

П. Д. Венгеров

Экология размножения большой синицы (*Parus major*) в островном лесу Центрального Черноземья (на примере Воронежского заповедника)

Экология большой синицы (*Parus major*) изучена в Воронежском заповеднике (50°21'—52°02' N, 39°21'—39°47' E), расположенном в лесостепной зоне Русской равнины. Плотность гнездящихся птиц в годы исследований изменялась от 30—35 пар на 1 кв. км в сосняках и ольшаниках до 70—80 пар в дубравах. Средняя дата первой весенней песни 1 февраля ($n = 76$, Lim 5 января — 28 февраля). Январские оттепели, частота которых возросла в последние десятилетия, способствуют более раннему началу пения (установлен достоверный отрицательный тренд). В раннюю и теплую весну откладка яиц начинается в середине апреля, а в позднюю и холодную — в начале мая. Пик начала откладки яиц первого цикла размножения приходится, в среднем, на последнюю декаду апреля, второго — на конец мая и первую половину июня. Средняя величина первой кладки $11,05 \pm 0,15$ ($n = 104$, Lim 6—14), второй — $8,43 \pm 0,36$ ($n = 28$, Lim 3—12). Вероятность сохранения яиц составляет 75%, птенцов — 57,5%; итоговая успешность первого цикла размножения — 43,1% ($n = 104$). Доля успешных пар — 54,4%; остальные гнезда разоряются в результате хищничества лесной совы (*Dryomys nitedula*) и большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*). Из 101 гнезда первого и второго выводков эмбриональная смертность (от 1 до 5 погибших яиц) присутствовала в 20 гнездах (19,8% от общего числа). На одну попытку размножения, включая неуспешные, в первом выводке в среднем вылетает 5,43 птенца ($n = 90$), во втором — 4,96 птенца ($n = 24$). Среднее число молодых в гнездах, не подверженных воздействию хищничества, в первом выводке составляло $10,05 \pm 0,24$ ($n = 59$, Lim 5—13). В конце сентября и октябре большие синицы перемещаются на зимовку из лесных массивов в населенные пункты. Часть птиц мигрирует в юго-западном направлении на расстояние до 500 км, долетая до Сумской и Полтавской областей Украины. Обратная весенняя миграция происходит в марте и начале апреля. Исследуемая популяция характеризуется высокой плотностью населения и большой величиной кладки, но испытывает сильное давление хищничества на гнезда, которое отчасти компенсируется низкой эмбриональной смертностью и хорошей выживаемостью птенцов в сохранившихся выводках.

Ключевые слова: большая синица (*Parus major*), экология размножения, Воронежский заповедник.

Введение

Несмотря на широкое распространение и высокую численность большой синицы (*Parus major*) в Центральном Черноземье России, специальные работы, посвященные экологии данного вида, практически отсутствуют, хотя разрозненные сведения содержатся во многих публикациях. Вместе с тем большая синица стала одним из наиболее изученных видов птиц в мире и служит модельным объектом для решения многих задач популяционной экологии, демографии, генетики, физиологии и поведения птиц. Она часто входит в список видов, на примере которых решаются вопросы, связанные с влиянием на птиц химического загрязнения, урбанизации и изменения климата [5; 14; 21; 35; 39].

Цель работы — обобщить сведения по экологии большой синицы, накопленные в Воронежском заповеднике за длительный период его существования; выяснить особенности фенологии, плотности населения, территориальных связей и продуктивности размножения местной популяции в сравнении с другими пространственными группировками на большом пространстве ареала.

Материал и методика

Воронежский заповедник расположен в зоне типичной лесостепи Европейской России на границе Воронежской и Липецкой областей и занимает северную половину крупного островного лесного массива — Усманского бора. Его площадь 31 053 га. Географические координаты лежат в пределах 50°21'—52°02' северной широты и 39°21'—39°47' восточной долготы. Климат умеренно континентальный, с относительно жарким летом

© Венгеров П. Д., 2018

и умеренно холодной зимой. Фенологическая зима длится 122—130 дней, при средней температуре минус 5,9°C. Весна наступает (переход среднесуточной температуры воздуха через 0° в сторону повышения) в среднем 25 марта. Средняя температура этого сезона +8,8°C, количество осадков — 90 мм. Лето начинается (переход среднесуточной температуры воздуха через 15°C в сторону повышения) в среднем 25 мая, средняя температура летнего сезона +18,6°C, сумма осадков — 215 мм.

Территория заповедника представляет собой слабоволнистую, покрытую лесом равнину, где доминирующими растительными сообществами выступают дубравы, сосняки и ольшаники. В соответствующих типах леса помимо дуба черешчатого (*Quercus robur*), сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и ольхи черной (*Alnus glutinosa*) произрастают осина (*Populus tremula*), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior*), липа мелколистная (*Tilia cordata*), береза повислая (*Betula pendula*), клен остролистный (*Acer platanoides*) и другие породы. Древостой в основном спелые и перестойные, их средний возраст часто более 80—100 лет.

Материал по экологии размножения большой синицы в искусственных гнездовьях собран автором в Воронежском заповеднике, с перерывами, в 1982—2017 гг. Синичники и скворечники находились на нескольких постоянных мониторинговых площадках, пространственно разобщенных и приуроченных к сосновым, сосново-широколиственным и лиственным, преимущественно дубовым, лесам. Гнездовья осматривали повторно через каждые 4—7 дней. При определении средней величины кладки во внимание принимали только полные кладки, при этом гнезда, найденные с птенцами, в расчетах не использовали.

Успешность размножения рассчитывали несколькими способами. Первый из них — видоизмененный метод Мэйфилда [20]. Его итоговый показатель — вероятность выживания индивида от стадии отложенного яйца до вылета из гнезда (в %). Вторым способом — определение доли сохранившихся гнезд от их общего числа, находившихся под наблюдением. Сохранившимися считали гнезда, из которых вылетел хотя бы один птенец. Третий способ — вычисление среднего числа птенцов, вылетевших из гнезд, на одну попытку размножения, включая гнезда, которые были брошены птицами, разорены хищниками или погибли по иным причинам.

Сроки размножения определяли по дате откладки первого яйца в каждом гнезде. Ее фиксировали непосредственными наблюдениями по ходу строительства гнезд и яйцекладки или рассчитывали исходя из возраста птенцов. Гнезда с известной датой откладки первого яйца группировали по пятидневкам, отсчет которых вели от 1 апреля. Далее строили график распределения сроков размножения, где ось абсцисс представляет собой период размножения, разделенный на пятидневки, а ось ординат — доли (%) начатых кладок по пятидневкам от общего количества исследованных гнезд.

Всего под наблюдением находились 196 гнезд большой синицы, в среднем 16 гнезд ежегодно. Статистическая обработка материала произведена стандартными параметрическими методами. Для расчетов использовали компьютерную программу Microsoft Office Excel 2003 и пакет прикладных статистических программ STADIA. Погодно-климатические параметры получены метеостанцией Воронежского заповедника, функционирующей с 1932 года.

В работе использованы также материалы многолетних наблюдений за сезонными явлениями у большой синицы, отраженные в Летописи природы и архиве заповедника, отчетах научных сотрудников, работников лесной охраны, студентов и любителей птиц. Сюда относятся, в частности, ежегодные регистрации даты первой весенней песни (с 1938 г., наблюдения автора — с 1986 г.), данные кольцевания птиц и результаты привлечения дуплогнездников в искусственные гнездовья.

Учеты численности птиц в гнездовой период проводили на постоянных маршрутах длиной 3 км с фиксацией дальности обнаружения и на пробных площадках величиной 20 га по рекомендованным для заповедников методикам [18; 24].

Результаты и обсуждение

Предгнездовой период. Зимой в лесном массиве заповедника синиц рассматриваемого вида обитает мало, большинство его покидают. Остаются лишь некоторые особи, держащиеся одиночно или совместно с другими видами птиц в «синичьих стаях». Их видовой состав разнообразный. Обычно в кочующую стайку входят, полностью или частично, один из видов пестрых дятлов (*Dendrocopos sp.*), поползни (*Sitta europaea*), пищухи (*Certhia familiaris*), большие синицы, лазоревки (*Parus caeruleus*), длиннохвостые синицы (*Aegithalos caudatus*) и буроголовые гаички (*Parus montanus*). Встречаются и самостоятельные стайки больших синиц, но немногочисленные, обычно по 3—5, редко до 15 особей.

