

УДК 598.882

Т. А. Кашенцева

## ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ЧЕРНЫХ СТРИЖЕЙ (*APUS APUS*) В ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Настоящая работа является первой попыткой выявления некоторых демографических параметров лесной популяции черных стрижей в средней полосе России, что позволит в дальнейшем оценить причины колебания численности, высокой гибели птиц в отдельные годы, и, в конечном счете, выявить регуляторные механизмы популяции. В работе использован материал 23-летнего кольцевания и повторных отловов стрижей в Окском заповеднике, а также личные наблюдения автора в 1974—1979 гг.

За время существования колонии (возникновение ее датируется 1941 г.) в Окском заповеднике сложилась стабильная популяция черных стрижей, гнездящихся в скворечниках. Ежегодно на территории колонии присутствует около сотни птиц. Как правило, большая часть из них участвует в размножении (табл. 1).

Таблица 1. Результаты кольцевания стрижей в 1974—1979 гг.

Данные	1974	1975	1976	1977	1978	1979
Число гнезд	41	31	31	14	21	23
Число отловленных гнездящихся стрижей	52	36	50	21	28	29
Число окольцованных гнездящихся стрижей	27	13	12	2	3	6
Число окольцованных негнездящихся стрижей	—	15	2	17	—	—
Число возвратов	28	40	42	62	26	25
Процент вылова гнездящихся птиц	63	58	80	70	66	63

В негнездящийся резерв колонии входят молодые неполовозрелые (Weitnauer, 1947), а также ранее гнездившиеся птицы, не размножающиеся в данном сезоне. Причин негнездования взрослых птиц может быть несколько: гибель одного из партнеров по размножению и невозможность найти нового, истощение, беспокойство на гнезде и т. п.

Методика отлова сводилась к регулярным проверкам искусственных гнездовий в течение всего репродуктивного периода. Стрижи очень медлительны на гнездах, и при появлении кольцевателя затаиваются, даже не пытаясь вылететь из скворечника. Кроме того, птиц ловили с помощью скворечников-самоловов в период выбора гнездовий. Широко используемые в Западной Европе для отлова стрижей ставные сети в условиях леса не применимы. Для их постановки нет необходимых узких коридоров между глухими массивами.

За последние 6 лет под контролем находилось 60—80% гнездящихся птиц, метили всех птенцов и поймали 70 не участвовавших в размножении птиц. Процент отлова гнездящихся и холостых птиц неодинаков. Гнездящихся птиц поймать намного легче, чем нерегулярно залетающих в скворечники. Отлов последних поэтому носит случайный характер. Таких стрижей ловили при визуальных наблюдениях за колонией в тех скворечниках, где не было стрижиных гнезд. Этот способ отлова особенно результативен в хорошую погоду, когда стрижи тратят меньше времени на кормовые полеты и чаще залетают в гнездовья. Негнездящихся стрижей удавалось поймать также случайно во время тотальных про-

верок гнездовых как днем, так и ночью. Особенно эффективны оказались проверки гнездовых в плохую погоду, когда стрижи пережидают сильный дождь, ветер, ночуют в холодные ночи в скворечниках.

Картотека кольцевания птиц Окского заповедника содержит информацию о 667 окольцованных стрижах, 156 из которых были неоднократно отловлены в последующие годы (318 повторных встреч, считая за одну встречу поимку птицы раз в сезон). Эти встречи стрижей, помеченных в заповеднике, мы будем называть в дальнейшем также и возвратами. Основную массу повторно отловленных в заповеднике стрижей составляют взрослые, ранее гнездившиеся в колонии птиц. Из 317 стрижей, помеченных птенцами, встречено на месте рождения всего 13 (4,1%), тогда как из 350 окольцованных взрослыми, в район гнездования вернулось 142 птицы (40,1%). Стриж не относится к категории птиц, преследуемых человеком, поэтому «случайных» возвратов колец не получено. На основе возвратов колец со стрижей в 1950—1974 гг. удалось вычислить ежегодную смертность взрослых птиц по формуле, предложенной Найс (Nice, 1937, цит. по Паевскому, 1974). Смертность рассчитывалась по повторным отловам живых птиц, окольцованных взрослыми, которые, как уже было отмечено, составляют наиболее многочисленную группу присутствующих в колонии стрижей. Причем при высокой степени гнездового консерватизма у стрижей мала вероятность переселения птиц, однажды размножавшихся в колонии (Кашенцева, 1978). Считается, что птица погибла, если в течение 1—2 лет она в колонии больше не встречена. За летальный возраст стрижа принимается дата последней его встречи в колонии. Фактически продолжительность жизни птицы больше в среднем на полгода. Если она впоследствии не вернулась в колонию, значит погибла в течение следующего года. Возвраты последних 5 лет не учитывались, т. к. помеченные стрижи не достигли максимальной продолжительности жизни, т. е. еще не получено полного ожидаемого числа возвратов в район гнездования.

