

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 598.2 (571.16)

doi: 10.17223/19988591/64/7

Гнездовая биология большой синицы *Parus major* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири

Борис Дмитриевич Куранов¹, Олег Генрихович Нехорошев²,
Сергей Васильевич Килин³

^{1, 2, 3} *Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия*

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>, Kuranov@seversk.tomsknet.ru

² oleg@green.tsu.ru

Аннотация. Проведен анализ репродуктивных показателей большой синицы в подзоне подтаежных лесов на юго-востоке Западной Сибири. Материалы собраны в 1983–2019 гг. в окрестностях Томска (56°28' с.ш., 84°54' в.д.), с. Киреевск Томской области (56°22' с.ш., 84°05' в.д.) и д. Ломачевка Кемеровской области (56°08' с.ш., 86°50' в.д.). В хвойных, смешанных и мелколиственных лесах обследовано 297 гнезд, промерено 2 194 яйца. При плотности развески гнездовий 107 шт. / 10 га средний показатель заселенности по всем типам насаждений составил 4,3%, а плотность гнездования – 4,7 пары / 10 га. Начало наиболее ранней кладки в среднем приходится на 3 мая (20 апреля–14 мая), медиана начала кладки – на 12 мая. Вторые кладки имели 12,2% пар, успешно выкормивших первый выводок. Размер первых и ранних кладок – $11,92 \pm 0,12$, вторых – $8,29 \pm 0,53$ яйца; длина яиц – $18,07 \pm 0,02$ мм, максимальный диаметр – $13,76 \pm 0,01$ мм, объем – 1747 ± 3 мм³, индекс округленности яиц – $76,21 \pm 0,02\%$. Доля успешных гнезд от общего количества первых, повторных и вторых кладок составляет 67,7%, успешность размножения в начатых кладках любой дальнейшей судьбы – 63,1%, доля неразвившихся яиц – 7,9%, частичный отход птенцов – 8,0%. Продуктивность первых и ранних кладок составляет 10,03 ± 0,18 слетка на успешную попытку и 6,77 ± 0,35 слетка на попытку размножения. Размеры кладки и выводка, число птенцов на попытку и успешность размножения больше у птиц в смешанном лесу. По сравнению с европейской частью ареала у вида в Западной Сибири статистически значимо больше размер кладки, объем яиц и размер выводка ($p < 0,001$), а успешность размножения и количество птенцов на попытку размножения значимо не отличаются.

Ключевые слова: репродуктивные показатели, влияние биотопа, влияние весенней температуры, Томская область, Кемеровская область

Источник финансирования: работа выполнена на средства программы повышения конкурентоспособности ТГУ «Приоритет-2030» с использованием научного оборудования УНУ «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» НИ ТГУ при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (RF----2296.61321X0043, 13.УНУ.21.0005, соглашение № 075-15-2021-672) и в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).

Благодарности: Авторы благодарят А.В. Артемьева за помощь при написании статьи.

Для цитирования: Куранов Б.Д., Нехорошев О.Г., Килин С.В. Гнездовая биология большой синицы *Parus major* (L., 1758) на юго-востоке Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2023. № 64. С. 143–162. doi: 10.17223/19988591/64/7

Original article

doi: 10.17223/19988591/64/7

Breeding biology of the great tit *Parus major* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia

Boris D. Kuranov¹, Oleg G. Nekhoroshev², Sergei V. Kilin³

^{1,2} National Research Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

¹ <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>, Kuranov@seversk.tomsknet.ru

² oleg@green.tsu.ru

Summary. We analyzed the results of long-term studies (1983–2019) of breeding biology of the great tit (*Parus major*) in the sub-taiga forest subzone of the south-eastern part of Western Siberia. Data were collected in the surroundings of Tomsk (56°28'N, 84°54'E, 90–100 m a.s.l.), the village Kireyevsk (Tomsk oblast, 56°22'N, 84°05'E, 90 m a.s.l.) and the village Lomachevka (Kemerovo oblast, 56°08'N, 86°50'E, 190 m a.s.l.). In total we examined 297 nests, 2194 eggs were measured.

Nest-boxes were placed in deciduous (aspen-birch and birch), mixed (pine-birch-aspen) and coniferous (pine and Siberian pine) forests. The density of nest-boxes in all types of forests was 107/10 ha. Nest-box occupation average rate was 4.3% and population average density was 4.7 pairs /10 ha. In deciduous forests tits occupied nest-boxes more often (6.3%) than in mixed (3.6%), and coniferous forests (4.0%).

The mean long-term date of the earliest egg laying was May 3 (20 April–14 May); the median laying date was May 12. A long-term advancement of laying dates was revealed ($r = -0.54$, $p < 0.05$). That was consistent with a significant trend to warming in April ($r = 0.63$, $p < 0.05$). The dependence of date of earliest egg laying (y) on year (x) is described by linear regression equation: $y = 574.6 - 0.27x$ ($R^2 = 0.27$, $p < 0.01$, $n = 27$). Thus, the annual shift in the beginning of egg laying averaged 0.3 days.

Full clutches started no later than 30 days from the date of appearance of the first egg in the season contained 7–16 eggs. The mean clutch size is 11.92 ± 0.12 eggs ($n = 202$) (See Table 1). The clutch size decreases in the row (line): mixed (12.59 ± 0.15) – coniferous (11.77 ± 0.22) – deciduous forests (11.15 ± 0.23). In all comparison pairs the differences are statistically significant (See Table 2). The clutch size decreased along breeding season and amounts to 0.62 eggs per decade. The dependence of the clutch size (y) on the date of appearance of the first egg (x) is described by the linear regression equation: $y = 12.41 - 0.062 \cdot x$ ($R^2 = 0.28$, $p < 0.001$).

The mean length of eggs (L) 18.60 ± 0.02 mm, the maximum diameter of eggs (B) 13.83 ± 0.01 mm. The volume of eggs calculated from the formula: $V = 0.51 \cdot LB^2$ [18] was 1747 ± 3 (1234 – 2151) mm³. The egg sphericity index (shape index) calculated from the formula: $S = (B/L) \cdot 100$ [19] is 76.21 ± 0.02 (65.50 – 84.42) %, $CV=3.83\%$. The volume of eggs and the index are negatively correlated ($r = -0.15$, $p < 0.05$), so there is a weak but statistically significant tendency to increase the sphericity index of eggs with

a decrease in their volume. The volume of eggs in contrast to the size of the clutch is maximum in deciduous forests and decreases in the row (line): deciduous ($1761 \pm 6 \text{ mm}^3$) – coniferous ($1750 \pm 7 \text{ mm}^3$) – mixed forests ($1740 \pm 4 \text{ mm}^3$). In pair deciduous – mixed forests the differences are statistically significant ($p < 0.01$) (See Table 2).

12.2% females laid second clutches after a successful first breeding cycle. This is noticeably less compared to European populations of the species located at latitude similar to the study area: 28.1% at Ryazan region [6] and 63.4% at Moscow region [7].

The share (proportion) of successful nests where, at least, one young fledged in first, replacement and second clutches is 67.7%. From 2407 eggs, 1773 chicks (nestlings) hatched and 1519 fledglings flew out. The success of incubation is 73.7%, (hatched chicks /eggs in nests where at least one egg was laid), feeding (fledglings / hatched chicks) – 85.7%, breeding (fledglings / eggs in nests where at least one egg was laid) – 63.1%. Predators ravaged 16.0% of nests, in which they destroyed 10.3% of eggs and 4.2% of chicks. 12.1% of nests were abandoned; losses were 6.8% of eggs and 2.1% of nestlings. The wrynecks (*Jynx torquilla*) threw out 4.3% of the nests; losses were 3.0% of the eggs. Embryonic mortality in nests survived to hatching was 7.9%, partial mortality of nestlings was 8.0% of total number of hatched nestlings. Reproductive success in successful nests (first, replacement and second clutches) was 84.1%, the embryonic mortality – 7.9%, and the partial mortality of chicks – 8.3%. The maximum breeding success is observed in mixed forests (66.9%), the minimum is in deciduous forests (55.9%), and the value of the index in coniferous forests is an intermediate values (62.2%).