Весенний прилет и пролет больших синиц становится заметным с начала или с середины марта и длится до конца марта или начала апреля. Он идет в основном по опушкам, но постепенно птицы начинают проникать и в глубь леса. В это время здесь еще обычно лежит глубокий снег, что лишает возможности синиц собирать корм на земле. Однако он доступен в местах кормежки кабанов (*Sus scrofa*), на пороях, здесь и концентрируются птицы. Охотно пьют кленовый сок из отверстий, сделанных дятлами в стволах деревьев. По мере таяния снега большие синицы все шире распределяются по лесному массиву, к концу первой декады апреля этот процесс в основном завершается, и вскоре птицы приступают к размножению.

Плотность гнездящихся пар неравномерна и зависит от типа леса. В старовозрастных дубравах гнездится 70—80 пар на 1 кв. км, в смешанных лесах с преобладанием сосны 50—60, в чистых сосняках и ольшаниках 30—35 пар на 1 кв. км. В дубравах большая синица может входить в число доминирующих видов (доля в населении от 10% и более), занимая третье место после зяблика (*Fringilla coelebs*) и мухоловки-белошейки (*Ficedula albicollis*). В остальных местообитаниях она является обычным видом.

Для сравнения укажем, что у северной границы ареала, в Мурманской области, плотность населения большой синицы составляет всего 0,6—0,8 пары на 1 кв. км [6], а в окрестностях населенных пунктов — до 29 пар [9]. В Карелии — от 2—6 до 28 пар на 1 кв. км [1; 34]. В Ленинградской области наибольшее обилие вида наблюдается в лесопарковых зонах, примыкающих к населенным пунктам, — до 30—40 пар на 1 кв. км [3; 32]. В разных типах лиственных и хвойных лесов Кировской области гнездится от 8 до 45 пар, а в парковом лиственном лесу — до 80 пар на 1 кв. км [33]. В Окском заповеднике Рязанской области в сосняке учтено 46 пар, в ольшанике 47, в дубраве 87 пар на 1 кв. км [8], в разных типах леса Московской области — от 0,1 до 12 пар на 1 кв. км [23]. В пойменных дубравах Белорусского Полесья — 67—89 пар на 1 кв. км [28], в березовых и осиново-березовых колках юга Западной Сибири — 5,2 пары на 1 кв. км [35]. Из приведенных материалов следует, что гнездовая плотность большой синицы в Воронежском заповеднике является высокой и соответствует таковой в некоторых других местах Европейской России и Белоруссии.

Традиционно регистрируемым фенологическим явлением служит первая песня большой синицы. В разные годы на Центральной усадьбе заповедника ее можно услышать в сильно различающиеся сроки. Наиболее ранняя дата приходится на 5 января 1961 г., а наиболее поздняя — на 28 февраля 1938 г., среднее значение 1 февраля ($\pm 1,2$ дня) ($n = 76$); медиана — 31 января, мода — 27 января, стандартное отклонение 10,5 дня. Такой широкий диапазон изменчивости чаще объясняется погодными условиями конкретной зимы.

Мягкие зимы, сопровождающиеся частыми оттепелями, способствуют раннему началу пения. Так, 5 января 1961 г. была оттепель, максимальная температура достигла $+2,6^{\circ}\text{C}$, это наибольшее значение за всю данную первую декаду января, в течение которой еще четыре дня наблюдалась положительная температура, тогда как в норме она должна быть ниже нуля. В 2007 г. большая синица запела 14 января, в этот день максимальная температура составила $+2,5^{\circ}\text{C}$, и до него еще пять дней температуры были положительными.

В 1942 г. первую песню удалось услышать только 20 февраля, а в 2006 — 13 февраля, обе зимы были необычайно суровыми, без оттепелей, особенно сильные морозы стояли в январе и феврале. Однако четкой зависимости между температурой воздуха и датой первой песни у большой синицы нет. В конце января или в феврале птицы могут впервые запеть при морозной, но ясной погоде. Совершенно очевидно, что в данном случае они в большей степени уже реагируют на увеличение длины дня, так как фотопериод в годовом цикле птиц часто выполняет ведущую роль. Тем не менее существует слабый, но достоверный ($p < 0,05$) отрицательный линейный тренд динамики даты первой песни большой синицы за период с 1938 по 2017 г. ($R^2 = 0,064$), т.е. произошло смещение начала вокальной активности на более ранние сроки (рис. 1). Можно полагать, что оно связано с потеплением климата в Северном полушарии в последние десятилетия.

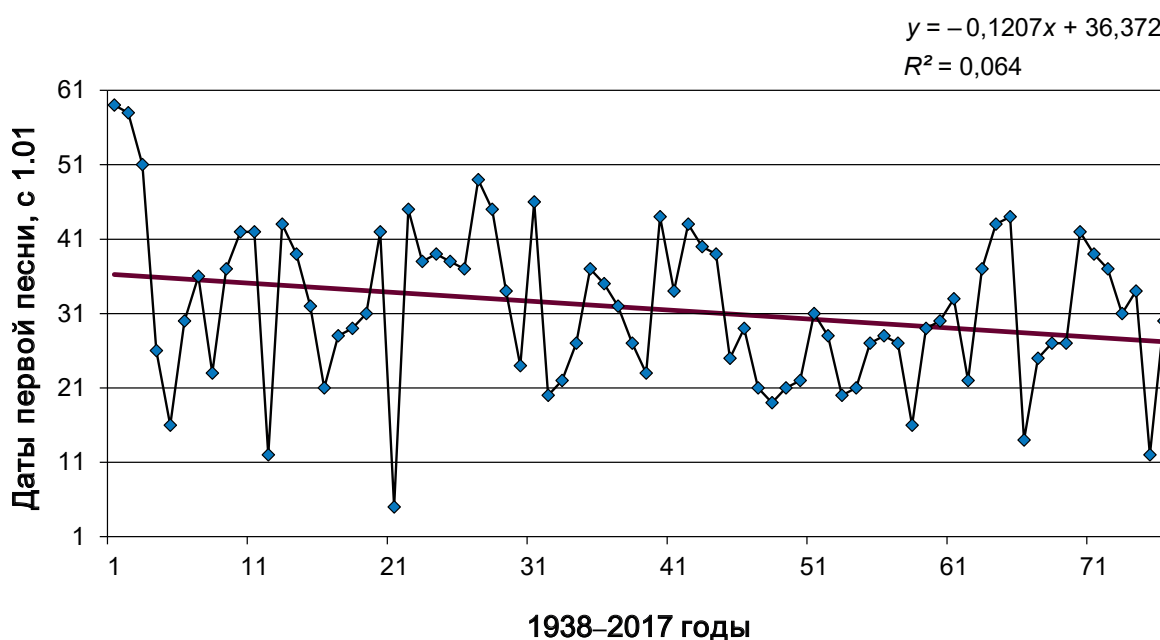


Рис. 1. Межгодовые колебания и тренд дат первой весенней песни у большой синицы за 1938—2017 гг.

Климатические изменения, как известно, имеют циклический характер [15], поэтому на графике можно выделить периоды с относительно поздними и ранними сроками начала песенной активности, например с 1962 по 1971 г. (точки 22—31, поздние даты) и с 1988 по 1999 г. (точки 48—58, ранние даты). В период поздних дат за 10 лет число дней в январе с положительными среднесуточными температурами колебалось от 0 до 6, среднее значение $1,6 \pm 0,6$, а в период ранних дат соответственно от 0 до 14, в среднем $5,7 \pm 1,3$, различия между обозначенными величинами достоверны ($p < 0,01$). Период поздних дат в целом соответствует пику тепло-сухой фазы климатического цикла, а период ранних дат — пику прохладно-влажной фазы. Последняя развивается во время максимума солнечной активности, что приводит к активизации циклонической деятельности [16], а как

раз приходы циклонов обычно обуславливают длительные оттепели в январе. В результате динамика дат начала весенней песни большой синицы, в общем, связана с циклическими колебаниями климата, прежде всего с периодичностью январских оттепелей, при этом существует тенденция их более частого проявления.

