

УДК 59.087:591.524:598.243.3

КОРМОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ПЕСОЧНИКА-КРАСНОШЕЙКИ (*CALIDRIS RUFICOLLIS*, SCOLOPACIDAE, CHARADRIIFORMES) В ПЕРИОД ОСЕННЕЙ МИГРАЦИИ В РАЗЛИЧНЫХ ТОЧКАХ ТИХООКЕАНСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ РОССИИ

© 2023 г. А. А. Виноградов^{a, *}, А. Г. Резанов^{b, **}

^aТверской государственный университет, Тверь, 170100 Россия

^bМосковский городской педагогический университет, Москва, 105568 Россия

*e-mail: Vinogradov.AA@tversu.ru

**e-mail: RezanovAG@mgpu.ru

Поступила в редакцию 19.05.2022 г.

После доработки 21.07.2022 г.

Принята к публикации 26.07.2022 г.

Выполнен анализ данных о кормовом поведении песочника-красношейки (*Calidris ruficollis*, Scolopacidae, Charadriiformes) в период осенней миграции. Наблюдения проведены авторами в окрестностях г. Магадан и пос. Ола (август 2010 г.) на побережье Охотского моря и на острове Уруп (в августе–сентябре 2021 г., в рамках комплексной экспедиции второго полевого сезона “Восточный бастион — Курильская гряда”, организованной Экспедиционным центром Минобороны РФ и РГО). Подробно рассмотрены ранее не описанные особенности кормового поведения песочника-красношейки, оценено разнообразие кормовых методов и на основе цифровой системы кодирования составлен перечень видоспецифичных методов. Предложены схемы тактик кормежки красношейки.

Ключевые слова: песочник-красношейка, миграция, кормовые методы, цифровое кодирование, классификаторы

DOI: 10.31857/S0044513422120121, **EDN:** ACPKGG

Гнездовой ареал песочника-красношейки разорван и изолированными очагами простирается от горных тундр южной тайги плато Путорана (Романов, Голубев, 2011), далее по приполярной тундровой области на северо-восток через п-ов Таймыр до крайних северо-восточных границ России и, затем, спорадично, до Западного побережья Аляски на Североамериканском континенте (Козлова, 1961; Морозов, Томкович, 1984; Степанян, 1990) (рис. 1).

Информация по составу диеты красношейки довольно фрагментарна. Например, Дементьев и др. (1951) в третьем томе сводки “Птицы Советского Союза” сообщается, что “в трех желудках (Земля Гека, 18.07.1933) Портенко обнаружил несколько комаров, грудь долгоносика, голову перепончатокрылого, 2–3 личинки насекомых — обломки, принадлежащие жуке (Coleoptera, Scarabidae), 1 семя и мелкие камешки” (Дементьев и др., 1951). По Сахалину Нечаев (1991) в пищевом рационе красношейки отмечает Amphipoda (90% встречаемость в 50 желудках), брюхоногих моллюсков *Asimine* sp. (в 15 желудках), личинок

двукрылых, жуков (в двух желудках), муравьев Formicidae (50 экз. в одном желудке).

К сожалению, в литературе нет конкретных упоминаний о кормовых методах красношейки в гнездовой период. Имеется лишь указание о связи кулика с влажными моховыми дернинами, которые он, по-видимому, зондирует при кормежке (Морозов, Томкович, 1988).

Область гнездования, как и у большинства куликов, первыми покидают самки и приступают к кочевкам, переходящим в миграции. Затем, после приобретения самостоятельности птенцами, места размножения покидают самцы и последними мигрируют молодые птицы (Дементьев и др., 1951; Cramp, Simmons, 1983; Newton, 2008; Герасимов и др., 2016; Паевский, 2019).

Пути миграции песочника-красношейки пересекают материк и простираются далее по побережью севера Тихого океана: по берегам Охотского моря вдоль Магаданской обл., п-ова Камчатки и о-ва Сахалин, а также вдоль Алеутских о-вов к островам Курильской гряды (Gibson, 1981), так и минуя Северную Пацифику — через оз. Байкал



Рис. 1. Ареал песочника-красношейки (*Calidris ruficollis*): зеленый — районы гнездования, синий — районы зимовки (схема дополнена по: Gibson, 1981; Романов, Голубев, 2011; Лаппо и др., 2012; Головнюк и др., 2016). Основа карты © SeVIA.ru.

и Юго-Восточное Забайкалье, через многочисленные степные озера Торейской котловины России и Монголии (Горошко, 2013) — и продолжают до мест зимовки в прибрежных областях южного Китая, Индокитая, Индонезии, Малайзии, Филиппин, Новой Гвинеи, Австралии и Новой Зеландии (рис. 1).

Информации о кормовом поведении птиц этого вида в период миграций существенно больше, но она, преимущественно, не детализирована и представляет собой лишь общие сведения об обилии и локализации мигрирующих птиц по кормовым биотопам в разных исследуемых регионах, их передвижениях и характере добывания кормовых объектов с поверхности и из субстрата. Эти сведения не систематизированы и не позволяют провести сравнительный анализ кормового поведения песочника-красношейки в разных точках и в разное время. До настоящего времени (Резанов, Резанов, 2013, 2018; Виноградов, 2021) мы располагали лишь общими представлениями о кормовом поведении красношейки и не имели описаний всего репертуара кормового поведения вида.

Целью настоящего исследования было оценить разнообразие и особенности кормового поведения песочника-красношейки в различных географических точках тихоокеанского побережья российского Дальнего Востока в период осенней миграции.

Для достижения поставленной цели мы проанализировали собственные наблюдения за кормовым поведением песочников-красношеек в географически удаленных точках на побережье Охотского моря (в окрестностях г. Магадана и пос. Олы и на о-ве Уруп в системе Большой Курильской гряды), а также литературные сведения о кормовом поведении куликов в Южном Приморье, на побережье Берингова моря и других территорий (рис. 2, 1–4).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В 2010 г. наблюдения проведены на побережье Охотского моря в Тауйской губе — 11 августа в лагуне у пос. Ола и 16 августа в бухте Гертнера в окрестностях Магадана (рис. 3). В период наблюдений температура воздуха колебалась в пределах +10 ... +17°C.

В 2021 г. исследования кормового поведения песочника-красношейки осуществлены в составе комплексной экспедиции второго полевого сезона “Восточный бастион — Курильская гряда”, организованной Экспедиционным центром Министерства обороны Российской Федерации и Русским географическим обществом, на Охотском побережье о-ва Уруп в районе оз. Токотан — 18 августа, в бухте Ирина, залива Наталии — 22 августа

и в бухте Новокурильской — с 28 августа по 1 сентября (рис. 4, 1–4).

Использована стандартная методика наблюдений за кормовым поведением куликов (Резанов, 1978) с современными модификациями, базирующимися на компьютерном просмотре и анализе видеоматериала (Резанов, 2013, 2017). Кормовые методы выделены на основе их цифрового кодирования (Резанов, 2000, 2000а).

Основной акцент наших исследований был сосредоточен на выявлении и как можно более детальном описании, всех демонстрируемых кормовых маневров из репертуара кормовых методов песочников-красношеек и в меньшей степени на изучении количественных оценок их использования. В сравнительном анализе применяемая нами балльная оценка использования кормовых методов основана на глазомерной характеристике их доли участия для каждого из географических регионов. Фиксировали все наблюдаемые нами кормовые методы красношеек на каждой из исследуемых территорий и, на основании глазомерной оценки частоты и продолжительности их применения, каждому методу присваивали балл от “0” до “4” для каждого географического региона исследований в целом. Если в данном регионе из общего бюджета времени кормления кулики затрачивали более чем 30% времени на использование конкретного кормового метода, этому методу присваивался балл “4” (фоновый), если затрачивали от 29 до 10% времени — “3” (обычный), от 9 до 1% — “2” (используется периодически), менее 1% — “1” (используется редко, отдельные случаи использования) и “0” — метод отсутствует.

В районе Магадана (бухта Гертнера) и пос. Ола наблюдения (рис. 3) за кормовой активностью красношеек вели в течение 2 дней, по 2–3 часа с расстояния 1.0–3 м и с помощью 10-кратного бинокля с расстояния не более 10 м. В общей сложности под наблюдением находилось несколько десятков птиц. Так, в районе Олы песочники-красношейки кормились несколькими группами по 3–5–10 птиц. В бухте Гертнера во время прилива на каменисто-песчаной литорали с выбросами водорослей кормились только 4 песочника-красношейки (рис. 5). Видеозапись их кормового поведения не проводили. Количественную оценку моторных актов (клевки) осуществляли при помощи хронометража аудиозаписей.

За один день в районе оз. Токотан о-ва Уруп (рис 4, 1) нами проведено 2 часа наблюдений за кормовой активностью двух групп куликов, состоящих из 3 и 8 птиц, и выполнено 23 мин видеозаписей. За 6 дней (с 21.08 по 26.08.2021), проведенных в бухте Ирина (рис 4, 2), куликов в количестве 5 особей мы наблюдали лишь однажды в течение 1.5 часов, видеозапись их кормового поведения не осуществляли. За 7 дней нашего пре-

