

Литература

Завьялов Е.В., Якушев Н.Н., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю. 2002. Птицы севера Прикаспийской низменности: некоторые аспекты состава фауны, редкие и новые элементы // *Рус. орнитол. журн.* Экспресс-вып. **182**: 333-341.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск **197**: 828-842

О возрастной структуре популяций птиц

Н.Н.Данилов

*Второе издание. Первая публикация в 1969**

Возрастная структура — одна из существенных характеристик популяций. Она определяет прежде всего поддержание их численности на известном уровне. Этому вопросу посвящена обширная литература. Подробно и обстоятельно собственные наблюдения и литературные сведения о значении размножения и смертности разных возрастных групп в динамике численности популяций были проанализированы Д.Лэком (1957). Хотя не со всеми его выводами можно согласиться, но нельзя не признать, что это наиболее значительная работа, посвящённая динамике численности и её регуляции. Но значение возрастной структуры не ограничивается изменением размножаемости и смертности в популяциях. С.С.Шварц (1959) на мышевидных грызунах показал неодинаковое значение разных возрастных групп в поддержании численности и жизни популяций. На птицах это по сути дела не рассматривалось, хотя некоторые исследователи, например, Д.Лэк (1957), О.И.Семёнов-Тян-Шанский (1959), пришли почти к тем же выводам.

Возрастной состав популяций имеет непосредственное отношение к пространственной их структуре, поскольку молодым особям свойственно стремление к расселению и заселению новых мест. В зависимости от складывающихся экологических условий и соотношения разных возрастных групп может значительно изменяться распределение популяции по территории. Наконец, возрастной состав и расстояние, на которое способны расселяться молодые особи, влияют на размеры популяций, понимая под этим совокупность особей, между которыми теоретически возможно свободное скрещивание и которые на протяжении нескольких поколений сохраняют своё единство. Они определяют и степень взаимодействия между популяциями.

Рассмотрение всех этих вопросов на птицах представляет несомненный интерес, так как по способности к расселению и рассеиванию, по формам образования пар они отличаются от других животных. Между тем специфика этого класса обуславливает трудности, возникающие при анализе возрастного

* Данилов Н.Н. 1969. О возрастной структуре популяций птиц // *Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных*. Свердловск: 72-84.

состава популяций птиц. Во-первых, отсутствуют достаточно надёжные методы определения возраста половозрелых особей. Во-вторых, миграции птиц и послегнездовые кочёвки не позволяют последовательно и непрерывно проследить изменения в возрастном составе. В-третьих, исследования затруднены рассеиванием части птиц по местам гнездовий.

Методы определения возраста птиц

Для исследования возрастной структуры популяций нужны достаточно надёжные и простые способы определения возраста птиц, начиная со времени оставления молодыми гнёзд. Многочисленные и точные сведения о возрасте птиц и особенно о смертности в разных возрастных группах получены при мечении кольцами в молодом возрасте. Этот метод будет широко применяться и в будущем. Но он не во всех случаях одинаково эффективен, что зависит от возможностей отлова для кольцевания и особенно последующего обнаружения птиц. Осложняется это и тем, что в каждой популяции большинство птиц оказывается не окольцованными либо потому, что всех особей пометить не удаётся, либо в связи с появлением пришлых из других мест. Мы столкнулись с трудностями применения мечения при работе с мухоловкой-пеструшкой *Ficedula hypoleuca*, так как ни одна из помеченных в месте стационарных работ на Среднем Урале в течение нескольких лет молодых и взрослых птиц не вернулась в последующие годы.

Наибольший интерес для экологических исследований представляют методики, позволяющие определять возраст из проб, полученных отловом или отстрелом из популяции. В качестве признаков возрастных групп использовали вес, размеры тела и отдельных его частей, окраску, особенности смены оперения, развитие отдельных органов, особенности формирования скелетных структур. До настоящего времени широкое применение нашло только определение возрастных групп по окраске, а остальные признаки использовались либо применительно к отдельным видам, либо в некоторых случаях разрабатывалась методика, но не делалось попытки применить её для анализа возрастного состава популяций.

По весу достаточно надёжно можно отличать только молодых в начальный период постэмбрионального развития: у воробьиных, дятлов, большинства сов и хищников до оставления гнёзд, у большинства куликов, пластинчатоклювых и куриных до распадаения выводков. Так, по данным О.И.Семёнова-Тян-Шанского (1959), молодые рябчики *Tetrastes bonasia* и белые куропатки *Lagopus lagopus* в сентябре уже не отличаются от взрослых по весу, вес молодых тетеревов *Lyrurus tetrax* и самок глухаря *Tetrao urogallus* несколько меньше в среднем, но различия столь невелики, что не могут быть использованы в качестве критерия возраста. Только вес самцов глухарей до осени второго года жизни (примерно 14 месяцев) чётко отличается от веса старых и может служить признаком возраста.

Об использовании общих размеров птиц или отдельных частей их тела для определения возраста можно сказать то же, что и о весе. О.И.Семёнов-Тян-Шанский (1959) выявил, что самцы глухаря и тетерева на первом году жизни хорошо отличаются по длине и форме рулевых перьев. Длина их у первых 22-27 см (у старых 30-36 см), у вторых 16-18 см (у старых 20-23 см).

А.П.Чмутова и Л.М.Смирнова (1962) установили возрастные изменения клювов ворон *Corvus cornix*, но их нельзя применить, так как в работе не указаны пределы изменчивости и степень перекрывания признаков.

