

МЕНЗБИРОВСКОЕ ОРНИТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО ПРИ ОБН РАН
СТАВРОПОЛЬСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

РАЗВИТИЕ СОВРЕМЕННОЙ ОРНИТОЛОГИИ В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Труды XII Международной
орнитологической конференции Северной Евразии
(Ставрополь, 31 января - 5 февраля 2006 г.)

Ставрополь
2006

УДК 598.2
ББК 28.693.35
Р 17

Редколлегия:

Белик В.П. (ответственный редактор), Коблик Е.А., Курочкин Е.Н.,
Лиховид А.А., Маловичко Л.В.

Р 17 Развитие современной орнитологии в Северной Евразии: Труды XII Международной орнитологической конференции Северной Евразии. - Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. - 738 с.
ISBN 5-88648-547-3

Сборник содержит наиболее важные и актуальные материалы, представленные на XII Международной орнитологической конференции государств Северной Евразии в г. Ставрополе 31 января - 5 февраля 2006 г. Рассматриваются основные результаты в изучении фауны, орнитогеографии, населения, систематики, экологии, морфологии, синантропизации птиц и др., достигнутые к началу XXI века в странах Северной Евразии, а также современные проблемы орнитологии, в решение которых внесли свой вклад участники конференции. Обсуждаются некоторые методические вопросы, направленные на дальнейший прогресс в орнитологических исследованиях. Все статьи снабжены английскими резюме.

Книга представляет интерес для всех орнитологов, широкого круга зоологов, студентов и преподавателей вузов биологического и географического профиля, многочисленных любителей птиц.

УДК 598.2
ББК 28.693.35

*Книга издана при финансовой поддержке
Посольства Королевства Нидерланды в Российской Федерации*

ISBN 5-88648-547-3

© Ставропольский государственный
университет, 2006

О некоторых внутривидовых механизмах, определяющих успешность размножения обыкновенного скворца

А.Д. Нумеров

Воронежский государственный университет
e-mail: oriolus@vmail.ru

Продуктивность размножения - один из важнейших демографических параметров популяции. Итоговый годовой показатель успешности размножения складывается под влиянием множества факторов, среди которых погодные условия, биотическое окружение и механизмы внутривидовой регуляции являются ведущими. Последние изучены наиболее слабо, хотя уже лишь характер возрастной организации размножающихся особей имеет огромное значение в популяционно-генетическом и, соответственно, в эволюционном аспекте.

Исследования, посвященные влиянию на успешность размножения таких факторов, как возраст гнездящихся птиц, физиологическое состояние или «качество» особей, наследственно-генетические характеристики, в целом немногочисленны. Так, у самок белого гуся (*Anser caerulescens*) с возрастом (от 2 до 5 лет) отмечено общее улучшение репродуктивных показателей. Показана также значимость возврата на территорию предыдущего успешного гнездования (особенно важно - первого) и предыдущего опыта размножения птиц (Finney, Cooke, 1978; Viallefont et al., 1995).

Важное значение возраста и физиологического состояния («качества») самок в успешном размножении доказано исследованиями антарктического глупыша (*Fulmarus glacialisoides*). Показатели успешности размножения глупыша улучшались и у самок, и у самцов в интервале 7-19 лет (Weimerskirch, 1990, 1992).

Изучение малого пестрого дятла (*Dendrocopos minor*) показало, что на количестве птенцов-слетков, наряду с влиянием возраста, сильно сказываются социальные системы спаривания (2,9 % самцов имели несколько самок, а 8,5 % самок - несколько самцов). В итоге последние производили на 39 % больше молодых, чем самки в моногамных парах. Кроме того, уста-

новлен эффект влияния качества территории и индивидуального качества особей на итоговую успешность размножения (Wiktander et al., 2000, 2001).

В 1990-х годах на озере Ваддензее в Германии (Нижняя Саксония) была проведена серия работ по речной крачке (*Sterna hirundo*). Взрослые птицы (>100 особей) и их потомство были помечены пассивными транспондерами (микросхемами, не требующими источника питания) с индивидуальным номером, который регистрировали (считывали) с помощью специальных антенн (Becker, Wendeln, 1997). В качестве показателя физиологического состояния самцов и самок использовали вес гнездящихся птиц. Установлено, что речные крачки формировали пару, как правило, с особями сходного веса, впервые начиная размножаться в возрасте 3 (70 %) - 4 года (эта попытка обычно unsuccessful). Даты начала кладки и объем яиц, скорость роста птенцов, общая успешность размножения положительно коррелировали с физиологическим состоянием обоих родителей, но в первую очередь - с состоянием самки. Успех размножения возрастал также при сохранении на следующий год партнеров в паре и их верности гнездовой территории. В то же время авторы связывают более высокие репродуктивные показатели отдельных птиц не с возрастом, а с их лучшим «качеством» (Wendeln, Becker, 1999; Wendeln et al., 2000; Becker et al., 2001; González-Solis et al., 2004).