The mean number of fledglings in first, replacement and second clutches per successful attempt and breeding attempt are 10.03 ± 0.18 and 6.77 ± 0.35 , respectively. The maximum brood size is observed in mixed forests (10.54 ± 0.22), the minimum is in a deciduous one (9.06 ± 0.36), and the value of the index in coniferous forests is an intermediate values (9.89 ± 0.40). A similar trend is observed in respect to the number of chicks per breeding attempt: mixed forests (7.85 ± 0.48), deciduous forests (5.09 ± 0.60), and coniferous forests (6.68 ± 0.79) (See Table 3, 4).

In the European part of the great tit's range, in the latitude range of 55–60° N close to our study area clutch size (first breeding cycle) varies in limits 8.20–11.64 eggs [6, 25, 35, 37–44] and according to our calculations the average is 9.69 ± 0.18 eggs, which is significantly less than in Western Siberia (11.92 ± 0.12 eggs) ($p < 0.001$). The mean egg volume in European population in latitude range of 55–60° N varies in limits 1654–1712 mm^3 [41, 43, 46–48] ($n = 9$), and according to our calculations the average is $1675 \pm 7 \text{ mm}^3$, which also is significantly less than in Western Siberia.

The overall breeding success in first, replacement and second nests (fledglings / eggs in nests where, at least, one egg was laid) in the latitude range 50°–67° N in Europe varies in limits 41.6–73.9% [6, 8, 25, 43, 44, 50–56]. According to our calculations this index the average is 62. 0% ($n = 20$), which almost coincides with our data for Western Siberia (63. 1%).

In Europe, in the latitude range of 55–60° N the brood size in first breeding cycle varies in limits 6.81–10.20 [6, 7, 37, 52, 54, 57] and according to our calculations the average is 7.72 ± 0.33 ($n = 10$), which is significantly less than that of the species in our study area (10.03 ± 0.18) ($p < 0.001$). The observed differences in brood size (2.31 chicks) are close to those of the clutch size in the European part of the species' range and the southeastern part of Western Siberia (2.23 eggs). According to our calculations, the number of chicks per attempt in first breeding cycle in the European populations of the species in the specified latitude interval is 6.24 ± 0.38 ($n=10$) [6–8, 25, 39, 44, 52, 54, 55, 57] and does not differ significantly from our data for Western Siberia (6.77 ± 0.35).

The paper contains 4 Tables and 57 References.

Keywords: reproductive indices, biotop influence, spring temperature influence, Tomsk region, Kemerovo region

Funding: The study was performed at the expense of the TSU competitiveness improvement program "Priority-2030" using the scientific equipment of the UNU "System of experimental bases located along the latitudinal gradient" of the TSU Research Institute with the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (RF----2296.61321X0043, 13.UNU.21.0005, agreement No. 075-15-2021-672) and within the framework of a state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Project No. FSWM-2020-0019).

Acknowledgments: We thank A.V. Artemyev for help in writing the paper.

For citation: Kuranov BD, Nekhoroshev OG, Kilin SV. Breeding biology of the great tit *Parus major* (L., 1758) in the south-east of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;64:143-162. doi: 10.17223/19988591/64/7

Введение

Многие виды птиц-дуплогнездников служат модельными объектами для широкого спектра исследований на различных уровнях: от клеточного до биоценотического. На примере этой группы птиц получили освещение многие фундаментальные проблемы популяционной биологии, такие как топические, трофические и другие связи дуплогнездников, а также использование их в качестве биоиндикаторов естественных и антропогенных изменений в среде обитания [1].

Большая синица (*Parus major* (L., 1758)) имеет большой евроазиатский гнездовой ареал, который включает в себя почти всю Европу и значительную часть Азии, по широте он растянут от Турции до севера Скандинавии, а по долготе – от Атлантического океана до побережья Охотского моря [2]. Вид часто используют в качестве модельного объекта в популяционных исследованиях благодаря тому, что его легко привлечь на контролируемые территории с помощью развешивания искусственных гнездовых. Большая синица хорошо изучена в европейской части ареала, и ряд работ посвящен анализу репродуктивных показателей вида и влиянию на них абиотических и биотических факторов [3–8]. Сравнительному анализу гнездовой биологии большой синицы в естественном и урбанизированном ландшафтах Томской области посвящены работы Б.Д. Куранова [9], Б.Д. Куранова и А.Г. Карташева [10] и С.И. Гашкова [11]. Данные по размножению вида в южной части Кемеровской области приводят А.С. Родимцев и Л.К. Ваничева [12], лесостепном ландшафте Новосибирской области – В.М. Чернышов [13]. Однако до настоящего времени отсутствуют обобщающие работы по гнездованию большой синицы на юго-востоке Западной Сибири, касающиеся анализа плотности гнездования, сроков размножения, величины кладки, оологических показателей, успешности и продуктивности размножения, а также сравнительного анализа гнездования вида в различных местообитаниях. Настоящая работа, основанная на многолетних наблюдениях в Томской и Кемеровской областях, позволит в определенной степени заполнить этот пробел. Цель данного исследования – популяционный анализ репродук-

тивных показателей большой синицы в юго-восточной части Западной Сибири, а также их сравнение с аналогичными данными по европейской части ареала вида.

Материалы и методики исследования

Исследования проведены в 1983–2020 гг. на трех ключевых участках: окрестностях г. Томска (56°28' с.ш., 84°54' в.д., 90–100 м над ур. м.), с. Киреевск Кожевниковского района Томской области (56°22' с.ш., 84°05' в.д., 90 м над ур. м.) и д. Ломачевка Ижморского района Кемеровской области (56°08' с.ш., 86°50' в.д., 190 м над ур. м.). Киреевск находится в 60 км от Томска в западном направлении, Ломачевка – в 120 км к юго-востоку от Томска. Район исследования входит в состав подтаежной подзоны лесной зоны Западной Сибири и относится к переходному району от темнохвойной тайги и сосновых боров к березовым лесам (Ильина и др., 1985) [14]. Ломачевский участок расположен на границе подтаёжных лесов и лесостепи [15, 16].

Гнездование большой синицы в искусственных гнездовьях (ИГ) на томском участке изучено в 1986–2020 гг. (13 лет), киреевском – в 1984–2019 гг. (15 лет), ломачевском – в 1983–1996 гг. (14 лет). В окрестностях Томска ИГ разместили в двух местообитаниях. Первое представляло собой зрелый осиново-березовый лес с примесью сосны, с хорошо развитым вторым ярусом из черемухи, ивы, шиповника и караганы. Второе находилось в зрелом припоселковом кедровнике с редким подлеском из рябины и березы. У Киреевска ИГ развешали в средневозрастных сосновых, сосново-березово-осиновых, березово-осиновых насаждениях и зрелом березняке. В сосновом, смешанном и березово-осиновом лесу второй ярус состоял из редких рябин и кустов волчьей ягоды, в березовом – из редкого подроста березы и сосны. В окрестностях Ломачевки наблюдения проводили в средневозрастном березово-осиново-сосновом лесу с преобладанием мелколиственных пород и относительно слабо развитым подлеском из ивы, черёмухи, черной и красной смородины, шиповника и таволги.

Для привлечения большой синицы использовались дощатые ИГ двух типов: синичники с диаметром летка 30 мм и площадью дна 100 см² и скворечники – 50 мм и 196 см² соответственно. В разные годы в окрестностях Томска под наблюдением было 50 синичников и 50–110 скворечников, близ Киреевска – 50–305 синичников и 70–100 скворечников, около Ломачевки – 50–230 скворечников. Гнездовья располагались в две параллельные линии. На всех площадках расстояние между соседними ИГ и линиями составило 30 м. В расчет включали 30 м полосу вдоль линий (по 15 м с каждой стороны), а к их протяженности добавляли 30 м (по 15 м от крайних ИГ). Плотность раскладки составила 107 шт. / 10 га.

На модельных площадках ежегодно проводили абсолютный учет гнезд, прослеживали их судьбу, а также сроки начала и величину кладки, успешность инкубации и выкармливания. Жилым считали гнездо, в котором было отложено хотя бы одно яйцо. Всего обследовано 297 гнезд, промерено 2 194 яйца.