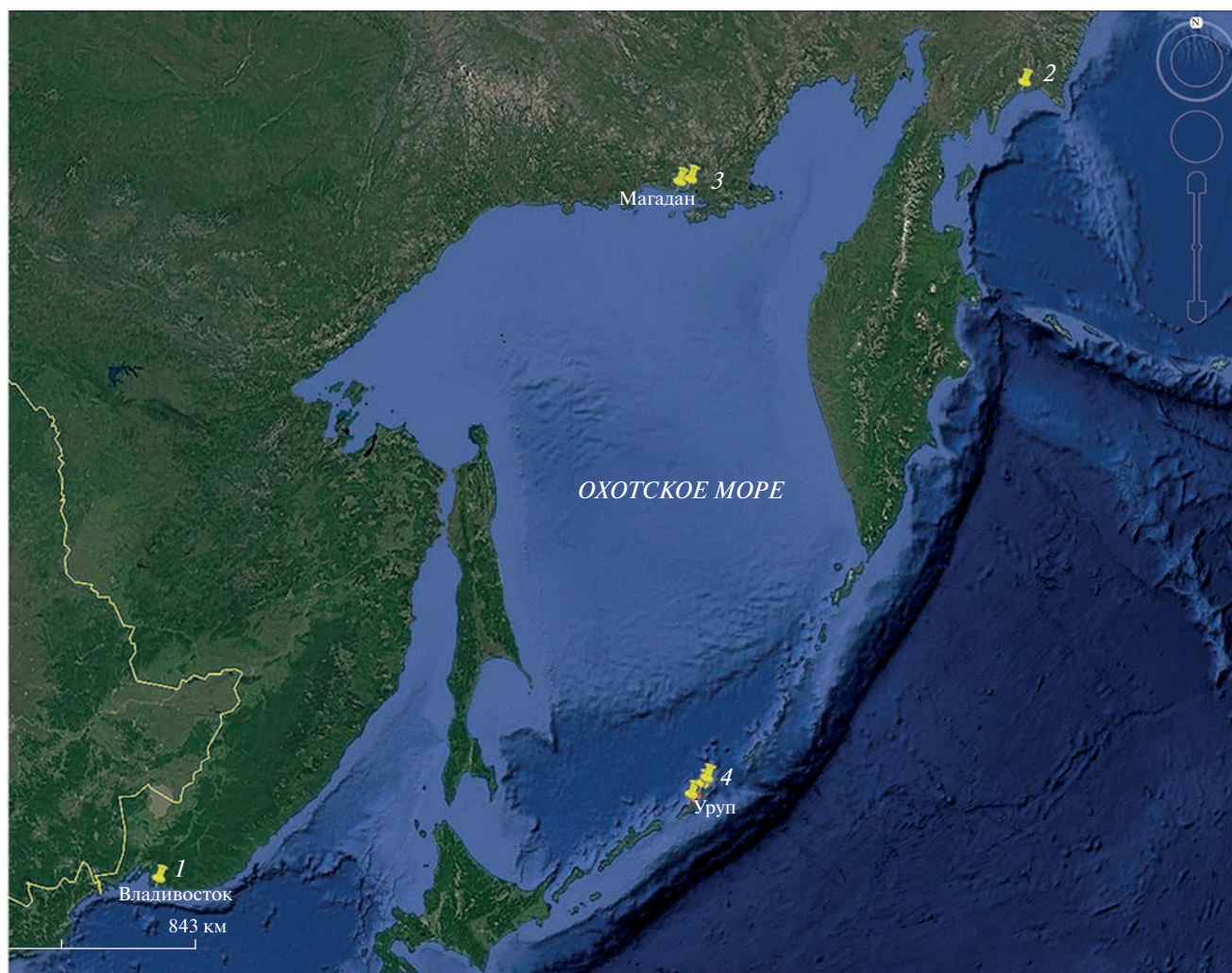


Рис. 2. Карта точек исследования кормового поведения *Calidris ruficollis* в пределах Российской Федерации: 1 – Южное Приморье, 2 – побережье Берингова моря, 3 – Тауйская губа, 4 – о-в Уруп.

бывания в бухте Новокурильской (с 28.08 по 03.09.2021) (рис. 4, 3), в течение 5 дней, ежедневно мы наблюдали за 2–6 птицами (возможно разными) по 1.5–2 часа и выполнили около 3 часов видеозаписей их кормовой активности.

Детальному анализу активности куликов подвергли 17 видеоклипов с кормовым репертуаром красношеек, продолжительностью от 41 с до 8 мин 51 с и общим временем 41 мин 11 с из 3 часов 15 мин 41 с видеозаписей, выполненных на о-ве Уруп в бухте Новокурильской.

Количественные характеристики обилия потребляемых куличками кормов, видовая принадлежность кормовых объектов в районах исследований, а также пищевой рацион по содержанию желудков мы специально не изучали. По возможности мы приводим лишь относительные данные, которые позволяют дать общее представление об обилии некоторых кормовых объектов,

например, по количеству наблюдаемых одновременно на определенной площади, с их систематической идентификацией до известной группы.

Для анализа сходства-различия полученных выборок были применены: коэффициент сходства Серенсена, критерии Краскела-Уоллиса (H) и χ^2 (Statistica 6) для непараметрических данных. Оценка “многосторонности” кормового поведения, как меры неупорядоченности распределения кормовых методов по пространственным ячейкам, дана по стандартизированной форме меры информации Шеннона-Уивера (Shannon, Weaver, 1949 по: Mac Nally, 1994):

$$\beta_H = -\sum_{i=1}^Q P_i \lg_e P_i / \lg_e Q,$$

где Q – количество кормовых классов (пространственных ячеек), P – пропорция событий в классе i .



Рис. 3. Точки наблюдений за кормовым поведением *Calidris ruficollis* на побережье Таймырской губы.

Оценка кормового поведения по функции Шеннона-Уивера дает представление о разносторонности кормового поведения — насколько равномерно использованы птицами-фуражирами пространственные ячейки среды (см. ниже). Если все кормовые методы (сколько бы их не было) локализованы в пределах одной пространственной ячейки среды, то $\beta_H = 0$. Если же они равномерно распределены по всем ячейкам (что трудно представить), то $\beta_H = 1$. Любая неравномерность в пространственном распределении реализуемых кормовых методов ведет к уменьшению значения β_H .

Кормовое поведение птиц: основные понятия и используемая терминология

Кормовое поведение разворачивается в определенном пространстве как кормовая поведенческая последовательность (КПП), центральным звеном которой является “кормовой метод” (“feeding method”) — поведение фуражира при

разыскивании (поиске) и добывании конкретного пищевого объекта (Резанов, 1996, 2000а).

Показатели, характеризующие кормовой метод, рассматриваются в следующей последовательности: 1) среда нахождения фуражира при поиске добычи; 2) среда нахождения фуражира при сближении и атаке добычи; 3) среда нахождения фуражира при схватывании добычи и 4) среда нахождения добычи в момент завладения ею. Приняты следующие обозначения сред: L — наземная среда, включая заземленные объекты (растительность); H — водная среда; A — воздушная среда. Соответственно, пространственная ячейка, в которой разворачивается кормовой метод, кодируется четырьмя буквами. Например, если птица, не взлетая, схватила пролетающую муху, то ячейка будет закодирована как LLLA. Птицы реально могут использовать лишь 22 пространственные ячейки (Резанов, 2000, 2000а, 2009).

Кормовой метод рассматривается как многопараметровая система, пригодная для цифрового кодирования любого вида птиц, который может



Рис. 4. Точки наблюдений за кормовым поведением *Calidris ruficollis* на Охотском побережье острова Уруп: 1 — у озера Токотан, 2 — в бухте Ирина, 3 — в бухте Новокурильская.

принадлежать к любой систематической или экологической группе и представители которого кормятся в самых различных средах на самых различных субстратах. В рамках концепции “кормового метода” разработана специализированная система, состоящая из семи цифровых классификаторов и позволяющая, таким образом, кодировать при помощи цифр кормовые методы с учетом их пространственной локализации и типа добываемого пищевого объекта (Резанов, 2000, 2000а).

Выделены следующие классификаторы:

1. Среда нахождения фуражира при разыскании корма;
2. Локомоции и моторные акты при визуализации и/или экспонировании добычи, а также ассоциации с другими животными или техническими средствами, используемыми фуражиром при разыскании;
3. Локомоция, используемая фуражиром при сближении с конкретным кормовым объектом (добычей);
4. Среда сближения и контакта фуражира с добычей;
5. Характер контакта (схватывания) с добычей;
6. Среда нахождения (локализации) добычи;

7. Тип кормового объекта (закрепленный, не закрепленный).

Каждый классификатор представляет собой цифровую матрицу, из которой можно выбрать соответствующие цифровые показатели (основные и дополнительные коды), характеризующие избранный параметр рассматриваемого кормового метода.

Например, кормовой метод № 1 (табл. 1): Ходьба по отмели и склевывание (собираение) незакрепленных неподвижных и малоподвижных объектов добычи с поверхности основного субстрата: 1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.1: 1.0(2): 1.1.

Классификатор 1: 1.0 — горизонтальная поверхность земли (основной субстрат локализации фуражира);

Классификатор 2: 2.1 — ходьба (как преобладающая локомоция); произвольный режим в сочетании движения и остановок (пауз);

Классификатор 3: 2.1 — нефорсированное сближение с объектом добычи в режиме “пастьбы” с использованием характерных локомоций;

Классификатор 4: 1.0 — поверхность земли (основной горизонтальный субстрат);

Классификатор 5: 1.1 — подбирание (собираение);



Рис. 5. Песочник-красношейка кормится на литорали бухты Гертнера, 16 августа 2010 г. (по: Резанов, Резанов, 2013). Фото автора.

Классификатор 6: 1.0(2), где 1.0 — грунт (основной субстрат локализации добычи); (2) — объекты добычи находятся на поверхности субстрата;

Классификатор 7: 1.1 — незакрепленные объекты добычи, которые имеют незначительную массу и объем и которыми птица способна манипулировать при помощи клюва.

Собственно рисунок поведения (связь с конкретными средами и субстратами обычно не рассматривается) представлен в виде кормового маневра (*“feeding, or foraging maneuver”*). Термин “кормовой маневр” впервые использован на примере описания кормового поведения тростниковой камышевки (*Acrocephalus scirpaceus*) (Davies, Green, 1976) и тиранновых мухоловок (Tyranidae) (Fitzpatrick, 1980). В дальнейшем была разработана более полная классификация кормовых маневров для лесных птиц (Remsen, Robinson, 1990), которая стала традиционно наиболее цитируемой.

В работе, помимо понятия “кормовой метод”, использована следующая основная терминология, касающаяся типов клевков:

Ложные клевки (*“pseudo pecks”*) — движения клюва во время ходьбы по направлению к поверх-

ности субстрата, но не достигающие до него; возможно легкое касание поверхности. По-видимому, не имеют отношения к поиску добычи, а являются элементом моторики во время передвижения фуражира по основному субстрату.

Собирание (подбирание) (*“picking”, “picking up”*) — клевки с поверхности субстрата, направленные на добывание (клевки) неподвижных или малоподвижных объектов добычи.

Схватывание (*“seizing”*) — клевки с поверхности субстрата, направленные на добывание (схватывание) подвижных (мобильных) объектов.

Клевание, клевки с поверхности (*“pecking”*) (*“pecks no penetration of the substrate”*) — может включать в себя как собирание (подбирание), так и схватывание (Prater, 1972; Dann, 1999).

Поисковое зондирование (*“jabbing”*) — неглубокое (не больше чем наполовину) погружение клюва в грунт, направленное на обнаружение скрытых кормовых объектов.