Песни больших синиц в январе — сравнительно редкое событие, в феврале они поют уже гораздо чаще, но не постоянно, поскольку в большинстве своем еще не находятся на своих гнездовых участках. Регулярное пение начинается в марте и достигает своего пика в апреле в период формирования пар, строительства гнезд и наиболее активной охраны индивидуальных участков.

Сроки размножения. К строительству гнезд большинство особей приступают в разных числах апреля, хотя осматривающих дупла птиц в теплые весны можно наблюдать уже во второй половине марта. Наиболее ранняя дата наблюдения птицы, таскающей строительный материал, приходится на 4 апреля 1990 г. Однако чаще это происходит в середине или в последней декаде этого месяца. Материал собирают в основном на земле или в нижних ярусах леса. Однажды отмечена синица, разбирающая разоренное ранее хищником гнездо зяблика. В первой декаде июня птицы со строительным материалом встречаются чаще, что соответствует уже началу постройки гнезд второго цикла размножения.

Данных о расположении гнезд в естественных укрытиях мало. Занимают дупла в стволах деревьев, образовавшиеся на месте выгнившей ветви. Одно из замеченных дупел располагалось в стволе ольхи на высоте 12 м, другое — в толстой сухой ветви дуба на высоте около 10 м. Щелевидное дупло в стволе березы, заселенное птицами, находилось на высоте всего 1,5 м. Используют также старые дупла большого пестрого дятла (*Dendrocopos major*), выдолбленные в стволах лиственных деревьев. В середине прошлого века большая синица часто гнездилась в прикорневых дуплах или в пустотах пней [2]. Видимо, это было связано с недостатком иных дупел, расположенных выше, в еще молодых тогда древостоях заповедника.

Большая синица входит в число основных вселенцев в искусственные гнездовья — синичники и скворечники. В некоторых случаях она доминирует в них среди птиц, но обычно уступает первенство мухоловке-пеструшке (*Ficedula hypoleuca*). Большею частью это зависит от конструкции гнездовий и от места их развески, прежде всего породного состава, возрастной и ярусной структуры леса. В чистых сосновых лесах синичники в основном заселяет мухоловка-пеструшка, а в смешанных и лиственных насаждениях доли этих видов могут быть равны или преобладает большая синица. Еще здесь поселяется мухоловка-белошейка. В прошлом конкурентом большой синицы в отношении скворечников, охотно заселяемых ею, мог выступать обыкновенный скворец (*Sturnus vulgaris*), сильно сократившийся в численности в настоящее время [29; данные автора].

Только в очень ранние и теплые весны, какая случилась, например, в 2008 г., птицы рассматриваемого вида начинают откладку яиц в первой половине апреля. Самая ранняя расчетная дата откладки первого яйца тогда пришлась на 12 апреля и только в одном гнезде. В следующую пятидневку, 16—20 апреля, случаи начала откладки яиц, по многолетним данным, не столь уж редки и составляют 8,7% (рис. 2). Пик начала откладки обычно наступает 21—25 апреля (23,5% гнезд). Репродуктивная активность остается на высоком уровне и в последнюю пятидневку апреля, а в первую декаду мая она снижается до 9,2—8,7%. Доля гнезд с начатой кладкой достигает своей низшей точки 21—25 мая. С конца мая и до середины июня наблюдается второй, гораздо меньший предыдущего, подъем кривой распределения дат начала откладки яиц. Далее яйцекладка у единичных пар продолжается еще в течение месяца. Самая поздняя дата откладки первого яйца отме-

чена 15 июля 1982 года, однако начало размножения больших синиц в июле наблюдается редко и не ежегодно. Тем не менее его следует учитывать при расчете максимального периода начала яйцекладки в Воронежском заповеднике, в итоге он составляет 95 дней.

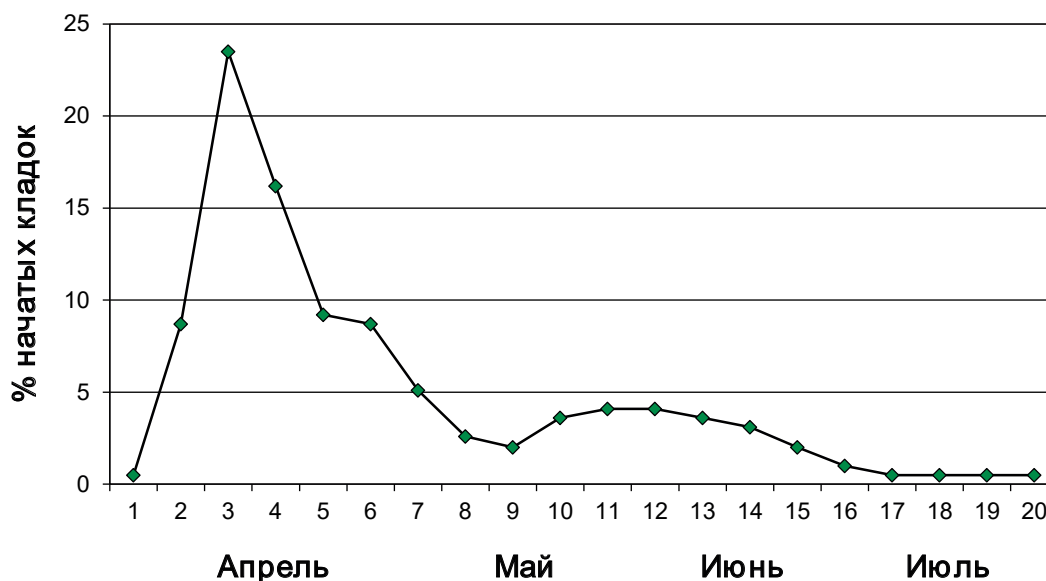


Рис 2. Распределение дат откладки первого яйца у большой синицы в Воронежском заповеднике по суммарным данным за 1982—2017 гг. ($n = 196$). По пятидневкам: точка 1 — 11—15 апреля, 2 — 16—20 апреля, ..., точка 20 — 15—19 июля

Практически такой же диапазон начала яйцекладки, установленный в результате многолетних наблюдений, свойствен популяции большой синицы в Приокско-Террасном заповеднике на юге Московской области — 96 дней (с 18 апреля по 22 июля) [17]. На юге Западной Сибири (Новосибирская область) и в Ленинградской области он уже меньший, соответственно с 26 апреля по 15 июля (81 день) [35] и с 27 апреля по 11 июля (76 дней) [3; 32].

Помимо 2008 г. раннее начало размножения в Воронежском заповеднике зарегистрировано еще в другие годы, отличавшиеся теплой весной, например в 1990 и 2012 гг. (дата откладки первого яйца соответственно 17 и 18 апреля). Средняя температура апреля в 2008 г. была $+10,0^{\circ}\text{C}$, в 1990 — $+9,2$, в 2012 — $+11,0^{\circ}\text{C}$. В очень холодные весны откладка яиц начинается только в мае. Так, в 1987 г. средняя температура апреля была всего $+2,0^{\circ}\text{C}$, первое яйцо отложено 5 мая, а в 1996 г. — $+1,9^{\circ}\text{C}$, первое яйцо появилось 2 мая. Участвовавшие в текущем столетии теплые весны способствуют раннему размножению большой синицы, как и некоторых других видов птиц [7].

Подобные зависимости замечены и в других частях ареала. В Мурманской области, на островах Кандалакшского залива, откладка яиц обычно начинается в последней декаде мая, а в очень теплые весны — в середине этого месяца [6]. В Карелии, на островах Онежского озера, в необычайно раннюю и теплую весну 1975 г. откладка яиц началась 30 апреля, а в позднюю и холодную весну 1976 г. — 10 мая [34]. В Приокско-Террасном заповеднике наиболее ранняя дата откладки первого яйца зарегистрирована в теплую весну 1959 г. (18 апреля), а наиболее поздняя — в холодную весну 1954 г. (4 мая) [17]. Сильная корреляционная связь сроков размножения с весенними температурами установлена в подмосковной популяции вида на Звенигородской биостанции МГУ [11]. Тенденция более раннего размножения большой синицы, как и других дуплогнездников,

обусловленная климатическими изменениями, проявилась в конце прошлого века в Германии [39].