Окраска оперения служит надёжным и самым простым способом различения молодых первого года жизни от более взрослых особей и широко используется орнитологами. Но для основной массы птиц применение её ограничено летними и раннеосенними месяцами, поскольку по окончании послегнездовой линьки они неотличимы от взрослых. Исключение составляют орлы, у которых окончательный взрослый наряд появляется на третий-пятый год жизни, и крупные чайки, сохраняющие следы юношеской окраски два-три года. У отдельных видов, как у чечевицы *Carpodacus erythrinus*, самцы надевают взрослый наряд на второй год. Соотношение таких самцов и нормально окрашенных среди гнездящихся особей Урала значительно изменялось по годам. Так, в 1965 г. на свежих вырубках в районе строящейся железной дороги Ивдель—Обь около 40% самцов не имели розовой окраски головы и груди. Это может указывать не только на соотношение первогодков и взрослых в популяции, но и быть следствием того, что меняется количество самцов, приступающих к размножению на первом и втором году жизни. Самцы тетерева до третьего года сохраняют на верхних кроющих перьях крыла и хвоста рыжеватый струйчатый рисунок. В первом годовом наряде он более развит и, кроме того, на голове и шее встречаются отдельные пёстрые перья.

У некоторых птиц окраска первого взрослого наряда не достигает полной интенсивности. Так, Гартман (Haartman 1949) привёл данные, показывающие, что взрослые самцы мухоловки-пеструшки имеют более тёмную окраску, чем первогодки. Пересчёт его цифровых материалов свидетельствует, что среди тёмных самцов первогодки могут составлять не более 5.5%, в то же время среди светлых старых может быть до 2%. Кроме того, имеется группа промежуточной окраски, состоявшая из 65% старых и 35% первогодков. Правда, вследствие географических различий окраски это менее выражено в Средней Европе и перекрывание окраски в разных возрастных группах может быть ещё больше, чем в Северной Европе. Мы пробовали использовать этот признак при работе близ г. Свердловска. У нас в 1956 г. из 50 самцов тёмных было 8, или 16%, светлых — 26, или 5%, остальные промежуточные; в 1957 г., соответственно, из 80 — 11, или около 14%, и 52, или 65%; в 1958 г. из 39 — 5, или около 13%, и 19, или 48%. Если принять, что на Среднем Урале окраска изменяется с возрастом так же, как в Южной Финляндии, то среди гнездящихся в 1956 г. было 63% самцов первогодков и 37% более взрослых; в 1957 г. — соответственно, 72 и 28%; в 1958 г. — 61 и 39%. Но вряд ли такой подход может быть признан без проверки его другими способами достаточно точным.

Как один из возможных путей определения возраста в некоторых случаях могут быть использованы размеры окрашенных частей перьев. Так, Кессель (Kessel 1951) нашёл, что у молодых скворцов *Sturnus vulgaris* длина ирридирующей части перьев горла почти вдвое меньше, чем у особей двух лет и старше. Возможно, исследования в этом направлении позволят отличать первогодков от старых птиц у значительного числа видов.

Особенности смены оперения и роста новых генераций перьев в целях определения возраста мало исследованы, но имеющиеся немногочисленные работы подобного рода показывают его перспективность. Так, у пластинчатоклювых до окончания смены рулевых перьев, то есть практически до отлёта, можно молодых отличать от старых по форме вершин опахала, поскольку вершины стержней молодых птиц сохраняют следы прикрепления эмбриональных перьев и опахало не доходит до них (Тугаринов 1941). В.Ф.Ларионов (1953) разработал для кряквы *Anas platyrhynchos* методику, позволяющую по смене рулевых определять у молодых возраст с точностью до 10-15 дней. О.И.Семёнов-Тян-Шанский (1959) для установления возраста молодых тетеревиных птиц использовал особенности смены маховых перьев. Вестерсков (Westerskov 1958) дал таблицы для установления даты выплывания кекликов *Alectoris graeca*, фазанов *Phasianus colchicus*, серых *Perdix perdix* и белых куропаток по длине отдельных маховых перьев.

Гораздо дольше можно различать первогодков куриных птиц по двум первым маховым перьям, которые у них не сменяются при постювенийной линьке и имеют заострённые вершины, а не округлые, как у старых. У глухарей и тетеревов имеются светлые, а у белых и тундряных *Lagopus mutus* куропаток тёмные пятна на вершине второго махового, и наконец, по большей изношенности первых двух маховых перьев (Koskimies 1953; Dorney, Holzer 1957; Семёнов-Тян-Шанский 1959; и др.). Есть сведения, что по большей изношенности первостепенных маховых можно отличать молодых у некоторых видов куликов, в частности у американского вальдшнепа *Philohela minor* (Sheldon, Greeley, Kupa 1958).

Наконец, видимо, имеются различия в размерах перьев разной генерации. Так, было найдено, что внешние маховые и рулевые перья воротничковых рябчиков *Bonasa umbellus* у первогодков имеют меньший диаметр (Dorney, Holzer 1957). Возможная ошибка за счёт перекрывания признаков была определена в 14-18%. О.В.Митропольский (1962) установил, что по длине стержней первых четырёх маховых у куликов-сорок *Haematopus ostralegus* можно безошибочно различать три возрастные группы: молодых, не размножавшихся годовалых особей и половозрелых взрослых птиц.

Мы нашли отличия в длине крыла самцов больших синиц *Parus major* первого года жизни и старшего возраста (табл. 1). Возраст в этом случае контролировали по пневматизации черепа. Отличия были статистически достоверны, и при пользовании в качестве возрастного признака только длиной крыла в группу взрослых попадало всего 4% молодых самцов. Самки не имели статистически достоверных различий, и кривые распределения молодых и взрослых по длине крыла совпадали более чем на 90%. У полевых *Passer montanus* и домовых *P. domesticus* воробьёв ни самцы, ни самки не имели отличий и кривые распределения совпадали на 85-95%.

