

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 598.289.1: 591.562
doi: 10.17223/19988591/61/4

Гнездовая биология западносибирской популяции большой синицы в городских и естественных местообитаниях за 30-летний период

Сергей Иванович Гашков¹, Владимир Григорьевич Гриньков^{2,3}

¹ Национальный исследовательский Томский государственный университет, зоологический музей, Томск, Россия

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, кафедра биологической эволюции, Москва, Россия

³ Национальный исследовательский Томский государственный университет, лаборатория мониторинга биоразнообразия Биологического института, Томск, Россия

¹ parusmajor1@rambler.ru
^{2,3} v.grinkov@gmail.com

Аннотация. Исследование обобщает результаты наблюдений (30 лет) за гнездованием западносибирской популяции большой синицы *Parus major* – популярного модельного вида птиц. Проанализированы данные 863 случаев гнездования птиц в городских парках Томска (780) и в окрестных лесах (83). Показано, что период начала кладок растянут на 84 дня (21.04–14.07). Первые кладки составляют $81,3 \pm 1,3\%$, повторные – $11,4 \pm 1,0\%$, компенсаторные ($1,3 \pm 0,4\%$) и вторые ($6,0 \pm 0,8\%$) (найжены не в каждом сезоне гнездования). Начало гнездования за 15 лет одновременных наблюдений в лесу (3 мая) и городе (5 мая) не различалось. В городе между первой и последней декадой периода наблюдений средние сроки начала кладок сдвинулись к более ранним датам на 6 дней: с 10 на 4 мая. Плодовитость особей выше в естественных местообитаниях ($12,1 \pm 0,2$ яйца; $11,8 \pm 0,3$ птенца; $10,3 \pm 0,3$ слётка) относительно городских ($10,4 \pm 0,1$; $9,7 \pm 0,1$; $7,0 \pm 0,2$). Вторые кладки в 3 раза чаще наблюдались в лесу ($14,5\%$), чем в городе ($5,1\%$), а их средняя по обоим местообитаниям плодовитость ($7,2 \pm 0,4$ яиц; $6,6 \pm 0,4$ птенцов, $5,8 \pm 0,4$ слётков) могла обеспечить увеличение числа слётков не более чем на $2,6\%$ в городе и на $7,7\%$ в лесу. Для индивидуально меченых особей зарегистрировано всего 14 достоверных вторых кладок, для 8 случаев интервал между началом первой и второй кладками составил $53,5 \pm 3,13$ дня (48–71). В целом большая синица в Западной Сибири придерживается моноциклической стратегии гнездования. Период насиживания первой кладки варьировал от 11 до 23 суток (мода – 14 суток, в среднем – $15,4 \pm 0,1$). По годам средние сроки насиживания первых кладок различались на 4 суток (13,5–17,5). Его продолжительность никак не влияла на успешность насиживания, однако более длительные (16–23 суток) сроки инкубации отрицательно коррелировали ($R_s = -0,20$) с успешностью выкармливания птенцов, снижая ее на $11,5\%$, или, примерно, на 2 птенца ($p = 0,007$). По-видимому, такие факторы, как обилие пищи и погодные условия в период гнездования, совместно влияющие на результативность гнездования, определяют основные различия в успешности размножения большой синицы в городских и лесных местообитаниях.

Ключевые слова: *Parus major*, величина кладки, период насиживания, успешность гнездования, стратегия гнездования, естественные местообитания, городская среда

Источник финансирования: результаты исследований получены при поддержке Российского научного фонда, РНФ (проект № 22-24-00468).

Благодарности: авторы посвящают данную работу памяти С.С. Москвитина, всецело поддерживавшего многолетние изучения дуплогнездников и развитие стационарных исследований. Искренне благодарим Н.С. Москвитину за поддержку в проведении исследований, ценные советы и замечания, а также А.К. Москвитина и В.Н. Степанова за обеспечение комфортных условий и помощь в проведении полевых исследований на стационаре.

Для цитирования: Гашков С.И., Гриньков В.Г. Гнездовая биология западносибирской популяции большой синицы в городских и естественных местообитаниях за 30-летний период // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 61. С. 88–112. doi: 10.17223/19988591/61/4

Original article

doi: 10.17223/19988591/61/4

Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period

Sergey I. Gashkov¹, Vladimir G. Grinkov^{2,3}

¹ Tomsk State University, Zoological museum, Tomsk, Russia

² Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology,
Department of Biological Evolution, Moscow, Russia

³ Tomsk State University, Biology Institute, Biodiversity Monitoring Laboratory,
Tomsk, Russia

¹ parusmajor1@rambler.ru

^{2,3} v.grinkov@gmail.com

Summary. The study summarizes the results of thirty years of observations of the breeding biology of the Western Siberian population of the great tit (*Parus major*), one of the few model bird species that can be studied throughout the annual cycle of individuals. Identification of population and biotopic features in the reproductive behavior of birds is an important task in studying the lifestyle of individuals and adaptations of the species to environmental conditions and to the conditions of altered habitat. Therefore, the aim of this work is to study different aspects of the breeding biology of great tits in urban and natural habitats. In Siberia, urban areas are of key importance for the great tit, where birds successfully winter at high densities and move to the surrounding forest habitats for nesting [1-3]. As a result, individuals in this population become more sedentary, more faithful to wintering and nesting sites, as well as to their mating partner, and the range of migratory movements is reduced for the birds [3-5]. Nesting becomes monocylic for most individuals in the population [3, 6].

In the studied population, the nesting period extends over 84 days, from April 21 to July 14. Single nesting (monocyclic) is characteristic of most individuals in the population, which is observed in the structure of different types of clutches (See Fig. 1). The proportion of first clutches is 81.3%, and the proportion of repeat clutches is 11.4%. Compensatory (1.3%) and second (6.0%) clutches were not detected every year (See Fig. 11). The timing of the first clutches in the forest (3 May) and in ur-

ban areas (5 May) and the length of the total nesting period (2.5 months) did not differ between these habitats. However, average clutch initiation date in urban areas during the period of observations shifted by 6 days from 10 May to 4 May (See Table 2).

The fecundity of individuals was significantly higher in natural habitats (12.1 eggs; 11.8 nestlings; 10.3 fledglings) compared with urban habitats (10.4 eggs; 9.7 nestlings; 7.0 fledglings) (see Table 2, Fig. 2, 7, and 9). The second breeding cycle was three times more common in the forest (14.5%) than in the city (5.1%). The fecundity of individuals in the second nesting cycle in different habitats differed only in the number of fledglings. The average number of fledglings was higher in the forest (6.83 ± 0.54) than in the city (5.38 ± 0.40 ; $p = 0.043$). Fecundity in the second nesting cycle (7.2 eggs, 6.6 nestlings, and 5.8 fledglings, mean for both habitats) could have increased only by 2.6% in the city and 7.7% in the forest (measured as number of fledgling).

The incubation periods of different females can vary from 11 to 23 days (mode 14, mean 15.2 days) (See Fig. 3). The mean incubation time of first clutches varied between years by 4.5 days (range 13.2 to 17.7 days) (See Fig. 5). The first clutch incubation period was particularly shortened (by two days; See Fig. 4). Longer incubation periods had no effect on hatching success, but longer incubation periods negatively correlated ($R_s = -0.20$) with rearing success, decreasing it by an average of 11.5% ($p = 0.007$). This negative correlation between extended incubation time and rearing success was observed in broods independent of their sizes (See Fig. 6). The nestling feeding period lasted from 16 to 21 days (in 1 case, 23 days). The average length of time nestlings stayed in the nest was 18.04 ± 0.42 days ($n = 22$).

Taking into account the inter-annual variability in the proportion of first clutches with 100% nesting success in urban areas (See Fig. 8), the proportion of nests with 100% nesting success in urban and natural habitats (See Fig. 10), and the involvement of birds in the second nesting cycle (See Fig. 11), we concluded that factors such as food abundance and weather conditions were the most important determinants of reproductive success in this population of great tits. The combined effect of these factors on individual breeding success appears to be the primary driver differences of great tit breeding success in urban and natural habitats.

The paper contains 12 Figures, 2 Table, and 25 References.

Keywords: *Parus major*, nesting success, incubation duration, nesting cycle, natural habitats, urban environment

Fundings: The results of the research were supported by the Russian Science Foundation (project no. 22-24-00468).

For citation: Gashkov SI, Grinkov VG. Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:88-112. doi: 10.17223/19988591/61/4

Введение

Период размножения птиц можно рассматривать как итоговый этап годового цикла, отвечающий за восполнение убыли и обеспечение популяционного гомеостаза, а также за определение стартовых условий следующего года. Выявление популяционных и биотопических особенностей в репродуктивном поведении – важная задача при изучении образа жизни особей, адаптаций вида к условиям существования в пределах ареала и к условиям измененной среды обитания. Такие задачи можно успешно ре-

шать только при многолетних исследованиях видов, среди которых большая синица *Parus major* (Passeriformes: Paridae) является одним из немногих, которых можно изучать на протяжении всего годового цикла. В условиях Сибири для большой синицы ключевое значение имеют антропогенные территории, где птицы успешно зимуют при высокой плотности, а для гнездования выселяются в окрестные лесные местообитания [1–3]. В результате особи в популяции большой синицы в Сибири становятся более оседлыми, верными местам зимовки, гнездования и партнёру, у них сокращается дальность миграционных перемещений [3–5]. Гнездование для большей части особей в популяции становится моноциклическим [3, 6]. Выживаемость птиц за год (37,8% – самцы, 36,5% – самки), сходная с таковой во многих других популяциях, входит в группу с выживаемостью до 40% [3], при этом выживаемость за зимние месяцы в условиях города оценивается не ниже, чем 67,5% (неполовозрелые самки), 68,8% (половозрелые самки), 77,8% (неполовозрелые самцы), 81,5% (половозрелые самцы) [7].