Учитывая характер распределения дат откладки первого яйца, наличие в популяции большой синицы индивидуальной изменчивости в сроках размножения, продолжительность отдельных его функциональных этапов (насиживание, выкармливание птенцов), известную способность значительной части птиц производить два выводка за сезон и факты разорения гнезд хищниками, можно условно разделить все время гнездования большой синицы в Воронежском заповеднике на определенные периоды.

Отрезок времени от даты откладки первого яйца в популяции и в среднем до 10 мая — это период начала откладки яиц первого цикла размножения. В течение этого времени все или почти все птицы, способные размножаться, предпринимают первую попытку гнездования. Во второй период, с 11 по 25 мая, откладку яиц начинают в основном синицы, у которых первые кладки разорили хищники, т.е. гнездящиеся повторно. Третий период, с 26 мая по 19 июня, соответствует второму циклу размножения, который свойствен данному виду на большом пространстве ареала. В данном случае у птиц, гнездящихся в апреле и начале мая, вылетели птенцы и часть из них начинают откладку яиц второго цикла размножения. В четвертый период, с 20 июня и до конца размножения, могут встречаться как повторные, так и нормальные вторые кладки. Возможно, немногие особи в Воронежском заповеднике производят три выводка за сезон. На это указывает наличие очень поздних июльских кладок в некоторые годы.

Правомерность выделения указанных периодов подтверждается наблюдениями за ходом размножения помеченных самок. В синичнике, впервые осмотренном 24 апреля 2017 г., было 3 яйца; 10 мая — 12 яиц, самку окольцевали; 31 мая — 11 оперенных, но еще не летных птенцов. 10 июня в соседнем синичнике, находящемся в 30 м от предыдущего, вновь отловили эту же самку, насиживающую новую кладку из 9 яиц, причем 31 мая здесь не было никаких признаков постройки гнезда. Расчеты показывают, что начало откладки яиц первого цикла размножения приходится на 22 апреля, а второго — на 1—2 июня, разница — 41—42 дня.

Откладка яиц второго цикла размножения может начаться и в гнезде первого выводка еще до вылета птенцов. В одном из синичников 28 апреля 2017 г. находились 6 яиц, прикрытых шерстью; 5 мая — 9 яиц, самку окольцевали; 1 июня — 8 птенцов и 3 яйца новой кладки. При следующем осмотре, 9 июня, самку отловили на гнезде, насиживающую кладку из 11 яиц. В данном случае начало откладки яиц первого цикла размножения приходится на 23 апреля, а второго — на 30 мая, разница — 38 дней. Совмещение первого и второго циклов размножения у большой синицы не составляет редкости, но обычно это происходит в разных гнездах [1; 6; 22; 23; 35; 36].

Есть подтвержденный случай повторной яйцекладки после разорения хищником первого гнезда. В гнездовье, осмотренном нами 7 мая 1992 г., самка насиживала кладку из 12 яиц. Она была отловлена на гнезде и окольцована. При повторном осмотре 19 мая гнездо оказалось разоренным, кладка исчезла. Очевидно, что она была начата в апреле. Недалеко от этого места, уже в другом синичнике, 4 июня вновь на гнезде отловлена эта же самка, насиживающая кладку из 11 яиц.

Продуктивность размножения. Число яиц в кладках, начатых в период с 12 апреля по 10 мая, соответственно принадлежащих к первому выводку, изменяется от 6 до 14 (табл. 1). Наиболее часто встречаются кладки из 11 яиц, таких 31,7%, затем следуют кладки из 12 (25%), 10 (15,4%) и 13 (11,4%) яиц. Совместная частота кладок из 10—13 яиц составляет 83,5%. Остальные варианты являются редкими. Средняя величина кладки $11,05 \pm 0,15$ ($n = 104$), стандартное отклонение 1,5, коэффициент вариации 13,6%.

Таблица 1

Продуктивность размножения большой синицы в Воронежском заповеднике

Величина кладки		Успешность размножения		
Lim	Средняя	Вероятность выживания индивида	Доля сохранившихся гнезд	Среднее число вылетевших птенцов
Первый выводок				
6—14	11,05±0,15 (n = 104)	43,1% (n = 104)	54,4% (n = 90)	5,43 (n = 90)
Второй выводок				
3—12	8,43±0,36 (n = 28)	53,8% (n = 24)	66,7% (n = 24)	4,96 (n = 24)

Примерно такую же среднюю величину кладки первого цикла размножения имеет большая синица на громадном пространстве ареала. В Южной Карелии этот параметр колеблется от 10,75±0,24 в сосновых и сосново-лиственных молодняках до 11,33±0,21 в спелых и приспевающих сосновых и еловых лесах и до 12,75±0,18 в такого же возраста лиственных лесах [10]. Аналогичные данные для Карелии приводит А. В. Артемьев [1] — 11,2 яйца. В Ленинградской области средняя величина первой кладки 11,0 яиц [3; 32], Московской — 11,6, Тульской — 12,8 [17], Рязанской — 10,75±0,12 [19], Кировской — 10,2 [33], Новосибирской — 12,51±0,22 [35], в Кемеровской области — 11,0±0,22 [26]. В Житомирском Полесье Украины — 11,5 [37], в Джунгарском Алатау Казахстана — 11,55±0,20 в апреле и 9,97±0,20 в мае [31].

Вместе с тем у северной границы ареала средняя величина кладки заметно меньше. В Мурманской области, на островах Кандалакшского залива, — 9,0 яиц [6], на островах поблизости и материковом побережье — 9,6 [36], а у границы с Норвегией — 7,6±1,5 [9]. В обзоре, сделанном В. А. Паевским [20], четко просматривается уменьшение величины кладки у южных популяций в Средней Азии — до 6,2 яйца. Из сказанного следует, что по величине кладки большая синица в Воронежском заповеднике размножается при вполне благоприятных условиях.

Число яиц в кладках, начатых после 26 мая, т.е. в большинстве своем принадлежащих ко второму выводку, колеблется в заповеднике от 3 до 12. Преобладают кладки из 8 яиц, их 28,6%, немного меньше кладок с 7 и 9 яйцами (по 25%). Всего на долю кладок из 7—9 яиц приходится 78,6%. Средняя величина кладки 8,43±0,36 (n = 28), стандартное отклонение 1,9, коэффициент вариации 22,5%. В итоге в первой кладке у большой синицы в исследуемой нами популяции обычно содержится 10—13, а во второй 7—9 яиц.

Параметры успешности размножения, вычисленные для первых выводков, выглядят следующим образом (табл. 1): вероятность сохранения яйца от момента откладки и до вылупливания птенца составляет 75%, вероятность выживания птенца — 57,5%, итоговая успешность размножения как вероятность выживания индивида от откладки яйца до вылета из гнезда — 43,1% (n = 104).

Это низкое значение для большой синицы и дуплогнездников в целом, оно в большей степени соответствует некоторым открыто гнездящимся видам. На Куршской косе Балтийского моря успешность размножения, рассчитанная также по видоизмененному методу Мэйфилда, у большой синицы заметно больше — 77%, а по традиционному методу — как доля вылетевших птенцов от числа отложенных яиц — 80,8% [20]. Выше успешность размножения и в большинстве других частей ареала. В разных местах Мурманской области — от 43,9% до 70% [6; 9; 36]. В Карелии — 71,4% [1], в Окском заповеднике (Рязанская область) успешность размножения в разные годы изменялась от 52,1 до 77% [19]. В Кемеровской области (юго-восток Западной Сибири) в среднем 69,6% [26]. В Житомирском Полесье Украины — 73,5% [37]. В Новосибирской области, совместно

для первых и вторых кладок, — 71,5% [35]. В Джунгарском Алатау Казахстана анализируемый показатель для апрельских кладок равняется 67,8%, а для майских — 48,2% [31].

Основным фактором гибели гнезд большой синицы в Воронежском заповеднике выступает хищничество лесной соны (*Dryomys nitedula*) и большого пестрого дятла. Лесная сона посещает синичники и скворечники ночью и поедает там не только яйца и птенцов, но иногда и насиживающих кладку самок. Особенно страдают от нее птицы в лиственных, преимущественно дубовых, и смешанных лесах — основных местообитаниях этого грызуна, что было замечено еще с самого начала мероприятий по привлечению птиц в заповеднике [30]. Нередко соны используют гнездовья в качестве своих убежищ для отдыха и логова для выведения потомства.