К отличиям между перьями разных генераций относятся и возрастные изменения окраски, о которых упоминали ранее.

Из внутренних образований, которые пытались использовать для определения возраста, следует упомянуть фабрициеву сумку и вес хрусталика. Фабрициева сумка редуцируется к наступлению половой зрелости и может

до первого сезона размножения служить возрастным признаком. Мы пытались использовать её при работе с воробьиными птицами, но вынуждены были от этого способа отказаться, так как она сильно варьирует индивидуально, а в конце осени обнаруживается с трудом. Наш опыт показал, что этот способ не имеет преимуществ перед более простыми методиками определения возраста по оперению и особенностям формирования скелета.

Таблица 1. Длина крыла взрослых и молодых больших синиц, полевых и домовых воробьёв

Вид	Пол	Взрослые		Молодые	
		$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim
<i>Parus major</i>	Самцы	80.1±0.2	80.0—82.0	76.4±1.6	72.0—80.0
» »	Самки	74.1±0.8	72.0—75.0	73.9±1.4	69.0—78.0
<i>Passer montanus</i>	Самцы	71.3±1.2	68.3—75.0	70.5±1.5	63.7—75.0
<i>Passer domesticus</i>	Самцы	78.4±1.1	75.0—82.8	76.0±1.8	70.0—80.2

Возрастные изменения сухого веса хрусталика глаз обнаружены в разных группах позвоночных животных. Исследования Л.Н.Добринского (Добринский, Михалев 1966) на птицах свидетельствуют о том, что это может быть достаточно надёжным признаком только на начальных этапах постэмбриогенеза. Совместно с ним на кафедре зоологии Уральского университета были проведены исследования на домашних курах, возраст которых был известен. Они показали, что различия в весе хрусталика молодых и взрослых особей сохранялись до 9-месячного возраста, а далее исчезали. Возрастные изменения происходят во многих органах, но, нам кажется, что последние из-за значительной изменчивости и трудностей методического характера (необходимость специального вскрытия и препарирования органа, несовершенство количественного выражения его состояния) вряд ли будут широко использованы для определения возраста.

С.В.Кириковым (1939) был разработан метод определения возраста глухарей *Tetrao urogallus* по срастанию швов и разрастанию костного вещества черепа. Позднее он был уточнён О.И.Семёновым-Тян-Шанским (1959) и применён для анализа возрастного состава. Этот метод позволяет устанавливать возраст самцов до весны пятого года жизни и самок до трёх лет. Мы пытались найти изменения в скелетных структурах различных птиц, которые позволили бы судить об их возрасте. Для этого изготавливали распилы и шлифы через разные кости. Однако никаких слоистых образований, которые позднее были обнаружены у млекопитающих (Клевезаль, Клейненберг 1967; и др.), не обнаружили. В.Л.Бианки (1913) указывал на позднее окончание пневматизации лобной кости воробьиных птиц и на возможность длительного различия молодых и взрослых особей. Неро (Nero 1951), исследуя процесс пневматизации лобной кости домовых воробьёв, установил, что пневматизированные участки исчезают к 181-му дню, а следы пневматизации — к 221-му дню. Таким образом, около 40 дней сохраняется насыщенная кровеносными сосудами скелетообразующая

ткань, хорошо заметная сверху в виде кровоподтёков на местах последних участков пневматизации. Этот признак применён при изучении некоторых воробьиных птиц (Stresemann, Sachtleben 1920; Löhrl, Bohringer 1957) и голубей (Harrison 1957).

Нами было предпринято изучение общих особенностей формирования крыши черепа воробьёв и синиц. Установлено, что полупрозрачные непневматизированные участки исчезали у некоторых молодых полевых воробьёв к середине декабря, почти у всех — в конце февраля, сохранялись у отдельных особей до конца марта. У всех молодых домовых воробьёв они сохранялись до середины декабря, в феврале наблюдались у 65%, в марте — у 41%. У молодых больших синиц полупрозрачные участки в середине ноября имелись у всех особей, в середине декабря — у 56%, к середине января исчезали у всех, но следы пневматизации у некоторых особей были различимы до конца февраля. Непневматизированные участки у черноголовых гайчек *Parus montanus* в начале ноября занимали от 15 до 75% крыши черепа, в начале марта они отсутствовали. Исследования показали, что половых, локальных и географических вариаций в протекании процессов пневматизации нет. Наблюдавшиеся индивидуальные различия, видимо, обусловлены разными сроками вылупления птенцов.

Кроме того, мы измеряли толщину лобной кости по медиальной линии, на поперечных срезах на уровне заднего края глазниц, так как было установлено, что она здесь имеет наименьшую толщину. Измерения проводили с помощью окулярмикрометра бинокулярного микроскопа ($\times 28$). Выяснено, что с исчезновением полупрозрачных непневматизированных участков у молодых особей процесс пневматизации крыши черепа не прекращается и толщина лобной кости увеличивается (в месяц на 0.003–0.004 мм). Возможно, этот процесс идёт в течение почти всей жизни, так как среди взрослых особей встречались отдельные особи с исключительно толстой крышей черепа. Выделить их в особые возрастные группы мы не смогли, так как не прослежены изменения за летний период и не выработано критериев.

В результате рассмотрения различных путей разработки методики определения возраста птиц мы пришли к выводу, что наиболее перспективны два из них: 1) по особенностям смены оперения и различиям между первой и последующими генерациями перьев и 2) по изменениям в процессах формирования черепных костей, включая сюда зарастание швов, разрастание костного вещества и пневматизацию. Во всяком случае, нам кажется совершенно реальным различие впервые гнездящихся и более взрослых птиц, что, как видно будет позднее, имеет наибольшее значение при анализе возрастной структуры популяций.