По воробьинообразным птицам нам известны подобные исследования популяций мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) (Лихачев, 1966; Анорова, 1976; Steinberg, 1978 и др.) и обыкновенного скворца (Нумеров, 1984, 1985). Результаты этих работ показывают, что на размер кладок и выводков в первую очередь влияет возраст самки.

Целью настоящей работы является анализ результатов многолетних наблюдений и экспериментов по выяснению влияния возраста самки и самца обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) на итоговую успешность размножения.

Материал и методы

Наблюдения за размножением обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris*) проведены в течение 1976-1983 и 1987-1988 гг. в Окском заповедника (Ю-В часть Мещерской низменности, Рязанская область, 54°53' с.ш., 40°50' в.д.) и в 1990-2005 гг. в Усманском бору (С-З Воронежской области, 51°40' с.ш., 39°13' в.д.). На этих территориях скворец гнездится в естественных дуплах и искусственных гнездовьях. Для привлечения птиц использованы скворечники с открывающейся крышкой стандартных размеров (высота: 30 см, дно: 15x15 см). На обеих территориях искусственные гнездовья были размещены однотипно, в соответствии с требованиями к постоянным

пробным площадям. Два главных условия таких пробных площадок: постоянство места расположения гнездовья (высота, ориентация и вид дерева) и одинаковое количество скворечников в период наблюдений (Нумеров, 1991). Все наблюдения проведены нами за птицами, размножающимися в искусственных гнездовьях.

Контроль за откладкой яиц осуществляли ежедневно в середине дня, стараясь минимально беспокоить птиц в этот период. Отлов размножающихся скворцов проводили на гнездах в период насиживания (вторая половина или перед вылуплением птенцов). С целью снижения влияния стресса при отлове, птиц после кольцевания и измерений выпускали в 70-100 м от гнезда. Тем не менее, после отлова некоторые птицы бросали кладки, что связано, вероятно, с индивидуальными особенностями самок. Некоторые из них испытывали, видимо, очень сильный стресс и оставляли гнезда даже с сильно насиженными яйцами. Другие же продолжали откладку яиц и насиживание, будучи случайно отловленными в гнезде с 2-3 яйцами. В среднем, ежегодная гибель гнезд по этой причине составляла от 0 до 8-15 %. Фактор беспокойства со стороны человека особенно сильно воздействовал на гнездящихся птиц в Усманском бору (Воронежская область), так как период начала кладки и насиживания совпадал по срокам с массовым посещением этой территории людьми, что усиливало исследовательский пресс. На территории Окского заповедника «человеческий» фактор играл меньшую роль, и оставление гнезд чаще происходило по другим причинам. Поскольку наблюдения за гнездами разновозрастных особей проводили параллельно, в пределах одной территории и в одно и то же время, то влияние абиотических факторов среды в настоящей работе не рассматривается. Отметим только, что каких-либо особо аномальных отклонений погодных условий от средних за годы наблюдений не зарегистрировано.

Всего на гнездах отловлено 1348 размножающихся скворцов, у которых определен пол и возраст по длине ирридирующей части пера на горле (Maskbriag, 1968; Виноградова и др., 1976). Последовательное определение (сначала пол, затем возраст) обеспечивали уверенное распознавание указанных признаков у 99 % особей. Возможности данной методики определения возраста размножающихся птиц позволяли выявить среди них особей старше 2 лет и годовиков. В 427 случаях возраст определен у обеих птиц из размножающейся пары. Для удобства дальнейшего обсуждения возраст скворцов в парах обозначен буквами: А - самцы старше 2 лет, а — самцы-годовики, В - самки старше 2 лет, в - самки-годовики. Пары обозначены следующими 4 вариантами: ab, АВ (одновозрастные, соответственно - годовики и взрослые) и **Ab** и **aB** (смешанные по возрасту партнеров).

Для оценки успешности размножения использовали стандартные показатели: средний размер кладки и выводка, доля птенцов, благополучно покинувших гнезда, от числа отложенных яиц (в %). Поскольку осмотр гнезд осуществляли многократно в течение периода размножения, расчет успешности вылета птенцов проводили традиционным методом. Для анализа использованы только Гнезда, в которых, кроме возраста самки и самца, были точно известны количество яиц в полной кладке, число вылупившихся птенцов и количество птенцов-слетков. Размеры полных кладок скворца с известным возрастом самки определены в 649 гнездах (441 - Окский заповедник и 208 - Усманский бор), с известным возрастом обоих партнеров - в 363 гнездах (235 - Окский заповедник и 128 - Усманский бор). Судьба яиц прослежена в 193 кладках (930 яиц) в Рязанской и в 105 кладках (517 яиц) - в Воронежской областях.