Большой пестрый дятел проникает в гнездовье через леток, сильно расширяя его при необходимости, или делает отверстие сбоку на уровне гнезда. Большой привлекательностью обладают для него птенцы, которых он поочередно вытаскивает из гнездовья (может в течение нескольких дней) и съедает. Вероятно, по этой причине смертность на стадии выкармливания превышает гибель кладок. Еще один возможный хищник — лесная куница (*Martes martes*), но ей были доступны в некоторые годы только часть гнездовий с неудачной конструкцией, в которых достаточно свободно открывалась крышка.

Хищничество большого пестрого дятла в отношении яиц и птенцов воробьиных птиц зарегистрировано на всем пространстве его громадного ареала и обоснованно считается нормальной видовой чертой поведения. От него страдают как открыто гнездящиеся виды, так и дуплогнездники, самостоятельно выдалбливающие себе дупла или поселяющиеся в искусственных гнездовьях [4; 12; 13; 25; 38]. Что касается частого хищничества лесной соны, то таких данных из других мест мало, сильно выражено оно, например, в Джунгарском Алатау Казахстана [31]. Отметим, что в Воронежском заповеднике уровень хищничества большого пестрого дятла и лесной соны может сильно изменяться в разные годы. Вероятно, это связано как с численностью самих неспециализированных хищников, так и с обилием иной доступной для них пищи. Так, в 2014 г. на площадке искусственных гнездовий в сосново-широколиственном лесу лесной соней было разорено 38,9% гнезд первого цикла размножения, большим пестрым дятлом — 22,2% ($n = 18$). В 2017 г. на этой же площадке ни одно гнездо большой синицы не пострадало ($n = 13$). Интересно, что вторая и третья декады мая в 2014 г. были аномально сухими и жаркими, выпало всего 6,4 мм осадков при средней температуре воздуха 20,3°C, а в 2017 г., напротив, в этот период наблюдалась дождливая и прохладная погода — 34,4 мм осадков при температуре 12,2°C.

В целом доля сохранившихся гнезд первого цикла размножения в Воронежском заповеднике немного больше половины — 54,4%, остальные в основном разоряются, преимущественно лесной соней — 35,6%, большим пестрым дятлом — 7,8%. Наблюдались случаи оставления кладок самками по неизвестным причинам, но они редки (2,2%). На одну попытку размножения, включая неуспешные, в среднем вылетает 5,43 птенца ($n = 90$).

Число птенцов в первом выводке в гнездах, не подвергшихся воздействию хищников, изменяется от 5 до 13, средняя величина выводка $10,05 \pm 0,24$ ($n = 59$), стандартное отклонение 1,88, коэффициент вариации 18,7%. Как видно, средняя величина первой кладки (11,05 яйца) и выводка различаются всего на единицу. Погибает только небольшая часть яиц и птенцов еще на стадии эмбриона или вскоре после вылупливания.

Итоговая успешность размножения вторых выводков примерно на 10% выше, чем первых, — 53,8% ($n = 24$), при одинаковой вероятности выживания индивида на стадии яйца (72,4%) и значительном увеличении вероятности выживания птенца (74,3%). Доля

сохранившихся гнезд составляет 66,7%, на одну попытку размножения вылетает в среднем 4,96 птенца ($n = 24$).

Из 101 гнезда первого и второго выводков эмбриональная смертность присутствовала в 20 гнездах (19,8% от общего числа). Чаще всего (75%) в гнезде было одно погибшее яйцо, «болтун» или «задохлик», реже два, четыре, пять (по 5%) или три яйца (10%). Это низкие значения, для сравнения отметим, что в Новосибирской области эмбриональная смертность отмечена в 33,3% кладок [35], а в Джунгарском Алатау Казахстана — в 48,2% [31].

В Летописи природы Воронежского заповедника за 1978 г. помещена фотография гнезда большой синицы в скворечнике с шестью оперившимися птенцами, среди них был еще птенец скворца такого же возраста. Под фотографией подпись: «начатая скворцом кладка была продолжена большой синицей, и ею же успешно выкормлено все потомство». Другие подробности отсутствуют. Случаи прерывания кладки и оставления гнезда у обыкновенного скворца неоднократно регистрировались нами в искусственных гнездовьях в заповеднике в 80-е годы прошлого века. Видимо, подобное гнездо с одним яйцом скворца и заняла большая синица.

Вылет птенцов первого цикла размножения в большинстве гнезд большой синицы происходит в конце мая и начале июня. Самая ранняя первая встреча летного выводка зарегистрирована 21 мая 2008, самая поздняя — 10 июня 1986 г. Средняя дата встречи приходится на 3 июня ($\pm 1,3$) ($n = 17$), медиана 5 июня, мода 30 мая, стандартное отклонение 5 дней. Вылет птенцов второго цикла размножения наиболее заметен в первой половине июля, и по затухающей траектории он длится до начала августа. Птенцы в сопровождении родителей постоянно перемещаются в поисках корма, посещают водопои.

Осенние кочевки и миграции. К концу сентября и в октябре локальные перемещения больших синиц приобретают характер кочевок и ближних миграций. Данные возвратов колец свидетельствуют, что они имеют в основном юго-западное направление. Часть птиц зимует поблизости, в г. Воронеже (30 км от южной границы заповедника) и Рамонском районе (прилегает к западной границе). Там с декабря по начало марта отлавливали синиц, помеченных в заповеднике птенцами в гнездах в начале июня. Также взрослых птиц, окольцованных в заповеднике, обнаруживали в Воронеже последующей зимой или через несколько лет.

Как уже отмечалось, осенняя миграция происходит в основном в октябре. Взрослая самка, окольцованная в заповеднике 10 октября 1974 г., отловлена в Воронеже 20 октября. В конце этого месяца в Воронеже встречена и другая птица, помеченная взрослой особью весной данного года в заповеднике. Также в октябре часть больших синиц минует Воронеж и попадает в прилегающий к нему с запада Семилукский р-н Воронежской области. И в этом районе птицы остаются на зимовку, на что указывает поимка птицы 24 ноября 1974 г., окольцованной в заповеднике 7 октября (архив заповедника).

Наиболее дальние возвраты относятся к некоторым районам Белгородской и Курской областей России и Сумской и Полтавской областей Украины, расположенным на расстоянии от 150 до 500 км к юго-западу от заповедника. Они касаются помеченных в заповеднике гнездовых птенцов и одной взрослой особи и обнаруженных в указанных регионах в ноябре и декабре, очевидно, на зимовке.

Наконец, немногие птицы, как молодые, так и взрослые, никуда не улетают, а зимуют в заповеднике, вблизи места рождения или размножения.

Сходный характер территориальных связей демонстрирует большая синица и в других частях ареала, расположенных севернее Воронежского заповедника, только мигра-

ции в некоторых случаях простираются дальше на запад — до Польши, Германии, Балканских стран и бывшей Чехословакии [23; 27; 33].

Заключение

Большая синица в Воронежском заповеднике — обычный, местами многочисленный, гнездящийся вид. В период размножения наибольшей численности достигает в дубравах и смешанных сосново-широколиственных лесах. Плотность населения превышает соответствующие показатели во многих других частях ареала.

Песенная активность у зимующих на Центральной усадьбе заповедника больших синиц начинается в январе или феврале. Раннему началу пения способствуют продолжительные январские оттепели, которые связаны с циклическими колебаниями климата. Увеличение частоты оттепелей на длительном промежутке времени в прошлом и текущем столетии обуславливает сдвиг начала пения на более ранний период.

Сроки строительства гнезд и откладки яиц зависят от характера весенней погоды: в ранние и теплые весны первые яйца в гнездах появляются во второй декаде апреля, а в поздние и холодные — в начале мая. Пик откладки яиц первого цикла размножения чаще приходится на последнюю декаду апреля. В конце мая и первой половине июня наблюдается второй цикл размножения.

Большая синица — весьма пластичный вид в отношении мест расположения гнезд. В спелых и перестойных лесах занимает дупла различного происхождения, естественные и выдолбленные дятлами, расположенные в стволах деревьев на различной высоте. В молодняках поселяется в прикорневых нишах и пустотах пней, оставшихся после рубок. Охотно занимает искусственные гнездовья — скворечники и синичники, где по числу вселенцев следует за лидирующей мухоловкой-пеструшкой, а иногда и доминирует.