Ежегодные сроки начала размножения определяли по появлению первого яйца в наиболее раннем гнезде. Для расчета средней многолетней даты начала откладки яиц использовали объединенные данные за весь период наблюдений. С этой целью учитывали кладки, начатые не позднее 30 дней от даты появления первого яйца в сезоне, что позволяет исключить влияние на результаты расчетов случаев повторного размножения [17]. Кладки, начатые не позднее 30 дней от даты появления первого яйца в сезоне, отнесены к первым и ранним. О наличии второго цикла размножения судили по встречам меченых самок ($n = 3$), а также появлению новой кладки после вылета птенцов в том же или соседнем пустом ИГ и учету сроков начала размножения в конкретном сезоне ($n = 14$).

Для обследованной популяции большой синицы на основе индивидуальных данных по каждому гнезду рассчитаны среднемноголетние значения следующих показателей: эмбриональная смертность (суммарное количество яиц неоплодотворенных и с погибшими эмбрионами / количество яиц с известным результатом вылупления, %); успешность насиживания (количество вылупившихся птенцов / количество отложенных яиц, %); успешность выкармливания (количество вылетевших птенцов / количество вылупившихся птенцов, %); успешность размножения (количество вылетевших птенцов / количество отложенных яиц, %); количество птенцов на попытку размножения (количество вылетевших птенцов / количество самок, приступивших к откладке яиц); количество птенцов на успешную попытку размножения, или размер выводка (количество вылетевших птенцов / количество самок со слетками). Под «частичным» отходом птенцов понимали гибель отдельных птенцов выводка, не связанную с хищничеством. К успешным относили гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец.

Объем яиц вычисляли по формуле: $V = 0,51 \cdot LB^2$, где L – длина яйца, B – максимальный диаметр [18]. Индекс округленности определяли по формуле: $S = (B/L) \cdot 100$ [19]. Для таких показателей, как размер кладки, длина, максимальный диаметр, индекс округленности и объем яиц, размер выводка, количество птенцов на попытку размножения, рассчитывали среднее значение и ошибку среднего ($M \pm m_M$). Сравнение средних величин проводили по критерию Стьюдента. Для оценки связи и зависимости переменных применяли линейный корреляционный анализ Пирсона и простой регрессионный анализ. При анализе зависимости величины кладки от даты начала откладки яиц за многолетний период использовали метод совмещения временных рядов. Для этого дате начала первой кладки в каждом сезоне присваивали нулевое значение. Другим парам присваивали ранг, соответствующий числу дней отставания от начала первой кладки. Обработка первичных данных проведена с помощью пакета программ STATISTICA 8.0.

Результаты исследования и обсуждение

Заселенность искусственных гнездовий и плотность гнездования. Естественная плотность гнездования большой синицы в хвойных и мелколист-

венных лесах окрестностей Томска находится в пределах 5,0–11,5 пары/км² [20]. Развеска искусственных гнездовий позволила увеличить плотность гнездования вида в районе исследования. Средний показатель заселенности ИГ по всем типам насаждений составил 4,3%, плотность гнездования – 47,0 пары/км². В лиственном лесу синицы занимали ИГ чаще (6,3%), чем в смешанном (3,6%) и хвойном (4,0%). В европейской части ареала также прослеживается предпочтение видом лиственных лесов и древостоев с преобладанием лиственных пород [8]. На заселенность ИГ в однотипных древостоях может влиять близость города. Так, лиственные насаждения в пригородной зоне Томска заселялись лучше (8,9%), чем сходный биотоп в киреевском участке, расположенном в нескольких километрах от поселка (4,8%). На наш взгляд, повышение плотности гнездования большой синицы в пригороде объясняется значительной синантропностью вида в Сибири и выбором для гнездования территории вблизи города, где зимовочные условия наиболее благоприятные [10]. В условиях северо-запада России большая синица также предпочитает гнездиться в лесах, расположенных поблизости от зимовочных стадий, в частности, в окрестностях крупных городов [8].

В Европе при сходной с районом наших работ плотности развески ИГ их заселенность большой синицей в Рязанской области (лиственные, смешанные и хвойные леса в Окском заповеднике) составила 4,04% [6], Московской области (смешанные и сосновые леса) – 10,3% [21], Куршской косе (смешанные леса) – 14,1% [22], юго-западе Финляндии (смешанные леса) – 16,5% [23], юго-востоке Швеции (лиственные леса) – 23,0% [24, 25], центральной Польше (лиственные леса) – 13,1% [26], Чехии (сосняки) – 23,0% [27]. При плотности развески ИГ 180 / 10 га в лиственном лесу в Германии, что почти в 2 раза больше, чем в районе работ, плотность гнездования вида составила 420 пар / 1 км² [28]. В Нидерландах (лиственный лес) при плотности развески ИГ, в 3 раза меньшей по сравнению с районом исследования (39 ИГ/10 га), плотность гнездования вида составила 228 пар / 1 км² [29]. Отмеченная тенденция увеличения плотности гнездования большой синицы в ИГ в западной части ареала по сравнению с районом наших работ, по-видимому, связана с более высокой естественной численностью вида в подтаежных и широколиственных лесах Европы. Так, в хвойных и смешанных насаждениях Московской области значение данного показателя составило 14–21 пару / км² [30], в смешанных лесах Калининградской обл. – 5–48 пар / км² [31], в лиственных лесах Беловежского национального парка в Польше – 30–50 пар / км² [32], в смешанных и лиственных лесах южной Швеции и Нидерландов соответственно 65,5 [33] и 127 пар / 1 км² [34].

Сроки размножения. Начало наиболее ранних кладок в разные годы отмечалось с 20 апреля по 14 мая и в среднем пришлось на 3 мая ($n = 27$). Амплитуда колебания даты появления первой кладки за весь период наблюдений составила 24 дня. На более высокой широте в Приладожье (60°46' с.ш.) годовые колебания данного показателя больше – 33 дня [8]. Дата появления первой кладки в сезоне отрицательно связана со средней температурой воздуха третьей декады апреля ($r = -0,66$, $p < 0,05$, $n = 27$). Сходная зависимость

($r = -0,64$, $p = 0,03$) наблюдается также у томской городской популяции большой синицы [11]. Самая поздняя кладка, состоящая из 6 яиц, начата 24 июля 1989 г. в ломачевском участке, а гнездование завершилось успешным вылетом 4 птенцов. Соответственно, общая потенциальная продолжительность периода начала размножения в районе исследования составила 94 дня.

Медианная дата начала кладок, появившихся в течение 30 дней после появления наиболее ранней в сезоне, приходится на 12 мая ($n = 230$). У обследованной популяции вида наблюдается многолетний тренд смещения сроков появления первой кладки на более ранние даты ($r = -0,54$, $p < 0,05$, $n = 27$), что согласуется с увеличением средней температуры воздуха апреля в годы наших наблюдений ($r = 0,63$, $p < 0,05$, $n = 27$). В период 1983–1992 гг. средняя дата появления первой кладки пришлась на 7 мая, в 1993–2002 гг. – на 4 мая, в 2003–2012 гг. – на 30 апреля, в 2013–2020 гг. – на 29 апреля. Таким образом, за все время наблюдений сроки начала размножения вида сдвинулись на 8 дней. Зависимость даты появления первого яйца (y) от года наблюдения (x) описывается уравнением линейной регрессии: $y = 574,6 - 0,27x$ ($R^2 = 0,27$, $p < 0,01$), т.е. ежегодное смещение начала откладки яиц составило в среднем 0,27 дня. Аналогичная тенденция (0,2 дня в год) также отмечена у томской городской популяции большой синицы в период с 1993 по 2022 г., составив в целом 6 дней [11]. Смещение сроков размножения большой синицы на более ранние сроки в период с 1951 по 2000 г. отмечено в западной Палеарктике, однако это явление не носило повсеместного характера [35, 36].