Использование “тычков” (*“jabbing”*), как поискового зондирования, не только способствует выходу на тактильный контакт с потенциальным пищевым объектом (бокоплавами) и переходу к глубокому зондированию (*“probing”*) для его

Таблица 1. Кормовые методы песочника-красношейки в различных регионах тихоокеанского побережья Дальнего Востока России

Код пространственной ячейки	Кормовые методы	Использование кормовых методов (баллы)		
		Остров Уруп	Окрестности Магадана	Южное Приморье
LLLL	Ходьба по отмели и склевывание (собираение) незакрепленных неподвижных и малоподвижных объектов добычи с поверхности основного субстрата: 1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.1: 1.0(2): 1.1	2	4	4
LLLL	Ходьба по отмели и склевывание (схватывание) незакрепленных мобильных объектов добычи с поверхности основного субстрата: 1.0: 2.1: 2.3: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1	4	4	4
LLLL	Ходьба по отмели и извлечение незакрепленных объектов добычи из толщи грунта при помощи глубокого зондирования (“probing”), которому может предшествовать поисковое зондирование в виде неглубоких погружений (тычков – “jabbing”) клюва в грунт: 1.0: 2.1 (2.10): 2.1: 1.0: 5.3: 1.0(3): 1.1	4	4	
LLLL	Ходьба по отмели и извлечение незакрепленных объектов добычи из толщи грунта при помощи глубокого зондирования (“probing”), которому может предшествовать поисковое зондирование в виде неглубоких погружений (тычков – “jabbing”) клюва и добывания (при помощи глубокого зондирования) бокоплавов из грунта: 1.0: 2.1 (2.10): 2.3: 1.0: 5.3: 1.0(3): 1.1	4	4	
LLLL	Обследование на отмели выбросов водорослей путем поискового зондирования растительного субстрата и склевывание экспонированных незакрепленных объектов добычи: 1.0: 2.1(2.10): 2.1: 1.0: 5.3: 1.12(3): 1.1		3	
LLLL	Пешее обследование отмели и склевывание с выбросов водорослей незакрепленных подвижных объектов добычи: 1.0: 2.1: 2.1: 1.0: 1.2: 1.12(2): 1.1	2	3	
LLLL	Пешее обследование на отмели выбросов водорослей, путем переворачивания или отодвигания клювом фрагментов растительного субстрата (в частности, кусочков ламинарии), и последующее склевывание экспонированных незакрепленных объектов добычи: 1.0: 2.1(2.11): 2.1: 1.0: 1.2 (или 1.1): 1.12(2): 1.1	2	2	
LLLL	Пешее обследование отмели с использованием т.н. бокового зондирования (“lateral probing”) под камни (и в промежутки между камнями) или под выбросы водорослей и извлечение незакрепленных объектов добычи: 1.0: 2.1(210): 2.1: 1.0: 5.4: 1.16(3): 1.1	2	2	
LLLL	Пешее обследование песчаного грунта при помощи зондирования-вспашки и извлечение незакрепленных объектов добычи: 1.0: 2.1(2.10): 1.1: 1.0: 5.6: 1.0(3): 1.1	3	1	2
LLH	Заходы с отмели на мелководье и выхватывание незакрепленных объектов добычи из воды (вероятно, каких-то мелких ракообразных): 1.0: 2.1: 2.3-2.4: 2.0: 3.1(1): 2.0(3): 1.1	2	2	2

Таблица 1. Окончание

Код пространственной ячейки	Кормовые методы	Использование кормовых методов (баллы)		
		Остров Уруп	Окрестности Магадана	Южное Приморье
LLLL	Следование за уходящей волной и добывание открыто держащихся бокоплавов (незакрепленные объектов добычи), приносимых прибоем: 1.0: 2.6: 2.3-2.4: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1	2		3
LLLL	Поисковые пробежки и склевывание (схватывание) незакрепленных объектов добычи с поверхности грунта: 1.0: 2.2: 2.3: 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1	4	3	
LLH	Пешая охота на сплавинах, балансирование крыльями и выклевывание незакрепленных объектов добычи из воды: 2.1: 2.1(3.2): 2.3: 2.1: 3.1(3.1): 12.2(3): 1.1			1
LLH	Пешая охота на мелководье и клевки с поверхности воды: 2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 1.2: 12.1(2): 1.1	2	3	
LLH	Пешая охота на мелководье и клевки с погружением клюва из толщ воды: 2.3: 2.1: 2.3: 3.1(1): 12.2(3): 1.1	1	2	
LLLL	Пешая охота на мелководье и клевки с подводного грунта: 2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 1.2: 2.3(2): 1.1	1	2	
LLH	Пешая охота на мелководье с добыванием мельчайших объектов добычи “всасыванием” с “фильтрованием”: 2.3: 2.1: 2.1: 2.3: 2.2 (3.1): 12.2(3): 1.1	1		
LLLL	Подкарауливание (охота из “засады”) бокоплавов из следового углубления в песке (следы человека, сивуча) и схватывание рачков, оказавшихся вблизи ямки-укрытия на дистанции клевка: 1.0 (или 1.15): 1.1: 1.0: 1.15: 1.2: 1.0(2): 1.1	3		
LLLL	Подкрадывание (“стопохождение”) к ямке на отмели, заглядывание и стремительное забегание внутрь, после чего склевывание бокоплавов со дна и стенок ямки: 1.0: 2.1: 2.2: 1.15: 1.2: 1.15(2): 1.1	3		
LLLL	Использование “веерного зондирования” (“веерная вспашка”) – зондирование песка в разных направлениях на несколько сантиметров из стационарной позы. При веерном зондировании бокоплавы нередко выпрыгивали из песка: 1.0: 1.1 (2.10:2): 1.0 (или 2.3): 1.0: 1.2: 1.0(2): 1.1	3		
LLLL	Подкарауливание бокоплавов у преград (выбросы водорослей и пр.) для их передвижения: 1.0: 1.1(6.7): 2.3: 1.0: 1.2: 1.0: 1.1	3		
LLLL	Подкрадывание (стопохождение) к предварительно замеченным мухам на низкорослой прибрежной растительности, с последующими попытками их склевывания: 1.0: 2.1: 2.2-2.4: 1.0: 1.2: 3.0(2): 1.1	1		
LLA	Попытки схватывания подпрыгивающих бокоплавов в воздухе во время пешего обследования отмели или при подкарауливании: 1.0: 1.1–2.1: 2.2: 1.0: 3.1: 13.1: 1.1	2		
Всего кормовых методов 23		21	14	6

Примечания. Баллы: 1 – метод используется редко, 2 – метод используется периодически, 3 – обычный метод, 4 – фоновый метод.



Рис. 6. Глубокое зондирование *Calidris ruficollis* (коллаж). Бухта Новокурильская, о-в Уруп. 1 сентября 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–4 — последовательные локомоции и моторные акты. Фото автора.

извлечения из грунта, но, и в ряде случаев, провоцирует визуализацию добычи и переход на ее зрительное обнаружение через активирование оптического канала.

Зондирование (глубокое зондирование) (“probing”) — глубокое (на полный клюв) погружение клюва в грунт, направленное на схватывание и извлечение объектов добычи, обнаруженных с помощью тактильных контактов (рис. 6, 1–4).

Зондирование-вспашка, бороздование (“ploughing”) — неглубокое (1.5 см) зондирование грунта во время движения на протяжении нескольких сантиметров.

Боковое зондирование (“lateral probing”) — зондирование с боковым наклоном клюва (угол меньше 90°); обычно осуществляется под камнями и пр.

Веерное зондирование (радиальное) (Виноградов, 2021) — (“radial probing”) — обследование сектора при помощи зондирования-вспашки из стационарного положения на расстояние в несколько сантиметров (рис. 7, 1–6).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Кормовые биотопы и кормовая база

В Магаданской обл. кормовыми биотопами песочников-красношеек были: грязевая отмель шириной до 100 м с неглубокими лужами и выбросами водорослей (побережье Ольской лагуны) и каменистая (крупно-галечниковая) литораль бухты Гертнера во время отлива. Здесь также встречались грязевые и песчаные участки с выбросами водорослей. На побережье бухты Гертнера основной кормовой базы куликам служили ракушковые рачки (*Ostracoda*) и личинки (белые, до 2 мм длиной) мух (*Diptera*) в гниющих выбросах бурых водорослей (*Fucus* sp., *Laminaria* sp.). Факты добычи куликами имаго мух не зафиксированы.

На о-ве Уруп кормовые биотопы красношейки представлены песчаными и лавовыми литоральями, поросшими разнообразными водорослями, мелководьями прибойной зоны песчаных пляжей с мозаичными выбросами ламинарии и узкой (до 3–5 м) прибрежной полосой сухого песка выше границы прилива. Основной кормовой базы ку-



Рис. 7. Поверхностное поисковое веерное зондирование *Calidris ruficollis* (коллаж). Бухта Новокурильская, о-в Уруп. 31 августа 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–6 — последовательные локомоции и моторные акты. Фото автора.

ликам здесь повсеместно служили бокоплавы (Amphipoda), по-видимому, мизиды (Mysidacea) и ветвистоусые рачки (Cladocera). К сопутствующим кормам здесь можно отнести мелких морских улиток (Gastropoda), личинок и имаго мух (Diptera) и мелких жуков (Coleoptera).

Возрастная группа, численность и распределение кормовых группировок

По наблюдениям, как в Магаданской обл. в августе 2010 г., так и на о-ве Уруп в августе–сентябре 2021 г. на остановках во время пролета отмечены только молодые песочники-красношейки. В Магаданской обл. они встречались группами по 3–10 птиц, а также в составе смешанных пролетающих стай песочников (*Calidris* spp.) общей численностью до 120 птиц. На всех обследованных участках побережья о-ва Уруп красношейки образовывали группы по 2–8 птиц.

Кормовые методы

Интенсивность поиска и добывания корма

На побережье Ольской лагуны песочники (помимо красношеек, здесь кормились кулик-воробей (*Calidris minuta*), белохвостый песочник (*C. temminckii*), чернозобик (*C. alpina*)) обследовали отмель небольшими группами по 3–10 птиц. В частности, группа из 10 красношеек перемещалась по грязевой отмели и обследовала выбросы водорослей. Не останавливаясь во время ходьбы,

делали в минуту по 60–100 кормовых движений — клевков с поверхности и неглубоких погружений клюва в грунт (пробное, или поисковое зондирование — “jabbing”). Иногда кулики перебегали на расстояние до нескольких метров в поисках кормовых участков, в том числе через мелководные перемычки. Дистанция между птицами была 0.5–1.5 м. Время от времени песочники останавливались и зондировали клювом влажный грунт, в т.ч. дно мелководных луж, а также выбросы водорослей. Интенсивность зондирований не превышала 30–40 движений/мин.