При таких условиях существования вида в Сибири на данном этапе изученности их образа жизни актуальным представляется детальное рассмотрение репродуктивного периода в сравнительном плане на многолетнем материале. Поэтому цель настоящей работы – изучить на этом материале разные аспекты гнездовой биологии томской популяции большой синицы, выявить спектр варибельности её основных репродуктивных показателей в городских и естественных местообитаниях.

Материалы и методы

Большая синица является широко распространённым обычным видом насекомоядных воробьиных птиц Евразии. Размером несколько меньше воробья, массой около 20 г. Во взрослом наряде имеет половой и возрастной диморфизм. Лесной вид, гнездится в дуплах, охотно занимает искусственные гнездовья. В гнездовой период территориальна, в другие сезоны держится в разного рода сообществах, включая межвидовые. Во все сезоны тяготеет к лесным биоценозам. Зимовать остаётся в репродуктивном ареале, перемещаясь на антропогенные территории, в первую очередь – в населённые пункты. Является популярным модельным видом в популяционных исследованиях.

Материал с антропогенных территорий в основном собирался на территории г. Томска (56°47' N 84°95' E), где велись основные работы по изучению гнездовой биологии, мечению и кольцеванию синицы. Город расположен на правом берегу р. Томи и занимает площадь около 80 км². Главным исследуемым участком являлась территория университетского комплекса (34 га), включающего в себя парк «Университетская роща» и территорию Сибирского ботанического сада, а также примыкающую к ним застройку с учебными и хозяйственными корпусами (75% наблюдений). Дополнительно материал собирался в других городских парках – Городской сад, Буфф-сад, Лагерный сад и других точках в пространстве города, в которых дан-

ные собирались нерегулярно. Всем паркам города свойствен смешанный состав древостоя с такими доминирующими видами, как берёза *Betula* spec., тополь *Populus nigrum*, сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, сосна сибирская *Pinus sibirica*, ель сибирская *Picea sibirica*, пихта сибирская *Abies sibirica*. В подлеске повсеместно присутствует черёмуха *Prunus padus*, рябина *Sorbus aucuparia*, спирея *Spiraea* spec.

Данные с естественных территорий собирались с разных лесных участков вокруг города. Основное место сбора находилось в 13 км южнее Томска (56°21' N 84°56' E) на территории Учебно-научной станции «Полигон Коларово» и в её окрестностях (80% наблюдений). Участок леса располагается на 3-й террасе р. Томь с преобладанием смешанного леса, типичного для подзоны осиново-березовых лесов таежной зоны Западной Сибири. Основные лесные породы: осина *Populus tremula*, береза *Betula* spec., сосна обыкновенная *Pinus sylvestris*, сосна сибирская *Pinus sibirica*, встречались также ель сибирская *Picea sibirica*, пихта сибирская *Abies sibirica*, черёмуха *Prunus padus*, рябина *Sorbus aucuparia*, крушина ломкая *Rhamnus frangula* и др.

На основных участках нами создана развеска искусственных гнездовых разного типа («скворечник», «синичник», «малый синичник») для птиц-дуплогнездников. Искусственных гнездовых всегда находилось в достатке, при этом часть гнёзд синица всегда устраивала в естественных дуплах, в конструктивных нишах строений, железных трубах и других подходящих для устройства гнезд укрытиях. Всего проанализировано 863 гнездовых истории большой синицы за 30-летний период исследований (1993, 1995–2022 гг.). Из них 780 – из городских и 83 – из естественных мест гнездования. Гнёзд с известной датой начала гнездования – 539 (475 – в городских и 64 – в естественных местообитаниях).

Для каждого обнаруженного гнезда стремились зафиксировать: дату начала откладки яиц, величину кладки, дату вылупления птенцов, количество вылупившихся птенцов, количество вылетевших птенцов, период насиживания.

Дату начала кладки определяли, исходя из того, что самка несёт 1 яйцо в сутки и насиживает их начиная с последнего яйца. Дата начала насиживания определялась по дате откладки последнего яйца, т.е. по количеству яиц в полной кладке. Случаи насиживания не с последнего яйца учитывались, если в гнезде находились птенцы разного возраста, а возраст старшего не превышал 5 дней. Для птенцов старшего возраста асинхронность вылупления не регистрировалась, так как далее на неё может накладываться процесс затянутости развития одного или нескольких птенцов. Период насиживания определялся разностью между датой вылупления и датой начала насиживания. Дату вылупления птенцов определяли по их возрасту, если он не превышал 8 дней. Если птенцы старше, то дополнительно оценивали их состояние, упитанность, отсутствие затянутых в развитии особей. После 12 дней точность оценки даты вылупления снижается, и в таких случаях данные по гнезду не использовались в дальнейших расчётах.

Количество вылупившихся птенцов определяли по числу невылупившихся яиц (число птенцов должно соответствовать числу яиц в полной кладке). Невылупившиеся яйца всегда хорошо сохранялись в гнезде в отличие от остатков птенцов, погибающих в раннем возрасте, которых могут вынести из гнезда родители, или их высохшие останки могут теряться в подстилке гнезда. Птенцов кольцевали, начиная с 5-дневного возраста (обычно в возрасте 7–12 дней). Количество слётков определяли исходя из числа окольцованных птенцов и оставшимся в подстилке гнезда фрагментам скелетов или кольцам, если не вылетевшие и умершие птенцы полностью утилизированы насекомыми.

Расчет показателей успешности гнездования рассчитывался как различные отношения числа яиц, птенцов и слётков:

– успешность насиживания – отношение числа вылупившихся птенцов к числу снесённых яиц;

– успешность выкармливания – отношение числа вылетевших птенцов к числу вылупившихся птенцов;

– общая успешность гнездования – отношение числа вылетевших птенцов к числу отложенных яиц.

Гнёзда, разорённые хищником, брошены из-за гибели самки или по вине человека, не использовались в расчётах для тех стадий гнездования, до которых такие гнезда не сохранились. Из расчётов исключены также 3 случая, когда вся кладка не развивалась. При этом 16 случаев постепенной гибели всех птенцов (15 – в городе, 1 – в лесу) задействованы в расчётах среднего числа слётков.

Взрослых птиц отлавливали преимущественно в осенне-зимний период – с сентября по апрель ловушками типа «боёк» на корм или манную птицу. В гнездовой период использовали паутинные сети и разные приспособления для автоматического отлова родителей в период выкармливания птенцов. В период откладки и насиживания яиц птиц не отлавливали, чтобы избежать бросания гнёзд, к чему синицы склонны. У самцов чёрная полоса на брюшке расширяется пятном, у самки остаётся узкой, часто исчезающей полоской. У годоводок большие верхние кроющие первостепенных маховых (БВКВМ) окрашены в серый цвет, взрослые птицы имеют серо-голубой оттенок БВКВМ, схожий с оттенком соседних участков кроющих крыла. Птиц делили на несколько половозрастных категорий согласно широко используемым методам [8]: самец (m), самка (f), нелётные птенцы (pull), молодые птицы – с момента вылета до окончания ювенальной линьки (juv); предвзрослые (sad) – с окончания ювенальной линьки до начала первой послебрачной линьки; взрослые (ad) – после окончания первой послебрачной линьки. Птиц в возрасте sad, ad метили цветными пластиковыми кольцами, обеспечивая индивидуальный цветной код птицы, включающий от 1 до 3 колец на каждой лапке вместе с номерным. Один цвет маркировал год (синий, зелёный, серый, чёрный, коричневый), второй менялся раз в 6 лет (с белого на жёлтый), третий (красный) использовался постоянно. Вариантов сочетаний цветов достаточно для индивидуального

мечения нескольких сот птиц в год. Повторение цветовых комбинаций исключалось на протяжении 9 лет.

Кладки разделены на несколько типов:

1. Первые кладки – с начала откладки яиц до срока, когда появление новых кладок снижается до минимума (обычно в течение двух недель от появления первого яйца в самой ранней кладке), что выявлялось при регулярном, чаще всего раз в 4–7 дней, контроле искусственных гнездовых в пределах развески. В случае гнездования в естественных дуплах наблюдение проводилось на гнездовых участках за парами, которые не меняли мест своего привычного времяпрепровождения, вокальная активность самцов не возрастала, не активизировалось строительное поведение самки. В случае гибели первого гнезда наблюдались изменения по данным аспектам поведения, что позволяло отделять такие случаи от первой попытки гнездования пары в сезоне.

2. Повторные кладки. К ним относили случаи, когда после гибели гнезда на стадии откладки яиц или выкармливания птенцов, пара возобновляла попытку размножиться, строила гнездо в новом месте, всегда в ускоренном варианте. Данные случаи выделялись сдвигом сроков начала откладки яиц относительно первых кладок. Повторно гнездящиеся особи выявлялись также посредством считывания цветного индивидуального кода, реже – через отлов ловушкой типа «боёк» с манной птицей или при помощи паутиной сети.