Средняя величина первой кладки примерно такая же, как и у других популяций вида в пределах лесной и лесостепной зоны России, Украины и горных лесов Казахстана, что свидетельствует о благоприятных трофических условиях, создающихся для большой синицы в местообитаниях заповедника в середине весны. Особенностью является низкий успех размножения, связанный в основном с хищнической деятельностью лесной соны и большого пестрого дятла. Гибель гнезд по этой причине происходит преимущественно в лиственных и смешанных лесах, а в сосновых — гораздо реже. Давление неспециализированных хищников в определенной степени компенсируется низкой эмбриональной смертностью и высокой выживаемостью птенцов в сохранившихся выводках.

Осенью, в конце сентября и октябре, подавляющее большинство особей покидают лесной массив, откочевывая в населенные пункты. У части больших синиц кочевки приобретают характер миграции в юго-западном направлении на расстояние до 500 км. Обратные перемещения птиц происходят в марте и начале апреля.

Список использованной литературы

1. Артемьев А. В. Биология гнездования большой синицы *Parus major* в юго-восточном Приладожье // Русский орнитологический журнал. 1993. Т. 2, № 2. С. 201—207.
2. Барабаш-Никифоров И. И., Семаго Л. Л. Птицы юго-востока Черноземного центра. Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1963. 210 с.
3. Бардин А. В. Семейство Синицы — Paridae // Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. Т. 2. С. 269—298.
4. Бардин А. В. Влияние хищничества большого пестрого дятла *Dendrocopos major* на успешность размножения пухляка *Parus montanus* и хохлатой синицы *P. cristatus* // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 448. С. 1526—1531.
5. Бельский Е. А., Безель В. С., Ляхов А. Г. Характеристика репродуктивных показателей птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995. № 2. С. 146—152.

6. 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.
7. Венгеров П. Д. Особенности сроков размножения зяблика (*Fringilla coelebs*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) в условиях высоких весенних температур // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2014. Т. 28, № 17 (188). С. 76—81.
8. Денис Л. С. Структура населения и пространственное распределение сообществ птиц в лесных биотопах // Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях. Липецк : ЛГПУ, 2008. С. 32—39.
9. Зацаринный И. В., Константинов В. М. Особенности размножения птиц-дуплогнездников на северной границе распространения сосновых лесов // Русский орнитологический журнал. 2007. Т. 16, № 353. С. 471—485.
10. Зимин В. Б. Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л. : Наука, 1988. 184 с.
11. 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 Всерос. науч. конф., ЗБС МГУ, 17—21 марта 2017. М. : Т-во научных изданий КМК, 2017. С. 208—211.
12. Иванчев В. П. Хищничество большого пестрого дятла *Dendrocopos major* // Труды Окского заповедника. Рязань : Узорочье, 2000. Вып. 20. С. 107—127.
13. Иванчев В. П. О хищничестве большого пестрого дятла *Dendrocopos major* в Окском заповеднике // Русский орнитологический журнал. 2015. Т. 24, № 1158. С. 2236—2237.
14. Керимов А. Б. Социодемографические и энергетические факторы структурирования популяции большой синицы (*Parus major* L.) : дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 278 с.
15. Кривенко В. Г. Концепция природной циклики и некоторые задачи хозяйственных стратегий России // Аграрная Россия. 2005. № 6. С. 41—47.
16. Кривенко В. Г. Природные циклы Земли: прозреть перед очевидным, изменить стратегию действий [Электронный ресурс] // Электронный журнал «Природа России». 2016. Ноябрь. URL: <http://biodat.ru/doc/lib/krivenko2.pdf>.
17. Лихачев Г. Н. О величине кладки некоторых птиц в центре европейской части СССР // Орнитология. М., 1967. Вып. 8. С. 165—174.
18. Морозов Н. С. Метод картирования территорий птиц на постоянных пробных площадках: международные рекомендации и личный опыт // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М. : Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 156—186.
19. Нумеров А. Д. Популяционная экология большой синицы в Окском заповеднике // Орнитология. М., 1987. Вып. 22. С. 3—21.
20. Паевский В. А. Демография птиц. Л. : Наука, 1985. 285 с.
21. Паевский В. А. Смертность и регуляция плотности в популяциях большой синицы *Parus major* // Экология. 2006. № 3. С. 199—207.
22. Промптов А. Н., Лукина Е. В. Опыты по изучению биологии и питания большой синицы *Parus major* в гнездовой период // Русский орнитологический журнал. 2008. Т. 17, № 454. С. 1787—1793.
23. Птушенко Е. С., Иноземцев А. А. Биология и хозяйственное значение птиц Московской области и сопредельных территорий. М. : МГУ, 1968. 461 с.
24. Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по маршрутному учету населения птиц в заповедниках // Организация научных исследований в заповедниках и национальных парках. М. : Всемирный фонд дикой природы, 1999. С. 143—155.
25. Резанов А. Г., Резанов А. А. Оценка разнообразия кормового поведения большого пестрого дятла *Dendrocopos major* // Русский орнитологический журнал. 2010. Т. 19, № 570. С. 831—860.
26. Родимцев А. С., Ваничева Л. К. Биология размножения птиц-дуплогнездников на юге Западной Сибири // Русский орнитологический журнал. 2004. Т. 13, № 266. С. 629—648.
27. Сапетина И. М. Птицы Окского заповедника и сопредельных территорий (биология, численность, охрана). Т. 2. Воробьиные птицы. М. : КМК, 2009. 172 с.
28. Сахвон В. В. Структура гнездового населения воробьиных птиц пойменных дубовых лесов Белорусского Полесья // Беркут. 2007. Т. 16, № 2. С. 169—176.
29. Семенов С. М. Привлечение птиц в Воронежском заповеднике // Привлечение и переселение полезных насекомоядных птиц в лесонасаждения степной и лесостепной зоны. М. : Сельхозгиз, 1954. С. 78—82.
30. Семенов С. М. Лесная соя как истребитель птиц в искусственных гнездовьях // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми. М. : Министерство сельского хозяйства СССР, 1956. С. 101—102.

31. Складенко С. Л., Морозов В. А. О гнездовой биологии большой синицы (*Parus major*) в Джунгарском Алатау // Экология и поведение птиц. М. : Наука, 1988. С. 108—117.
32. Смирнов О. П., Тюрин В. М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области // Орнитология. М., 1981. Вып. 16. С. 185—188.
33. Сотников В. Н. Птицы Кировской области и сопредельных территорий. Т. 2. Воробьинообразные. Ч. 2. Киров : ООО «Триада плюс», 2008. 432 с.
34. Хохлова Т. Ю. Влияние больших межгодовых колебаний весенних температур на популяцию большой синицы *Parus major* L. в Карелии // Птицы-дуплогнездники как модельные объекты в решении проблем популяционной экологии и эволюции. М. : КМК, 2014. С. 194—198.
35. 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.
36. Шутова Е. В. О вторых кладках большой синицы *Parus major* на севере европейской части России // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии. Казань : Матбугат йорты, 2001. С. 658—659.
37. Яремченко О. А. Размножение большой синицы в искусственных гнездовьях // Гнездовая жизнь птиц. Пермь : ПГПИ, 1989. С. 133—142.
38. Skwarska J. A., Kalinski A., Wawrzyniak J., Banbura J. Opportunity makes a predator: Great Spotted Woodpecker predation on Tit broods depends on nest box design // Ornis Fennica. 2009. Vol. 86, N. 3. P. 109—112.
39. Winkel W. Das Braunschweiger Hohlenbruterprogramm des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“ // Vogelwelt. 1996. Bd. 117, N. (4—6). S. 269—275.