Величина кладки и оологические параметры. Первые и ранние полные кладки содержали от 7 до 16 яиц (табл. 1). Наиболее часто встречались гнезда с 11–13 яйцами. Средняя кладка составила $11,92 \pm 0,12$ яйца ($n = 202$). Её размер снижается в ряду: смешанные – хвойные – лиственные насаждения (табл. 2). Во всех парах сравнения различия статистически значимы. Наши данные относительно величины кладки в разных местообитаниях отличаются от аналогичных материалов по европейской части ареала вида. В обзоре И. Санца [37] показано, что максимальная кладка у большой синицы в Европе наблюдается в лиственных лесах, минимальная – в хвойных, а в смешанных насаждениях показатель имеет промежуточное значение, хотя на севере Европы биотопические различия в размере кладки могут нивелироваться [8]. Мы не считаем, что меньший размер кладки у синиц в лиственном лесу района исследования указывает на низкое качество данного местообитания. Объём яиц у птиц в этом биотопе больше, чем в хвойниках и смешанных насаждениях (см. табл. 2), что свидетельствует о хороших трофических условиях в лиственном лесу. По-видимому, различия в величине кладки в разных древостоях связаны с неучтенными обстоятельствами, в частности, с особенностями возрастной структуры изученных группировок вида.

У обследованной популяции большой синицы характерно постепенное снижение величины кладки в течение гнездового сезона, которое составляет 0,62 яйца за декаду. Зависимость размера кладки (y) от даты появления первого яйца (x) описывается уравнением линейной регрессии: $y = 12,41 - 0,062x$

($R^2 = 0,28$, $p < 0,001$). Сезонная скорость снижения размера кладки у вида в районе исследования меньше, чем у птиц на юге Новосибирской области – 0,8 яйца за декаду [13], и больше, чем у вида в Приладожье, – 0,43 яйца за декаду [8].

Таблица 1 [Table 1]

Размер кладки у большой синицы *Parus major*
[Clutch size in the Great tit]

Показатель	Число яиц в кладке [Number of eggs in clutch]										Всего [Total]
	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Кладок с данным числом яиц, абс. / % [Clutches with a given number of eggs, n / %]	3/ 1,5	4/ 2,0	7/ 3,5	22/ 10,9	42/ 20,8	45/ 22,3	51/ 25,2	16/ 7,9	10/ 4,9	2/ 1,0	202/ 100,0

Таблица 2 [Table 2]

Размер кладки и объем яиц у большой синицы *Parus major* в разных насаждениях
[Clutch size and egg volume in the Great tit at different forests]

Насаждения [Forests]	Число гнезд [Number of nests]	Величина кладки [Clutch size]	Число яиц [Number of eggs]	Объем яиц, мм ³ [Volume of eggs, mm ³]
Хвойные [Coniferous]	48	11,77 ± 0,22	477	1 750 ± 7
Смешанные [Mixed]	87	12,59 ± 0,15	1 427	1 740 ± 4
Лиственные [Deciduous]	67	11,15 ± 0,23	460	1 761 ± 6

В обзоре И. Санца [37] показано, что связь величины кладки с широтой в европейской части ареала большой синицы нелинейная, и максимальное число яиц птицы откладывают в зоне между 55 и 60° с.ш., а к северу и югу от нее кладка уменьшается. В данном интервале, в пределах которого находится район наших работ, кладка в первом цикле размножения варьирует в пределах 8,20–11,64 яйца [6, 25, 35, 37–44], и в среднем равна 9,69 ± 0,18 яйца ($n = 33$). Это статистически значимо меньше, чем в районе исследования, а также в других районах Сибири: Красноярском крае (заповедник «Столбы») – 10,90 ± 0,22 [45], Кемеровской области – 11,01 ± 0,22 [12], Новосибирской области – 12,51 ± 0,22 [13], окрестностях Томска – 12,13 ± 0,19 яйца [11].

Большая синица относится к видам, у которых часть пар способна произвести 2 кладки за сезон после первого успешного гнездования. В европейской части ареала прослеживается тенденция сокращения частоты вторых кладок при продвижении на север [37], хотя широтные различия часто сглаживаются под влиянием других факторов: особенностей биотопа, плотности гнездового населения, возрастного состава популяции и т.д. [8]. Вторые кладки у вида в районе исследования – редкое явление. За всё время наблюдений отмечено 17 таких случаев, что составило 12,2% от числа пар, успешно завершивших первый гнездовой цикл. Это заметно меньше по сравнению с европейскими популяциями вида, находящимися на сходной с районом исследования широте: 28,1% в Рязанской области [6] и 63,4% в Московской

области [7]. Вторые кладки в районе исследования содержали 4–12, в среднем $8,29 \pm 0,53$ яйца ($n = 17$), что меньше, чем у птиц в Новосибирской области ($9,91 \pm 0,24$) [13]. По материалам С.И. Гашкова [11], основанным на данных кольцевания ($n = 14$) и учета сроков размножения ($n = 38$) в период 1993–2022 гг., вторые кладки у большой синицы в парках Томска и его окрестностях наблюдались ежегодно (в 19 годах из 29). Их доля от числа успешных первых кладок составила 6,0%, причем в естественных местообитаниях второй цикл гнездования наблюдался в 3 раза чаще (14,5%), чем в городе (5,1%). На юге Кемеровской области второй репродуктивный цикл также выражен ежегодно и отмечен у небольшого числа пар [12]. В лесостепи на юге Новосибирской области во втором цикле участвует около 60% пар, выкормивших первый выводок [13].

Длина яиц у большой синицы в районе исследования составила $18,07 \pm 0,02$ (16,00–20,30) мм, максимальный диаметр – $13,76 \pm 0,01$ (12,00–14,90) мм, объем – $1\,747 \pm 3$ (1 234–2 151) мм³ ($n = 2\,194$ яйца), коэффициенты вариации длины, диаметра и объема 3,9, 2,7 и 7,6% соответственно. Объем яиц в отличие от размера кладки больше у синиц в лиственном лесу (см. табл. 2). В паре сравнения лиственные – смешанные древостои различия статистически значимы ($p < 0,01$). Таким образом, увеличение размера кладки у птиц в смешанных и хвойных лесах сопровождается снижением у них объема яиц.

В отношении европейских популяций вида установлено, что объем яиц возрастает с широтой [41]. Поэтому, как и в случае с кладками, мы использовали для сравнения данные по участкам в интервале 55–60° с.ш. [41, 43, 46–48]. Средний объем яиц в этой зоне по нашим расчетам составил $1\,675 \pm 7$ (1 654–1 712) мм³ ($n = 9$), что статистически значимо меньше, чем в районе исследования ($p < 0,001$). На других участках Западной Сибири объем яиц также больше среднеевропейского значения показателя: $1\,692$ мм³ в южной части Кемеровской области [12] и $1\,762 \pm 8$ мм³ в Новосибирской области [13].

Индекс округленности яиц в районе работ равен $76,21 \pm 0,02$ (65,50–84,42)%, $CV = 3,83\%$. Объем яиц и индекс формы связаны отрицательной зависимостью ($r = -0,15$, $p < 0,05$), т.е. прослеживается слабая, но статистически значимая тенденция увеличения округленности яиц при снижении их объема. Значение индекса формы у вида в южной части Кемеровской области – 76,32% [12] – близко к нашим данным, а в Новосибирской области – $76,88 \pm 0,12\%$ [13] – больше, чем в районе исследования ($p < 0,001$). В Европе у большой синицы в пределах 55–60° с.ш. индекс округленности, рассчитанный по приведенным в литературе промерам длины и максимального диаметра яиц [41, 43, 46–48], варьировал от 74,38 до 76,55% и составил в среднем $75,22 \pm 0,22\%$ ($n = 9$). Это статистически значимо меньше ($p < 0,001$) по сравнению с нашими и другими аналогичными данными по Западной Сибири [12, 13], что свидетельствует о более удлиненной форме яиц у большой синицы в указанном интервале широт европейской части ареала вида.

Успешность и продуктивность размножения. Из 232 первых, повторных и вторых гнезд большой синицы с начатыми кладками 28 гнезд (12,1%)

были брошены, 37 (16,0%) разорены хищниками и 10 (4,3%) выброшены вертишейками. Доля гнезд, из которых вылетели птенцы, составила 67,7%. Из 2 407 яиц, включая незавершенные кладки, вылупилось 1 773 и вылетело 1 519 птенцов. Успешность насиживания составила 73,7%, успешность выкармливания – 85,7%, успешность размножения – 63,1%.

