хода его сезонного размножения флотационным методом. Более детальная проработка данного подхода позволила выявить ещё две ранее не учитываемые фазы инкубации яиц. Единственной сложностью в данном случае является выделение разных фаз, оцениваемых в баллах, особенно во время их перехода из одной в другую.

Этот период приходится на середину насиживания кладок, отличающуюся повышенной изменчивостью в развитии эмбрионов, и, соответственно, значительной вариацией числа дней, приходящихся на одну фазу насиживания кладки (см. табл. 2, рис. 3). Отчасти это связано и с трудностью различения разных фаз насиженности яиц друг от друга именно в это время. Тем не менее среднее число дней, приходящихся на каждую из таких фаз развития эмбрионов, значительно и достоверно отличается друг от друга (см. выше). Это позволяет существенно уточнить методику расчёта неизвестных дат откладки первых яиц в гнёзда с использованием флотационного метода.

Эти даты, если они точно не установлены на основе визуальных наблюдений, лучше определять по уровню насиженности последнего яйца в кладке на основе табл. 2. В таких случаях принимается, что основная часть птиц приступает к плотному насиживанию сразу после завершения кладки, т. е. со дня откладки в гнездо последнего яйца. Для азиатского бекасовидного веретенника установлено достаточно плотное насиживание кладки уже после появления первого яйца. Однако хорошо проявляющаяся более высокая синхронизация вылупления птенцов в одной кладке, по сравнению с периодом её формирования, указывает на недостаточно плотное насиживание птицами незаконченных кладок (см. выше). В это время наблюдается не постоянная, а прерывистая инкубация уже отложенных яиц [1; 3; 22]. Ход инкубации последнего яйца более равномерный и фаза его инкубации определяется более точно. К числу дней насиживания последнего яйца кладки в день её обнаружения необходимо добавить еще один день, так как полная двухяйцевая кладка, в большинстве случаев, формируется за два дня (см. выше).

Фактическая кривая хода сезонной яйцекладки, полученная на основе точно установленных дат появления первого яйца в каждой кладке, и расчётная кривая, построенная на основе наиболее вероятных дат откладки

первого яйца, установленных с использованием флотационного метода в этих же гнездах, достаточно хорошо совпадают. Следовательно, расчётная кривая хода яйцекладки достаточно четко отражает её реальную динамику в конкретный сезон наблюдений (рис. 4).

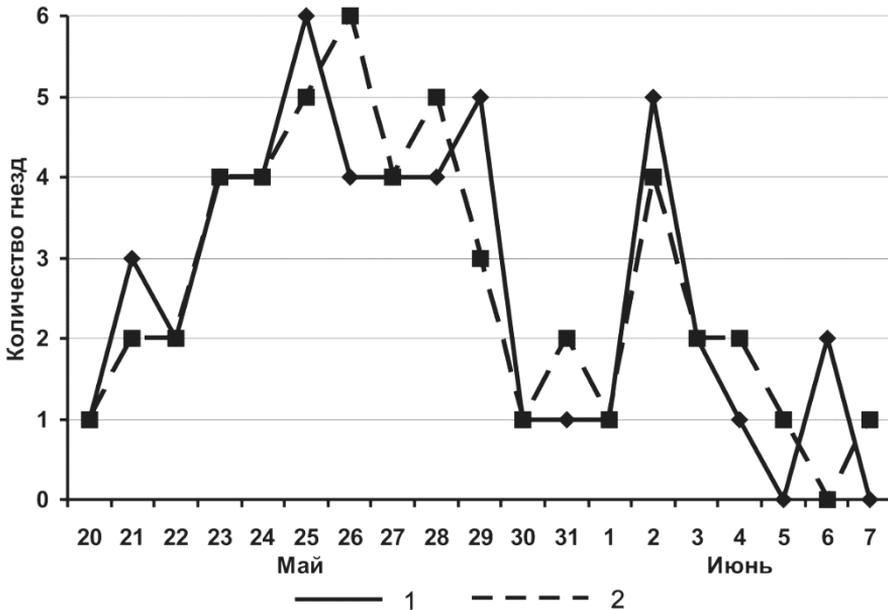


Рис. 4. Сравнение фактической (точная дата появления в гнездах первого яйца) и расчётной (с использованием метода флотации) кривых откладки первого яйца в гнездах азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* ($n = 50$). Ряд 1 – фактические даты откладки первого яйца, ряд 2 – расчётные даты откладки первого яйца в тех же гнездах