Возрастной состав гнездящихся птиц

Почти все сведения о возрастном составе, имеющиеся в литературе, относятся к послегнездовому состоянию популяций. О возрастном составе размножающихся птиц сведений исключительно мало, несмотря на особое значение их для понимания изменений численности и других процессов, протекающих в популяциях. Это объясняется неразработанностью методик

определения возраста. Все имеющиеся данные получены кольцеванием птиц и на видах, удобных для этого. Так, Кройтц (Creutz 1955) установил возрастной состав мухоловок-пеструшек, В.М.Поливанов (1957) — мухоловок-пеструшек, скворцов, городских ласточек *Delichon urbica* и чёрных стрижей *Apus apus*. Поскольку мы рассматриваем только соотношение разных возрастных групп в целом, а не изменения по годам, то берутся средние результаты за 5-6 лет (табл. 2).

Таблица 2. Возрастной состав гнездящихся птиц, %

Вид	Происхождение	Возраст, лет						
		1+ (x)	2+ (x+1)	3+ (x+2)	4+ (x+3)	5+ (x+4)	6+ (x+5)	7+ (x+6)
<i>Ficedula hypoleuca</i> (Creutz 1955)	Местные	34.1	34.1	17.7	8.2	3.5	1.2	1.2
	Пришлые	74.4	15.7	7.0	2.3	0.4	0.2	—
<i>Ficedula hypoleuca</i> (Поливанов 1957)	Местные	50.0	37.5	12.5	—	—	—	—
	Пришлые	85.2	7.9	4.9	2.0	—	—	—
<i>Delichon urbica</i> (Поливанов 1957)	Местные	70.5	18.1	6.7	1.9	1.0	1.8	—
	Пришлые	82.7	12.0	3.5	1.7	0.1	—	—
<i>Sturnus vulgaris</i> (Поливанов 1957)	Местные	23.0	42.6	18.1	11.4	3.3	1.6	—
	Пришлые	78.8	11.8	4.9	2.6	1.1	0.4	0.4
<i>Apus apus</i> (Поливанов 1957)	Местные	15.3	7.7	38.5	30.8	7.7	—	—
	Пришлые	57.1	15.2	11.2	8.0	5.1	2.2	0.5

При рассмотрении этих материалов обращает на себя внимание значительное расхождение в соотношении младших возрастных групп между птицами, окольцованными птенцами в месте наблюдения, т.е. местными по происхождению, и окольцованными уже взрослыми, т.е. пришлыми. Это обусловлено тем, что молодые в очень небольшом количестве возвращаются на место рождения. Данные об их возрасте основываются на количественно небольшом материале и более варьируют. При оценке возраста пришлых возможна ошибка в связи с тем, что не все особи начинают гнездиться на первом году жизни. Есть различия в сроках созревания между самцами и самками. Вследствие этого в первую и последующие возрастные группы попадают особи разного возраста. Если для мухоловок-пеструшек принимать, как видно из данных по местным птицам, соотношение перво- и второгодков примерно равным, то на основании многочисленных данных разных авторов о смертности молодых и взрослых, проанализированных Д.Лэком (1957), можно теоретически рассчитать соотношение в первой возрастной группе тех и других. Поскольку после первого года жизни смертность воробьиных, утиных и куриных птиц устанавливается на уровне 40-60%, то первая и последующие возрастные группы должны состоять примерно на 1/3 из особей, которые на один год старше основной массы группы. Однако в их число могут попасть также птицы более старшего возраста, сменившие по каким-либо причинам места гнездования. Таким об-

разом, эта методика, несмотря на кажущуюся точность, даёт только приближённое представление о возрастном составе популяций.

Сведения о возрастном составе получены нами при изучении процессов пневматизации черепа у двух видов воробьёв, больших синиц и черноголовых гаичек (табл. 3). Последний отстрел их производился в конце февраля и в марте, т.е. накануне гнездования. Можно полагать, что за оставшееся время изменения возрастного состава не были существенными. Кроме того, в таблицу 3 включены мухоловки-пеструшки, у которых, как указывалось выше, была сделана попытка определить возрастную группу по интенсивности окраски самцов. Хотя эти сведения не претендуют без проверки другими методами на точность, совпадение полученных цифр с результатами, полученными при кольцевании, позволяет использовать их как ориентировочные. Приведённые данные во всех случаях, кроме оседлых воробьёв, свидетельствуют о преобладании в популяциях гнездящихся птиц молодых над взрослыми особями. Наиболее изменчиво отношение между первой возрастной группой, состоящей из птиц, впервые приступающих к размножению, и старыми особями, размножавшимися ранее. Между старыми разного возраста количественные отношения почти не изменялись. Это подтверждается и многочисленными сведениями (Лэк 1957; и др.), свидетельствующими о почти одинаковой смертности у них по годам, что приводит к пропорциональному уменьшению их количества с возрастом.

Таблица 3. Возрастной состав птиц, установленный по пневматизации черепа и интенсивности окраски самцов, %

Вид	Год	Молодые	Взрослые
<i>Passer montanus</i>	1958	36	64
» »	1959	44	56
» »	1960	19	81
<i>Passer domesticus</i>	1958	45	55
» »	1959	33	67
» »	1960	20	80
<i>Parus major</i>	1958	54	46
<i>Parus montanus</i>	1958	65	35
<i>Ficedula hypoleuca</i>	1956	67	33
» »	1957	72	28
» »	1958	61	39

На основании эмпирических данных может быть построена теоретическая кривая возрастного состава, отклонения от которой будут показателями изменений в популяциях. При обычной смертности взрослых на уровне 40-60% для поддержания неизменной численности молодых должно быть тоже 60-40%. В тех случаях, когда можно длительное время контролировать популяцию и установить смертность, теоретическая кривая возрастной структуры может быть построена с большей точностью. Так, Дейвис (Davis

1959) установил возрастной состав популяции скворцов, найдя, что выживание взрослых самцов составляет 44%, самок 30%.