Хищниками уничтожено 10,3% яиц в неполных и завершенных кладках и 4,2% птенцов. Главным разорителем гнезд большой синицы в районе исследования является бурундук (*Tamias sibiricus* (Laxmann 1769)). Регулярное использование бурундуком животной пищи на юго-востоке Западной Сибири особенно весной при нехватке семенных кормов отмечено Н.Г. Шубиным [49]. Наблюдались случаи уничтожения гнезд синиц большим пестрым дятлом (*Dendrocopos major* (L. 1758)), мелкими куньими (*Mustelidae*) и обыкновенной белкой (*Sciurus vulgaris* (L. 1758)). Кроме того, вертишейкой (*Jynx torquilla* (L. 1758)), которая является конкурентом большой синицы за гнездовья, выброшено с гнездами 3,0% яиц. Доля брошенных яиц составила 6,8%, птенцов – 2,1%. «Частичный» отход потомства, включающий эмбриональную смертность и гибель части выводка, не связанной с хищничеством, являются важными факторами гибели потомства. В гнездах, сохранившихся до вылупления птенцов, доля неоплодотворенных и неразвившихся яиц в сумме составила 7,9%, а частичный отход птенцов – 8,0% от общего количества вылупившихся птенцов. Таким образом, основными причинами отхода потомства у большой синицы на стадии откладки и насиживания яиц являются хищничество, эмбриональная смертность и бросание кладок, а на этапе выкармливания частичная птенцовая смертность заметно превышает потери от хищничества и оставления выводков. В гнездах, уцелевших до вылета, успешность размножения составила 84,1%, эмбриональная смертность – 7,9%, а частичный отход птенцов – 8,3%.

Максимальная успешность размножения наблюдается у птиц в смешанном лесу, минимальная – в лиственном, а значение показателя в хвойниках занимает промежуточное положение (табл. 3). В лиственных насаждениях по сравнению со смешанными древостоями больше доля брошенных яиц и птенцов, а также потери от хищничества и вертишейки. По сравнению с хвойниками в этом биотопе больше отход от вертишейки и бросания выводков. Обращает на себя внимание более частое оставление гнезд в лиственном лесу, по-видимому, связанное с гибелью взрослых птиц. Причины данного явления остаются неясными.

В других участках Сибири успешность размножения большой синицы выше, чем у птиц в районе исследования. Значение показателя у вида в Красноярском крае составило 63,6% [45], Кемеровской области – 69,6% [12], Новосибирской области – 71,5% [13]. В европейской части ареала вида в пределах 50–67° с.ш. общая успешность размножения в первых, повторных и вторых гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы находится в пределах 41,6–73,9% [6, 8, 25, 43, 44, 50–56]. Среднее значение показателя по нашим расчетам составило 62,0% ($n = 20$), что мало отличается от общей успешности размножения вида в районе исследования (63,1%).

Таблица 3 [Table 3]

Успешность и продуктивность размножения большой синицы *Parus major* в разных насаждениях (в скобках – размер выборки)
[Success and productivity of breeding in the Great tit at different forest, in brackets – sample size]

Насаждения [Forests]	Успешность размножения, % [Breeding success, %]	Величина выводка [Brood size]	Птенцов на попытку размножения [Fledglings per breeding attempt]	Успешность размножения в уцелевших до вылета гнездах, % [Breeding success in successful nests, %]
Хвойные [Coniferous]	62,2	9,89 ± 0,40 (27)	6,68 ± 0,79 (40)	87,1
Смешанные [Mixed]	66,9	10,54 ± 0,22 (76)	7,85 ± 0,48 (102)	83,2
Лиственные [Deciduous]	55,9	9,06 ± 0,36 (36)	5,09 ± 0,60 (64)	84,1

Количество птенцов на успешную попытку размножения (размер выводка) в первых и ранних кладках варьировало от 4 до 15 (табл. 4) и в среднем составило $10,03 \pm 0,18$ ($n = 139$). Число птенцов на попытку размножения в указанных гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы равно $6,77 \pm 0,35$ ($n = 206$). Максимальный размер выводка наблюдается в смешанном лесу, минимальный – в лиственных древостоях, а значение показателя в хвойниках занимает промежуточное положение (см. табл. 3). В паре сравнения лиственные – смешанные насаждения различия статистически значимы ($p < 0,01$). На величину выводка оказывают влияние размер кладки как стартовое условие и частичная смертность потомства. Суммарный отход потомства за счет эмбриональной и частичной птенцовой смертности у птиц в разных насаждениях существенно не отличается (см. табл. 3). Поэтому различия в размере выводка между изученными группировками вида следует связывать с меньшей величиной кладки у птиц в лиственных насаждениях (см. табл. 2). В европейской части ареала вида в пределах 55–60° с.ш. размер выводка в первом цикле размножения находится в пределах 6,81–10,20 [6, 7, 37, 52, 54, 57], а среднее значение показателя – $7,72 \pm 0,33$ ($n = 10$) – статистически значимо меньше, чем в районе исследования ($p < 0,001$). Наблюдаемые различия (2,31 птенца) близки к таковым средних кладок у европейских и сибирских птиц (2,23 яйца). Таким образом, больший размер выводка в районе исследования в основном определяется различиями в величине кладки у вида в Европе и Сибири.

Таблица 4 [Table 4]

Размер выводка у большой синицы *Parus major*
[Brood size in the great tit]

Показатель	Число птенцов в выводке [Number of fledglings in brood]												Всего [Total]
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Выводков с данным числом птенцов, абс. / % [Broods with a given number of fledglings, n / %]	1/ 0,7	3/ 2,2	8/ 5,75	6/ 4,3	11/ 7,9	14/ 10,1	32/ 23,0	31/ 22,3	24/ 17,3	5/ 3,6	3/ 2,2	1/ 0,7	139/ 100

Количество птенцов на попытку размножения в первых и ранних кладках максимально в смешанном лесу, минимально – в лиственном древостое, а в хвойниках занимает промежуточное положение (см. табл. 3). В паре сравнения лиственные – смешанные насаждения различия статистически значимы ($p < 0,001$). На значение данного показателя влияют все факторы отхода потомства, а также размер кладки в качестве стартового условия. Как отмечалось выше, в лиственных насаждениях по сравнению со смешанными древостоями больше доля брошенных яиц и птенцов, а также потери от хищничества и деятельности вертишейки, а по сравнению с хвойниками больше отход от вертишейки и оставления выводков. Кроме того, меньший размер кладки у птиц в лиственных насаждениях является дополнительным фактором, снижающим количество птенцов на попытку размножения. Число птенцов на попытку размножения в первом цикле размножения у большой синицы в Европе варьирует в пределах 4,65–7,9 [6–8, 25, 39, 44, 52, 54, 55, 57]. Среднее значение показателя по нашим расчетам составило $6,24 \pm 0,38$ ($n = 10$), что не отличается значимо от аналогичных данных по юго-востоку Западной Сибири. Однако следует ожидать, что общая продуктивность размножения большой синицы в европейской части ареала за счет значительной доли вторых кладок будет выше по сравнению с районом исследования. Так, у вида в Приладожье общая продуктивность размножения составила 10,1 слетка на пару птиц за сезон и наряду с успешностью размножения была прямо связана с частотой бициклии [8].

Заключение

На основе многолетних исследований изучены репродуктивные показатели большой синицы в различных местообитаниях на юго-востоке Западной Сибири. В лиственном лесу синицы занимали ИГ чаще, чем в смешанных и хвойных древостоях. Сроки размножения отрицательно связаны со средней температурой воздуха третьей декады апреля. Отмечен многолетний тренд смещения сроков появления первой кладки на более ранние даты, что согласуется с увеличением средней температуры воздуха в апреле в годы наблюдений. В течение гнездового сезона наблюдается постепенное снижение величины кладки. Объем яиц и индекс формы связаны отрицательной зависимостью, что указывает на тенденцию увеличения округленности яиц при снижении их объема. Для изученной популяции большой синицы в отличие от европейских характерна незначительная частота вторых кладок. Основными причинами отхода потомства на стадии откладки и инкубации яиц по мере снижения их влияния на успех насиживания являются хищничество, эмбриональная смертность и бросание кладок. На этапе выкармливания частичная птенцовая смертность заметно превышает потери от остальных факторов отхода птенцов, таких как хищничество и оставление выводков. Размер кладки, число птенцов на попытку и успешную попытку размножения, успешность размножения в гнездах с начатыми кладками любой дальнейшей судьбы больше у птиц в смешанном лесу, а объем яиц

больше у синиц в лиственных древостоях. Группировка птиц в хвойном лесу по перечисленным показателям занимает промежуточное положение. Успешность размножения в уцелевших до вылета гнездах у птиц в разных насаждениях существенно не отличается.