На литорали бухты Гертнера под наблюдением были 4 песочника-красношейки. Во время кормежки птицы часто совершали пробежки и, в основном, использовали поверхностные клевки или неглубокое зондирование: 22.4 ± 11.5 (lim 10–30, SD = 7.83, $n = 5$, $P = 0.001$) клевков/мин. Исключительно доверчивы — подходили к неподвижно сидящему наблюдателю на расстояние 1–1.5 м и продолжали кормиться.

Кормовое поведение песочника-красношейки на о-ве Уруп, относительно такового в Магаданской обл., также вписывалось в видовой стереотип, хотя и отличалось большим разнообразием тактик охоты. На песчаном пляже у оз. Токотан группы из 3 и 8 куличков охотились, склевывая объекты добычи с поверхности песка или продвигаясь вслед за уходящей волной, совершая 30–37.9 клевков/мин. Интенсивность передвижения птиц составила 144 (ходьба) — 900 (бег) шагов/мин. При 30 клевках/мин продолжительность шаговых



Рис. 8. Морские улитки (Gastropoda) на лавовых отмелях во время отлива, побережье о-ва Уруп, 01.09.2021 г. Фото Д. Жигир.

последовательностей между клевками составила 15–30 шагов, а при 37.9 клевков/мин — 11–23.7 шагов. При поиске корма на мелководье красношейки использовали единичные клевки с поверхности, из толщи воды и со дна. При охоте на влажном песке, вне прибойной зоны, кулики делали 32.9–35.1 клевков/мин, при 330–540 шагов/мин и шаговой последовательности — от 9.4 до 16.4 шагов между клевками. Здесь птицы постоянно делали пробежки с короткими остановками для клевков.

Красношейки держались диффузной группой, которая растягивалась вдоль уреза воды на расстояние, в некоторых случаях превышающее 10–15 м. В отличие от “магаданских” птиц, “курильские” не зондировали влажный грунт.

В бухте Ирина за 6 дней пребывания (с 21.08 по 26.08) лишь однажды (22.08) мы наблюдали охоту пяти красношеек на водорослях лавовой литорали, где были отмечены только редкие поверхностные клевки с растений на медленном ходу, а также кормежка в зоне прибоя с пробежками. Возможно, кулики изредка потребляли мелких морских улиток (Gastropoda), которые на лавовых отмелях

в период отлива сплошь покрывали фактически все каменистые поверхности (рис. 8).

В этой бухте красношейки не формировали компактных охотящихся групп и птицы расходились, иной раз, более чем на 30 м друг от друга.

Максимальное разнообразие кормовых методов отмечено нами в бухте Новокурильской (наше пребывание там с 28.08 по 03.09.2021), где красношейки группами по 2–6 птиц охотились, в основном, зондируя сухой песок (от 19.0 до 30.0 зондирований/мин) и склевывая с поверхности (до 7.0 клевков/мин). При этом кулички часто задерживались на одном месте или очень медленно перемещались.

Основными кормовыми объектами красношеек на побережьях здесь, несомненно, были бокоплавы (Amphipoda), запасы которых на песчаном пляже в бухте Новокурильской колоссальны. Представление о запасах бокоплавов может дать фотография, сделанная В. Яковлевым в начале сентября 2019 г. на побережье залива Шукина п-ва Ван-дер-Линд о-ва Уруп (рис. 9). Относительная численность песочников-красношеек на этой территории в тот год составляла 60 особей/км², что поз-



Рис. 9. Бокоплавы на песчаном пляже залива Шукина, п-ов Ван-дер-Линд, о-в Уруп. 5 сентября 2019 г. Фото В. Яковлева.

волило этому виду по доле участия занять 4-е место после каменюшки (*Histrionicus histrionicus*), моевки (*Rissa tridactyla*) и серокрылой чайки (*Larus glaucescens*) (Романов и др., 2021).

В период наших наблюдений в конце августа 2021 г. абсолютное одномоментное количество этих рачков на поверхности сухого песка площадью в 1 дм² (без учета закопавшихся на этой же площади) составляло иной раз более 20 особей. В среднем длина бокоплавов составляла 5–7 мм, но часто встречались экземпляры величиной более 1 см, реже около 2 см.

Репертуар кормовых методов красношейек в бухте Новокурильской включал все описанные способы зондирования, которые чередовались с добыванием бокоплавов с поверхности сухого песка (с интенсивностью до 32.3 клевков/мин). Подобные действия часто предварялись их скрадыванием с использованием “стопохождения” (рис. 10, 1–20) или из укрытий (“засад”) в следах человека (рис. 11, 1–4) или в следовых углублениях, оставленных сивучами, а также возле естественных преград в виде куч водорослей или топляка. Перечисленные тактики охот, наблюдаемые нами на побережье бухты Новокурильской и ранее не отмеченные для песочника-красношейки, детально описаны нами в “Русском орнитологическом журнале” (Виноградов, 2021). “При большом количестве объектов добычи, перемежаю-

щихся и прыгающих в разных направлениях, необходимы варианты уменьшения активности жертв или поиск участков с меньшим обилием их. Как выяснилось, красношейки использовали оба этих подхода.

Ограничение активностидвигающихся целей оказалось возможным при использовании естественных барьеров для свободного и хаотичного передвижения бокоплавов (выбросы водорослей и плавника и т.п.). Кулички подолгу (до 20 мин) останавливались у таких преград и, не сходя с места или делая всего несколько коротких шагов, исполняли серии выпадов, склевывая упавших при столкновении с преградами и пытающихся принять естественное положение тела рачков, и затем возвращались назад (рис. 12).

В лунках наших следов на песчаном берегу такой естественной преградой для свободного передвижения рачков становится сухой и очень сыпучий вулканический песок. Пытающиеся выпрыгнуть или выбежать из лунки рачки скатывались на ее дно. Красношейки стремительно забегали в следовую лунку и, практически стоя на одном месте и лишь быстро поворачиваясь в разные стороны, эффективно и быстро склевывали бокоплавов с ее дна и откосов.

Находясь в песчаной лунке и, очевидно, после того как с помощью клевков с поверхности песка и зондирований все бокоплавы здесь были уже



Рис. 10. “Стопохождение” при охоте скрадыванием песочника-красношейки *Calidris ruficollis* (коллаж). Бухта Новокурльская, о-в Уруп. 31 августа 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–20 – последовательные локомоции и моторные акты. Фото автора.

добыты, куличок не сразу покидал ее. Он, изменив тактику охоты, приседал в лунке так, что его глаза находились в одном горизонте с поверхностью окружающего песка, и замирал, оказавшись как бы в “засаде”. Множество бокоплавов, прыгающих и ползающих вокруг, но не оказавшихся пока в лунке, очевидно, его не интересовали, за исключением тех ближайших, до которых он мог дотянуться, сделав 1–2 шага в их направлении и максимально возможно вытянув шею в момент клевка (рис. 9).

Стационарная охота красношеек в лунке “из засады” могла длиться до 10 мин, но чаще до 2–3 мин. После этого кулик совершенно особым способом перемещался в соседнюю лунку. Для передвижения он использовал, в прямом смысле слова, “стопохождение” (рис. 8). Он медленно поднимал то одну, то другую ногу, поочередно

опуская затем на песок сначала цевку, а затем и пальцы или одновременно и цевку, и пальцы. Делал это он чрезвычайно медленно, двигаясь буквально “ползком”, периодически подолгу замирая на месте и склевывая рачков с поверхности песка или разными способами, зондировал грунт по ходу движения.

Расстояние между соседними лунками в 30–40 см песочник мог преодолевать более чем за 40 с, но, оказавшись в 5–10 см от очередной лунки, куличок обязательно вытягивал шею, медленно заглядывал в нее и затем стремительно забежал туда. Оказавшись на дне лунки, красношейка делал 10–15 и более быстрых клевков и, поворачиваясь во все стороны, добывал всех доступных бокоплавов, а потом действовал по описанному выше алгоритму.

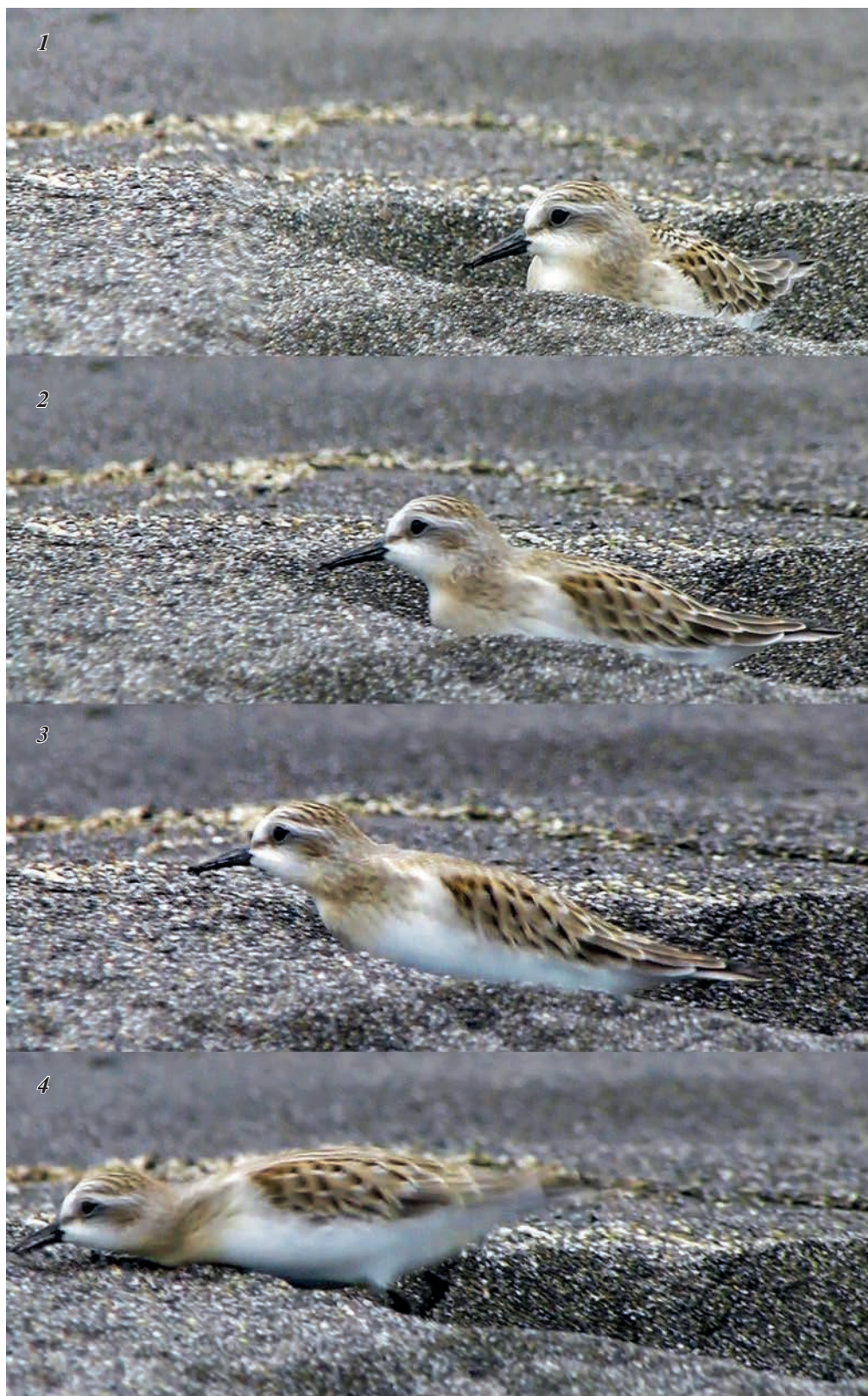


Рис. 11. Стационарная охота песочника-красношейки *Calidris ruficollis* из “засады-лунки” (коллаж). О-в Уруп. 31 августа 2021 (по: Виноградов, 2021): 1–4 – последовательные локомоции и моторный акт. Фото автора.