Статистическая проверка их сходства проведена на основе критерия однородности Колмогорова – Смирнова [4]. Он является наиболее строгим критерием однородности двух независимых выборок и включает в себя проверку всех видов различия распределений, в особенности средних значений, медиан, рассеяния, асимметрии и эксцесса. Проверка показала, что полученные ряды фактически не различаются: $D = 1/19 < 11/19 = D_{19(0,01)}$. Такие результаты позволяют использовать метод флотации при проведении полевых исследований.

Используя предлагаемый метод, необходимо иметь в виду, что речь идёт именно о статистической закономерности распределения дат появления в гнездах первых яиц, определённых методом флотации. Несмотря на то, что в конкретных гнездах они нередко определяются с ошибкой, формы полученных кривых статистически не различаются. Однако даже при работе с одиночными кладками более чем в 70,0 % случаев они будут рассчитаны точно.

Пригодность данного метода для восстановления хода размножения птиц в течение конкретного сезона подтверждается многочисленными наблюдениями в годы с высокой гибелью гнёзд, особенно при резких подъёмах уровня воды [8; 10; 15–17]. В таких случаях наблюдается массовая гибель гнёзд околотовных и водоплавающих птиц в очень короткие периоды времени (2–3 дня). Массовое появление повторных и третьих кладок, формируемых птицами после гибели первых гнёзд, полностью подтверждается ходом кривых размножения птиц – чётко фиксируются характерные для таких периодов пики нового гнездования многих пар [17].

Сопоставление хода уровня воды, гибели кладок и появления повторных гнёзд не оставляет сомнения в том, что графики хода сезонной яйцекладки, построенные на основе метода флотации, хорошо отражают эти процессы. Ошибки на графиках восстановленного хода яйцекладки могут появиться только при выделении небольших пиков размножения птиц (8–10 пар) (см. рис. 4). При больших объёмах выборки уверенное выделение небольших пиков в динамике сезонного размножения птиц возможно при перерывах в яйцекладке не менее четырёх дней. Если же используются малые выборки, выделение небольших пиков яйцекладки возможно только при одновременном сопоставлении трёх упомянутых параметров: величины гибели гнёзд, времени и продолжительности воздействия лимитирующих факторов, а также сроков появления повторных (или третьих) кладок.

Заключение

Детальное изучение особенностей насиживания кладок и инкубации яиц азиатского бекасовидного веретенника позволило выделить две дополнительные фазы инкубации. В связи с большой изменчивостью в развитии эмбрионов выделение однотипных фаз в середине инкубационного периода может быть затруднено, особенно на границах перехода фаз. Однако выделенные нами дополнительные фазы достаточно хорошо различимы, что подтверждается достоверными статистическими различиями в среднем количестве дней, приходящихся на каждую из них. Это позволяет значительно повысить точность флотационного метода, применяемого для восстановления сезонного хода размножения различных видов птиц. С учётом полученных сведений составлены определительные таблицы, позволяющие быстро определять степень насыщенности кладок азиатского бекасовидного веретенника, а также достаточно точно рассчитывать даты откладки первого яйца в кладках с неизвестными сроками формирования. Уточнённый метод расчёта дат откладки первых яиц в гнёздах этого редкого вида, включённого в Красную книгу России, позволил более детально выяснить особенности его размножения в динамичных условиях водноболотных экосистем Восточной Сибири.

Автор выражает искреннюю признательность за участие в сборе полевого материала Мельниковой Н. И., Лысикову С. И., Коневину С. Г., Захарову С. К., Пронкевичу В. В.