3. Компенсаторные кладки – случаи, когда новая кладка начиналась в гнезде, в котором росло от 1 до 6 птенцов (9 случаев), либо все яйца в кладке не развивались (в двух случаях). Обычно такие случаи наблюдались, если не вылуплялось большее число яиц или гибло большинство птенцов в первые дни выкармливания. В таких случаях гнездо сохраняло первоначальную чашеобразную форму и оставалось относительно чистым. В случае откладки яиц под птенцов, это происходило за 1–4 дня до их вылета. Яйца, отложенные под птенцов немного пачкались при контакте с птенцами и дополнительно маркировали этим компенсаторные кладки. Таким образом, компенсаторную кладку можно рассматривать как адаптивную реакцию на значительное сокращение количества птенцов, но не полную их утрату.

4. Вторые кладки. К ним относили случаи позднего гнездования, когда они формируются уже после вылета основной массы птенцов в контролируемых гнёздах, включая достоверно подтверждённые наблюдения, благодаря индивидуальному цветному мечению особей.

Статистическая обработка материала осуществлена общепринятыми методами [9, 10] с использованием электронных таблиц Microsoft Excel 2010 (Microsoft, США) и программы Statistica, версия 10.0 (Stat soft, США).

Применялись стандартные параметрические и непараметрические методы сравнения в зависимости от типа переменных, вводимых в анализ. Использовали критерии Манна–Уитни (U-критерий), доли сравнивались посредством критерия Фишера (F). Корреляционные связи оценивали по-

средством корреляции Спирмена (R_s), Пирсона (r). Все типы расчетов указаны на графиках и в таблицах. Различия считали статистически значимыми при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение

Строительство гнезда.

По наблюдениям, в городских парках строительство гнёзд начинается обычно в период после схода снежного покрова. Самка, кормясь на земле, периодически переключается на сбор подходящего строительного материала, набирает его и летит в сопровождении самца к гнезду. Основу гнезда чаще всего составляют грубые стебли трав, веточки, иногда листья, далее следует подушка из «зелёного мха». Затем для формирования лотка самка использует шерсть, обычно собачью, которую собирает по шерстинке с земли или при случае прямо с павших животных, набирает в клюв довольно большой её пучок и летит с ним к гнезду. Нередко отмечалось, что самка продолжает приносить шерсть в гнездо и после начала откладки яиц. В гнёздах никогда не обнаруживались лишайник или перья, что отмечается для вида в других частях ареала [5, 6, 11–14]. Интервал от начала строительства до откладки первого яйца обычно занимает 6–9 дней (величина выборки, $n = 9$), в отдельных случаях гнездо может быть построено всего за 2 дня. В лесу бросающихся в глаза различий в гнездостроительном поведении самок, а также в материале состава гнезда нами не зафиксировано.

Сроки гнездования. Типы кладок.

Общий период появления кладок в исследуемой популяции растянут на 84 дня: с 21 апреля по 14 июля (рис. 1). На долю первых кладок приходилось 83,0% случаев гнездования с известной датой начала откладки яиц ($n = 539$). Период появления первого яйца в первых кладках варьировал по годам с 21 апреля по 29 мая, в среднем составил 39 дней (по данным за 29 лет наблюдений). Внутри одного года период начала кладки мог изменяться от 11 до 21 дня, в среднем его продолжительность составила 14,5 дней (по данным за 19 лет наблюдений). Повторные кладки появлялись на протяжении 50 дней: с 13 мая по 2 июля. В сумме доля повторных кладок составила 11,7%. Компенсаторные кладки отмечены 12 раз (2,2%). Начало откладки яиц в них происходило с 1 по 28 июня, а интервал между первой и компенсаторной кладками составил 33–46 дней, в среднем – 39 дней. Вторые кладки отмечались не ежегодно: в 19 репродуктивных периодах из 29. Всего к ним отнесено 52 случая гнездования (6,03%; $n = 863$). Появление первого яйца во вторых кладках отмечено в интервале 36 дней: с 8 июня до 14 июля (за 12 лет наблюдений). Интервал между датами начала откладки яиц в первых и вторых кладках составил 48–71 день, в среднем 53,5 дня ($n = 8$). Вторые кладки начинались спустя 6–27 дней после вылета птенцов, в среднем спустя 14 суток ($n = 7$). Второе гнездо ($n = 14$) в половине случаев устраивалось самками поверх первого, другие

самки выбирали для гнезда новое место – синичник на своём гнездовом участке, обычно один из ближайших свободных.

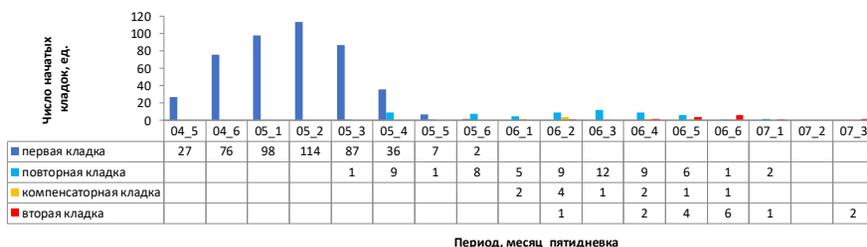


Рис. 1. Распределение начала кладок в течение всего периода гнездования *Parus major* [Fig. 1. Distribution of clutch initiation throughout the *Parus major* nesting period]

Несмотря на более раннюю фенологию в условиях города (сроки начала пения синиц, время схода снежного покрова), средние сроки начала гнездования в Томске оказались на 3 дня более поздними, чем в лесу (6 и 3 мая соответственно; $p = 0,003$; $n_1 = 396$, $n_2 = 51$) (табл. 1), однако за 15 лет одновременных наблюдений сроков начала кладок в городе и в лесу разница становится на сутки меньше и не достигает порога значимости различий (5 и 3 мая соответственно; $p = 0,10$; $n_1 = 313$, $n_2 = 51$). Различий в сроках начала вторых кладок между местообитаниями не наблюдалось (26 и 24 июня; $p = 0,58$; $n_1 = 11$, $n_2 = 7$). В целом, сроки начала гнездования вида хорошо синхронизированы в разных местообитаниях, при этом условия естественных местообитаний способствуют сдвигу их на более ранние сроки. По всей вероятности, это связано с более высоким обилием в этом местообитании доступных для больших синиц насекомых. В городе вид зимует с большой плотностью, что может лимитировать кормовую базу для особей этой группировки, которая, вероятно, в целом меньше в сильно фрагментированных древесных городских насаждениях.

Ранее для городских местообитаний показана отрицательная корреляция ($r = -0,64$ при $p = 0,03$, $n = 11$) сроков начала гнездования с температурой третьей декады апреля [3]. Сходные закономерности с температурой второй половины апреля отмечались для Подмосковья [15] и температурой апреля – для Карелии [16]. Связь сроков начала гнездования с температурой окружающей среды, вероятно, опосредована доступностью пищи и физиологическим состоянием особи.

Начало гнездования большой синицы за период наблюдений постепенно смещается на более ранние даты. В городе в 1984–1986 гг. среднее начало кладки приходилось на 12 мая [17]. В период наших исследований в 1993–2004 гг. средняя дата начала откладки яиц составила 10 мая [3]. В последующий период, в 2005–2013 гг., к откладке яиц большая синица приступала в среднем 5 мая, а в последние несколько лет (2014–2022 гг.) ещё на сутки раньше – 4 мая (табл. 2).

Таблица 1 [Table 1]

Репродуктивные показатели *Parus major* в различных местообитаниях (1993–2022 гг.)
[Performance of reproduction of *Parus major* in various habitats (1993–2022 гг.)]

Тип кладки [Clutch type]	Место; U тест [Place; U test]	Средняя дата откладки яиц egg-laying date]	Количество [Number of]			Успешность [Success of]			
			яиц [eggs]	птенцов [nestlings]	слётков [fledglings]	наживания [incubation]	выкармливания [rearing]	гнездования [nesting]	$M \pm m_M$
Первые кладки [The first clutch]	Город (29 лет) [City (29 years)]	6 мая $n = 395$	$10,39 \pm 0,07$ $n = 358$	$9,69 \pm 0,11$ $n = 303$	$7,02 \pm 0,15$ $n = 328$	$93,76 \pm 0,68$ $n = 301$	$75,31 \pm 1,52$ $n = 269$	$69,59 \pm 1,51$ $n = 279$	
	Лес (21 год) [Forest (21 years)]	3 мая $n = 51$	$12,13 \pm 0,19$ $n = 47$	$11,78 \pm 0,30$ $n = 40$	$10,3 \pm 0,39$ $n = 43$	$95,96 \pm 1,8$ $n = 40$	$89,20 \pm 2,54$ $n = 39$	$85,76 \pm 2,95$ $n = 39$	
Вторые кладки [Second clutch]	Город (18 лет) [City (18 years)]	26 июня $n = 11$	$6,93 \pm 0,44$ $n = 14$	$6,33 \pm 0,49$ $n = 12$	$5,38 \pm 0,40$ $n = 13$	$92,44 \pm 2,85$ $n = 12$	$84,21 \pm 4,52$ $n = 11$	$79,26 \pm 5,01$ $n = 11$	
	Лес (9 лет) [Forest (9 years)]	24 июня $n = 7$	$7,67 \pm 0,55$ $n = 6$	$7,20 \pm 0,80$ $n = 5$	$6,83 \pm 0,54$ $n = 6$	$94,29 \pm 3,50$ $n = 5$	$98,00 \pm 2,00$ $n = 5$	$92,29 \pm 3,25$ $n = 5$	
	U тест [U test]	$p = 0,003$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p < 0,001$	$p = 0,16$	$p = 0,001$	$p < 0,001$	
	U тест [U test]	$p = 0,58$	$p = 0,45$	$p = 0,41$	$p = 0,043$	$p = 0,83$	$p = 0,09$	$p = 0,14$	

Примечание. M – среднее арифметическое; m_M – стандартная ошибка среднего. [Note. M – arithmetic mean; m_M – standard error of the mean].