Рис. 12. Стационарная охота песочника-красношейки *Calidris ruficollis* у преград из “засады-укрытия”. Бухта Новокурильская, о-в Уруп. 1 сентября 2021 (по: Виноградов, 2021). Фото автора.

Следовые лунки и углубления разного происхождения всегда использовались красношейками и как накопители бокоплавов и регулярно обследовались куликами несколько раз за время наблюдений.

В этой бухте кулики держались более компактной группой, занимая общую охотничью территорию площадью не более 70–100 м², которую использовали на протяжении всего времени наблюдений, например 01.09.2021 (около 2 ч), беспрерывно. Здесь тоже не наблюдалось зондирования влажного грунта и дна мелководий, кроме того, кулики очень редко кормились в прибойной зоне. Но были зарегистрированы попытки, в том числе успешные, охоты (“скрадыванием” с использованием “стопохождения”) на имаго мелких мух-береговушек (Ephydriidae) с длиной тела до 0.5 см, сидящих на низкорослой прибрежной растительности и выбросах водорослей, и схватывания бокоплавов в воздухе в момент их прыжков.

Отметим так же, что на прибрежных песчаных пляжах и лавовых отмелях, поросших водорослями, о-ва Уруп в мессах пребывания красношеек было на удивление мало насекомых. Наши целенаправленные попытки отловить кровососущих комаров (Culicidae) завершались поимкой не более 20 экз. за 2 ч. Не были отмечены нами и явные скопления имаго комаров-звонцов (Chironomidae). На острове отсутствуют наземные улитки,

кроме слизней. К наиболее многочисленным насекомым на побережьях о-ва Уруп можно отнести лишь мух-береговушек (Ephydriidae), относительная численность которых составляла местами до 20–30 экз./м². За все время наблюдений на пляжах нами обнаружены очень немногочисленные жесткокрылые (Coleoptera), да и то локализованные на границе возможного присутствия красношеек и у труп детеныша кашалота (*Physeter macrocephalus*) с остатками разлагающихся мышц на расстоянии более 20 м от уреза воды. Нами были обнаружены и собраны жуки из семейств: Carabidae — 1 экз. *Nebria gyllenhali* и 6 экз. *Bembidion quadriimpressum*; Hydrophilidae — 1 экз. *Cercyon* sp.; Agryrtidae — 6 экз. *Lyrosoma opacum* и 20 экз. *Lyrosoma pallidum*; Staphylinidae gen. sp. 1–4 общей численностью 12 экз. На песках пляжей обнаружены единичные жуки семейства Coccinellidae — 2 экз. *Calvia quatuordecimguttata* и 3 экз. *Coccinella nivicola*, а также 1 экз. *Petrobiellus* sp. — представителей отряда Щетинохвосток (Thysanura) из семейства Machilidae. В расселинах камней скал прибойной зоны найдены скопления жуков *Aegialites urupensis* и их личинок из семейства Salpingidae. Все перечисленные кормовые объекты для песочников-красношеек на исследованных побережьях острова Уруп можно рассматривать лишь как потенциальные и сопутствующие.

Оценка разнообразия кормовых методов

Работ по кормовому поведению песочника-красношейки сравнительно немного, но охватывают они различные географические регионы: Южное Приморье (Панов, 1964, 1973), побережье Берингова моря (Кишинский, 1980), Австралийское побережье (Dann, 1999), побережье Охотского моря в районе г. Магадан (Резанов, Резанов, 2013, 2018) и о-ва Уруп в системе Большой Курильской гряды (Виноградов, 2021).

Выделение кормовых методов песочников-красношеек проведено при помощи методики цифрового кодирования (см. Методика). Используя данную методику, мы выделили 21 кормовой метод для “курильских” красношеек и 15 — для “магаданских”, а также 6 кормовых методов по описаниям Панова (1964, 1973) для “южно-приморских” птиц.

Авторы ряда работ о кормовом поведении песочников, применяя, видимо, общий подход, выделяют только три типа клевков: “pecks” (клевки — склевывание с поверхности), probes (зондирование), “ploughing” (“зондирование-вспашка”) (Prater, 1972) или “pecks”, “jabs” (“тычки” — неглубокое поисковое зондирование), “probes” (Dann, 1999). Higgins и Davies (1996) используют термин “glean” (собирать).

У песочников (*Calidris* spp.) существует целый ряд общих кормовых методов. Так, добывание бокоплавов из набегающей и отступающей волны описано для различных видов песочников (Резанов, Хроков, 1986; Карпов, 2013 и др.). Так же часто упоминается специфический вариант зондирования — “зондирование-вспашка” (Prater, 1972; Резанов, 1978, 2002; Резанов, Хроков, 1983; Резанов, Резанов, 2013; Хроков, 2012, 2015, 2018). Панов (1964, 1973) использует термин “бороздки”, а Pearson и Parker (1973) применяют — “scratching” (“царапанье”).

На Курилах красношейки активно обследовали следовые углубления и даже использовали их для засад при охоте на бокоплавов, что отмечено нами впервые. Интересно, что по наблюдениям в августе 1975 г. в районе Лопатинской косы (Дагестан), перевозчики *Tringa hypoleucos* на грязевой отмели также иногда кормились в следах от сапог (глубиной 20–25 см) (Резанов, 1980).

Сравнительный анализ: эколого-географический аспект

Сравнительный анализ кормового поведения песочников-красношеек сделан для трех удаленных друг от друга регионов: в районе Магадана и Олы (Резанов, Резанов, 2013, 2018), побережий о-ва Уруп Большой Курильской гряды (Виноградов, 2021) и Южного Приморья (Панов, 1964, 1973). Мы детально проанализировали видео и

фотоматериалы, что позволило более дифференцировано, по сравнению с ранее опубликованными данными, оценить разнообразие кормовых методов красношейки (табл. 1).

Выявленные различия, особенно с учетом специфических кормовых методов (“веерное зондирование”, охоты из “засад”, “скрадыванием” и пр.), впервые описанных нами, по-видимому, обусловлены существенными различиями в кормовых биотопах и, следовательно, в кормовой базе (и, в первую очередь, различиями в обилии доступных кормовых объектов).

В целом, как было показано на примере белой трясогузки (*Motacilla alba*), использование птицей-фуражиром тех или иных кормовых методов напрямую зависит от “сиюминутной” кормовой ситуации, т.е. от типа потенциальных объектов добычи, особенностей их пространственного распределения и обилия. Таким образом, в зависимости от конкретной кормовой ситуации птицы-фуражиры использует определенные кормовые методы (кормовой репертуар) из видового стереотипного набора (Резанов, 2003, 2012). Было отмечено, что песочники-красношейки сочетали т.н. “опportunистическую” и “бескомпромиссную” кормовые стратегии. В частности, в случае охоты на имаго мух-береговушек, когда нами регистрировался лишь один удачный клевок из 10–15, в то время как в зоне досягаемости куличка одновременно находилось множество бокоплавов.

Для расчета сходства репертуаров кормовых методов красношеек из различных регионов использовали коэффициент Серенсена. Значения коэффициента для сравниваемых пар регионов:

о-в Уруп—окрестности Магадана ($K_s = 0.72$), о-в Уруп—Приморье ($K_s = 0.37$), окрестности Магадана—Приморье ($K_s = 0.38$).

Оценки различий кормового репертуара песочника-красношейки на исследуемых территориях Тихоокеанского побережья России по “наличию/отсутствию” и доле участия конкретных кормовых методов на сравниваемых территориях по критериям χ^2 и Краскела-Уоллиса (H) свидетельствуют о наличии статистически значимых различий в кормовом поведении куликов из различных, географически удаленных “точек” в период миграции (табл. 2).

Оценка “многосторонности” кормового поведения по стандартизированной мере информации (мере неупорядоченности) Шеннона-Уивера показала, что у “курильских” красношеек показатель ($\beta_H = 0.1625$) ниже, чем у “магаданских” ($\beta_H = 0.1734$). При сравнении значений показателя β_H с таковым, например, чернозобика (на основе детального анализа известных литературных данных по этому виду) различия более очевидны и обусловлены более равномерным ис-