Список литературы

1. Бардин А. В. Уменьшение массы яиц в периоды откладки и насиживания у мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) / А. В. Бардин, А. Г. Высоцкий, Е. Е. Пацерица // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. – Т. 182. – С. 20–29.
2. Блум П. Н. Лысуха в Латвии / П. Н. Блум. – Рига : Зинатне, 1973. – 155 с.
3. Болотников А. М. Типы насиживания в период яйцекладки у птиц и разновременность вылупления птенцов / А. М. Болотников, А. И. Шураков, Ю. Н. Каменский // Сб. ст. по орнитологии. – Пермь, 1974. – С. 41–45.
4. Закс Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. – М. : Статистика, 1976. – 598 с.
5. Каменский Ю. Н. Газообмен в период эмбрионального развития птиц / Ю. Н. Каменский, А. М. Болотников // Сб. ст. по птицеводству и орнитологии. – Пермь, 1973. – С. 15–28.
6. Кольцевание только что вылупившихся утят и пуховичков лысухи / Г. Т. Леиньш [и др.] // Ресурсы водоплавающей дичи в СССР и их воспроизводство. – М., 1965. – С. 55–60.
7. Мельников Ю. И. Асинхронность вылупления птенцов в колониях речной и белокрылой крачек / Ю. И. Мельников // Материалы VII Всесоюз. орнитол. конф. – Киев, 1977. – Ч. 1. – С. 277–278.
8. Мельников Ю. И. Об экологии азиатского бекасовидного веретенника в дельте Селенги / Ю. И. Мельников // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1985. – Т. 90, вып. 1. – С. 16–25.
9. Мельников Ю. И. Оологическая характеристика азиатского бекасовидного веретенника в дельте р. Селенги / Ю. И. Мельников // Орнитология. – М., 1990. – Вып. 24. – С. 131–132.
10. Мельников Ю. И. Экология азиатского бекасовидного веретенника на границе ареала в Восточной Сибири / Ю. И. Мельников // Экология. – 1991. – № 3. – С. 52–58.
11. Мельников Ю. И. Фенотипическая изменчивость окраски и рисунка яиц куликов (на примере вида с редуцированным размером кладки) / Ю. И. Мельников // Современные проблемы оологии : материалы I Междун. совещания. – Липецк, 1993. – С. 98–100.
12. Мельников Ю. И. Определение объема яиц птиц по их линейным параметрам / Ю. И. Мельников // Актуальные проблемы оологии. – Липецк, 1998. – С. 92–95.
13. Мельников Ю. И. Водно-болотные экосистемы Верхнего Приангарья: качество местообитаний и антропогенное воздействие / Ю. И. Мельников // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2006. – № 2(48). – С. 93–99.
14. Мельников Ю. И. Хищничество чайковых птиц в дельте р. Селенги (Южный Байкал): новая трофическая стратегия в изменчивых условиях среды // Вестн. ИрГСХА. – 2010. – Вып. 41. – С. 57–69.
15. Мельников Ю. И. Сезонные и межгодовые вариации величины кладки азиатского бекасовидного веретенника / Ю. И. Мельников // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2010. – Т. 3, № 3. – С. 33–44.
16. Мельников Ю. И. Структура ареала и экология азиатского бекасовидного веретенника *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) / Ю. И. Мельников. – Иркутск : НЦРВХ СО РАМН, 2010. – 284 с.
17. Мельников Ю. И. Компенсационное размножение ооловодных и водоплавающих птиц: выделение повторных кладок на основе материалов полевых

наблюдений // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Биология. Экология. – 2011. – Т. 4, № 3. – С. 41–53.

18. Онно С. Время гнездования у водоплавающих и прибрежных птиц в Матсалуском заповеднике / С. Онно // Сообщение Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц. – Рига, 1975. – № 8. – С. 107–155.

19. Рольник В. В. Биология эмбрионального развития птиц / В. В. Рольник. – Л. : Наука, 1968. – 425 с.

20. Флинт В. Е. Красная книга как важнейший элемент стратегии охраны редких животных / В. Е. Флинт // Проблемы охраны редких животных. – М., 1987. – С. 5–14.