Кроме наблюдений, с 1983 г. осуществлено более 30 экспериментов по перекладке яиц в гнездах одновозрастных пар скворцов (AB и ab). Однако часть кладок была брошена птицами по различным причинам, часть гнезд погибла на стадии выкармливания птенцов. В итоге пригодными для анализа были признаны только 14 опытов с 28 гнездами, в каждом из которых благополучно вылетел хотя бы один птенец, при условии сохранения контрольных гнезд до момента вылета птенцов в данном году. То есть, минимальное количество успешных в текущем сезоне гнезд должно было составлять четыре: 2 гнезда, принадлежащие одновозрастным парам AB и ab - в опыте, и 2 гнезда таких же пар - в контроле. Количество перекладываемых яиц в экспериментальных гнездах было одинаковым.

Как было показано нами ранее (Нумеров, 2003а), в среднем 12,6 % кладок в Окском заповеднике и 18,7 % в Усманском бору содержат яйца двух и более самок. Это явление, известное как внутривидовой гнездовой паразитизм, характерно для многих популяций скворца (Сема, 1978; Yom-Tov, 1980; Kennedy et al., 1989; Feare, 1991; Pinxten et al., 1991; и др.). Учитывая это, из расчетов исключены все гнезда, содержащие более 6 яиц, а также кладки, в которых появлялось более одного яйца в сутки, и в которых максимальная дистанция Евклида размеров яиц превышала 2,4 (Нумеров, 2003б). То есть, анализу подвергнуты гнезда скворца без признаков внутривидового гнездового паразитизма.

Результаты

Размер кладки и возраст самки. Средние размеры кладок обыкновенного скворца варьировали по годам у самок-годовиков (b) в пределах 4,4-5,3 (Окский заповедник) и 3,0-5,2 (Усманский бор) яиц на гнездо. У взрослых самок (B) этот показатель имел меньшую изменчивость и составлял по годам 4,7-5,5 и 4,3-5,6 яиц на гнездо (заповедник и Усманский бор, соответственно).

Общие средние размеры кладок у самок различного возраста имели достоверные различия ($p < 0,001$) на обеих территориях: Окский заповедник — $4,66 \pm 0,04$ ($n=273$) и $5,03 \pm 0,05$ ($n=168$); Усманский бор - $4,73 \pm 0,07$ ($n=103$) и $5,16 \pm 0,08$ ($n=105$) (самки b и B, соответственно).

Размер выводка и возраст самки. Изменения средних размеров выводков у самок различного возраста тоже имели в целом сходную закономерность на обеих территориях: Окский заповедник - $3,52 \pm 0,11$ и $3,78 \pm 0,14$ (самки b и B соответственно); Усманский бор - $3,87 \pm 0,14$ и $4,71 \pm 0,14$ птенцов-слетков на гнездо. Однако достоверные различия проявились только у группировки птиц Усманского бора ($p < 0,001$).

Учитывая сходство полученных результатов для скворцов обеих территорий, мы вычислили общие средние для кладок и выводков. Объединенные данные (рис. 1) показали высокую достоверность различий этих параметров в гнездах самок скворцов различного возраста ($p < 0,001$).

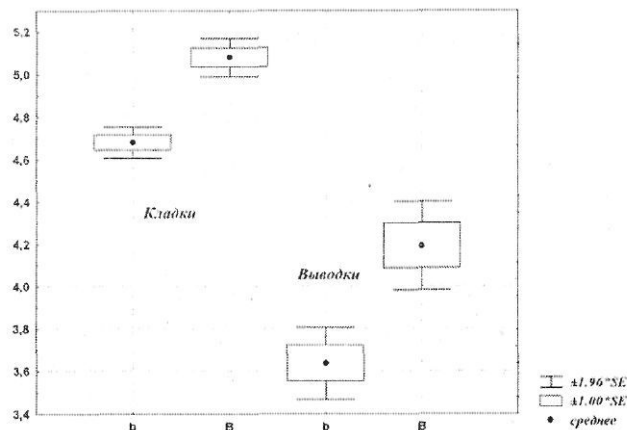


Рис. 1. Средние размеры кладок и выводков молодых (b) и взрослых (B) самок обыкновенного скворца в Окском заповеднике и Усманском бору.
Mean sizes of clutches and broods for first breeding females (b) and aged ones (B) of the European Starling on both areas (Oka Reserve and Usman Bor)

Успешность вылета птенцов и возраст самки. Доля вылупившихся и благополучно покинувших гнездо птенцов, от общего числа отложенных яиц, в гнездах взрослых самок была выше, чем в гнездах самок-первогодков на обеих территориях. У скворцов Усманского бора эти различия были более выражены - $52,09 \pm 2,41\%$ (b) и $71,57 \pm 2,25\%$ (B) ($p < 0,001$), чем у птиц Окского заповедника - $40,71 \pm 1,78\%$ (b) и $45,2 \pm 2,30\%$ (B). Объединенные

данные за все годы наблюдений показали, что из гнезд взрослых самок вылетает достоверно больше птенцов ($57,36 \pm 1,68\%$), чем из гнезд молодых самок ($44,83 \pm 1,44\%$) ($p < 0,01$).