По сравнению с европейской частью ареала вида, находящейся на сходной широте с районом исследования, у изученной популяции большой синицы статистически значимо больше величина кладки, объем яиц и размер выводка. Общая успешность размножения и количество вылетевших птенцов на попытку размножения в Европе и районе исследования статистически значимо не отличается.

Список источников

1. Гаврилов В.М., Лебедева Н.В., Ильина Т.А. Международная научная конференция «Птицы-дуплогнезники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции» // Зоологический журнал. 2015. Т. 94, № 4. С. 494–496. doi: 10.7868/S0044513415040066
2. Cramp S., Perrins C.M. Flycatchers to Shrikes. The Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, 1993. Vol. VII. 577 p.
3. Kluyver H.N. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. // Ardea. 1951. Vol. 39. P. 1–135.
4. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе / пер. с англ. Б.Н. Сидорова; под ред. Н.П. Наумова. М. : Изд-во иностр. лит., 1957. 404 с.
5. Perrins C.M. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. // J. Animal Ecology. 1965. Vol. 34. P. 601–647.
6. Нумеров А.Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. М., 1987. Вып. 22. С. 3–21.
7. Лихачев Г.Н. Размножение и численность большой синицы (*Parus major*) на юге Московской области // Сибирский экологический журнал. 2002. № 6. С. 757–773.
8. 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. P. 1–33.
9. Куранов Б.Д. Гнездовая биология урбанизированных популяций птиц-дуплогнезников // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16, № 3. С. 429–438. doi: 10.1134/S1995425509030138
10. Куранов Б.Д., Карташев А.Г. Гнездовая экология птиц в урбанизированном ландшафте. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та систем упр. и радиотехники, 2023. 166 с.
11. 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.
12. Родимцев А.С., Ваничева Л.К. Биология размножения птиц-дуплогнезников на юго-востоке Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629–648.
13. Чернышов В.М. Репродуктивные параметры большой синицы и белой лазоревки в Барабинской лесостепи (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. 2008. Т. 15, № 5. С. 751–762.
14. Ильина И.С., Лапшина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Е.А., Махно В.Д. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск : Наука, 1985. 251 с.
15. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1985. 320 с.
16. Хахалкин В.В., Захарченко А.В., Нехорошев О.Г. Ландшафтно-экологический анализ территории стационара «Ломачевка» как натурной модели // Вопросы географии Сибири. Томск, 1999. Вып. 23. С. 225–236.

17. Both C., Artemyev A.V., Blaauw B. et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier // *Proceeding of the Royal Society of London. B.* 2004. Vol. 271. P. 1657–1662. doi: 10.1098/rspb.2004.2770
18. Hoyt D.F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs // *AUK.* 1979. Vol. 96, № 1. P. 73–77.
19. Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин : Валгус, 1988. 193 с.
20. Миловидов С.П., Нехорошев О.Г., Куранов Б.Д. Птицы долин притоков реки Томи (Томская область) // *Вестник Томского государственного университета. Биология.* 2015. № 4 (32). С. 91–106. doi: 10.17223/19988591/32/5
21. Лихачев Г.Н. Материалы по динамике численности птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях на юге Подмоскovia // *Труды Приокско-Террасного заповедника / отв. ред. Н.Ф. Реймерс. М. : Лесная промышленность, 1971. Вып. 5. С. 66–110.*
22. Шаповал А.П. Использование искусственных гнездовий птицами на Куршской косе // *Русский орнитологический журнал.* 2019. Т. 28, № 1777. С. 2514–2517.
23. Eeva T., Lehikoinen E., Sunell C. The quality of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and great tit (*Parus major*) females in an air pollution gradient // *Annales Zoologici Fennici.* 1997. Vol. 34, № 1. P. 61–71.
24. Nilsson J.-E. Resultat av 20ars holkstudier – framst rorande svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca* // *Ornis Svecica.* 2008. Vol. 18, № 1. P. 52–64.
25. Nilsson J.-E. Numbers and breeding biology of the Great Tit *Parus major* – results of a 25year nest-box study // *Ornis Svecica.* 2011. Vol. 21. P. 123–132.
26. Wawrzyniak J., Gładalski M., Kaliński A., Bańbura M., Markowski M., Skwarska J., Zieliński P., Bańbura J. Differences in the breeding performance of great tits *Parus major* between a forest and an urban area: a long term study on first clutches // *The European Zoological Journal.* 2020. Vol. 87, № 1. P. 294–309. doi: 10.1080/24750263.2020.1766125
27. Porkert J., Gashkov S., Haikola J. et al. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus* // *Journal of Ornithology.* 2014. Vol. 155, № 4. P. 1045–1057. doi: 10.1007/s10336-014-1092-2
28. Pampus M., Schmidt K.-H., Wiltshko W. Pair bond and breeding success in Blue Tits *Parus caeruleus* and Great Tits *Parus major* // *Ibis.* 2005. Vol. 147. P. 92–108.
29. Balen J.H. A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats // *Ardea.* 1973. Vol. 55 (1-2). P. 1–93.
30. Равкин Е.С., Равкин Ю.С. Птицы равнин Северной Евразии. Новосибирск : Наука, 2005. 304 с.
31. Гришанов Г.В., Беляков В.В. Наземные позвоночные Калининградской области : справ. пособие. Калининград : Калинингр. гос. ун-т, 2000. 69 с.
32. Maziarz M., Wesołowski T., Hebda G., Cholewa M. Natural nest-sites of Great Tits (*Parus major*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) // *Journal of Ornithology.* 2015. Vol. 156. P. 613–623. doi: 10.1007/s10336-015-1169-6
33. Nilsson S.G. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition // *Ornis Scandinavica.* 1984. Vol. 15, № 3. P. 167–175.
34. van Balen J.H., Booy C.J.H., van Franeker J.A., Osieck E.R. Studies on Hole-Nesting Birds in Natural Nest Sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites // *Ardea.* 1982. Vol. 70. P. 1–24. doi: 10.5253/arde.v70.p1
35. Sanz J.J. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout western Palaearctic // *Global Change Biology.* 2002. Vol. 8. P. 409–422.
36. Visser M.E., Adriaansen F., van Balen J.H. et al. Variable responses to large-climate change in European *Parus* populations // *Proceeding of the Royal Society of London Series B.* 2003. Vol. 270. P. 367–372. doi: 10.1098/rspb.2002.2244
37. Sanz J.J. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits // *AUK.* 1998. Vol. 115, № 4. P. 1034–1051.
38. Лихачев Г.Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР // *Орнитология. М. : МГУ, 1967. Вып. 7. С. 165–174.*