21. Флинт В. Е. Целевые программы по изучению редких видов животных / В. Е. Флинт // Ресурсы редких животных РСФСР, их охрана и воспроизводство. – М., 1988. – С. 5–12.

22. Экология раннего онтогенеза птиц / А. М. Болотников [и др.]. – Свердловск : Изд-во УфАН СССР, 1985. – 228 с.

23. Ar A. Water in the avian egg: Overall budget of incubation / A. Ar, H. Rahn // Amer. Zool., 1980. – N 20. – P. 373–384.

24. BirdLife International. *Limnodromus semipalmatus* [Electronic resource] // IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. – URL: <http://www.iucnredlist.org>.

25. Diffusion in the gas phase: the effect of ambient pressure and gas composition / C. V. Paganelli [et al.] // Respir. Physiol. – 1976. – Vol. 25(2). – P. 247–258.

26. Drent R. H. Functional aspects of incubation in the Herring Gull / R. H. Drent // Behaviour Suppl. – 1970. – Vol. 17. – P. 1–132.

27. Dunn E. H. The determination of incubation stage in starling eggs / E. H. Dunn, D. J. T. Hessel, R. E. Ricklefs // Bird-Banding. – 1979. – Vol. 50(2). – P. 114–120.

28. Hoyt D. F. Respiration of avian embryos – a comparative analysis / D. F. Hoyt, H. Rahn // Respir. Physiol. – 1980. – Vol. 39(3). – P. 255–264.

29. Influence of eggshell pore shape on gas diffusion / Ø. Tøien [et al.] // J. Exptl. Zool. Supp. – 1987. – Vol. 1. – P. 181–186.

30. Kendeigh S. C. Factors affecting length of incubation / S. C. Kendeigh // Auk. – 1940. – Vol. 57(1/2). – P. 499–513.

31. Manning J. T. H. Density and volume correction of eggs of seven passerine birds / J. T. H. Manning // Auk. – 1979. – Vol. 96. – P. 207–211.

32. Rahn H. The avian egg: incubation time and water loss / H. Rahn, A. Ar // Condor. – 1974. – Vol. 76(2). – P. 147–152.

33. Rahn H. The Initial Density of Avian Eggs derived from the Tables of Schönwetter / H. Rahn, C. V. Paganelli // J. Orn. – 1989. – Vol. 130, Heft 2. – S. 207–215.

34. Westerkov K. Method for determining the age of game bird eggs / K. Westerkov // J. Wildlife Management. – 1950. – Vol. 14. – P. 56–57.

Restoration of the Course of Reproduction of Asian Dowitcher *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) with Flotation Method Use

Yu. I. Mel'nikov

Baikal Museum of Irkutsk Scientific Centre, Listvyanka

Abstract. On the basis of long-term researches (1972–1987) special approaches to studying of reproduction Asian Dowitcher *Limnodromus semipalmatus* (Blyth, 1848) – very much a rare species included in the Red data book of Russia are considered. Exact dates of formation of their clutch are necessary for the analysis of features of reproduction of birds. During too time, during field work clutch already being on different stages hatch more often registers. The flotation method allows to calculate precisely enough dates of appearance of the first eggs in any species nests. However data on use of this method at studying Asian Dowitcher in the literature are absent. In this report the special approaches allowing correctly to define date laying of the first eggs in nests of this species are considered and to recover a course of its seasonal reproduction even at rather small amount of the clutch which is on constant control.

Keywords: Asian Dowitcher, flotation method, laying the first eggs in the nests, restoration of the course of reproduction of the species.

*Мельников Юрий Иванович
кандидат биологических наук,
руководитель группы наземных
экосистем
Байкальский музей Иркутского
научного центра
664520, Иркутская область,
пос. Листвянка, ул. Академическая, 1
тел.: (3952) 45–31–45
e-mail: yumel48@mail.ru*

*Mel'nikov Yuriy Ivanovich
Candidate of Sciences (Biology),
Head of Group of Terrestrial Ecosystems
Baikal Museum ISC
1, Akademicheskaya st., Listvyanka settl.,
Irkutsk region, 664520
tel.: (3952) 45–31–45
e-mail: yumel48@mail.ru*