В целом, результаты наблюдений за группировкой птиц, гнездящихся в Усманском бору, подтвердили установленную ранее закономерность для скворцов Окского заповедника (Нумеров, 1985). Самки скворца старше 2 лет имеют лучшие показатели в размножении, по сравнению с годовалыми птицами, не имеющими опыта гнездования.

В то же время, участие самцов обыкновенного скворца в насиживании яиц и выкармливании птенцов тоже может оказывать влияние на итоговую успешность размножения. Рассмотрим основные популяционные показатели размножения с учетом возраста и самки и самца в паре по 4 возможным вариантам - AB, aB, Ab и ab.

Размер кладки и возраст обеих птиц пары. С учетом возраста самца в паре, изменения средних размеров кладок у скворцов Окского заповедника и Усманского бора имели сходную закономерность. Наиболее высокие показатели отмечены у пар, в составе которых были взрослые самки (AB и aB). Самые низкие размеры кладок зарегистрированы у одновозрастных молодых партнеров (ab), а промежуточное положение занимали пары, в которых взрослым был самец (Ab). Правда, достоверные различия отмечены только между парами AB-ab ($p < 0,01$) и aB-ab ($p < 0,05$), но в данном случае важен сходный характер изменений средних размеров кладок у скворцов обеих изучаемых группировок (рис. 2). Объединенные данные представлены на рис. 3.

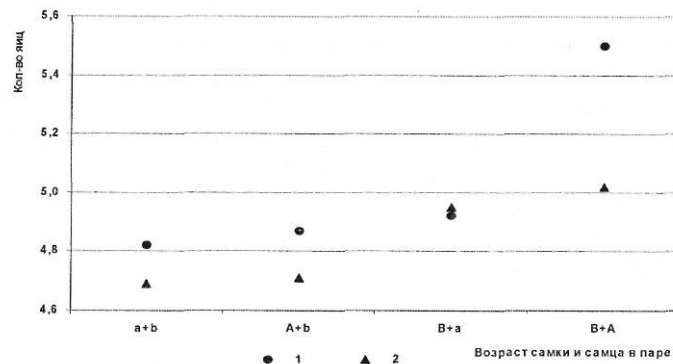


Рис. 2. Изменения средних размеров кладок обыкновенного скворца в зависимости от возраста партнеров: 1 — Окский заповедник; 2 - Усманский бор.
Average parameter variations of the European Starling clutches in relation to the parents age: 1 - Oka Reserve; 2 - Usman Bor

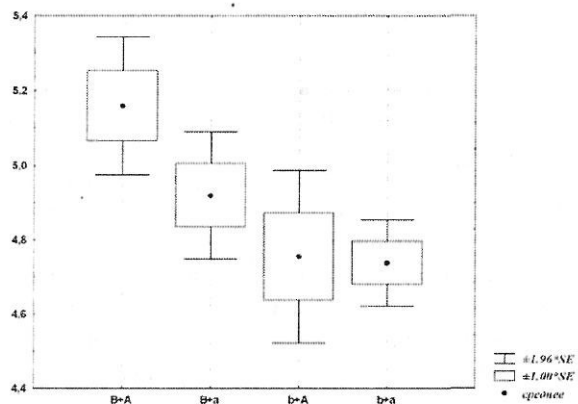


Рис. 3. Средние размеры кладок обыкновенного скворца в зависимости от возраста партнеров на обеих территориях.
Mean sizes of clutches of the European Starling in relation to the parents age on both areas (Oka Reserve and Usman Bor)

Размер выводка и возраст обеих птиц пары. В изменениях средних размеров выводков столь четкой закономерности не проявляется (рис. 4). Достоверные различия средних размеров выводков отмечены только между парами АВ–ab и aВ–ab скворцов Усманского бора ($p < 0,01$). Данные по размерам выводков разновозрастных пар на обеих территориях представлены на рис. 5. Как видим, общий характер и тенденции в различиях средних сохраняются.

Успешность вылета птенцов и возрастной состав пары. Доля птенцов, благополучно покинувших гнездо, у пар из взрослых птиц (AB) достоверно выше, чем в гнездах самок-первогодков на обеих территориях (табл. 1). На стадии кладки и насиживания отход яиц у пар Ab и ab составляет 40,5 % и 40,1 % от общего числа отложенных яиц. У пар, в состав которых входит взрослая самка (AB и aB), гибель яиц ниже (28,6 % и 29,4 %, соответственно). Причиной этих различий является более высокая (в 1,6 раза) доля дефектных яиц (неоплодотворенные и с неразвившимися эмбрионами) у пар с молодыми самками. Роль самца в изменчивости этого показателя практически не прослеживается. Кроме того, доля брошенных и разоренных яиц у пар с молодыми самками также выше. Все это предопределяет различия в количестве вылупившихся птенцов: пары AB и aB - 70-71 %, а пары Ab и ab - 59-60 % птенцов от числа отложенных яиц. К моменту вылета разница в пользу пар с взрослыми самками усиливается (табл. 1).