Сезонные изменения возрастного состава

Имеется достаточно сведений о смертности потомства в гнездовой период у птенцовых птиц и до распада выводков у куриных и водоплавающих. О дальнейших изменениях возрастного состава их почти нет. По данным Эмлена (Emlen 1940), количество взрослых сокращается почти равномерно в течение всего года, несколько больше смертность только в гнездовой период. В группе молодых калифорнийских перепелов *Lophortyx californicus* значительное сокращение численности происходило до осени и затем в первый сезон гнездования.

По наблюдениям над полевыми воробьями близ г. Свердловска в 1967 году (данные Е.С. Некрасова) установлено, что они имеют два выводка за сезон, причём число гнездящихся второй раз составляло 73% от первоначального. Среднее количество яиц в первой кладке 5.2, во второй 5.3. Среднее число оставивших гнёзда молодых в первом и втором составило по 4.4. Таким образом, плодовитость на пару за весь сезон составила 9.1 яйца, а вылетело из гнёзд 7.7 молодых, что составляет 85% от числа отложенных яиц. Эти данные можно принять за отправные для расчёта смертности потомства в течение года. В разные годы на пару взрослых приходилось в сентябре-октябре от 4.9 до 9.1 молодых, или от 54% до почти полного сохранения потомства, в ноябре 3.0-3.2, или 33-35%, в декабре 2.2, или 23%, в январе 1.1, или 12%, в феврале-марте 0.5-1.5, или 5.6-16%. У домовых воробьёв бывает до трёх выводков за сезон. Число гнездившихся второй раз составляло 90% от первоначального, третий — 35%. Среднее число яиц за весь сезон составляло 5.2, покинуло гнёзда в среднем по 4.2 молодых на выводок. Таким образом, общая плодовитость равнялась 11.8 яйца на пару, а число выведенных птенцов составляло 9.8, т.е. 83%. На пару взрослых приходилось в октябре 8.5 молодых, или 72% от количества отложенных яиц, в ноябре 5.4, 8.5 и 8.6, или 46-73%, в декабре 5.1, или 43%, в феврале-марте 0.5, 1.0 и 1.3, или 4.2-11%.

У черноголовых гаичек на Среднем Урале обычно бывает два выводка. Среднее количество яиц за сезон на гнездо ($n = 24$) равнялось 7.1. Поскольку число пар, имеющих второй выводок, не установлено прямыми наблюдениями, то мы по соотношению гнёзд, найденных в конце мая-июне и в июле, принимаем число гнездящихся второй раз за 50% от первоначального и ориентировочно устанавливаем плодовитость, равную 10.6 яйца на пару. Среднее количество молодых в выводках в конце лета равнялось 5.1. На пару взрослых приходилось в ноябре 4.0 молодых, или около 40%, в марте 3.8, или лишь немного меньше, чем осенью.

Конечно, приведённые цифры дают лишь приближённое представление об истинной смертности по сезонам, поскольку здесь взяты данные за разные годы. Вычислялось отношение молодых к взрослым, убывание которых не могло быть установлено. Можно только с уверенностью полагать, что она была выше найденной. Смит (Smith 1856) установил годовую

смертность молодых домовых воробьёв на уровне 70%, а старых — 42, причём из последних 56% гибли в сезон размножения, а далее она распределялась равномерно на все месяцы. Но один вывод может быть сделан: наиболее изменчивы по годам смертность за летний период и, следовательно, количество молодых, доживающих до зимы. В большинстве случаев к началу зимы их оставалось половина и менее. Зимняя смертность распределялась более равномерно по месяцам и годам. У воробьёв она в группе молодых была выше взрослых, у гаичек — примерно равной. Ганзен (Hansen 1954) по разбившимся у маяков Дании птицам определил следующие изменения в количестве молодых, приходящихся на 100 взрослых осенью и весной, соответственно: у зарянки *Erithacus rubecula* 311 и 283, у белобровика *Turdus iliacus* 195 и 163, у певчего дрозда *T. philomelos* 184 и 60, у скворца *Sturnus vulgaris* 110 и 55, у веснички *Phylloscopus trochilus* 286 и 70. У некоторых видов смертность молодых и взрослых была примерно равна и, по-видимому, небольшая, а у других — у молодых выше, чем у взрослых, и происходило дальнейшее изменение возрастного состава.

Совершенно иной тип изменений возрастного состава наблюдался у больших синиц. С ноября до начала марта встречались только молодые особи, а в течение марта состав изменялся, и к концу месяца старые составляли 46% от всех особей вида. То, что это обусловлено миграциями, подтверждается кольцеванием и нахождением в марте в других районах Урала птиц, державшихся всю зиму в г. Свердловске.

Возрастной состав и изменения численности

Многочисленными исследованиями (Лэк 1957; и др.) показано, что плодовитость птиц по годам варьирует мало и не может сколько-нибудь значительно влиять на изменения численности. Нам кажется, что последние определяются сложными взаимоотношениями популяций с условиями среды, и полностью игнорировать вариации в плодовитости не приходится, поскольку они различно выражены у отдельных видов в разной географической среде. Так, на Южном Ямале и Полярном Урале различия в средних размерах кладок по годам достигали у варакушки *Luscinia svecica* 1.6 яйца, у белобровика 0.6, у белой трясогузки *Motacilla alba* 0.8, лугового конька *Anthus pratensis* 0.5, чечётки *Acanthis flammea* 0.7, овсянки-крошки *Emberiza pusilla* 0.5, у рябинника *Turdus pilaris* на Среднем Урале 0.8, у шилохвосты *Anas acuta* в низовьях реки Оби 0.9 (Данилов 1966).