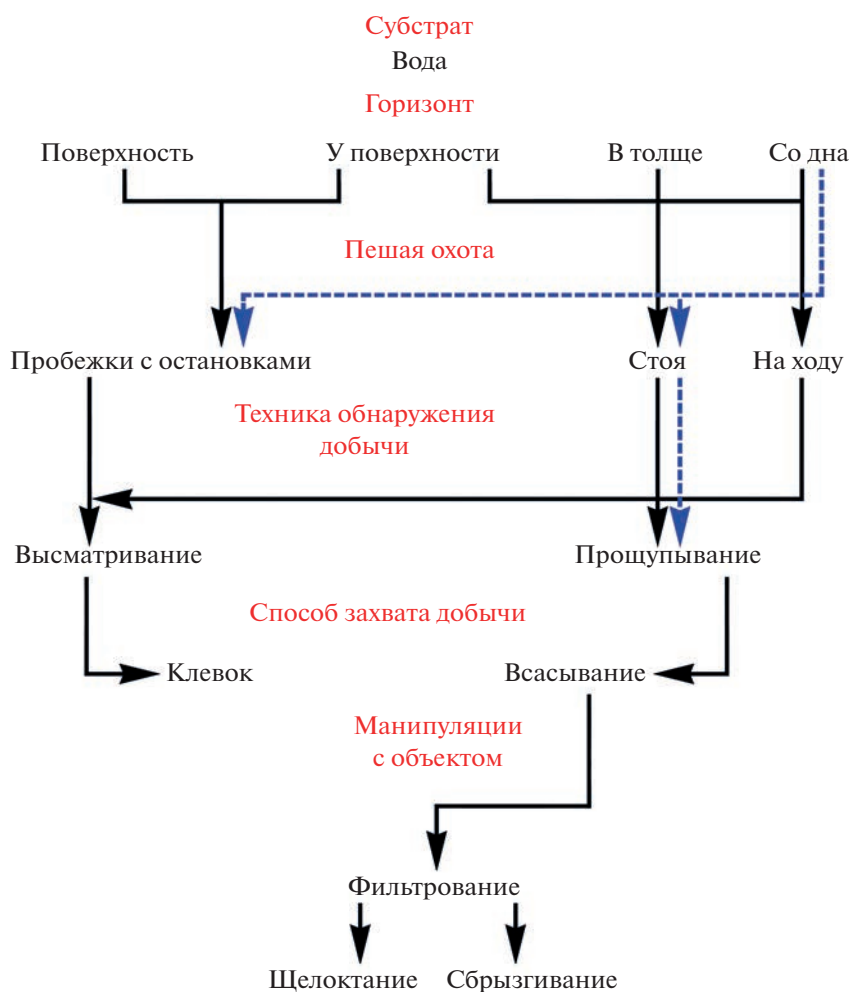
Таблица 2. Оценка различий кормового репертуара (конкретных кормовых методов) песочника-красношейки на исследуемых территориях Тихоокеанского побережья России

Сравниваемые регионы	По “наличию/отсутствию” кормовых методов по:		По баллам использования кормовых методов (критерий Краскела-Уоллиса (H))
	χ^2	критерий Краскела-Уоллиса (H)	
О-в Уруп—окрестности Магадана	$P = 0.035, p < 0.05$	$P = 0.076, p < 0.05$	$P = 0.257, p < 0.05$
Окрестности Магадана—Приморье	$P = 0.036, p < 0.05$	$P = 0.043, p < 0.05$	$P = 0.037, p < 0.05$
О-в Уруп—Приморье	$P = 0.00001, p < 0.0001$	$P = 0.00015, p < 0.001$	$P = 0.00029, p < 0.001$

Примечания. P — расчетное значение уровня статистического различия кормовых репертуаров красношеек на сравниваемых территориях; p — доверительный интервал значений статистических различий.

пользованием чернозобиком (как видом в целом) пространственных ячеек среды. В частности, для чернозобика зафиксированы 14 кормовых метода ($\beta_{H^*} = 0.3190$), которые распределены по 3 ячейкам (8, 4 и 2, в ячейках LLLL, LLLH и LLLA соот-

ветственно), а у красношейки 23 кормовых метода ($\beta_{H^*} = 0.1656$ — суммарный показатель для вида в целом), которые распределены по трем аналогичным ячейкам (18, 4 и 1), но с заметным преобладанием их в ячейке LLLL (табл. 1). Вероятно,

**Рис. 13.** Схема кормовых маневров *Calidris ruficollis* при охоте на водные объекты.

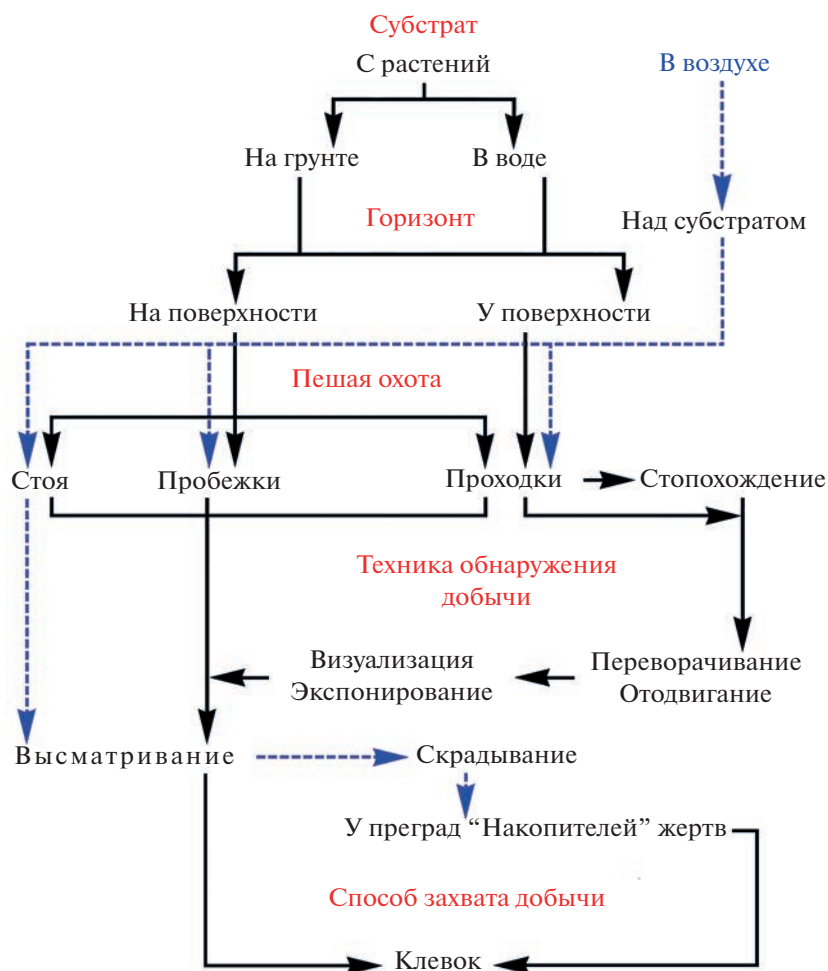


Рис. 14. Схема кормовых маневров *Calidris ruficollis* при охоте в воздушной среде.

заметные различия между рассматриваемыми песочниками в пространственной разносторонности кормового поведения являются не столько результатом различий в разнообразии и равномерности использования пространственных ячеек среды чернозобиком, сколько результатом более детализированного описания поведения красношейки при наземном поиске и добывании корма.

На примере белой трясогузки было показано, что при определенных ситуациях, в частности при переключении на массовые доступные корма, ее кормовое поведение становится более однообразным (Резанов, 2003, 2012).

Кормовые тактики

На основе кодовой цифровой классификации кормовых методов песочника-красношейки (табл. 1) мы предлагаем наглядные схемы всех возможных кормовых тактик этого вида во всех известных кормовых биотопах в период миграций (рис. 13–15).

В этих схемах учтены среды производства охот, пространственное расположение кормовых объектов, характер передвижения кулика и способы овладения добычей, как завершающий акт кормового маневра (клевок, схватывание и извлечение, всасывание). Следуя соответствующим стрелкам, можно легко увидеть все взаимосвязи вышеописанных компонентов кормового поведения.

В схеме, посвященной кормодобыванию в водной среде, "фильтрование" представлено нами как манипулирование пищевыми объектами с двумя вариантами – "щелоктанием" и "сбрызгиванием" (рис. 16, 1–4; 17). Согласно же ранее разработанным вариантам классификаций этот процесс считается кормовым методом. Кормовым же методом в рассматриваемых случаях необходимо признать первоначальное "всасывание" объекта добычи в ротовую полость кулика, а фильтрацию "сбрызгиванием" и "щелоктанием" – как манипулирование пищевыми объектами.

Очевидно, что завершающим актом кормового маневра в рамках кормового метода является

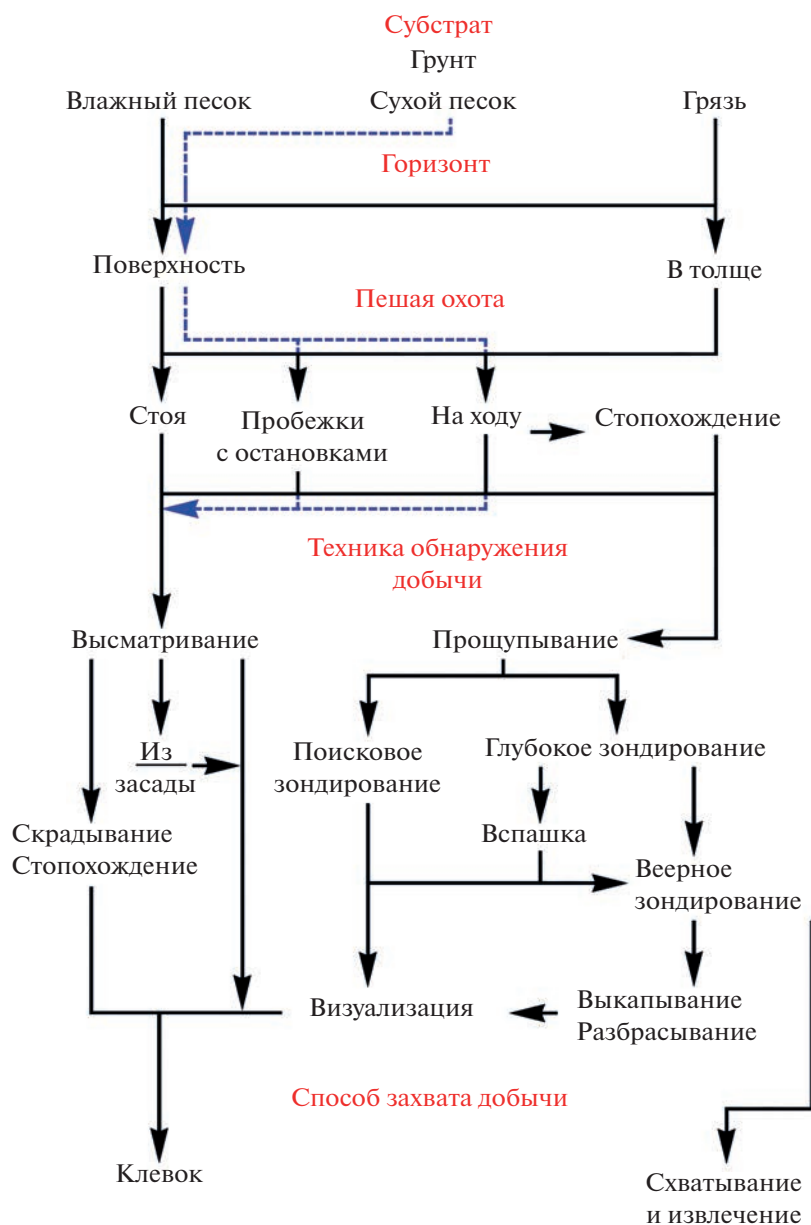


Рис. 15. Схема кормовых маневров *Calidris ruficollis* при добыче объектов на грунте и из грунта.