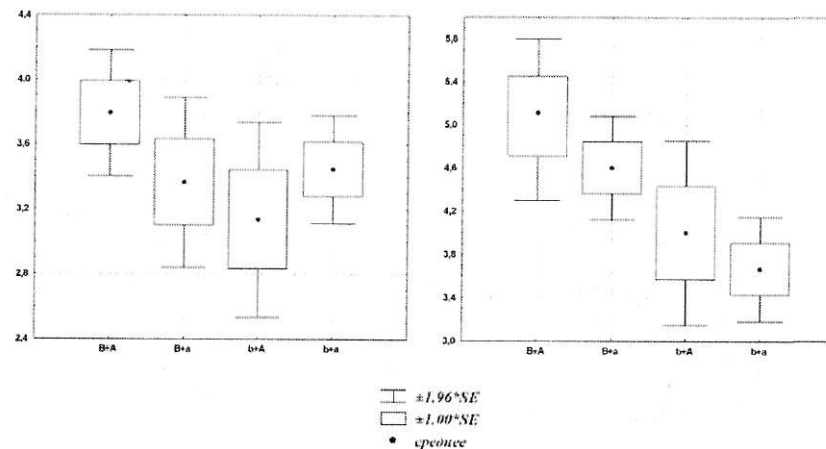


Рис. 4. Изменения средних размеров выводков обыкновенного скворца в зависимости от возраста партнеров: Окский зап-к (1) и Усманский бор (2).
Average parameter variations of the European Starling broods in relation to the parents age: Oka Reserve (1) and Usman Bor (2)

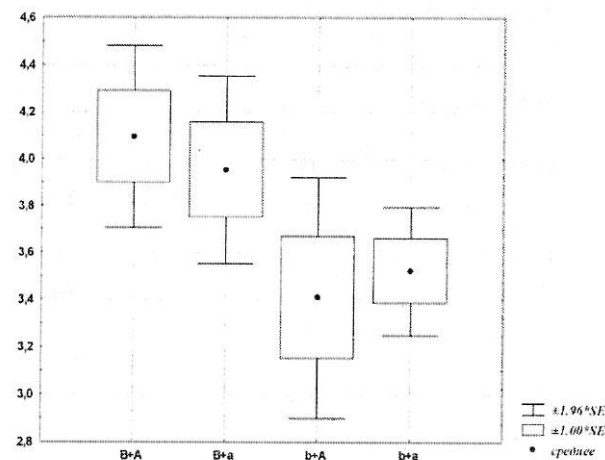


Рис. 5. Средние размеры выводков обыкновенного скворца в зависимости от возраста партнеров на обеих территориях.
Mean sizes of broods of the European Starling in relation to the parents age on both areas (Oka Reserve and Usman Bor)

Таблица 1

**Показатели успешности размножения обыкновенного скворца
в зависимости от возраста самца и самки в паре.
Breeding success parameters of the European Starling in relation to the
parents age**

Показатели	AB	Возрастной	состав пар	
		aB	Ab	ab
Средний размер кладки (n)	5,16±0,09 (63)	4,92±0,09 (87)	4,76±0,12 (49)	4,74±0,06 (164)
Средний размер выводка (n)	4,09±0,20 (32)	3,95±0,20 (42)	3,41±0,26 (22)	3,52±0,14 (69)
Доля вылетевших птенцов от числа отложенных яиц (%)	60,6±3,04	53,8±2,79	41,0±3,26	45,1±1,97
Среднее количество птенцов- слётков на одного родителя	1,61±0,09	1,27±0,05	0,94±0,03	1,06±0,01

Таким образом, по показателям успешности размножения разновозрастные пары скворцов можно выстроить в определенный ряд (от большего к меньшему): AB - aB - Ab (ab).

Обсуждение

Сравнение демографических параметров (табл. 1) свидетельствует о том, что в парах с самцами старше двух лет (AB - Ab) средние размеры кладок и выводков, а также доля вылетевших птенцов существенно выше (1,2-1,5 раза) у пар с взрослыми самками. То есть, наблюдается явное и достоверное влияние возраста самки ($p < 0,01$). В тоже время в парах с самками-первогодками (Ab - ab) влияние возраста самца не прослеживается. Таким образом, обобщенные данные подтвердили полученные ранее выводы о том, что на результативность размножения обыкновенного скворца в первую очередь влияет возраст самки (Нумеров, 1984, 1985). В итоге именно у пар AB соотношение птенцы/родители составляет 1,3-1,6 (табл. 1). Пары скворцов, в состав которых входят самки-первогодки, в лучшем случае «воспроизводят себя» (0,9-1,1).