$$m = \frac{d_1 + d_2 + d_3 + \dots + d_n}{d_1 + 2d_2 + 3d_3 + \dots + nd_n} = \frac{d_x}{xd_x},$$

где  $m$  — смертность взрослых птиц,  $d_n$  — число птиц, окольцованных взрослыми, выжившими к  $n$ -году жизни.

В нашем случае  $m = \frac{84}{343} = 0,244 \cdot 100 = 24,4 \pm 2,3\%$  (табл. 2). Стан-

дартное отклонение ( $\sigma$ ) определялось по формуле  $\sigma = m \sqrt{\frac{1-m}{d_x}}$ . Одна из причин возможного некоторого завышения смертности — получение неполного числа возвратов от птиц-долгожителей. В некоторые годы птицы либо отсутствуют в колонии, либо не размножаются и не отлавливаются, либо гнездятся, но не бывают пойманы.

Имея цифровое значение смертности взрослых птиц, можно определить их среднюю продолжительность жизни из формулы:  $e_x = \frac{2-m}{2m} = \frac{2-0,244}{2 \cdot 0,244} = 3,6$  года (Lack, 1954, цит. по Паевскому, 1974). Наибольший возраст отмечен в заповеднике для двух стрижей. Их ловили в течение 11 лет после кольцевания. В действительности возраст этих птиц больше, т. к. они были помечены взрослыми. Аналогичные сведения мы находим у Гладика (Hladík, 1959). По данным Вейтнауэра (Weitnauer, 1975), возраст стрижа может достигать 21 года.

Анализируя результаты массового отлова гнездящихся стрижей в 1974—1979 гг., большинство из которых были окольцованные ранее, мы пытаемся выяснить возрастной состав гнездящихся птиц. Сложность заключается в том, что почти все птицы, за редким исключением, окольцованные взрослыми, и точный их возраст неизвестен. Для того, чтобы избежать грубой ошибки в расчетах, мы отнесли даты рождения птиц на

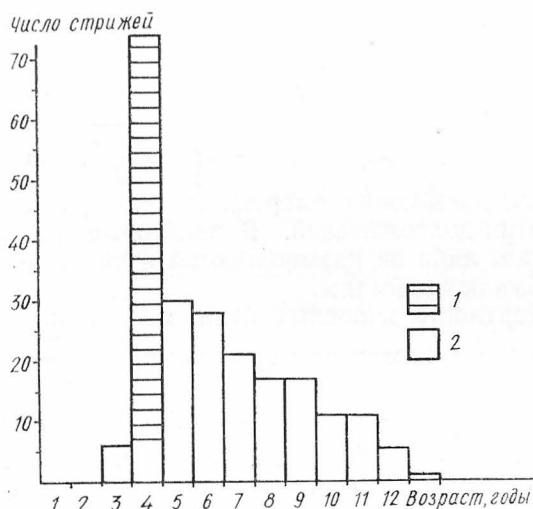
Таблица 2. Возвраты стрижей, окольцованных взрослыми

Показатель	Годы после кольцевания											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	Всего
Число возвратов по годам после кольцевания	12	14	20	5	12	6	4	5	3	1	2	84
Выжило к данному году	84	72	58	38	33	21	15	11	6	3	2	343

4 года ранее от даты первого отлова в том случае, когда птицу метили в период насиживания или выкармливания птенцов, и на 2 года, если стриж окольцован взрослым, но в данный сезон не размножался. Описанный способ расчетов основан на знании особенностей биологии репродуктивного периода. Стрижи начинают размножаться в 4-летнем возрасте. Есть сведения о гнездовании 2-летних (Weitnauer, 1947) и 3-летних стрижей (Magnusson, Svärdson, 1948). Но такие случаи редки, и, как правило, заканчиваются неудачно (Perrins, 1971). Два случая из собственной практики подтверждают это предположение. Две молодые птицы приступили к размножению в возрасте 4 лет. Одна из них годом раньше была поймана в колонии, но не размножалась. Гистограмма (рисунок) обобщает 6-летние материалы по возрасту гнездящихся птиц. Заштрихованный столбик над возрастом 4 года — группа неокольцованных птиц, отловленных при гнездовании. Величина этой возрастной группы будет в действительности немного меньше за счет тех стрижей, которые остались не пойманными при размножении в прошлые годы. Иногда стрижи бросают гнездо вскоре после откладки яиц и поймать хозяев гнезда не удается. Однако если принять, что из гнездящихся птиц ежегодно должно быть около 10 неокольцованных, т. е. впервые приступающих к размножению иммигрантов, что соответствует пополнению популяции, равной ежегодной смертности стрижей, то практически к 1976—1977 гг. все местные птицы, размножавшиеся ранее, должны быть окольцованы.