Несомненно большое влияние на состояние популяций оказывают изменения в смертности, которая в зависимости от складывающихся условий может сильно варьировать. Уже упоминалось, что многочисленными работами при использовании разных методик установлено, что смертность молодых в первый год жизни в 1.5-2 раза превышает смертность взрослых особей. Особенно велика она в первый месяц или первые несколько месяцев жизни. Приведённые нами материалы об убывании количества молодых воробьёв и гаичек показывают то же самое. Несмотря на то, что наблюдается значительный отход воробьёв зимой, он был менее изменчив по годам, чем гибель летом. Всё это свидетельствует о значении смертности

молодых в первое время жизни для понимания изменений численности популяций (значение изменений смертности молодых общеизвестно).

Смертность взрослых не только ниже, чем молодых, но и менее изменчива по годам. Это отмечал О.И.Семёнов-Тян-Шанский (1959) для тетеревиных птиц и это видно из данных Кройтца (Creutz 1955) и др. Отсюда следует разное значение взрослых и молодых в изменениях численности и поддержании постоянства популяций. Взрослые, гнездившиеся ранее особи не только сохраняют определённый уровень, но, отличаясь консерватизмом в выборе мест гнездования, сохраняют территориальность. Кроме того, известно, что старые отличаются несколько большей плодовитостью и большей выживаемостью потомства в гнездовое время. Это создаёт предпосылки для ускорения роста популяции при депрессиях численности, когда она состоит почти из одних взрослых.

Значение молодых заключается в том, что от их количества зависит общий уровень численности. Все имеющиеся в литературе данные о возрастном составе показывают, что при возрастании численности увеличивается соотношение молодых. Несмотря на значение молодых в изменениях численности, во многих случаях для перелётных и кочующих птиц эти изменения не определяются успехом размножения в данном месте. К этому выводу пришли Гаартман (Naartman 1951), Н.П.Дубинин (1955), А.С.Мальчевский (1954, 1957) и мы (Данилов 1954, 1966) в результате долговременных наблюдений над изменениями количественного состава отдельных видов и орнитофауны в целом на отдельных участках территории. Молодым птенцам свойственно стремление к расселению (возврат околованных молодых на места рождения в редких случаях достигает 8-9% у воробьиных птиц, обычно бывает меньше). Даже при высокой смертности большая часть их избирает для гнездования иные места. Кольцеванием установлено, что среди мухоловок-пеструшек Южной Финляндии пришедших из других районов было в среднем за несколько лет самцов 62.3%, самок 86.2% (Naartman 1951), в Саксонии, соответственно, 59.4 и 65.0 (Creutz 1955).

Значение возрастной структуры популяций имеет непосредственное отношение к ряду важных практических вопросов. Так, Александер (Alexander 1958) считал, что одних данных об изменениях численности для определения путей хозяйственного использования отдельных видов недостаточно, надо ещё учитывать и возрастной состав. Низкая численность при малом количестве молодых свидетельствует о депрессии популяции, а в сочетании с преобладанием молодых сигнализирует о предстоящем нарастании популяции. Стабильная численность при большом числе молодых — показатель правильного использования популяции, высокая численность и малый процент молодых наблюдается при снижении продуктивности популяции и недопромысле.

Из разной роли молодых и взрослых в поддержании состояния популяции следует необходимость особой охраны взрослых особей и для охотничьих птиц ограничение способов и сроков охоты, при которых добываются взрослые птицы.

Возрастная структура и постоянство состава местных группировок птиц

Из приведённых материалов, свидетельствующих о чётко выраженном гнездовом консерватизме взрослых самцов, несколько меньшей привязанности самок к территории и расселении молодых, следует, что в результате этого состав воробьиных птиц, населяющих определённый участок территории, ежегодно обновляется не менее чем на 50%. В некоторых случаях количество пришлых особей достигало 80%. Вследствие этого состав каждой местной группировки птиц фактически через два-три года заменяется особями из других районов. С.Онно (1964) нашёл, что даже при большом постоянстве мест гнездования сизых чаек *Larus canus*, у которых на прежние места возвращается 98% взрослых и 70% молодых остаются верными месту рождения, состав гнездовых колоний полностью сменяется пришлыми через 9 лет. Это приводит к тому, что генетический состав местных группировок птиц ежегодно перестраивается (Мальчевский 1957) и делает невозможным существование более или менее обособленных популяций.

Быстрая перестройка и перекомбинация генетического состава усиливается тем, что у воробьиных птиц, как показал опыт кольцевания, ежегодно сменяются партнёры при образовании пар. Даже в случае неудачного гнездования самка, как правило, покидает самца и этот район. Пара на этом участке формируется заново. Совершенно естественно, что скорость генетической перекомбинации определяется возрастным составом местного населения вида. Возрастание количества молодых ведёт к усилению обмена генетической информацией, сокращение — к уменьшению, но всё же не прекращает этот процесс.