Сходные результаты по влиянию возраста самок (партнеров) на успешность размножения получены для мухоловки-пеструшки (Лихачев, 1966; Анорова, 1976; Sternberg, 1978 и др.), белого гуся (Finney, Cooke, 1978; Viallefont et al., 1995), антарктического глупыша (Weimerskirch, 1990, 1992), голубого буревестника (*Halobaena caerulea*) (Chastel et al., 1995), большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) (Bregnballe, 2006) и других видов.

Выше мы анализировали собранный материал, оперируя таким критерием, как возраст. В то же время последний аккумулирует в себе различные

свойства. Каждая особь в природе испытывает постоянное воздействие естественного отбора. Взрослые особи, по сравнению с молодыми, подверглись большей экспозиции (времени) отбора. То есть, чем дольше прожила особь, тем больше «отборов» она прошла (во время миграций, зимовок, нескольких размножений). Общеизвестно, что все первые подобные испытания в жизни особи связаны с повышенной смертностью.

С другой стороны, под воздействием отбора элиминируются наименее приспособленные особи, а выживают наиболее «качественные» (особи, обладающие лучшими наследственно-генетическими характеристиками). Логично предположить, что чем дольше прожила особь, тем лучше ее наследственность («качество»). Кроме того, возраст особи отражает, видимо, и приобретенный птицей жизненный опыт. С течением времени в ходе нескольких размножений, миграций, зимовок особи становятся «опытнее».

Таким образом, оставалось неясным, проявлением чего являются более высокие показатели в размножении взрослых птиц: опыта предыдущих размножений или лучшего качества (лучшей наследственности) взрослых особей, по сравнению с первогодками.

Для выяснения этого, с 1983 г. были осуществлены эксперименты по обмену кладок между AB и ab парами. Наши основные предположения сводилось к тому, что значительная часть годовалых птиц не только не имеет опыта размножения, но это и генетически более «худшие» особи, так как они еще не прошли все стадии отбора. А птицы старше 2 лет имеют и лучшую наследственность, и опыт размножения. Итоговая продуктивность (после обмена кладок) должна была показать наличие или отсутствие различий по сравнению с контрольными гнездами. Для контроля использованы наблюдения за размножением сходных по возрасту пар в те же годы. Другие условия и ограничения эксперимента указаны в разделе «Материал и методы».

В результате проведенных экспериментов и анализа полученного материала установлено, что итоговая успешность размножения у пар ab в эксперименте (кладки AB пар) составила 51,7±6,45 % (доля птенцов-слетков от числа отложенных яиц), а собственных кладок (контроль) - 34,4±6,08 % ($p < 0,05$) (рис. 6). В случае с парами AB достоверных различий не выявлено, но тенденция была та же: 61,4±6,45 % (опыт) и 70,0±7,25 % (контроль). Видимо в этой ситуации в определенной степени сказался опыт взрослых птиц, который и сгладил разницу. У пар первогодков (ab) она составила 17,3 % или 1,5 раза (опыт-контроль), а у взрослых только 8,6 %.

Таким образом, на основании проведенных нами экспериментов можно заключить, что наибольшее влияние на итоговую продуктивность размножения

обыкновенного скворца оказывает комплекс факторов, связанных с возрастом размножающихся особей. Как мы уже указывали, возраст - это и количество пройденных конкретной особью отборов, и показатель ее «качества» или наследственно-генетических характеристик, и наличие или отсутствие опыта размножения. Тем не менее, более высокие показатели в размножении взрослых скворцов (в первую очередь — самок) свидетельствуют о лучшем «качестве» (лучшей наследственности) взрослых особей. Значение индивидуального опыта птиц также проявляется, но в меньшей степени.

Данное заключение, по нашему мнению, не противоречит выводам немецких исследователей по речной крачке: более высокие репродуктивные показатели отдельных птиц связаны не с возрастом, а с их лучшим «качеством» (Wendeln, Becker, 1999; Wendeln et al., 2000; Becker et al., 2001; Gonzalez-Solis et al., 2004). Напомним, что речные крачки начинали размножаться в возрасте 3–4 года. То есть, до этого времени могло дожить больше особей с лучшими наследственными свойствами. Большинство особей обыкновенного скворца приступают к размножению в годовалом возрасте. У долгоживущих же видов (глухыш, белый гусь, речная крачка и др.) экспозиция времени действия отбора в 3–4 раза дольше. Поэтому у них в группе впервые размножающихся птиц доля «некачественных» особей ниже.