факт завладения объектом добычи любым способом. Таковых для *Calidris ruficollis* нами выделено три: “Клевов” — Схватывание объекта с обязательным резким движением головы к объекту (“бросок” головы); “Схватывание и извлечение” из воды или грунта — овладение объектом без предварительного “броска” головы; “Всасывание” (“suction”) — проникновение мелких кормовых объектов с порциями воды в ротовую полость после создания в ней зоны разрежения. В рассматриваемых случаях мелкие и очень мелкие кормовые объекты оказываются в ротовой полости кулика в результате “всасывания” их с порциями воды за счет изначального создания зоны

разрежения, возможно, в результате отодвигания корня языка к глотке разово (в случае “сбрызгивания” — “spurting”) или серийно (в случае “шелокания” — “filtering”).

Далее пищевые объекты с помощью языка с его сложной рельефной поверхностью и нёба удерживаются в ротовой полости, а обратное движение языка к вершине клюва выталкивает воду из ротовой полости. В случае “сбрызгивания” вода из ротовой полости удаляется струей под напором через вершинную часть клюва в момент, когда клюв поднят из воды (Fellows, 2013; Robinson, 2016). Таким образом, сам процесс “фильтрования”, заключающийся в удержании пищевых объектов

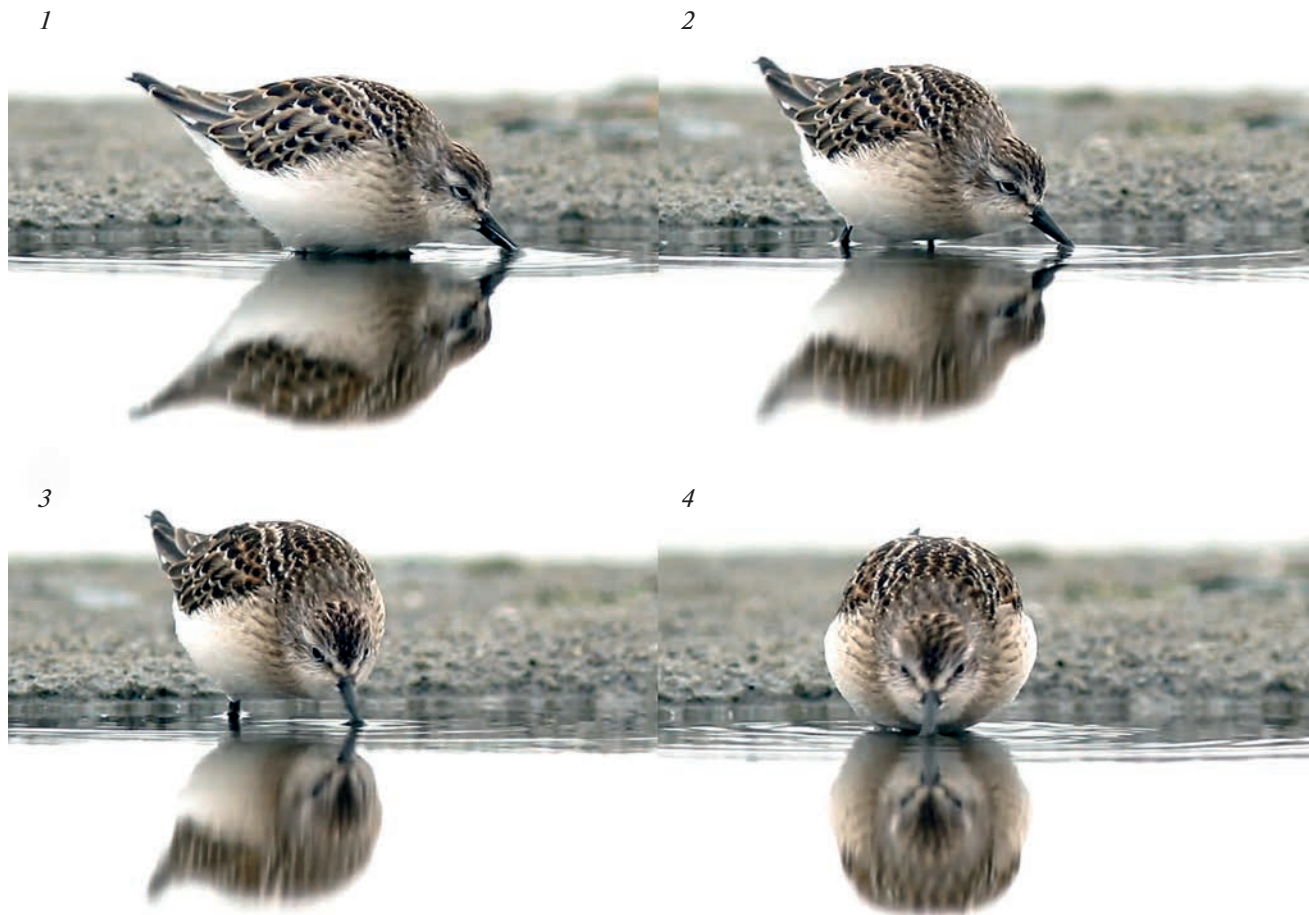


Рис. 16. “Щелоктанье” при фильтровании у *Calidris ruficollis* (коллаж). Побережье Аляски (by: Robinson, 2016): 1–4 – последовательные локомоции и моторные акты. Фото B.W. Robinson.

в ротовой полости при удалении из нее воды, следует признать вторичным актом по отношению к процессу “всасывания”, т.е. “манипулированием” пищевыми объектами. К таковому мы, несомненно, должны отнести и удержание их в клюве, а также транспортировку к глотке и собственно заглатывание.

У песочника-красношейки нами был отмечен еще один вариант манипулирования крупным подвижным объектом добычи (крупным бокоплавом) — для “обездвиживания” или “умерщвления” используется серия последовательных клевков (до 4 клевков) со сжатием челюстей в вершине клюва, как это делают зуйки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Репертуар кормового поведения мигрирующих песочников-красношеек характеризуется большим разнообразием. Использование цифрового кодирования позволило выделить 23 различных метода добывания кормовых объектов этими

куликами на всех исследованных территориях. Из них — 21, для куликов, мигрирующих через Курильскую гряду, 14 — для побережья Охотского моря в районе Магадана и Олы и только 6 для Южного Приморья. Некоторые тактики охоты красношейных куликов описаны нами впервые.

При поиске и добывании пищи кулики использовали различные тактики, от визуального поиска объектов с последующими клевками с поверхности субстрата до тактильно-обонятельного их обнаружения при зондировании почвы. В целом максимальная скорость кормежки отмечается при поверхностных клевках и поисковом зондировании (до 60–100 клевков/мин), а наименьшая — при глубоком зондировании (до 20–40 клевков/мин) и длительных поисковых пробегах (30–40 клевков/мин при скорости пробежек до 900 шагов/мин). Сходство в репертуаре кормовых методов куликов в разных районах исследования довольно велико (значения коэффициентов сходства, по Серенсену, например, для пары о-в Уруп—окрестности Магадана составляет 0.72).



Рис. 17. “Сбрызгивание” при фильтровании у *Calidris ruficollis* на побережье Аляски (по: Robinson, 2016). Фото B.W. Robinson.

Статистически значимые достоверные различия (при заданном $p < 0.05$) в кормовом репертуаре красношеек по критерию χ^2 обнаружены для всех сравниваемых пар исследуемых территорий, а по критерию Краскела-Уоллиса (H) только для пары о-в Уруп—окрестности Магадана различия оказались статистически не значимыми ($P = 0.076$). Анализ использования кормовых методов (по баллам) на сравниваемых территориях по критерию Краскела-Уоллиса (H) так же показал статистически значимые различия для пар окрестности Магадан—Приморье ($P = 0.037, p < 0.05$) и о-в Уруп—Приморье ($P = 0.00029, p < 0.001$) (табл. 2).

Следует отметить, что внутривидовой качественный и количественный сравнительный анализ кормового поведения птиц из разных географически удаленных “точек” миграционного пути носит инновационный характер.

По нашему мнению, выявленные различия в кормовом поведении песочников-красношеек в различных точках их миграционного пути, по-видимому, связаны со значительными различиями физико-географических условий кормовых местообитаний, различиями в потребляемых кормовых объектах, их обилии и степени доступно-

сти. На о-ве Уруп, при относительной скудности разнообразия объектов добычи, но внушительных запасах немногих из них, тем не менее, отмечено наибольшее количество реализованных красношейками кормовых методов. Очевидно, это связано с колоссальными запасами бокоплавов, локализованных в трех средах (воде, грунте и в воздухе), что предполагает использование большего разнообразия способов их поимки, а также связано с оптимизацией определения целей атак на многочисленные объекты добычи в ситуациях уменьшения их активности.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Зоологического музея МГУ П.С. Томковичу за консультации по биологии и распространению исследуемого вида во внегнездовой период и определение возраста наблюдаемых нами птиц по фотографиям, Я.А. Редькину за неоценимую всестороннюю помощь во время проведения полевых исследований и Д.Р. Жигир, коллектировавшей насекомых в районе наших исследований на о-ве Уруп. Мы искренне благодарны также энтомологам — сотрудникам названного музея А.А. Гусакову и В.Ю. Савицкому и профессору МПГУ К.В. Макарову,