Таким образом, популяции птиц должны занимать обширные территории. Размеры последних определяются расстоянием, на которое могут расселиться молодые. Сведений об этом в литературе очень мало, и подчас они носят случайный характер. Приводимые для некоторых воробьиных птиц данные, например для скворца (Поливанов 1957), мухоловки-пеструшки (Haartman 1949; Поливанов 1957; и др.) показывают, что с удалением от места рождения уменьшается количество обнаруженных птиц. Это рассматривалось как доказательство стремления молодых возвратиться в место рождения или поселиться вблизи него. Но надо иметь в виду, что вероятность обнаружения таких меченых птиц с возрастанием расстояния уменьшается, поскольку площадь предполагаемых территорий гнездования увеличивается пропорционально квадрату расстояния. Кроме того, нахождение окольцованных птиц носит случайный характер. Некоторое представление о расселении дают сведения о максимальных расстояниях, на которых были обнаружены птицы. Так, некоторое количество латвийских мухоловок-пеструшек поселялось в 100-200 км от места рождения (Михельсон, Чаун, Вискне 1956), известны случаи разлёта до 300 км, а одна самка, окольцованная в заповеднике Бузулукский бор, найдена на гнездовье в Тульских засеках, т.е. на расстоянии почти 900 км (Лихачёв 1955). В.В.Бианки (1960) установил, что между колониями полярных крачек *Sterna paradisaea* Кандалакшского залива имеется широкий обмен молодыми особями, и предполагал гнездование некоторого количества их в более отдалённых

районах. В Астраханском заповеднике были найдены кваква *Nycticorax nycticorax* и каравайка *Plegadis falcinellus*, окольцованные на оз. Балатон (Скокова 1959). В настоящее время накоплено довольно много сведений о влиянии условий, складывающихся во время весеннего перелёта и вызывающих либо недолёт до мест рождения или перелёт (пролонгацию миграций), на выбор места гнездования. В то же время есть наблюдения, свидетельствующие о том, что территория частью птиц избирается осенью (Kalela 1958). Об этом говорят и опыты с завозом молодых мухоловок-пеструшек в новые районы (Поливанов 1956; Щербаков 1956). Если молодых завозили вместе с взрослыми, то последние не наблюдались на другой год, а часть молодых возвращалась сюда, хотя возврат был не выше, чем в места рождения, т.е. и в этом случае часть особей переселялась в новые места.

Интересный эксперимент по выяснению времени формирования привязанности к территории провёл Лёрль (Löhr 1959). Выпуская в разное время на островном участке леса молодых мухоловок-белошеек *Ficedula albicollis*, воспитанных в вольере (одна группа содержалась в месте рождения, другая в 30 км от него), он установил, что привязанность к территории формируется в последние две недели перед отлётом на зимовки. Эти данные позволяют установить связь расселения молодых с экологическими условиями и объяснить наблюдающиеся различия в возврате молодых на места рождения. При благоприятных условиях выводки и молодые долго задерживаются в районе гнезда и в следующий год возвращаются сюда же, а при неблагоприятных откочёвывают в другие районы. При этом дальность откочёвок тоже определяется экологическими условиями.

Таким образом, можно считать, что популяции большинства птиц занимают значительные территории. Есть данные, заставляющие сомневаться в значении географических преград для ограничения популяций. Основное значение должны иметь особенности птиц и экологические условия, складывающиеся на отдельных участках ареала.

Литература

- Бианки В.Л. 1913. Наставление для собирания птиц, их гнёзд и яиц // *Программы и наставления для наблюдения и собирания коллекций по геологии, почвоведению, метеорологии, гидрологии, нивелировке, зоологии и ботанике*. СПб.: 242-320.
- Бианки В.В. 1960. Результаты кольцевания полярных крачек // *Тез. докл. 4-й Прибалт. орнитол. конф.* Рига: 8-9.
- Данилов Н.Н. 1954. Изменчивость птиц и миграции // *Тез. докл. 2-й Прибалт. орнитол. конф.* Таллин.
- Данилов Н.Н. 1966. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. 2. Птицы. Свердловск: 1-148.
- Добринский Л.Н., Михалев М.В. 1966. К методике определения возрастной структуры популяции животных (на примере *Sterna*) // *Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР* 51: 107-115.
- Дубинин Н.П. 1955. О проблемах изменения фауны птиц в лесах юго-восточной части СССР // *Сообщ. Ин-та леса АН СССР* 4: 3-30.
- Кириков С.В. 1939. О возрастных изменениях глухарей и возрастном составе их на токах // *Науч.-метод. зап. Комитета по заповедникам* 2: 98-109.
- Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. 1967. *Определение возраста млекопитающих*. М.