Другой параметр - сохранение партнера и территории предыдущего размножения - у обыкновенного скворца встречается значительно реже. За все время наблюдений нам ни разу не удавалось поймать птиц, сохранивших пару на следующий год. Группировки гнездящихся скворцов и в Окском заповеднике, и в Усманском бору ежегодно формируются из новых птиц. Доля особей, размножавшихся здесь в предыдущие годы, составляет менее 10 %.

Начало наших экспериментов (1983 г.) совпало с резким снижением числа гнездящихся скворцов, которое наблюдалось с середины 1970-х годов. В период 1983–1988 гг. количество размножающихся пар в Окском заповеднике уменьшилось в 2,5 раза по сравнению с 1976–1982 гг. В Финляндии за период 1970–1985 гг. численность скворцов сократилась на 90 % (Rintala et al., 2003). Возможно, такое повсеместное снижение численности тоже повлияло на репродуктивные показатели скворца, например, путем перестройки поло-возрастной структуры популяций. Следствием этого могла быть несколько иная ситуация в образовании пар. Например, у речных крачек пары формируются из партнеров со сходным весом (Wendeln, Becker, 1999; Becker et al., 2001). У скворца же предпочтений по морфологическим параметрам (длина крыла самца и самки) не выявлено и его пары формировались случайно - в соответствии с частотами особей,

встречающихся в природе. Тогда как по возрасту у скворцов наблюдалось явное предпочтение в выборе одновозрастных партнеров (Нумеров, 1993).

Возможно у видов с различным уровнем смертности и продолжительности жизни репродуктивные стратегии, направленные на поддержание популяционного гомеостаза, неодинаковы. Наличие отдельных, более качественных особей характерно, видимо, для любых видов птиц. По нашим данным, отдельные птенцы скворца из наиболее крупных выводков не только выживают лучше, но и живут дольше, чем отдельные птенцы из маленьких выводков (именно отдельные птенцы, а не выводок целиком) (Нумеров, 2003а). Наличие генетически детерминированных признаков у птенцов скворца было показано исследованиями в Швеции (Smith et al., 1994).

Таким образом, итоговые показатели успешности размножения обыкновенного скворца складываются под влиянием достаточно сложных генотип-средовых отношений. Среди механизмов внутривидовой регуляции важную роль играет динамика возрастной структуры гнездящихся птиц и доля особей, обладающих наилучшими наследственно-генетическими характеристиками.

Благодарности

Помощь при проведении полевых исследований и экспериментов автору оказывали коллеги: Ю.В. Котюков, Т.А. Кашенцева, Е.И. Труфанова, Е.В. Ветров, Ю.А. Мизин, а также студенты-практиканты Воронежского, Нижегородского, Пермского и других университетов. Всем им автор выражает глубокую признательность.

Литература

- Анорова Н.С. 1976. Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц. - Орнитология, 12: 77-86.
- Виноградова Н.В., Дольник В.Р., Ефремов В.Д., Паевский В.А. 1976. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. Справочник. М, Наука: 1-189.
- Лихачев Г.Н. 1966. Размеры кладок мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста самок. - Зоол. журн., 45 (8): 1267-1269.
- Нумеров А.Д. 1984. Успешность размножения обыкновенного скворца в зависимости от возраста партнеров. - Материалы 4-го Всесоюзного совещания "Вид и его продуктивность в ареале" 3-7 апреля 1984. Свердловск: 73.
- Нумеров А.Д. 1985. Возрастные особенности размножения обыкновенного скворца в районе Окского заповедника. - Вестник зоологии, 2: 46-51.
- Нумеров А.Д. 1992. К экологии птиц, населяющих искусственные гнездовья в районе биостанции ВГУ (Усманский бор). - Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж: ВГУ, 1: 65-71.

Нумеров А.Д. 1993. Значение возраста и длины крыла самцов и самок обыкновенного скворца в образовании пар. - Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж: ВГУ, 3: 23-29.

Нумеров А.Д. 2003а. Межвидовой и внутривидовой гнездовой паразитизм у птиц. - Воронеж: ФГУП Воронеж: 1-517.

Нумеров А.Д. 2003б. Внутривидовой паразитизм и его влияние на оценку некоторых оологических параметров. - Актуальные проблемы оологии. Материалы III Международной конференции стран СНГ 24-26 октября 2003 г., Липецк. - Липецк: 18-21.

Сема А.М. 1978. Биология обыкновенного скворца на юго-востоке Казахстана. - Биология птиц в Казахстане. Тр. ин-та зоологии АН Каз.ССР, Алма-Ата: 38: 42-57.

Becker P.H., Wendeln H. 1997. A new application for transponders in population ecology of the Common Tern. - The Condor, 99: 534-538.

Becker P.H., Wendeln H., González-Solís J. 2001. Population dynamics, recruitment, individual quality and reproductive strategies in Common Terns *Sterna hirundo* marked with transponders. Ardea, 89 (special issue): 241-252.