39. Orell M., Ojanen M. Breeding success and population dynamics in a northern great tit *Parus major* population // *Annales Zoologici Fennici*. 1983. Vol. 20. P. 77–98.
40. Паевский В.А. Демография птиц. Л. : Наука, 1985. 285 с.
41. Hörak P., Mänd R., Leivits A. Egg size in the great tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences // *Ornis Fennica*. 1995. Vol. 72. P. 97–114.
42. Сотников В.Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Киров : Три-ада плюс, 2008. Т. 2: Воробьинообразные, ч. 2. 432 с.
43. Чичкова А.С. Особенности размножения птиц-дуплогнездников в условиях урбанизированной среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь : Перм. гос. ун-т, 2009. 23 с.
44. Смирнов О.П., Тюрин В.М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // *Орнитология*. М. : МГУ, 1981. Вып. 16. С. 185–188.
45. Крутовская Е.А. Материалы к экологии птиц искусственных гнездовых заповедника «Столбы» // *Труды заповедника «Столбы»* / отв. ред. Г.В. Хорошко. Красноярск : Краснояр. кн. изд-во, 1966. Вып. 5. С. 232–267.
46. Ojanen M., Orell M., Vaisanen R.A. Egg and clutch sizes to four passerine species in Northern Finland // *Ornis Fennica*. 1978. № 55. P. 60–68.
47. Нумеров А.Д., Приклонский С.Г., Иванчев В.П., Котюков Ю.В., Кашенцева Т.А., Маркин Ю.М., Постельных А.В. Кладки и размеры яиц юго-востока Мещерской низменности. М. : ЦНИЛ охотничьего хозяйства и заповедников, 1995. 168 с. (Труды Окского биосферного государственного заповедника; вып. 18).
48. Лысенков Е.В., Лапшин А.С., Спиридонов С.Н. Птицы Мордовии: оологические и нидологические материалы. Саранск : Мордов. гос. пед. ин-т, 2003. 139 с.
49. Шубин Н.Г. Экология млекопитающих юго-востока Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 1991. 263 с.
50. Donner J., Mayer G. Die Abhangigkeit der Fortpflanzungrate vom Lebensalter bei der Kohlmeise // *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*. 1964. Vol. 10. S. 337–352.
51. Hörak P. Low fledgling success of urban Great Tits // *Ornis Fennica*. 1993. Vol. 70. P. 168–172.
52. Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland // *Ornis Fennica*. 2001. Vol. 78. P. 49–60.
53. 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.
54. Schölin K.G. En långtidsstudie av talgoxens *Parus major* häckningsbiologi i ett mellansvenskt blandskogsområde // *Ornis Svecica*. 2009. Vol. 19. P. 222–232.
55. Венгеров П.Д. Экология размножения большой синицы (*Parus major*) в островном лесу Центрального Черноземья (на примере Воронежского заповедника) // *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета*. 2018. № 1 (25). С. 9–24. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. URL: http://vestospu.ru/archive/2018/articles/2_25_2018.pdf
56. Микляева М.А., Околелов А.Ю., Золотова О.М., Попова Е.Е., Козачек А.В. Влияние природно-техногенных условий ландшафта на формирование биологической гетерогенности популяций большой синицы (*Parus major* L.) // *Вопросы современной науки и практики*. 2021. № 1 (79). С. 51–59. doi: 10.17277/voprosy.2021.01.pp.051-059
57. Borgström E. Häckningsbiologiska rön från en långtidsstudie över en skandinavisk population av talgoxe *Parus major* // *Ornis Svecica*. 2007. Vol. 17. P. 65–74.

References

1. Gavrilov VM, Lebedeva NV, Il'ina TA. Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya "Ptitsy-duplognezdniki kak model'nyye ob"yekty v reshenii problem populyatsionnoy ekologii i evolyutsii" [International Scientific Conference "Hollow-nesting birds as a model object in solving the problems of population ecology and evolution"]. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2015;94(4):494-496. doi: 10.7868/S0044513415040066. In Russian

2. Cramp S, Perrins CM. Flycatchers to Shrikes. The Birds of the Western Palearctic. Vol. VII. Oxford university press; 1993. 577 p.
3. Kluyver HN. The population ecology of the Great Tit *Parus m. major* L. *Ardea*. 1951;39:1-135.
4. Lack D. The natural regulation of animal numbers. Sidorov BN, translated from English; Naumov NP, editor. Oxford, 1954 404 p. In Russian
5. Perrins CM. Population fluctuations and clutch-size in the Great Tit, *Parus major* L. *J. Animal Ecology*. 1965;34: 601-647.
6. Numerov AD. Population ecology of the Great Tit (*Parus major*) in Oka Nature Reserve. *Ornitologiya*. 1987;22:3-21. In Russian, English summary
7. Likhachev GN. Breeding and Abundance of the Great Tit (*P. major*) in the South of the Moscow Region. *Sibirskiy ekologicheskij zhurnal*. 2002;6:757-773. In Russian, English summary
8. 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.
9. Kuranov BD. Nest Biology of Urban Populations of Cavity-Nesting Birds. *Contemporary Problems of Ecology*. 2009;2(3): 240-247. doi:10.1134/S1995425509030138
10. Kuranov BD, Kartashev AG. Gnezдовaja jekologija ptic v urbanizirovannom landshafte [Breeding ecology of birds in an urbanized landscape]. Tomsk: Tomsk State University Control Systems and Radioelectronics Publ.; 2023. 166 p. In Russian
11. Gashkov SI, Grinkov VG. Breeding biology of the Western Siberian Great Tit population in urban and natural habitats over a 30-year period. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2023;61:88-112 doi: 10.17223/19988591/61/4 In Russian, English Summary
12. Rodimtsev AS, Vanicheva LK. Breeding biology of hole-nesting birds in the south-east of Western Siberia. *The Russian Journal of Ornithology*. 2004;13(266):629-648. In Russian
13. Chernyshov VM. Reproductive parameters of great tit and azure tit in the Barabinsk forest-steppe (south of Western Siberia). *Sibirskij jekologicheskij zhurnal*. 2008;15(5):751-762. In Russian, English summary
14. Il'ina IS, Lapshina EI, Lavrenko NN, Mel'tser LI, Romanova EA, Bogoyavlenskii EA, Makhno VD. Rastitel'nyy pokrov Zapadno-sibirskoy ravniny [Vegetation cover of the West Siberian plain]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ. 1985. 251 p. In Russian
15. Isachenko AG. Landshafty SSSR [Landscapes of the USSR]. Leningrad: Leningrad State University Publ.; 1985. 320 p. In Russian
16. Hahalkin VV, Zaharchenko AV, Nehoroshev OG. Landshaftno-jekologicheskij analiz territorii stacionara «Lomachevka», kak naturnoj modeli [Landscape and ecological analysis of territory of the research place "Lomachevka" as a full-scale model]. *Voprosy geografii Sibiri*. Tomsk. 1999;23:225-236
17. Both C, Artemyev AV, Blaauw B. et al. Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. *Proceeding of the Royal Society of London. B*. 2004;271:1657-1662. doi 10.1098/rspb.2004.2770
18. Hoyt DF. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *AUK*. 1979;96(1):73-77.
19. Mänd R. Intrapopulation variation of avian eggs. Tallin: Valgus Publ.; 1988. 193 p. In Russian, English summary
20. Milovidov SP, Nehoroshev OG, Kuranov BD. Birds of the valleys of the Tom River tributaries (Tomsk oblast). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2015;4(32):91-106. In Russian, English Summary doi: 10.17223/19988591/32/5
21. Likhachev GN. Materialy po dinamike chislennosti ptits, gnezdyashchikhsya v iskusstvennykh gnezdov'yakh na yuge Podmoskov'ya [Materials on the dynamics of the number of birds nesting in artificial nests in the South Moscow suburbs]. In: *Trudy Prioksko-Terrasnogo zapovednika* [Proceedings of Prioksko-Terrasny Reserve]. Vol. 5. Reymers NF, editor. Moscow: Lesnaya promyshlennost' Publ.; 1971. pp. 66-110. In Russian
22. Shapoval AP. Ispol'zovanie iskusstvennykh gnezdovij pticami na Kurshskoj kose [The use of nesting boxes by birds on the Curonian Spit]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2019;28(177):2514-2517. In Russian