Следовательно, при существующем проценте отлова и кольцевания вероятность возвращения непомеченной птицы, гнездящейся в прежние годы, настолько мала, что ее можно считать близкой к нулю.

Наиболее многочисленная возрастная группа — 4-летние, т. е. впервые размножающиеся стрижи. Размер последующих возрастных групп постепенно убывает в порядке увеличения



Возрастной состав гнездящихся стрижей:

1 — число неокольцованных; 2 — число окольцованных.

возраста, что соответствует ежегодному естественному отходу. Резкое падение численности гнездящихся стрижей после 4 лет указывает на значительно большую смертность птиц, размножавшихся впервые в сравнении со средней ежегодной смертностью взрослых птиц.

Выживаемость взрослых (величина обратная смертности) равна 75,6%. Несколько выше этот показатель для швейцарских стрижей — 83% (Weitnauer, 1947), шведских — 81% (Magnusson, Svärdson, 1948), английских — 79% (Perrins, 1971).

Для вычисления выживаемости молодых при условии стабильности популяции мы использовали следующую формулу (Паевский, 1970):

$$S_0 = \frac{n_1 \cdot m}{n_2} = \frac{80 \cdot 0,244}{29} = 0,675 \cdot 100 = 67,5\%,$$

где  $S_0$  — выживаемость молодых,  $m$  — среднегодовая смертность взрослых,  $n_1$  — количество птиц-родителей,  $n_2$  — количество их птенцов, нормально покинувших гнездо. Расчет произведен на материале 1974 г., когда воздействие на успех размножения со стороны наблюдателя было наименьшим. Поэтому количество птенцов, нормально покинувших гнездо, более соответствует естественному.

Путем простейших вычислений, используя полученные значения среднегодовой смертности взрослых, выживаемости взрослых и молодых, а также располагая данными о количестве благополучно вылетевших птенцов, можно теоретически вычислить количество стрижей, выживших к году размножения и число их возможных возвратов. Из 29 птенцов ко второму году жизни должно выжить 19, к третьему — 15, к четвертому — 11. Сопоставив эту цифру с числом молодых в действительности вернувшихся в район рождения из помеченных 29 — 2, можно определить степень дисперсии молодого поколения местной популяции. Выраженная в процентах эта величина близка 80 %. Столь небольшой возврат молодых птиц к месту рождения на гнездование зависит от нескольких факторов. Это во-первых, невозможность запечатления территории в период постэмбрионального развития при закрытом способе гнездования. Вскоре после вылета из гнезда молодые, как правило, не возвращаясь больше в него, покидают колонию. Для них начинается время кочевок и миграции. По-видимому, запечатление будущего места размножения происходит у стрижей именно в этот период. Редкие случаи возвращения молодых в район рождения можно объяснить их совместными кочевками с ранее гнездившимися в колонии стрижами, либо присутствием в колонии в период запечатления, если такое происходит вскоре после вылета из гнезда. Мы располагаем информацией о 20 случаях, когда неокольцованные птицы, неразмножавшиеся в колонии, гнездились там же в последующие годы. Приведем некоторые литературные данные по этому вопросу. Из 123 птенцов в район рождения возвратился только один, два расселились на 14 и 44 км (Hladík, 1959), из 621 птенца возвратилось 8 (Perrins, 1971), 1 из 39 вернулся в место, расположенное в 14 милях от района рождения (Cutcliffe, 1955). Однако Вейтнауэр (1975) отмечает значительно большее число возвратов от стрижей, окольцованных птенцами — 88 из 181. Можно предположить, что такое расхождение в степени возврата молодых объясняется особенностями расположения колоний и условиями гнездования в них. Вейтнауэр работал с колонией стрижей в сельской местности, где дефицит мест для гнездования в отличие от городских колоний в Швеции и Англии. Колония в Окском заповеднике достаточно обособлена территориально и ограничена количеством искусственных гнездовий в светлом сосновом бору, где стрижи предпочитают гнездиться. В 2,5 км от центральной усадьбы находится «филиал» основной колонии. Это аналогичное место гнездования стрижей в скворечниках, однако с меньшим числом гнезд. Интересны случаи переселения птиц из основной колонии во вторую и наоборот. 3 из 10 случаев переселения — факты возвращения окольцованных птенцов. Все они помечены на центральной усадьбе и через 3—5 лет вернулись в «филиал». Один из них загнездился там. 7 стрижей пойманы при следующих обстоятельствах: 1 окольцованный неразмножавшийся встречен на следующий год на гнезде, 4 птицы, помеченные на центральной усадьбе взрослыми на гнездах, продолжали размножаться на новом месте. Причиной переселения для них явилась, по-видимому, потеря гнезда и партнера по размножению в год, предшествующий переселению. Нельзя отбрасывать и беспокойство на гнездах, как