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

Репродуктивные показатели в разные периоды исследования
 [Reproductive effectiveness throughout several research periods]

Период [Period]	Средняя дата начала откладки яиц [Average first-egg- laying date]	Сроки наси- живания [Incubation time]	Количество [Number of]				Успешность [success of]			
			яиц [eggs]	птенцов [nestlings]	слётков [fledglings]	насиживания [incubation]	выкармлива- ния [rearing]	гнездования [nesting]		
I (1993–2004 гг.)	10 мая <i>n</i> = 106	14,54 ± 0,2 <i>n</i> = 67	11,26 ± 0,13 <i>n</i> = 111	10,59 ± 0,20 <i>n</i> = 86	8,89 ± 0,25 <i>n</i> = 88	94,52 ± 1,3 <i>n</i> = 85	84,56 ± 2,1 <i>n</i> = 75	80,11 ± 2,3 <i>n</i> = 79		
II (2005–2013 гг.)	5 мая <i>n</i> = 144	15,85 ± 0,2 <i>n</i> = 87	10,29 ± 0,13 <i>n</i> = 127	9,55 ± 0,18 <i>n</i> = 110	6,23 ± 0,26 <i>n</i> = 115	92,87 ± 1,2 <i>n</i> = 109	67,67 ± 3,0 <i>n</i> = 67	59,81 ± 2,8 <i>n</i> = 79		
III (2014–2022 гг.)	4 мая <i>n</i> = 146	16,06 ± 0,25 <i>n</i> = 78	9,7 ± 0,11 <i>n</i> = 120	9,09 ± 0,15 <i>n</i> = 107	6,44 ± 0,22 <i>n</i> = 126	94,05 ± 1,0 <i>n</i> = 107	74,82 ± 2,5 <i>n</i> = 102	70,15 ± 2,4 <i>n</i> = 103		
Уровень значимости	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> < 0,001	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> < 0,001	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> < 0,001	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> < 0,001	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> < 0,001	<i>p</i> = 0,08 <i>p</i> = 0,3	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> = 0,07	<i>p</i> < 0,001 <i>p</i> = 0,01		
[<i>p</i> level]	<i>p</i> = 0,3	<i>p</i> = 0,38	<i>p</i> = 0,13	<i>p</i> = 0,41	<i>p</i> = 0,08	<i>p</i> = 0,40	<i>p</i> = 0,03	<i>p</i> < 0,001		

Примечание. *M* – среднее арифметическое; *m_M* – стандартная ошибка среднего. [Note. *M* – arithmetic mean; *m_M* – standard error of the mean].

В целом, за три с лишним десятилетия большая синица стала приступать к откладке яиц на 8 дней раньше: средняя дата начала кладки сместилась с 12 мая на 4 мая. Изменение календарных сроков гнездования меняет стартовые условия репродуктивного периода как в отношении средних температур окружающей среды, так и в отношении более высоких рисков гнездования в непредсказуемых изменчивых погодных условиях в начале мая. Это может влиять на дальнейший ход гнездования и показатели воспроизводства в популяции.

Величина первых кладок.

Изменение числа яиц в первых кладках у разных особей может быть двукратным: с 7 до 15 яиц (358 кладок) в урбанизированных местообитаниях и с 9 до 15 яиц (47 кладок) в естественных местообитаниях (рис. 2). По средним показателям величина кладки в естественных местообитаниях ($12,13 \pm 0,20$) оказалась почти на 2 яйца ($10,39 \pm 0,08$) больше ($p < 0,001$), чем в городе. В урбанизированных местообитаниях в 50% гнёзд кладка состояла из 10–11 яиц. Для естественных местообитаний наиболее частыми являются кладки, насчитывающие 12–13 яиц, на их долю приходится 57,5% гнёзд. По-видимому, на число яиц в первых кладках оказывает влияние разная плотность гнездования. Так, плотность гнездования на территориях городских парков составляет примерно 1 пару/га (30–40 пар на 38 га территории университетского комплекса). В естественных местообитаниях плотность гнездования в 3–5 раз ниже (3–5 гнёзд на 14 га территории Учебно-научной станции; не более 5 пар на 10 га естественного леса). Высокая гнездовая плотность большой синицы в городских парках, по-видимому, обусловлена оптимальными условиями зимовки. Большая синица зимует в городе с плотностью около 15 ос./га. Зимующие в городе особи, склонные к оседлому образу жизни, пытаются закрепиться на территории зимовки для размножения. Многим это удаётся, что в итоге приводит к снижению воспроизводства исследуемой группировки в связи со значительной нагрузкой на кормовую базу.

В своё время нами было показано [3], что на величину кладки положительно влияет средняя температура воздуха за двухнедельный период до средней даты начала откладки яиц в каждом сезоне ($r = 0,86$; $p = 0,012$; $n = 7$ лет). Величина первой кладки не связана со сроками начала откладки яиц как в городских ($R_s = 0,03$; $p = 0,52$; $n = 336$ за 28 лет), так и в естественных условиях ($R_s = -0,16$; $p = 0,26$; $n = 45$ за 15 лет). Вероятно, величина кладки у большой синицы в большей мере определяется плотностью гнездового поселения или обеспеченностью кормовыми ресурсами, опосредованной температурой воздуха, а не календарными сроками гнездования. В условиях Западной Сибири температурные условия в репродуктивный период плохо предсказуемы и могут сильно отличаться между годами в одни и те же календарные сроки.

Сроки насиживания.

Как правило, насиживание яиц самки начинают после откладки последнего яйца, что обеспечивает синхронное вылупление птенцов в течение 1–

2 суток и способствует выживаемости птенцов в период выкармливания. В связи с этим интервал дат от откладки последнего яйца до вылупления первого птенца в гнезде становится основной величиной оценки периода насиживания. Данный показатель варьировал более чем вдвое – от 11 до 23 суток в городе и от 12 до 19 в пригороде (рис. 3) при модальном значении в 14 суток (26,8% случаев). Подобный разброс в сроках насиживания может быть связан с температурой окружающей среды даже у такой теплокровной группы животных, как птицы. Сходные зависимости влияния внешней температуры на сроки насиживания известны для популяций большой синицы в Испании [18] и Польше [19]. Сроки насиживания продолжительностью 11,5–12,5 суток приводятся для больших синиц в соседней с Томской Кемеровской области [5]. Сокращение средних сроков насиживания может быть связано с началом неплотного насиживания кладки, когда часть самок начинают инкубацию уже с 2-го–7-го яйца [20].

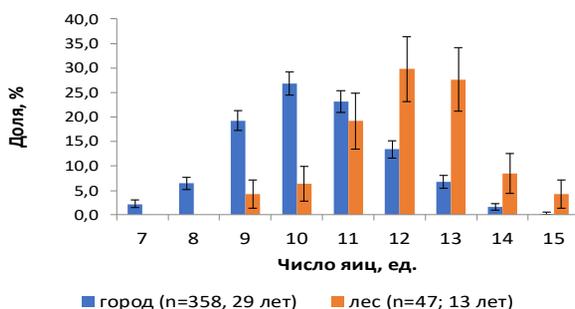


Рис. 2. Размер кладок *Parus major* в разных местообитаниях
 [Fig. 2. Clutch size of *Parus major* in different habitats]

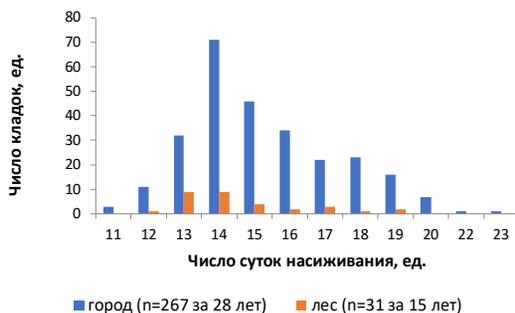


Рис. 3. Индивидуальное варьирование сроков насиживания кладки *Parus major*
 [Fig. 3. Individual variation in the timing of clutch incubation of *Parus major*]

В течение сезона гнездования средняя продолжительность инкубационного периода линейно сокращается в интервале от третьей декады апреля до третьей декады мая. Повышение температуры воздуха с ходом весны приводит к более плотному насиживанию кладок самками, так как у них уменьшаются теплопотери и значительно реже и на меньший срок возни-

кает необходимость прерывать насиживание для питания. Причём с повышением температур в мае увеличивается эффективность питания птиц, поскольку с температурой мая связано обилие предпочитаемого синицей корма – гусениц [21]. Отрицательная корреляционная связь между датой начала первой кладки и продолжительностью её насиживания ($R_s = -0,24$; $p < 0,001$; $n = 258$) хорошо иллюстрирует ту же закономерность.