Поступила в редакцию 19.01.2018

Венгеров Петр Дмитриевич, доктор биологических наук, доцент
Воронежский государственный педагогический университет
Российская Федерация, 394043, г. Воронеж, ул. Ленина, 86
E-mail: pvengerov@yandex.ru

UDC 591.54:591.521:598.841

P. D. Vengerov

Breeding ecology of the great tit (*Parus major*) in the Central Black Earth Region forest outlier (on the example of the Voronezh Nature Reserve)

The ecology of the great tit (*Parus major*) was studied at the Voronezh Nature Reserve (50°21'—52°02' N, 39°21'—39°47' E) which is located in the forest steppe zone of the Russian plain. The density of breeding birds during the years of study varied from 30–35 couples per 1 square kilometer in pine and alder forests up to 70–80 in oak forests. The average date for the first song is February 1 ($n = 76$, Lim January 5 — February 28). The earlier start of singing is due to January thaw that has become a more frequent phenomenon in the last decades (a well-proved negative trend). During early and warm spring, egg-laying begins in the middle of April, whereas during late and cold spring it starts at the beginning of May. The egg-laying peak of the first clutch is averagely the last decade of April and of the second clutch is the end of May and the first half of June. The mean clutch size of the first nesting is $11,05 \pm 0,15$ ($n = 104$, Lim 6—14), the size of the second nesting $8,43 \pm 0,36$ ($n = 28$, Lim 3—12). The probability of an egg surviving to hatch is 75%, the nestling survival rate is 57.5%, the final breeding success of the first clutch equals to 43,1% ($n = 104$). The average nest-success rate is 54,4%, whereas the other nests get depredated, mainly by the forest dormice (*Dryomys nitedula*) and the great spotted woodpecker (*Dendrocopos major*). Embryonic mortality (from 1 to 5 dead eggs) was noted in 20 nests, which makes 19,8% of the total 101 nests in the first and second clutch. The average fledging from the first clutch is 5,43 nestlings ($n = 90$) in one breeding attempt including unsuccessful ones, and 4,96 nestlings ($n = 24$) from the second clutch. The average number of first clutch nestlings in the nests having survived depredation is $10,05 \pm 0,24$ ($n = 59$, Lim 5—13). At the end of September and the beginning of October great tits migrate from the forest to wintering localities. Some of the birds migrate up to 500 km south-west to Sumy and Poltava regions of Ukraine. Reverse migration takes place in March and at the beginning of April. The population under study is characterized by high density and clutch

size but is strongly affected by predators, which is partly compensated by low embryonic mortality and by a good survival rate of nestlings in the survived clutches.

Key words: Great tit (*Parus major*), breeding ecology, Voronezh reserve.

Vengerov Petr Dmitrievich, Doctor of Biological Sciences, Associated Professor
Voronezh State Pedagogical University
Russian Federation, 394043, Voronezh, ul. Lenina, 86
E-mail: pvengerov@yandex.ru

References

1. Artem'ev A. V. Biologiya gnezdovaniya bol'shoi sinitsy *Parus major* v yugo-vostochnom Priladozh'e [Biology of nesting of the great tit *Parus major* in the southeastern Cis-Ladoga]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 1993, vol. 2, no. 2, pp. 201—207. (In Russian)
2. Barabash-Nikiforov I. I., Semago L. L. *Ptitsy yugo-vostoka Chernozemnogo tsentra* [Birds of the southeast of the Black Earth Center]. Voronezh, Voronezh. un-t Publ., 1963. 210 p. (In Russian)
3. Bardin A. V. Semeistvo Sinitsy — Paridae [Family Tits — Paridae]. *Ptitsy Leningradskoi oblasti i sopredel'nykh territorii* [Birds of the Leningrad Region and adjacent territories]. Leningrad, Leningr. un-t Publ., 1983, vol. 2, pp. 269—298. (In Russian)
4. Bardin A. V. Vliyanie khishchnichestva bol'shogo pestrogo dyatla *Dendrocopos major* na uspeshnost' razmnozheniya pukhlyaka *Parus montanus* i khokhlatoi sinitsy *P. cristatus* [Influence of the great spotted woodpecker *Dendrocopos major* on breeding success of the willow *Parus montanus* and crested *P. cristatus* tits]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 17, no. 448, pp. 1526—1531. (In Russian)
5. Bel'skii E. A., Bezel' V. S., Lyakhov A. G. Kharakteristika reproduktivnykh pokazatelei ptits-duplognezdnikov v usloviyakh tekhnogenogo zagryazneniya [Characteristics of reproductive indicators of birds-hollows in conditions of technogenic pollution]. *Ekologiya*, 1995, no. 2, pp. 146—152. (In Russian)
6. Bianki V. V., Shutova E. V. K ekologii bol'shoi sinitsy *Parus major* v Murmanskoi oblasti [To the ecology of the great tit *Parus major* in the Murmansk region]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2011, vol. 20, no. 628, pp. 186—195. (In Russian)
7. Vengerov P. D. Osobennosti srokov razmnozheniya zyblika (*Fringilla coelebs*) i mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) v usloviyakh vysokikh vesennikh temperatur [Features of the timing of multiplication of the finch (*Fringilla coelebs*) and flycatcher (*Ficedula hypoleuca*) in conditions of high spring temperatures]. *Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Estestvennye nauki*, 2014, vol. 28, no. 17 (188), pp. 76—81. (In Russian)
8. Denis L. S. Struktura naseleniya i prostranstvennoe raspredelenie soobshchestv ptits v lesnykh biotopakh [Population structure and spatial distribution of bird communities in forest biotopes]. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya v Tsentral'nom Chernozem'e i sopredel'nykh territoriyakh* [Ecological and faunistic studies in the Central Chernozemye and adjacent territories]. Lipetsk, LGPU Publ., 2008, pp. 32—39. (In Russian)
9. Zatsarinniy I. V., Konstantinov V. M. Osobennosti razmnozheniya ptits-duplognezdnikov na severnoi granitse rasprostraneniya sosnovykh lesov [Breeding biology of hole-nesting birds in northern limit of pine range]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2007, vol. 16, no. 353, pp. 471—485. (In Russian)
10. Zimin V. B. *Ekologiya vorob'inykh ptits Severo-Zapada SSSR* [Ecology of passerine birds of the North-West of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russian)
11. Ivankina E. V., Kerimov A. B., Il'ina T. A., Bushuev A. V., Grin'kov V. G. Mnogoletnyaya dinamika chislennosti i pokazately reproduktivnogo uspekha podmoskovnykh populyatsii bol'shoi sinitsy (*Parus major*) i mukholovki-pestrushki (*Ficedula hypoleuca*) [Long-term dynamics of numbers and indicators of reproductive success of the Moscow region populations of the great tit (*Parus major*) and flycatcher (*Ficedula hypoleuca*)]. *Dinamika chislennosti ptits v nazemnykh landshaftakh. 30-letie programm monitoringa zimuyushchikh ptits Rossii i sopredel'nykh regionov: materialy Vseros. nauch. konf., ZBS MGU, 17—21 marta 2017* [Dynamics of the number of birds in terrestrial landscapes. 30th anniversary of monitoring wintering birds in Russia and adjacent regions: materials of All-Russia sci. conf., WBS of MSU, March 17—21, 2017]. Moscow, T-vo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2017, pp. 208—211. (In Russian)
12. Ivanchev V. P. Khishchnichestvo bol'shogo pestrogo dyatla *Dendrocopos major* [Predation of a large variegated woodpecker *Dendrocopos major*]. *Trudy Okskogo zapovednika* [Proceedings of the Oka Reserve]. Ryazan', Uzoroch'e Publ., 2000, is. 20, pp. 107—127. (In Russian)
13. Ivanchev V. P. O khishchnichestve bol'shogo pestrogo dyatla *Dendrocopos major* v Okskom zapovednike [On the predation of the large variegated woodpecker *Dendrocopos major* in the Oka reserve]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2015, vol. 24, no. 1158, pp. 2236—2237. (In Russian)