23. Eeva T, Lehtikoinen E, Sunell C. The quality of pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) and great tit (*Parus major*) females in an air pollution gradient. *Annales Zoologici Fennici*. 1997;34(1):61-71.
24. Nilsson JE. Resultat av 20ars holkstudier – framst rorande svartvit flugsnappare *Ficedula hypoleuca*. *Ornis svecica*. 2008;18 (1):52-64.
25. Nilsson JE. Numbers and breeding biology of the Great Tit *Parus major* – results of a 25year nest-box study. *Ornis svecica*. 2011;21:123-132.
26. Wawrzyniak J, Gładalski M, Kaliński A, Bańbura M, Markowski M, Skwarska J, Zieliński P, Bańbura J. Differences in the breeding performance of great tits *Parus major* between a forest and an urban area: a long term study on first clutches. *The European Zoological Journal*. 2020;87(1):294-309. doi: 10.1080/24750263.2020.1766125
27. Porkert J, Gashkov S, Haikola J, Huhta E, Kaisanlahti-Jokimäki M-L, Kuranov B, Latja R, Mertens R, Numerov A, Rutila J, Sombrutski A, Zajrc J, Belskii E, Jokimäki J, Jarvinen A. Variation and long-term trends in the timing of breeding of different Eurasian populations of Common Redstart *Phoenicurus phoenicurus*. *Journal of Ornithology*. 2014;155(4):1045-1057. doi: 10.1007/s10336-014-1092-2
28. Pampus M, Schmidt KH, Wilschko W. Pair bond and breeding success in Blue Tits *Parus caeruleus* and Great Tits *Parus major*. *Ibis*. 2005;147:92-108.
29. Balen JH. A Comparative Study of the Breeding Ecology of the Great Tit *Parus major* in Different Habitats. *Ardea*. 1973;55 (1-2):1-93.
30. Ravkin ES., Ravkin JuS. Birds of north Euroasian plains. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2005. 304 p. In Russian
31. Grishanov GV, Beljakov VV. Nazemnye pozvonochnye Kaliningradskoj oblasti: Spravochnoe posobie [Terrestrial vertebrates of the Kaliningrad region: Reference book]. Kaliningrad: Kaliningrad State University Publ.; 2000. 69 p. In Russian
32. Maziarz M, Wesolowski T, Hebda G, Cholewa M. Natural nest-sites of Great Tits (*Parus major*) in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Journal of Ornithology*. 2015;156:613–623. doi 10.1007/s10336-015-1169-6
33. Nilsson SG. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica*. 1984;15(3):167-175.
34. van Balen JH, Booy CJH, van Franeker JA, Osieck ER. Studies on Hole-Nesting Birds in Natural Nest Sites. 1. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea*. 1982;70:1-24. doi: 10.5253/arde.v70.p1
35. Sanz JJ. Climate change and breeding parameters of great and blue tits throughout western Palaearctic. *Global Change Biology*. 2002;8:409-422.
36. Visser ME, Adriaansen F, van Balen JH. et al. Variable responses to large-climate change in European *Parus* populations. *Proceeding of the Royal Society of London Series B*. 2003;270:367-372. doi: 10.1098/rspb.2002.2244
37. Sanz JJ. Effects of geographic location and habitat on breeding parameters of Great Tits. *Auk*. 1998;115:1034-1051.
38. Likhachev GN. O velichine kladki nekotorykh ptits v tsentre evropeyskoy chasti SSSR [The clutch size of some birds in the center of the European part of the USSR]. *Ornitologiya*. 1967;7:165-174. In Russian
39. Orell M, Ojanen M. Breeding success and population dynamics in a northern great tit *Parus major* population. *Annales Zoologici Fennici*. 1983;20:77-98.
40. Paevskij VA. Demografija ptic [Demographics of birds] Leningrad: Nauka Publ.; 1985. 285 p. In Russian
41. Hõrak P, Mänd R, Leivits A. Egg size in the great tit *Parus major*: individual, habitat and geographic differences. *Ornis Fennica*. 1995;72:97-114.
42. Sotnikov VN. Ptitsy Kirovskoy oblasti i sopredel'nykh territoriy. T. 2. Vorob'inoobraznye [Birds of Kirov region and adjacent territories. Vol. 2. Sparrows. Ch. 2]. Kirov: OOO Triada plyus Publ.; 2008. 432 p. In Russian
43. Chichkova AS. Osobennosti razmnzheniya ptic-duplognezdnikov v usloviyah urbanizirovannoj sredy [Peculiarity of reproduction of hollow-nesting birds in an urbanized

- environment] [CandSci. Dissertation Abstract, Zoology]. Perm': Perm' State University: 2009. 23 p. In Russian
44. Smirnov OP, Tjurin VM. K biologii razmnzhenija bol'shoj sinicy v Leningradskoj oblasti [Breeding Biology of the Great Tit *Parus major* in the Leningrad Region]. *Ornitologija*. 1981;16:185-188. In Russian
45. Krutovskaya EA. Materialy k ekologii ptits iskusstvennykh gnezdoviy zapovednika «Stolby» [Materials for ecology of birds in nest-boxes of the Stolby Nature Reserve]. *Trudy zapovednika «Stolby»* [Proceedings of the “Stolby” Nature Reserve]. Editor, Khoroshko GV. Krasnoyarsk: Krasnoyarskoe knizhnoe izdatel'stvo Publ.; 1966; Vol. 5: 232-267. In Russian
46. Ojanen M, Orell M, Vaisanen RA. Egg and clutch sizes to four passerine species in Northern Finland. *Ornis Fennica*. 1978; 55:60-68.
47. Numerov AD, Prikhlonskiy SG, Ivanchev VP, Kotjukov JuV, Kashenceva TA, Markin YuM, Postel'nyh AV. Kladki i razmery jaic jugo-vostoka Meshcherskoj nizmennosti [Clutches and egg sizes of the south-east of the Meshcherskaya lowland]. In: *Trudy Okskogo biosfernogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of Oka State Biosphere Reserve]. Moscow: TsNIL okhotnich'ego khozyaystva i zapovednikov Publ.; 1995; Vol. 18. 168 p. In Russian
48. Lysenkov EV, Lapshin AS, Spiridonov SN. Ptitsy Mordovii: oologicheskie i nidologicheskie materialy [Birds of Mordovia: oological and nidological materials]. Saransk: Mordov State Pedagogical Institute Publ.; 2003. 139 p. In Russian
49. Shubin NG. Ekologiya mlekopitayushchikh yugo-vostoka Zapadnoy Sibiri [Ecology of mammals of the south-east of Western Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1991. 263 p. In Russian
50. Donner J, Mayer G. Die Abhängigkeit der Fortpflanzungsrate vom Lebensalter bei der Kohlmeise. *Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz*. 1964;10:337–352
51. Hörak P. Low fledgling success of urban Great Tits. *Ornis fennica*. 1993;70:168-172.
52. Solonen T. Breeding of the Great Tit and Blue Tit in urban and rural habitats in southern Finland. *Ornis fennica*. 2001;78: 49-60.
53. Shutova EV. O vtorykh kladkakh bol'shoj sinitsy *Parus major* na severe evropeyskoy chasti Rossii [About the Second Clutch of Great Tit *Parus major* in the Northern European Part of Russia]. *The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14(285):358-359. In Russian
54. Schölin KG. En långtidsstudie av talgloxens *Parus major* häckningsbiologi i ett mellansvenskt blandskogsområde. *Ornis Svecica*. 2009;19:222-232.
55. Vengerov PD. Ekologiya razmnzheniya bol'shoj 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. URL: http://vestospu.ru/archive/2018/articles/2_25_2018.pdf. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. doi: 10.32516/2303-9922.2018.25.2. In Russian
56. Miklyaeva MA, Okolelov AYu, Zolotova OM, Popova EE, Kozachek AV. The Influence of Natural and Man-Made Landscape Conditions on the Formation of Biological Heterogeneity in the Population of the Great Tit (*Parus major* L.). *Voprosy sovremennoy nauki i praktiki*. 2021;1(79):51–59. doi: 10.17277/voprosy.2021.01.pp.051-059. In Russian, English Summary
57. Borgström E. Häckningsbiologiska rön från en långtidsstudie över en skandinavisk population av talgoxe *Parus major*. *Ornis Svecica*. 2007;17:65-74.

Информация об авторах:

Куранов Борис Дмитриевич – д-р биол. наук, профессор кафедры зоологии и экологии, в.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).
ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>
E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Нехорошев Олег Генрихович – н.с. лаборатории биологии и почвоведения Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Килин Сергей Васильевич – н.с. лаборатории наземных позвоночных НИИ биологии и биофизики Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Information about the authors:

Boris D. Kuranov, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Department of Vertebrate Zoology and Ecology, Institute of Biology, Leading Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3815-5564>

E-mail: Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Oleg G. Nekhoroshev, Researcher, Laboratory of biology and soil science, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: oleg@green.tsu.ru

Sergei V. Kilin, Researcher, Laboratory of Vertebrates, Research Institute of Biology and Biophysics, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

*Статья поступила в редакцию 17.05.2023;
одобрена после рецензирования 10.12.2023; принята к публикации 22.12.2023.*

*The article was submitted 17.05.2023;
approved after reviewing 10.12.2023; accepted for publication 22.12.2023.*