В разные годы наблюдений средние сроки насиживания первых кладок, суммарно в обоих местообитаниях, менялись в пределах от 13,5 до 17,5 суток ($n = 262$ за 27 лет) (рис. 4, 5). Выделялись годы с периодом насиживания, устойчиво короче средней ($15,4 \pm 0,1$ суток) в пределах 12–14 суток (2002, $n = 12$) либо устойчиво дольше средней – 16–19 суток (2011, $n = 10$). В другие годы, напротив, наблюдался большой разброс значений между гнёздами на 8–10 суток; в них вошли случаи как с минимальным сроком насиживания (2001 г. ($n = 10$): от 11 до 19 суток), так и с максимальным (2018 г. ($n = 19$): от 14 до 23 суток). Широкий интервал варьирования сроков насиживания может свидетельствовать об адаптивной реакции самок к изменчивым погодным и трофическим условиям года.

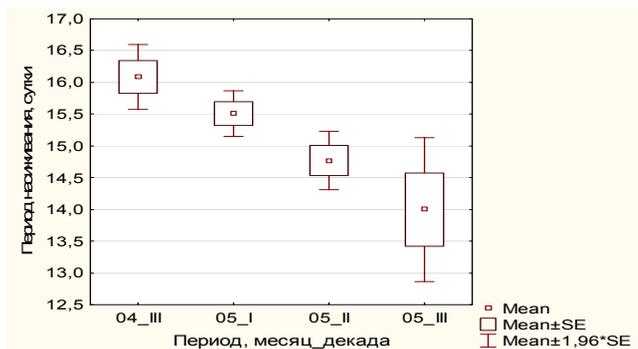


Рис. 4. Продолжительность инкубации первых кладок *Parus major* в течение гнездового сезона

[Fig. 4. Duration of incubation of first clutches of *Parus major* in different nesting periods]

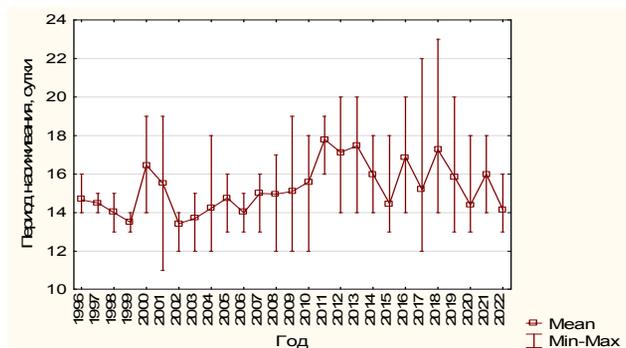


Рис. 5. Межгодовое варьирование средних сроков насиживания первых кладок *Parus major*

[Fig. 5. Inter-annual variation in average incubation time of first clutches of *Parus major*]

При выраженных индивидуальных и межгодовых различиях в сроках насиживания первых кладок в городе это не оказывало никакого влияния на успешность насиживания ($R_s = -0,05$; $p = 0,69$; $n = 212$). Однако далее, в период выкармливания птенцов проявляется значимая отрицательная корреляционная связь между сроками насиживания и успешностью выкармливания птенцов ($R_s = -0,20$; $p = 0,005$; $n = 219$). При разделении случаев насиживания на две группы по срокам выше и ниже наблюдаемой средней ($15,4 \pm 0,1$ суток) показано, что успешность выкармливания выше на 11,5%, или примерно на 2 птенца ($p = 0,007$) при периоде насиживания в 11–15 суток (78,9%; $n = 107$) относительно группы со сроками насиживания в 16–23 суток (67,4%; $n = 84$). Можно предполагать, что успешность насиживания зависит и от величины выводка, учитывая, что сохранение тепла в гнезде и обеспеченность кормом может меняться от числа растущих птенцов. Успешность выкармливания оказалась ниже ($p < 0,01$) в выводках любого размера при сроках насиживания выше средней (рис. 6). При этом в выводках среднего размера (9–11 птенцов) успешность выкармливания снижалась меньше – на 11,4%, чем в выводках меньшего (4–8 птенцов) и большего (12–14 птенцов) размеров на сходную величину в 17,9%. Таким образом, выводки среднего размера оказались более благополучны в показателях успешности выкармливания, но в целом увеличение сроков насиживания яиц проявляется на этапе выкармливания птенцов снижением их выживаемости.

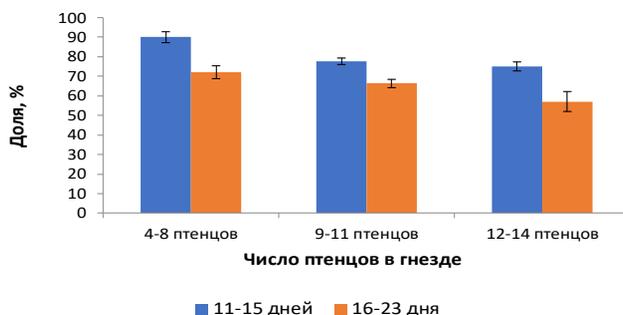


Рис. 6. Влияние сроков насиживания на успешность выкармливания птенцов *Parus major*

[Fig. 6. Influence of incubation timing on rearing success in *Parus major*]

Продолжительность насиживания также связана с величиной кладки ($R_s = -0,43$; $p < 0,001$; $n = 227$). По-видимому, сопряжённость погодных условий в период, влияющий на величину кладки (за 2 недели до средней даты откладки яиц) с периодом, влияющим на длительность насиживания (2 недели после начала насиживания), является фактором, определяющим корреляцию между числом яиц в кладке и длительностью инкубации. Иными словами, если весна начинается как поздняя, то таковой она с большой вероятностью и остаётся, что и определяет одинаковое влияние погодных условий на последовательные этапы гнездования. Однако воз-

можно и альтернативное объяснение данной сопряженности. Большие кладки самка хуже обеспечивает обогревом и поэтому их приходится насиживать дольше. Однако данный эффект будет накладываться на зависимость периода инкубации от погодных условий, которая, по нашему мнению, более значима. При покидании гнезда самкой остывание кладки будет определяться температурой окружающей среды, несмотря на то, что на период своего отсутствия самка укрывает кладку шерстью.

Таким образом, период с 1993 по 2004 г. можно считать оптимальным для популяции с учётом как сроков гнездования, так и величины кладки. В последующие периоды при более раннем гнездовании, сопряженном с большей непредсказуемостью погодных условий, в популяции снижалась величина кладки, что привело к сокращению общей успешности гнездования (см. табл. 2).

В целом, полученные данные об изменчивости индивидуальных и групповых сроков насиживания свидетельствуют о влиянии на продолжительность периода инкубации температуры воздуха. Однако для более обоснованных выводов необходим дополнительный анализ данных с оценкой силы связи между разными факторами.

Величина кладки. Успешность насиживания.

Количество вылупившихся птенцов в гнезде не всегда возможно определить прямым подсчётом их числа, так как птенцов, погибших в первые дни жизни, синицы могут выносить из гнезда. Поэтому их число оценено на меньшей выборке (303 гнезда в городских и 40 в естественных местообитаниях), чем величина кладки, поскольку при подсчете числа яиц возникло меньше сомнений в трактовке событий гнездовой истории. Число вылупившихся птенцов варьировало в условиях города от 2 до 14 (в среднем $9,68 \pm 0,11$), в пригороде – от 4 до 15 птенцов (в среднем $11,80 \pm 0,30$) (рис. 7).

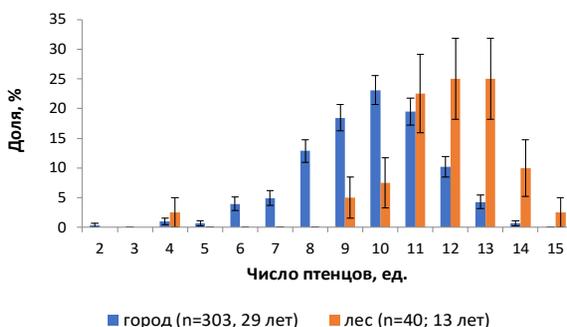


Рис. 7. Количество вылупившихся птенцов *Parus major* в разных местообитаниях [Fig. 7. Number of hatched *Parus major* nestlings in different habitats]

Успешность насиживания в обоих местообитаниях оказалась сходной (город – $93,75 \pm 0,68$; $n = 301$, пригород – $95,96 \pm 1,80$; $n = 40$; $p = 0,16$). Не различалась ($p = 0,08$; 0,3; 0,4) успешность насиживания и между тремя периодами, выделенными в пределах 30 лет наблюдений (см. табл. 2).

Доля гнёзд со 100%-ной успешностью насиживания варьировала по годам от 20 (2021 г.) до 88,9% (2003 г.) (рис. 8). Наблюдались годы, условия в которых сильно сказывались на успешности насиживания кладок в городе. Лучшая успешность насиживания наблюдалась трижды – в 2001, 2003, 2018 гг., обратная ситуация наблюдалась однажды – в 2021 г. (рис. 8).