14. Kerimov A. B. *Sotsiodemograficheskie i energeticheskie faktory strukturirovaniya populyatsii bol'shoi sinitsy (Parus major L.): dis. ... kand. biol. nauk* [Sociodemographic and energy factors of the structuring of a great tit (*Parus major L.*) population. Cand. Dis.]. Moscow, 2001. 278 p. (In Russian)
15. Krivenko V. G. Kontsepsiya prirodnoi tsikliki i nekotorye zadachi khozyaistvennykh strategii Rossii [The concept of natural cycles and some of the tasks of Russia's economic strategies]. *Agrarnaya Rossiya*, 2005, no. 6, pp. 41—47. (In Russian)
16. Krivenko V. G. Prirodnye tsikly Zemli: prozret' pered ochevidnym, izmenit' strategiyu deistvii [Natural cycles of the Earth: to see clearly before the obvious, change the strategy of actions]. *Elektronnyi zhurnal "Priroda Rossii"*, 2016, Noyabr'. Available at: <http://biodat.ru/doc/lib/krivenko2.pdf>. (In Russian)
17. Likhachev G. N. O velichine kladki nekotorykh ptits v tsentre evropeiskoi chasti SSSR [On the magnitude of the laying of some birds in the center of the European part of the USSR]. *Ornitologiya*, Moscow, 1967, is. 8, pp. 165—174. (In Russian)
18. Morozov N. S. Metod kartirovaniya territorii ptits na postoyannykh probnykh ploshchadkakh: mezhdunarodnye rekomendatsii i lichnyi opyt [Method of mapping of birds' territories on permanent test sites: international recommendations and personal experience]. *Organizatsiya nauchnykh issledovaniy v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh* [Organization of scientific research in nature reserves and national parks]. Moscow, Vsemirnyi fond dikoi prirody Publ., 1999, pp. 156—186. (In Russian)
19. Numerov A. D. Populyatsionnaya ekologiya bol'shoi sinitsy v Okskom zapovednike [Population ecology of the great tit in the Oka Reserve]. *Ornitologiya*, Moscow, 1987, is. 22, pp. 3—21. (In Russian)
20. Paevskii V. A. *Demografiya ptits* [Demography of Birds]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 285 p. (In Russian)
21. Paevskii V. A. Smertnost' i regulyatsiya plotnosti v populyatsiyakh bol'shoi sinitsy *Parus major* [Mortality and density regulation in populations of the great tit *Parus major*]. *Ekologiya*, 2006, no. 3, pp. 199—207. (In Russian)
22. Promptov A. N., Lukina E. V. Opyty po izucheniyu biologii i pitaniya bol'shoi sinitsy *Parus major* v gnezdovoi period [An experimental study of the biology and feeding of the great tit *Parus major* during breeding period]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 17, no. 454, pp. 1787—1793. (In Russian)
23. Ptushenko E. S., Inozemtsev A. A. *Biologiya i khozyaistvennoe znachenie ptits Moskovskoi oblasti i sopredel'nykh territoriy* [Biology and economic importance of birds of the Moscow Region and adjacent territories]. Moscow, MGU Publ., 1968. 461 p. (In Russian)
24. Ravkin E. S., Chelintsev N. G. Metodicheskie rekomendatsii po marshrutnomu uchetu naseleniya ptits v zapovednikakh [Methodological recommendations on the route registration of the bird population in the reserves]. *Organizatsiya nauchnykh issledovaniy v zapovednikakh i natsional'nykh parkakh* [Organization of scientific research in nature reserves and national parks]. Moscow, Vsemirnyi fond dikoi prirody Publ., 1999, pp. 143—155. (In Russian)
25. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Otsenka raznoobraziya kormovogo povedeniya bol'shogo pestrogo dyatla *Dendrocopos major* [An estimating of feeding behaviour diversity in the great spotted woodpecker *Dendrocopos major*]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2010, vol. 19, no. 570, pp. 831—860. (In Russian)
26. Rodimtsev A. S., Vanicheva L. K. Biologiya razmnozheniya ptits-duplognezdnikov na yuge Zapadnoi Sibiri [Breeding biology of hole-nesting birds in the South-East of Western Siberia]. *Russkii ornitologicheskii zhurnal*, 2004, vol. 13, no. 266, pp. 629—648. (In Russian)
27. Sapetina I. M. *Ptitsy Okskogo zapovednika i sopredel'nykh territorii (biologiya, chislennost', okhrana). T. 2. Vorob'inye ptitsy* [Birds of the Oka Reserve and adjacent territories (biology, strength, protection). Vol. 2. Passerine birds]. Moscow, KMK Publ., 2009. 172 p. (In Russian)
28. Sakhvon V. V. Struktura gnezdovogo naseleniya vorob'inykh ptits poimennykh dubovykh lesov Belorusskogo Poles'ya [The structure of the nesting population of passerine birds in the flooded oak forests of the Belorussian Polesye]. *Berkut*, 2007, vol. 16, no. 2, pp. 169—176. (In Russian)
29. Semenov S. M. Privlechenie ptits v Voronezhskom zapovednike [Attraction of birds in the Voronezh Reserve]. *Privlechenie i pereselenie poleznykh nasekomoyadnykh ptits v lesonasazhdeniya stepnoi i lesostepnoi zony* [Attracting and relocation of useful insectivorous birds in forest plantations of the steppe and forest-steppe zone]. Moscow, Sel'khozgiz Publ., 1954, pp. 78—82. (In Russian)
30. Semenov S. M. Lesnaya sonya kak istrebitel' ptits v iskusstvennykh gnezdov'yakh [Forest dormouse as a bird fighter in artificial nests]. *Puti i metody ispol'zovaniya ptits v bor'be s vrednymi nasekomymi* [Ways and methods of using birds in the fight against harmful insects]. Moscow, Ministerstvo sel'skogo khozyaistva SSSR Publ., 1956, pp. 101—102. (In Russian)
31. Sklyarenko S. L., Morozov V. A. O gnezdovoi biologii bol'shoi sinitsy (*Parus major*) v Dzhungarskom Alatau [On the nesting biology of the great tit (*Parus major*) in the Dzungarian Alatau]. *Ekologiya i povedenie ptits* [Ecology and behavior of birds]. Moscow, Nauka Publ., 1988, pp. 108—117. (In Russian)

32. Smirnov O. P., Tyurin V. M. K biologii razmnozheniya bol'shoi sinitsy v Leningradskoi oblasti [To the biology of reproduction of the great tit in the Leningrad Region]. *Ornitologiya*, Moscow, 1981, is. 16, pp. 185—188. (In Russian)
33. Sotnikov V. N. *Ptitsy Kirovskoi oblasti i sopredel'nykh territorii. T. 2. Vorob'inoobraznye* [Birds of the Kirov region and adjacent territories. Vol. 2. Passerine-like]. Part 2. Kirov, OOO "Triada plyus" Publ., 2008. 432 p. (In Russian)
34. Khokhlova T. Yu. Vliyanie bol'shikh mezhgodovykh kolebaniy vesennikh temperatur na populyatsiyu bol'shoi sinitsy Parus major L. v Karelii [Influence of large interannual fluctuations of spring temperatures on the population of the great tit Parus major L. in Karelia]. *Ptitsy-duplognezdniki kak model'nye ob'ekty v reshenii problem populyatsionnoi ekologii i evolyutsii* [Bird-hollow birds as model objects in solving the problems of population ecology and evolution]. Moscow, KMK Publ., 2014, pp. 194—198. (In Russian)
35. Chernyshov V. M. Reproaktivnye parametry bol'shoi sinitsy i beloï lazorevki v Barabinskoi lesostepi (yug Zapadnoi Sibiri) [Reproductive parameters of a great tit and white azure in the Barabinsk forest-steppe (south of Western Siberia)]. *Sibirskii ekologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 15, no. 5, pp. 751—762. (In Russian)
36. Shutova E. V. O vtorykh kladkakh bol'shoi sinitsy Parus major na severe evropeiskoi chasti Rossii [About second clutches of the great tit Parus major in the north of the European part of Russia]. *Aktual'nye problemy izucheniya i okhrany ptits Vostochnoi Evropy i Severnoi Azii* [Topical problems of study and protection of birds of Eastern Europe and Northern Asia]. Kazan', Matbugat iorty Publ., 2001, pp. 658—659. (In Russian)
37. Yaremchenko O. A. Razmnozhenie bol'shoi sinitsy v iskusstvennykh gnezdov'yakh [Reproduction of a great tit in artificial nests]. *Gnezdovaya zhizn' ptits* [Nesting life of birds]. Perm', PGPI Publ., 1989, pp. 133—142. (In Russian)
38. Skwarska J. A., Kalinski A., Wawrzyniak J., Banbura J. Opportunity makes a predator: Great Spotted Woodpecker predation on Tit broods depends on nest box design. *Ornis Fennica*, 2009, vol. 86, no. 3, pp. 109—112.
39. Winkel W. Das Braunschweiger Hohlenbruterprogramm des Instituts für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland“. *Vogelwelt*, 1996, vol. 117, no. (4—6), pp. 269—275.