фактор, способствующий смене гнездовья. Детали переселения двух птиц не известны. Кроме того, стрижи гнездятся в скворечниках, развесенных в окрестных селах, а также в высоких постройках крупных сел. По-видимому, этих мест для расселения молодых при небольшом размещении колонии вполне достаточно.

### SUMMARY

667 swift individuals were ringed in the Oka reservation during 1950-1979 with subsequent recapture of 318 individuals. The per cent index of return to the colony for birds ringed both young and adult is found to be 4.1 and 40.1, respectively. Mortality in adult ringed birds reached 24.4%, average lifetime 3.6 years, maximal age — 11 years. The most numerous group consisted of four-year birds starting reproduction. The young dispersion degree at the survival rate 67.5% is 80%.

Кашенцева Т. А. Об особенностях гнездования черных стрижей в Оксском заповеднике.— Тр. Окск. гос. заповедника, 1978, вып.14, с. 183—190.

Паевский В. А. Смертность и возрастной состав популяции зяблика.— В кн.: Тез. докл. отчет. науч. сессии Зоол. ин-та АН ССР по итогам работ 1969 г. Л., 1970, с. 20—21.

Паевский В. А. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц.— В кн.: Исследования по биологии птиц. Л., 1974, с. 142—185.

Cutcliffe A. S. Further notes on the swift, 1944—1954.— Brit. Birds, 1955, 48, N 5, p. 193—203.

Hladik B. Nekolik poznatek k bionomii rorysa obecheho, *Apus apus* (L.).— Zool. a entomol. listy, 1958, 7, N 3, p. 261—271.

Magnusson M., Svärdson G. Livslangd hos tornsvalar (*Micropus apus* L.).— Vor Fagelvärld, 1948, 7, N 3, p. 129—144.

Perrins C. Age of first breeding and adult survival rates in the swift.— Bird Study, 1971, 18, N 2, p. 61—70.

Weitnauer E. Am Neste des Mauersegler (*Apus apus* L.).— Ornitol. Beob., 1947, 44, N 5, S. 184—182.

Weitnauer E. Lebensdauer, Partnertreue, Ortstreue sowie Fernfunde beringter Mauersegler *Apus apus*.— Ornitol. Beob., 1975, 72, N 3, S. 87—100.

Окский  
государственный заповедник

Поступила в редакцию  
29.X 1980 г.

УДК 599.735. 3(477.45)

Ю. М. Романов, А. В. Ромашин

## МАТЕРИАЛЫ ПО ЭКОЛОГИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ КОСУЛИ В КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Самым обычным и многочисленным представителем семейства оленевых (*Cervidae*), обитающих в Калининградской обл., является европейская косуля (*Capreolus capreolus* L.). За последние 25 лет ее численность значительно изменялась: спады чередовались с ростом поголовья (рис. 1). Сокращения численности наблюдались в 1965, 1969, 1979 гг. Подобные флюктуации — результат многоснежных суровых зим, которые вызвали повышенную смертность косули. В 1977—1978 гг. численность ее в Калининградской обл. достигает своего наивысшего значения и составляет около 8 тыс. особей при средней плотности 28,5 экз. на 1000 га.

По территории области косуля размещена довольно неравномерно (рис. 2). Наибольшая плотность отмечена в центральной ее части, где среди охотничьих хозяйств по этому показателю можно выделить Полесское и Анграпское охотхозяйства, в которых, по данным за 1977 г., обитало соответственно 60,0 и 58,6 особей на 1000 га лесной территории.