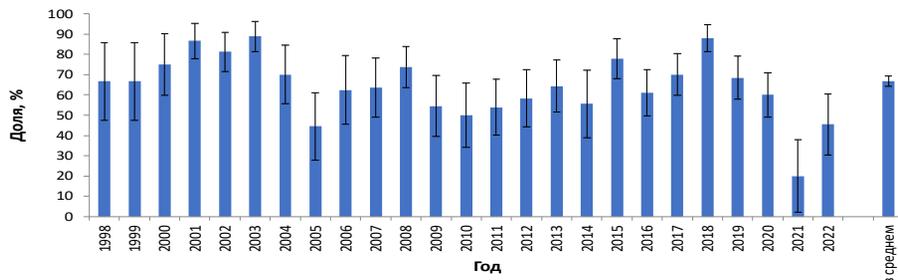


Рис. 8. Изменение по годам доли первых кладок *Parus major* со 100%-ной успешностью насиживания в городе
[Fig. 8. Year-to-year variation in the proportion of first clutches of *Parus major* with 100% incubation success in the city]

Величина выводка. Успешность выкармливания.

Период выкармливания птенцов в гнезде продолжался от 16 до 21 дня, отмечен также один случай, когда этот период составил 23 дня. В среднем длительность периода нахождения птенцов в гнезде составила $18,04 \pm 0,42$ дня ($n = 22$). Сходные значения в 17–19 суток приводятся для сопредельного региона – Кемеровской области [5]. Оценить достаточно точно количество вылетевших из гнезда птенцов возможно в тех случаях, когда гнездо регулярно контролировалось, а птенцы кольцевались. Так как в случае гибели птенца в старшем возрасте родители уже не выносят его из гнезда, птенцы либо их останки обнаруживаются по числу колец при очередном осмотре гнезда. Поэтому число слётков становится надёжным итоговым показателем гнездования.

В условиях города из гнёзд с первой кладкой вылетело в среднем по $7,04 \pm 0,15$ птенца (от 0 до 13 птенцов за 29 лет; $n = 328$), а в пригороде в среднем на 3 птенца больше – $10,3 \pm 0,39$ (от 3 до 15 птенцов за 14 лет; $n = 43$). Обращает на себя внимание двухвершинное распределение числа слётков в естественных местообитаниях (рис. 9). Такое распределение возникает в силу большего числа гнёзд, в которых наблюдалось 100%-ная выживаемость птенцов в период выкармливания. Они и обеспечивают пик в 11–12 слётков, тогда как выводки, где происходила частичная гибель, формируют пик в 8–9 птенцов, который совпадает с вершиной распределения числа вылетевших птенцов в городских условиях. При сравнении доли гнёзд со 100%-ной успешностью выкармливания в разных местообитаниях, хорошо заметна относительная разница между ними, несмотря на ограниченную выборку гнезд в естественных местообитаниях (рис. 10). В условиях города доля гнезд с максимальной успешностью выкармливания

ния составляет 29%, в естественных местообитаниях – 54% (различия значимы – $p < 0,001$). Выделяется только один год (2020), когда наблюдались очень низкие, а главное, сходные значения показателя в обоих местообитаниях (15,4% в городе, $n = 12$; 14,3% в пригороде, $n = 7$), что наглядно иллюстрирует редкость сочетания условий, сходно повлиявших на частичную гибель птенцов как в городских, так и в естественных местообитаниях.

Таким образом, в естественных условиях большая синица выкармливает в 1,5 раза больше птенцов, в первую очередь, за счёт увеличенной кладки, а также из-за отсутствия частичной гибели птенцов в большинстве гнёзд.

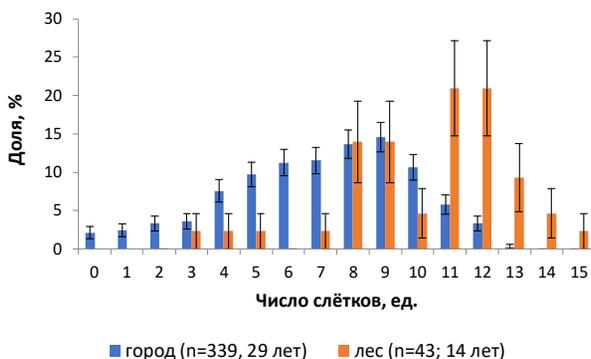


Рис. 9. Число слётков *Parus major* в разных местообитаниях
 [Fig. 9. Number of fledglings of *Parus major* in different habitats]

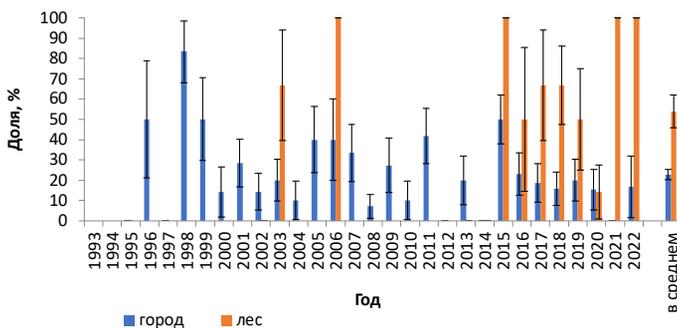


Рис. 10. Изменение по годам доли первых гнёзд *Parus major* со 100%-ной успешностью выкармливания в разных местообитаниях
 [Fig. 10. Year-to-year change in the proportion of first nests of *Parus major* with 100% rearing success in different habitats]

Второй цикл гнездования.

Для популяций большой синицы в условиях Сибири второй цикл реализуется заметно меньшим числом пар, чем в европейской части её ареала. Вторые кладки отмечаются в Ленинградской области у 27,6% пар [22], в Карелии в естественных местообитаниях – у 47% пар [16]. На Кольском полуострове (северный предел ареала вида) вторые кладки отмечены

в 12–100% случаев, в среднем в 37% случаев за 25 лет исследований (при этом в два года вторые кладки составили 0%) [23]. В Окском заповеднике доля птенцов второго цикла составляла 5,84–35,96%, в среднем 23,69% [24]. Для Сибири известны разные оценки реализации второго цикла гнездования: для Забайкалья 10–15% [6], для Кемеровской области не ежегодно у небольшого числа пар [5], для Томска в среднем 4,3% за период 1993–2004 гг. (второй цикл гнездования отмечается не каждый год) [3].

За весь период исследований вторые кладки регистрировались в 19 годах из 29 (рис. 11). Их доля варьировала по годам от 0 до 21,9%, данный максимум отмечен в самый ранний по фенологии год наблюдений – 1997. Второй раз сходное число гнёзд, отнесённых ко вторым кладкам ($n = 7$, или 14%), выявлено в 2019 г. Известную сложность представляет проблема дифференциации достоверных случаев второго гнездования и поздних повторных кладок, когда разорение случается на стадии выкармливания птенцов, появление которых регистрировалось до первой декады июля (см. рис. 1). Выделенная категория компенсаторных кладок может также рассматриваться как вторая попытка гнездования пары. При таком рассмотрении происходит ещё большее перекрытие периодов повторного и второго гнездования, что дополнительно ограничивает возможность надёжного выделения вторых кладок по срокам гнездования. Опираясь на наблюдения за индивидуально мечеными особями, достоверно выявлено 14 случаев второго гнездования пар, ещё 38 причислены к таковому по совокупности причин. Это позволяет определить долю вторых кладок на уровне всего в 6,0% ($n = 863$). Различия между городскими и естественными местообитаниями наблюдались только по кладкам поздних сроков гнездования (рис. 12). Компенсаторные кладки отмечены только в городе. Напротив, в естественных местообитаниях второй цикл гнездования наблюдался в 3 раза чаще (14,5%), чем в городе (5,1%).

Для второго гнездования ($n = 14$) самки использовали как старое гнездо (в половине случаев строили второе гнездо поверх первого), так и новое место (один из ближайших свободных синичников на своём участке). Спустя 6–27 суток (в среднем 14 суток) после вылета птенцов из первого гнезда ($n = 7$) начиналась откладка яиц во втором цикле размножения. Интервал между датами начала первой и второй кладок составил 48–71 день, в среднем 53,5 дня ($n = 8$). В европейской части ареала большой синицы интервал между первой и второй кладками короче: в южной Финляндия – 37–57 дней [13], в Карелии – 33–63 дня, в среднем 46 дней ($n = 55$) [16], в Воронежской области 38–42 дня (2 случая) [25]. Таким образом, увеличенный интервал между первым и вторым гнездованиями синицы исследуемой популяции может говорить о том, что в условиях Западной Сибири самкам не достаёт стимулирующих причин или требуется больший порог их воздействия для подготовки репродуктивной системы и старта второго цикла гнездования. Можно предположить, что европейские популяции вида в норме бицикличны, используют погодные условия для максимальной реализации второго цикла гнездования. Сибирским популяциям вида не свой-

ственна такая реакция на внешние условия. Большие синицы в сибирском регионе перестали в массе гнездиться дважды и, по сути, моноцикличная стратегия гнездования для них является основной.