- Ларионов В.Ф. 1953. Возрастные признаки у кряквы и их использование для оценки размножения // *Докл. АН СССР. Нов. сер.* **93**, 3: 555-558.
- Лихачёв Г.Н. 1955. Мухоловка-пеструшка (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) и её связь с гнездовой территорией // *Тр. Бюро кольцевания* **8**: 123-156.
- Лэк Д. 1957. Численность животных и её регуляция в природе. М.: 1-404.
- Мальчевский А.С. 1954. Орнитофауна парка Лесотехнической академии им. С.М.Кирова (г. Ленинград) и её изменения с 1880 по 1950 г. // *Уч. зап. Ленингр. ун-та* **181**: 53-60.
- Мальчевский А.С. 1957. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // *Вестн. Ленингр. ун-та* **9**: 58-70.
- Митропольский О.В. 1962. К вопросу определения возраста птиц по длине маховых перьев // *Орнитология* **4**: 416-417.
- Михельсон Г.А., Чаун М.Г., Вискне Я.А. 1956. О расселении мухоловки-пеструшки на гнездование по данным кольцевания // *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М.: 144-15.
- Онно С. 1964. О структуре локальной популяции у сизой чайки, речной и полярной крачек // *Вопросы внутривидовой изменчивости наземных позвоночных животных и микроэволюция*. Свердловск.
- Поливанов В.М. 1956. Опыт массового переселения мухоловки-пеструшки в степные дубравы // *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М.: 137-138.
- Поливанов В.М. 1957. Местные популяции у птиц и степень их постоянства // *Тр. Дарвинского заповедника* **4**: 79-155.
- Семёнов-Тян-Шанский О.И. 1959. Экология тетеревиных птиц // *Тр. Лапландского заповедника* **5**: 1-318.
- Скокова Н.Н. 1959. Результаты кольцевания ибисовых (Ibididae) и цаплевых (Ardeidae) в СССР // *Миграции животных* **1**: 67-94.
- Тугаринов А.Я. 1941. *Пластинчатоклювые*. М.; Л.: 1-383 (Зоол. ин-т АН СССР. Фауна СССР. Нов. сер. Птицы. Т. 1. Вып. 4).
- Чмутова А.П., Смирнова Л.М. 1962. Возрастные изменения клюва птиц // *Орнитология* **4**: 418-422.
- Шварц С.С. 1959. О возрастной структуре млекопитающих // *Тр. Урал. отд. МОИП* **2**.
- Щербаков И.Д. 1956. Опыт переселения молодых мухоловок-пеструшек // *Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми*. М.: 161-170.
- Alexander M.M. 1958. The place of aging in wildlife management // *Amer. Sci.* **46**, 2.
- Creutz G. 1955. Der Trauerfliegenschnapper (*Muscicapa hypoleuca* Pall.) eine Populationsstudie // *J. Ornithol.* **3**.
- Davis D.E. 1959. The sex and age structure of roosting starlings // *Ecology* **40**, 1.
- Dorney R.S., Holzer F.V. 1957. Spring aging methods for rufed grouse cock // *J. Wildlife Manag.* **21**, 3.
- Emlen J.T. 1940. Sex and age ratios in survival of the California quail // *J. Wildlife Manag.* **4**.
- Haartman L. von. 1949. Der Trauerfliegenschnapper. I. Ortstreue und Rassenbildung // *Acta zool. fenn.* **56**.
- Haartman L. von. 1951. Der Trauerfliegenschnapper. II. Populationsprobleme // *Acta zool. fenn.* **67**.
- Hansen L. 1954. Birds killed at lights in Denmark 1886-1939 // *Videnskab. medd. Dansk. naturhistor. foren.*
- Harrison J.G. 1957. The development of skull pneumatization in the wood pigeon // *Bull. Brit. Ornithol. Club* **77**, 2.
- Kalela O. 1958. Über ausserbrutzeitliches Territorialverhalten bei Vögeln // *Suomalais. Tiedeakat. toimituks. Sar. A IV*, **42**.
- Kessel B. 1951. Criteria for sexing and aging European starlings (*Sturnus vulgaris*) // *Bird Band.* **22**, 1.

- Koskimies J. 1953. Kanaintien ian maaritvs siipisulista // *Suomen Riista* 8.
- Löhr H. 1959. Zur rage des Zeitpunctes einer Prägung auf die Heimatregion beim Halsbandschnäpper, *Ficedula albicollis* // *J. Ornithol.* 100, 2.
- Löhr H., Bohringer P. 1957. Untersuchungen an einer sudwestdeutch Population des Haussperling, *Passer domesticus* // *J. Ornithol.* 98, 3.
- Nero R.W. 1951. Pattern and rate of cranial ossification in the House Sparrow // *Wilson Bull.* 93.
- Sheldon W.G., Greeley F., Kupa J. 1958. Aging fall-shot American woodcocks by primary wear // *J. Wildlife Manag.* 22, 3.
- Smith D. 1956. Mortality of the house sparrow // *Bird Study* 3, 4.
- Stresemann E., Sachtleben J. 1920. Die europaische Mattkopfmeisen // *Verh. Ornithol. Ges. Bayern* 14.
- Westerskov K. 1958. Alterbestimmung und Schlupfzetdatierung mit Hilfe der Handschwingen europaischer Huhnervögel // *Z. Jagdwiss.* 4, 3.



ISSN 0869-4362

Русский орнитологический журнал 2002, Экспресс-выпуск 197: 842-843

О гнездовании погоныша *Porzana porzana* у Караганды

В.Ленхольд

Второе издание. Первая публикация в 1956*

Сведения о гнездовании погоныша *Porzana porzana*, равно как и о других периодических явлениях в жизни этой птицы для Казахстана (как и вообще для азиатской части СССР), очень скудны. Так, совершенно не известно гнездование погоныша в центральных частях Казахстана, нет наблюдений и над его пролётом в этих местах. Поэтому излагаемые ниже наблюдения могут иметь определённый интерес.

У Караганды погоныш встречается как на весеннем, так и на осеннем пролётах. О численности его во время пролёта мы ничего сказать не можем, так как в нашем распоряжении имеются лишь отрывочные данные о трёх встречах этой птицы. 30 сентября 1945 и 14 мая 1952 на улицах посёлка Большая Михайловка нами подобраны одиночные погоныши, разбившиеся о провода. 16 августа 1948 на картофельном поле близ этого посёлка был пойман один экземпляр этой птицы.

Погоныш не только пролетает близ Караганды, но и гнездится здесь. В пойме р. Букты, в местах, густо заросших камышом, или в затопленных ивняках я слышал в июне и июле 1952 и 1953 крики нескольких погонышей. Здесь же было найдено гнездо погоныша. Место гнездования представляет пойму Букты, занятую лугом, где на одном из рукавов речки есть участок около 500 м длиною, густо заросший камышом; в небольшом количестве здесь растёт также тростник, осока и другие болотные растения.

* Ленхольд В. 1956. О гнездовании погоныша у г. Караганды // *Тр. Ин-та зоол. КазССР* 4: 201-202.