составившим систематический обзор собранных Coleoptera. Авторы искренне признательны Г.П. Баранову за возможность проведения полевых исследований в окрестностях г. Магадан и пос. Ола и всем организаторам экспедиции второго полевого сезона “Восточный бастион — Курильская гряда — 2021”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов А.А., 2021. Наблюдения за кормовым поведением песочника-красношейки *Calidris ruficollis* на острове Уруп во время осенней миграции // Русский орнитологический журнал. Т. 30. Экспресс-выпуск № 2122. С. 4690—4698.
- Герасимов Ю.Н., Тиунов И.М., Мацына А.И., Бухалова Р.В., 2016. Лиман реки Большой Воровской как угодье международного значения для куликов в период миграции // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново. 3—6 февраля 2016 г. Иваново: Ивановский гос. ун-т. С. 125—129.
- Головнюк В.В., Соловьев М.Ю., Поповкина А.Б., 2016. Характер пребывания и размещение куликов в низовьях р. Хатанги (Юго-Восточный Таймыр) // Вопросы экологии, миграции и охраны куликов Северной Евразии: материалы 10-й юбилейной конференции Рабочей группы по куликам Северной Евразии. Иваново. 3—6 февраля 2016 г. Иваново: Ивановский гос. ун-т. С. 136—142.
- Горошко О.А., 2013. Орнитологическая значимость Даурии и сохранение глобально угрожаемых и ключевых видов птиц // Современные проблемы экологической безопасности транс-границных регионов. Новосибирск: Наука. С. 186—192.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А., Птушенко Е.С., Спангенберг Е.П., Судилова А.М., 1951. Птицы Советского Союза. Под общ. ред. Г.П. Дементьева и Н.А. Гладкова. Т. 3. М.: Советская наука. С. 137—140.
- Карпов Ф.Ф., 2013. Кормовое поведение белохвостого песочника *Calidris temminckii* в период осенней миграции на юго-востоке Казахстана // Русский орнитологический журнал. Т. 22. Экспресс-выпуск № 874. С. 1178—1181 [1995].
- Кищинский А.А., 1980. Птицы Корякского нагорья. М.: Наука. 336 с.
- Козлова Е.В., 1961. Фауна СССР. Птицы. Ржанкообразные. М.—Л.: АН СССР. Т. 1. № 1(2). 501 с.
- Лаппо Е.Г., Томкович П.С., Сыроечковский Е.Е., 2012. Атлас ареалов гнездящихся куликов Российской Арктики. Атлас-монография. М.: ООО “УФ Офсетная печать”. 448 с.
- Морозов В.В., Томкович П.С., 1984. Закономерности распространения и гнездовые места обитания песочника-красношейки [*Calidris ruficollis* (Pall.)] // Биологические науки. № 4. С. 42—48.
- Морозов В.В., Томкович П.С., 1988. Биология размножения песочника-красношейки на Восточной Чукотке // Птицы осваиваемых территорий (Исследования по фауне Советского Союза): Сборник трудов Зоологического Музея МГУ. Под ред. О.Л. Россоломо. М.: Изд-во Московского ун-та. Т. 26. С. 185—206.
- Нечаев В.А., 1991. Птицы острова Сахалин. Владивосток: ДВО АН СССР. 748 с.
- Паевский В.А., 2019. Дифференциальная миграция птиц: разнообразие и противоречивость // Зоологический журнал. Т. 98. № 12. С. 1420—1431.
- Панов Е.Н., 1964. О способах питания некоторых видов куликов // Зоологический журнал. Т. 43. № 1. С. 89—97.
- Панов Е.Н., 1973. Птицы Южного Приморья (Фауна, биология и поведение). Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 376 с.
- Резанов А.Г., 1978. Кормовое поведение и возможные механизмы снижения пищевой конкуренции куликов в период осенней миграции и зимовки // Фауна и экология позвоночных животных. М. С. 59—83.
- Резанов А.Г., 1980. Кормовое поведение перевозчика в период осенней миграции // Новое в изучении, биологии и распространении куликов. М. С. 162—164.
- Резанов А.Г., 1996. Кормовое поведение птиц как многовариантная поведенческая последовательность: изменчивость и стереотипность // Русский орнитологический журнал. Т. 5. № 1/2. С. 53—63.
- Резанов А.Г., 2000. Кормовое поведение птиц (генерализованный метод описания и эколого-географические особенности). Дис. ... докт. биол. наук. М. 417 с.
- Резанов А.Г., 2000а. Кормовое поведение птиц: метод цифрового кодирования и анализ базы данных. М.: Издат-школа. 224 с.
- Резанов А.Г., 2002. К методике проведения сравнительного анализа кормового поведения различных видов куликов // Изучение куликов Вост. Европы и Сев. Азии на рубеже столетий. М. С. 156—158.
- Резанов А.Г., 2003. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 (Aves. Passeriformes. Motacillidae): экологический, географический и эволюционный аспекты. М.: Изд-во МГПУ. 390 с.
- Резанов А.Г., 2009. Принципиальная схема классификации птиц на основе их кормовых методов // Русский орнитологический журн. Т. 18. Экспресс-выпуск № 457. С. 31—53.
- Резанов А.Г., 2012. Кормовое поведение *Motacilla alba* L. 1758 / LAP LAMBERT Academic Publishing. С. 436.
- Резанов А.Г., 2013. Методика регистрации и анализа наземной кормежки птиц // Вестник МГПУ. № 2 (12). Серия Естественные науки. М.: МГПУ. С. 37—43.
- Резанов А.Г., 2017. Методика анализа видео материала по поведению птиц при наземном поиске корма // Русский орнитологический журн. Т. 26. Экспресс-выпуск № 1445. С. 1998—1201.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2013. О кормовом поведении песочника-красношейки *Calidris ruficollis* в период осенней миграции на побережье Охотского моря в окрестностях Магадана и Олы // Русский орнитологический журн. Т. 22. Экспресс-выпуск № 878. С. 1277—1282.
- Резанов А.Г., Резанов А.А., 2018. К экологии и кормовому поведению птиц на побережье Тауйской губы Охотского моря в августе 2010 года: Non-Passeriformes // Вестник МГПУ. Серия Естественные науки. Т. 4. № 32. С. 8—21.
<https://doi.org/10.25688/2076-9091.2018.32.4.1>
- Резанов А.Г., Хроков В.В., 1983. О поведении чернозобика в период осенней миграции и зимовки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 88. № 2. С. 8—14.

- Резанов А.Г., Хроков В.В., 1986. Кормовое поведение и способы добывания пищи у песчанок *Crocethia alba* Pall. в период осенней миграции // Известия АН Казахской ССР. Серия Биология. Т. 2. № 134. С. 35–40.
- Романов А.А., Коблик Е.А., Редькин Я.А., Кожмякина Р.В., Яковлев В.О., Мурашев И.А. 2021. Ландшафтно-экологическая дифференциация фауны и населения птиц о. Уруп (Большая Курильская гряда) // Сибирский экологический журнал. Вып. 2. С. 127–143.
- Романов А.А., Голубев С.В., 2011. Песочник-красношейка (*Calidris ruficollis*) на Плато Путорана, Средняя Сибирь // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологии. Т. 116. № 5. С. 16–20.
- Степанян Л.С., 1990. Конспект орнитологической фауны СССР. М. 728 с.
- Хроков В.В., 2012. О способах добывания корма краснотропиками *Calidris ferruginea* на осеннем пролете в Казахстане // Русский орнитологический журн. Т. 21. Экспресс-выпуск. № 746. С. 808–813.
- Хроков В.В., 2015. К кормовому поведению белохвостого песочника *Calidris temminckii* // Русский орнитологический журн. Т. 24. Экспресс-выпуск. № 1175. С. 2817–2820.
- Хроков В.В., 2018. Наблюдения за кормовым поведением грязышника *Limicola falcinellus* на осеннем пролете в Казахстане // Русский орнитологический журн. Т. 27. Экспресс-выпуск № 1619. С. 2637–2640 [2017].
- Cramp S., Simmons K.E.L., 1983. The Birds of the Western Palearctic. V. 3. Waders to Gulls. Oxford: Oxford University Press. 913 p.
- Dann P., 1999. Foraging behaviour and diets of Red-necked Stints and Curlew Sandpipers in South-Eastern Australia // Wildlife Research. V. 27. P. 61–68.
- Davies N., Green R., 1976. The development and ecological significance of feeding techniques in the Reed Warbler (*Acrocephalus scirpaceus*): Animal Behavior. V. 24. № 1. P. 213–229.
- Fellows B., 2013. Spurting behaviors in Wading Birds // Wader study group Bulletin. V. 120. № 3. P. 208–209.
- Fitzpatrick J., 1980. Foraging behavior of neotropical Tyrant Flycatchers // Condor. V. 82. № 1. P. 43–57.
- Gibson D.D., 1981. Migrant birds at Shemya Island. Aleutian Islands. Alaska // Condor. V. 83. № 1. P. 65–77.
- Higgins P.J., Davies S.J.J.F., 1996. Handbook of Australian. New Zealand and Antarctic birds. Volume Three – Snipe to Pigeons. Melbourne, Victoria: Oxford University Press. V. 3. 1086 p.
- Mac Nally R.C., 1994. On characterizing foraging versatility. illustrated by using birds // Oikos. V. 69. № 1. P. 95–106.
- Newton I., 2008. The Migration Ecology of birds. London: Academic Press. 976 p.
- Pearson R.G., Parker G.A., 1973. Sequential activities in the feeding behaviour of some Charadriiformes // Journal Natural History. V. 7. № 5. P. 573–589.
- Prater A.J., 1972. The ecology of Morecambe Bay. III. The food and feeding habits of Knot (*Calidris canutus* L.) in Morecambe bay // Journal of Applied Ecology. V. 9. № 1. P. 179–194.
- Remsen J., Robinson S., 1990. A classification scheme for foraging behavior of birds in terrestrial habitats // Studies in Avian Biology. V. 13. P. 144–160.
- Robinson B., 2016. Spurting and filter feeding behaviors of a juvenile Red-necked Stint (*Calidris ruficollis*). Ornithologi: A studio for bird study. [Электронный ресурс]. Режим доступа: <https://ornithologi.com/2016/08/17/>. Дата последнего посещения: 30.06.2022.

FORAGING BEHAVIOUR OF THE RED-NECKED STINT (*CALIDRIS RUFICOLLIS*, SCOLOPACIDAE, CHARADRIIFORMES) DURING THE AUTUMN MIGRATION AT VARIOUS LOCALITIES OF THE RUSSIAN PACIFIC COAST

A. A. Vinogradov¹, *, A. G. Rezanov², **

¹Tver State University, Tver, 170100 Russia

²Moscow State Pedagogical University, Moscow, 105568 Russia

*e-mail: Vinogradov.AA@tversu.ru

**e-mail: RezanovAG@mgpu.ru

The foraging behaviour of the Red-necked stint (*Calidris ruficollis*, Scolopacidae, Charadriiformes) was analyzed in detail. The observations were carried out by the authors on the coasts of the Sea of Okhotsk near Magadan and Ola (August 2010), and on Urup Island, Kuriles (August–September 2021, as part of the complex expedition of the second field season “Eastern Bastion – Kuril Ridge”, organized jointly by the Expeditionary Center of the Ministry of Defense of the Russian Federation and the Russian Geographical Society. The diversity of stint species-specific feeding techniques was assessed, and their list compiled, based on a digital coding system. A schematic presentation of the foraging strategies of the Red-necked stint has been proposed.

Keywords: feeding techniques, digital coding, classifiers