Рис. 11. Представленность второго цикла гнездования *Parus major* в томской популяции

[Fig. 11. Occurrence of the second nesting cycle of *Parus major* in the Tomsk population]

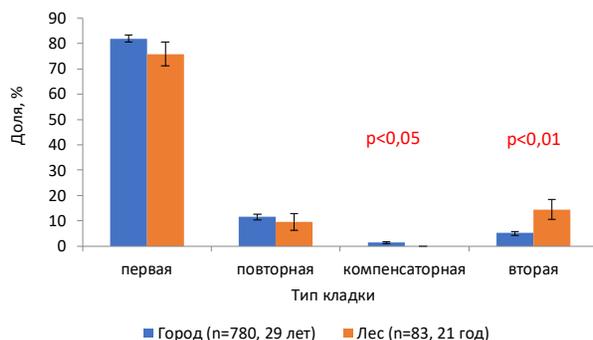


Рис. 12. Представленность выделенных типов кладок *Parus major* в разных местообитаниях

[Fig. 12. Occurrence of *Parus major* clutch types in different habitats]

Величина вторых кладок на 33,3 и 36,7% меньше первых соответственно в городской и естественной среде (см. табл. 1). Суммарно по местообитаниям величина второй кладки в среднем составила $7,15 \pm 0,35$ яиц ($n = 20$), количество вылупившихся птенцов – $6,59 \pm 0,42$ ($n = 17$), слётков – $5,84 \pm 0,35$ ($n = 19$). Средняя успешность насиживания составила $92,99\% \pm 2,21\%$ ($n = 17$), выкармливания – $88,52\% \pm 3,53\%$ ($n = 16$), гнездования – $83,33\% \pm 3,85\%$ ($n = 16$). Различия между городом и пригородом значимы ($p = 0,036$) только по числу слётков: город – $5,38 \pm 0,40$ ($n = 13$), в пригороде на 1,45 птенца больше – $6,83 \pm 0,54$ ($n = 5$).

В целом, второй цикл гнездования вносит небольшой вклад в пополнение популяции, увеличивая число слётков всего на 2,6% в городе и на 7,7% в пригороде ($p < 0,01$).

Заключение

Многолетнее изучение гнездовой биологии большой синицы в городе и лесных естественных биотопах показало, что сроки начала гнездования (первая пентада мая) и его протяжённость (2,5 месяца) одинаковы в этих местообитаниях. Однако, в городе за 30 лет средние даты начала гнездования сместились на более раннее время на 6 суток: с 10 на 4 мая. В Западной Сибири большой синице в большей степени присуще моноцикличное гнездование: 81,3% – первые кладки, 11,4% – повторные. Второе гнездование предпринимает очень редкие особи: 1,3% – компенсаторные и 6,0% – вторые кладки. Индивидуальные сроки насиживания могут меняться в интервале от 11 до 23 суток. Показано, что более длительные сроки инкубации отрицательно коррелировали ($R_s = -0,20$) с успешностью выкармливания птенцов.

Показатели плодовитости пар (12,1 яиц; 11,8 птенцов; 10,3 слётков), гнездящихся в естественных местообитаниях значимо больше по сравнению с теми парами, которые гнездились в городе (10,4 яиц; 9,7 птенцов; 7,0 – слётков). Причём различие плодовитости каждой последующей стадии гнездования лишь увеличивалось: на 1,7 яйца, 2,1 птенца и 3,3 слётка. Несмотря на редкую встречаемость второй попытки гнездования в целом в западносибирской популяции большой синицы, в естественных местообитаниях процент вторых кладок (14,5%) отмечался втрое чаще, чем в городе (5,1%).

По-видимому, такие факторы, как обилие пищи и погодные условия в репродуктивный период, совместно влияющие на результативность гнездования особей, определяют основные различия в успешности размножения большой синицы в городских и лесных местообитаниях.

Список источников

1. Москвитин С.С., Гашков С.И. Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы – *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический журнал. 2000. Т. 7, № 3. С. 351–362.
2. Федоров В.В., Формозов Н.А., Сурин В.Л., Вальчук О.П., Керимов А.Б. Генетические последствия гибридизации большой (*Parus major*) и восточной (*P. minor*) синиц в Среднем Приамурье // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 5. С. 621–628.
3. Гашков С.И. Биология большой синицы (*Parus major* L.) южной тайги Западной Сибири : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2007. 24 с.
4. Фролов И.Г. Масштабы сезонных перемещений городской части популяции большой синицы на юго-востоке Западно-Сибирской равнины // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17, № 2 (63). С. 28–36. doi: 10.18470/1992-1098-2022-2-28-36.
5. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. Биология размножения птиц-дуплогнездников на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629–648.
6. Елаев Э.Н. Экология симпатрических популяций синиц (на примере бассейна оз. Байкал). Улан-Удэ : Изд-во Бурятского университета, 1997. 159 с.
7. Гашков С.И. Оценка выживаемости и связи с территорией Томской популяции большой синицы (*Parus major* L.) в период зимней оседлости и предбрачной миграции // Энергетика и годовые циклы птиц (памяти В.Р. Дольника) : материалы меж-

- дунар. конф., Звенигород, 24–29 сентября 2015 года. Звенигород : Товарищество научных изданий КМК, 2015. С. 98–105.
8. Виноградова Н.В., Дольник В.П., Ефремов В.Л., Паевский В.А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР. М. : Наука, 1976. 221 с.
 9. Лакин Г.Ф. Биометрия : учеб. пособие для биол. спец вузов. М. : Высшая школа, 1990. 352 с.
 10. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии : Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. Петрозаводск : Изд-во Петрозаводского ун-та, 1992. 168 с.
 11. Михеев А.В. Определитель птичьих гнезд. М. : Просвещение, 1975. 184 с.
 12. Бианки В.В., Шутова Е.В. К экологии большой синицы *Parus major* в Мурманской области // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 628. С. 186–195.
 13. Cramp S., Perrins C.M. The Birds of the Western Palearctic. V. VII. Oxford university press, 1993. 577 p.
 14. Рябицев В.К. Птицы Урала, Предуралья и Западной Сибири : справочник-определитель. 3-е изд., испр. и доп. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2008. 634 с.
 15. Лихачев Г.Н. Размножение и численность большой синицы (*Parus major*) на юге Московской области // Сибирский экологический журнал. 2002. № 6. С. 757–773.
 16. Artemyev A.V. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast // Avian Ecology and Behaviour. 2008. Vol. 14. PP. 1–33.
 17. Куранов Б.Д., Килин С.В., Баяндин О.В. Птицы-дуплогнезники в зонах с разной степенью урбанизированности среды // Материалы 10-й Всесоюзной орнитологической конференции, Витебск, 17–20 сентября 1991 года. Витебск : Наука і тэхніка, 1991. С. 4–6.
 18. Álvarez E., Barba E. Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population // Bird Study. 2014. Vol. 61, № 2. PP. 152–161. doi: 10.1080/00063657.2014.908819
 19. Extreme temperature drop alters hatching delay, reproductive success, and physiological condition in great tits / M. Gładalski, A. Kaliński, M. Markowski [et al.] // International Journal of Biometeorology. 2020. Vol. 64, № 4. PP. 623–629. doi: 10.1007/s00484-019-01851-6
 20. Микляева М.А., Родимцев А.С. Факторы, определяющие продолжительность вылупления и фенотипическую разнородность птенцов в выводках незрелорождающихся птиц // Вестник Тамбовского университета. Серия: Естественные и технические науки. 2010. Т. 15, № 5. С. 1546–1552.
 21. Иванкина Е.В., Керимов А.Б., Ильина Т.А., Бушуев А.В., Гриньков В.Г. Многолетняя динамика численности и показатели репродуктивного успеха подмосковных популяций большой синицы (*Parus major*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах: 30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов: Материалы Всероссийской конференции, Звенигород, 17–21 марта 2017 года. Звенигород : Товарищество научных изданий КМК, 2017. С. 208–211.
 22. Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы *Parus major* в Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2011. Т. 20, № 674. С. 1458–1462.
 23. Шутова Е.В. О вторых кладках большой синицы *Parus major* на севере европейской части России // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 285. С. 358–359.
 24. Нумеров А.Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. 1987. Вып. 22. С. 3–21.
 25. Венгеров П.Д. Экология размножения большой синицы (*Parus major*) в островном лесу Центрального Черноземья (на примере Воронежского заповедника) // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2018. № 1 (25). С. 9–24. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2