Bregnballe T. 2006. Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. J. of Avian Biology, 37 (2): 149-157.

Chastel O., Weimerskirch H., Jouventin P. 1995. Influence of Body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. - The Auk, 112 (4): 964-972.

Feare C.J. 1991. Intraspecific nest parasitism in Starlings *Sturnus vulgaris*: effects of disturbance on laying females. - Ibis, 133 (1): 75-79

Finney G.H., Cooke F. 1978. Reproductive habits in the Snow Goose: The influence of female age. - The Condor, 80: 147-158.

Gonzalez-Soli's J., Becker P.H., Jover L., Ruiz X. 2004. Individual changes underlie age-specific pattern of laying date and egg-size in female common terns (*Sterna hirundo*). - J. Ornithol., 145: 129-136.

Kennedy E.D., Stouffer P.C., Power H.W. 1989. Postovulatory follicles as a measure of clutch size and brood parasitism in European Starlings. - The Condor, 91: 471-473.

Macbriar W.N. 1968. Comparative chart for ageing and sexing the European starling by external characters. - In land Bird. Band. Assoc. News, 40 (2): 62-63.

Pinxten R., Eens M., Verheyen R.F. 1991. Responses of male starling to experimental intraspecific brood parasitism. - Belg. J. Zool., 121 (1): 37.

Rintala J., Tiainen J., Pakkala T. 2003. Population trends of the Finnish starling *Sturnus vulgaris*, 1952-1998, as inferred from annual ringing totals. - Ann. zool. fenn., 40 (4): 365-385.

Smith H.G., Ohlsson T., Wettermark K.J. 1994. Genetic and environmental effects on starling body size and their interaction: Select. Contrib. 21st Int. Ornithol. Congr., Vienna, 20-25 Aug., 1994. - J. Ornithol., 135 (3): 60.

Sternberg H. 1978. Influence of Age of Mates on Reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*. - Abstracts, Poster Presentations XVII Congressus Internationalis Ornithologicus. West Berlin, Germany, 4-11 June 1978: 59.

Viallefont A., Cooke F., Lebreton J. Age-specific Costs of First-time Breeding. 1995. - The Auk, 112 (1): 67-76.

Weimerskirch H. 1990. The influence of age and experience on breeding performance of the Antarctic Fulmar (*Fulmarus glacialisoides*). - J. Anim. Ecol., 59: 867-875.

Weimerskirch H. 1992. Reproductive effort in longlived birds: Age-specific patterns of condition, reproduction and survival in the Wandering Albatross. - Oikos, 64: 464-473.

Wendeln H., Becker P.H., González-Solís J. 2000. Parental care of replacement clutches in common terns (*Sterna hirundo*). - Behav. Ecol. Sociobiol., 47: 382-392.

Wendeln H., Becker P.H. 1999. Effects of parental quality and effort on the reproduction of common terns. - J. Anim. Ecol., 68 (1): 205-214.

Wiktander U., Olsson O., Nilsson S.G. 2000. Parental care and social mating system in the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*. - J. of Avian Biology, 31 (4): 447-456

Wiktander U., Olsson O., Nilsson S.G. 2001. Age and reproduction in lesser spotted woodpeckers (*Dendrocopos minor*). - The Auk, 118 (3): 624-635.

Yom-Tov Y. 1980. Intraspecific nest parasitism in birds. - Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 55: 93-108.

Some intrapopulation mechanisms determining the breeding success in the European Starling

A.D. Numerov

Voronezh State University

e-mail: oriolus@vmail.ru

Summary

Observations of the European Starling (*Sturnus vulgaris*) reproduction (in nest boxes) were held during 1976-1983 and 1987-1988 at the Oka Reserve (S.E. part of Meshcherskaya Lowland, Ryazan Region) and in 1990-2005 in the Usman Bor (N.W Voronezh Region).

In all 1348 breeding European Starlings were caught in nests, in 427 cases the age of both breeding partners was determined. Clutch sizes of Starlings with determined female age were noted in 649 nests (441 - Oka Reserve and 208 - Usman Bor), with determined parents age - in 363 nests (235 - Oka Reserve and 128 - Usman Bor). The detailed history of eggs was followed in 193 clutches (930 eggs) and in 105 clutches (517 eggs) (Ryazan and Voronezh regions accordingly).

Data of these observations and the held experiments (clutch shifting) strongly support the state of the greatest impact of multiple factors, related to the age of breeding specimen, on the final breeding success in the European Starling. Higher reproduction parameters of aged Starlings (at first place - female) testify of better "quality" of these specimen. The effect of individual experience of birds is also important, but in smaller degree.

Total breeding success parameters of the European Starling form under the influence of rather complicated genotype-environment relations. Dynamics of age structure of breeding birds and ratio of specimen in population having the most genetically inherited characteristics playing an important role among forces of intra-population regulations.