References

1. Moskvitin SS, Gashkov SI. Godovoy tsikl i demograficheskie parametry populyatsii bol'shoy sinitsy - *Parus major* L. yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Annual Cycle and Demographic Parameters of the Great Tit, *Parus major* L., of the West Siberian Southern Taiga]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2000;7(3):351-362. In Russian, English summary
2. Fedorov BV, Formozov NA, Surin VL, Val'chuk OP, Kerimov AB. Geneticheskie posledstviya gibridizatsii bol'shoy (*Parus major*) i vostochnoy (*P. minor*) sinits v Srednem Priamur'e [Genetic Consequences of Hybridization Between *Parus major* and *P. minor* in the Middle Amur River Basin]. *Zoologicheskiy zhurnal*. 2006;85(5):621-628. In Russian, English summary
3. Gashkov SI. Biologiya bol'shoy sinitsy (*Parus major* L.) yuzhnoy taygi Zapadnoy Sibiri [Biology of the Great Tit (*Parus major* L.) of the Western Siberian Southern Taiga] [CandSci. Dissertation Abstract, Biology]. Tomsk : Tomsk State University Publ.; 2007. 24 p. In Russian
4. Frolov IG. Masshtaby sezonnykh peremeshcheniy gorodskoy chasti populyatsii bol'shoy sinitsy na yugo-vostoke Zapadno-Sibirskoy ravniny [The Scale of Seasonal Migrations in the Urban Part of the Great Tit Population in the Southeast of the West Siberian Plain]. *SOUTH OF RUSSIA: ecology & development*. 2022;17(2):28-36. doi: 10.18470/1992-1098-2022-2-28-36
5. Rodimtsev AS, Vanicheva LK. Biologiya razmnzheniya ptits-duplognezdnikov na yugo-vostoke Zapadnoy Sibiri [Breeding Biology of Hole-Nesting Birds in the South-East of Western Siberia]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2004;13(266):629-648. In Russian.
6. Elaev EN. Ekologiya simpatricheskikh populyatsiy sinits (na primere basseyna oz. Baikal) [Ecology of Sympatric Tits Populations (on the Example of the Lake Baikal Basin)]. Ulan-Ude : Izdatel'stvo Buryatskogo universiteta Publ.; 1997. 159 p. In Russian.
7. Gashkov SI. Otsenka vyzhivaemosti i svyazi s territoriy Tomskoy populyatsii bol'shoy sinitsy (*Parus major* L.) v period zimney osedlosti i predbrachnoy migratsii [Assessment of Survival and Movements in Tomsk Great Tit (*Parus major* L.) Population During the Winter Stationary Period and Pre-Breeding Migration]. In: *Energetika i godovye tsikly ptits (pamyati V.R. Dol'nika)*. Materialy mezhdunarodnoy konferentsii [Energetics and annual cycles of birds (in memory of V.R. Dolnik)]. Proc. of the Sci. Conf. (Zvenigorod, Russia, 24-29 September, 2015)]. Chernetsov NS, Dol'nik TV, Golubeva TB, Gavrilov VM editors. Zvenigorod : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2015. pp. 98-105. In Russian
8. Vinogradova NV, Dol'nik VP, Efremov VL, Paevskiy VA. Opreделение pola i vozrasta vorob'inykh ptits fauny SSSR [Sex and Age Identification of Passerines of the USSR Fauna]. Moscow : Nauka Publ., 1976. 221 p. In Russian.
9. Lakin GF. Biometriya [Biometrics]. Ucheb. posobie dlya biol. spets vuzov. Moscow : Vysshaya shkola Publ., 1990. 352 p. In Russian.
10. Ivanter EV, Korosov AV. Osnovy biometrii: Vvedenie v statisticheskiy analiz biologicheskikh yavleniy i protsessov [Fundamentals of Biometry: Introduction to Statistical Analysis of Biological Phenomena and Processes]. Petrozavodsk : Izd-vo Petrozavodskogo un-ta Publ., 1992. 168 p. In Russian.
11. Mikheev AV. Opredelitel' ptich'ikh gnezd [Bird's Nest Identification Guide]. Moscow : Prosveshchenie Publ., 1975. 184 p. In Russian.
12. Bianki VV, Shutova EV. K ekologii bol'shoy sinitsy *Parus major* v Murmanskoy oblasti [To the Ecology of the Great Tit *Parus major* in the Murmansk Region]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2011;20(628):186-195. In Russian.
13. Cramp S, Perrins CM. The Birds of the Western Palearctic. V. VII. Oxford university press, 1993. 577 p.
14. Ryabitsev VK. Ptitsy Urala, Predural'ya i Zapadnoy Sibiri [Birds of the Urals and Western Siberia]: Sprav.-opredelitel'. 3-e izd., ispr. i dop. Ekaterinburg : Izdatel'stvo ural'skogo universiteta Publ., 2008. 634 p. In Russian.

15. Likhachev GN. Razmnozhenie i chislennost' bol'shoy sinitsy (*P. major*) na yuge Moskovskoy oblasti [Breeding and Abundance of the Great Tit (*P. major*) in the South of the Moscow Region]. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2002;6:757-773. In Russian.
16. Artemyev AV. Population ecology of the Great Tit *Parus major* in the taiga forest on Lake Ladoga coast. *Avian Ecology and Behaviour*. 2008;14:1-33.
17. Kuranov BD, Kilin SV., Bayandin OV. Ptitsy-duplognezdniki v zonakh s raznoy stepen'yu urbanizirovannosti sredi [Hole-Nesting Birds in Zones with Different Degrees of Urbanisation in the Environment]. In: *10-y Vsesoyuznoy ornitologicheskoy konferentsii* [10th All-Union Ornithological Conference. Conference materials (Vitebsk, USSR, 17-20 September, 1991)]. Vitebsk : Navuka i tekhnika Publ., 1991. PP. 4-6. In Russian
18. Álvarez E. Barba E. Incubation and hatching periods in a Mediterranean Great Tit *Parus major* population. *Bird Study*. 2014;61(2):152-161. doi: 10.1080/00063657.2014.908819
19. Gładalski M, Kaliński A, Markowski M, Bańbura M, Skwarska J, Wawrzyniak Ja, Zieliński P, Bańbura Je. Extreme temperature drop alters hatching delay, reproductive success, and physiological condition in great tits. *International Journal of Biometeorology*. 2020;64(4):623-629. doi: 10.1007/s00484-019-01851-6
20. Miklyaeva MA. Faktory, opredelyayushchie prodolzhitel'nost' vylupleniya i fenotipicheskuyu raznorodnost' ptentsov v vyvodkakh nezrelorozhdayushchikhsya ptits [Factors, determining the hatching length and phenotypical heterogeneity of nestlings in brood immature born birds]. *Vestnik Tambovskogo universiteta. Seriya: Estestvennye i tekhnicheskie nauki*. 2010;15(5):1546-1552. In Russian, English summary.
21. Ivankina EV, Kerimov AB, Il'ina TA, Bushuev AV, Grin'kov VG. Mnogoletnaya dinamika chislennosti i pokazateli reproduktivnogo uspekha podmoskovnykh populyatsiy bol'shoy sinitsy (*Parus major*) i mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Long-Term Population Dynamics and Characteristics of Reproductive Success of the Great Tit (*Parus major*) and the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in the Moscow Region]. In: *Dinamika chislennosti ptits v nazemnykh landshaftakh: 30-letie programm monitoringa zimuyushchikh ptits Rossii i sopredel'nykh regionov* [Dynamics of Bird Numbers in Terrestrial Landscapes: 30th Anniversary of Wintering Bird Monitoring Programmes in Russia and Adjacent Regions]. Materialy Vserossiyskoy konferentsii (Zvenigorod, 17-21 March, 2017)]. Zvenigorod : Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2017. pp. 208-211. In Russian
22. Smirnov OP, Tyurin VM. K biologii razmnozheniya bol'shoy sinitsy *Parus major* v Leningradskoy oblasti [To the Breeding Biology of the Great Tit *Parus major* in the Leningrad Region]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2011;20(674):1458-1462. In Russian
23. Shutova EV. O vtorykh kladkakh bol'shoy sinitsy *Parus major* na severe evropeyskoy chasti Rossii [About the Second Clutch of Great Tit *Parus major* in the Northern European Part of Russia]. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal*. 2005;14(285):358-359. In Russian
24. Numerov AD. Populyatsionnaya ekologiya bol'shoy sinitsy v Okskom zapovednike [Population Ecology of the Great Tit (*Parus major*) in Oka Nature Reserve]. *Ornitologiya*. 1987;22 ;3-21. In Russian
25. Vengerov PD. Ekologiya razmnozheniya bol'shoy sinitsy (*Parus major*) v ostrovnom lesu Tsentral'nogo Chernozem'ya (na primere Voronezhskogo zapovednika) [Breeding Ecology of the Great Tit (*Parus major*) in the Central Black Earth Region Forest Outlier (on the Example of the Voronezh Nature Reserve)]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta. Elektronnyy nauchnyy zhurnal*. 2018;1(25):9-24. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. In Russian

Информация об авторах:

Гашков Сергей Иванович – канд. биол. наук, заведующий зоологическим музеем, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).

E-mail: parusmajor1@rambler.ru

Гриньков Владимир Григорьевич – канд. биол. наук, с.н.с. кафедры биологической эволюции биологического факультета, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (Москва, Россия); н.с. лаборатории мониторинга биоразнообразия Биологического института, Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия).
E-mail: v.grinkov@gmail.com

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Sergey I. Gashkov, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Prof., Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).
E-mail: parusmajor1@rambler.ru

Vladimir G. Grinkov, Cand. Sci. (Biol.), Senior scientist, Evolutionary Biology Dept., Biological Fac., Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russian Federation); Scientist, Biodiversity Monitoring Laboratory, Institute of Biology, Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).
E-mail: v.grinkov@gmail.com

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 14.12.2022;
одобрена после рецензирования 14.04.2023; принята к публикации 02.08.2023.*

*The article was submitted 14.12.2022;
approved after reviewing 14.04.2023; accepted for publication 02.08.2023.*