

Министерства высшего
и среднего специального
образования СССР и РСФСР

Орнитологический
комитет СССР

ОРНИТОЛОГИЯ

ВЫПУСК 22

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1987

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

В. Г. БАБЕНКО, И. Р. БЕМЕ, Р. Л. БЁМЕ, В. М. ГАВРИЛОВ (ответственный секретарь), В. М. ГАЛУШИН, Н. Н. ДРОЗДОВ, В. А. ЗУБАКИН, В. Д. ИЛЬИЧЕВ (главный редактор), А. А. КУЗНЕЦОВ (ответственный секретарь), Е. Н. КУРОЧКИН, С. Г. ПРИКЛОНСКИЙ, Г. Н. СИМКИН, Л. С. СТЕПАНЯН, С. М. СМИРЕНСКИЙ, А. В. ТИХОНОВ, П. С. ТОМКОВИЧ, В. Е. ФЛИНТ (зам. главного редактора)

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ:

И. А. АБДУСАЛЯМОВ (Душанбе), М. А. ВОИНСТВЕНСКИЙ (Киев), А. Г. ВОРОНОВ (Москва), Н. Н. ДАНИЛОВ (Свердловск), В. Р. ДОЛЬНИК (Ленинград), А. И. ИВАНОВ (Ленинград), Ю. А. ИСАКОВ (Москва), Н. В. КОКШАЙСКИЙ (Москва), М. Н. КОРЕЛОВ (Алма-Ата), Р. Н. МЕКЛЕНБУРЦЕВ (Ташкент), А. В. МИХЕЕВ (Москва), И. А. НЕЙФЕЛЬДТ (Ленинград), А. К. РУСТАМОВ (Ашхабад), И. А. ШИЛОВ (Москва), К. Т. ОРЛОВ (Новосибирск)

Основатель выпусков — профессор *В. Ф. ЛАРИОНОВ*

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

ЭКОЛОГИЯ И ПОВЕДЕНИЕ

А. Д. Нумеров

Популяционная экология большой синицы в ОКСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

На территории Окского заповедника большая синица гнездится в искусственных гнездовьях — скворечниках и синичниках, и в естественных дуплах. Гнездовья размещены в районе восьми кордонов заповедника и в поселке Брыкин Бор (центральная усадьба). Учитывая особенности территории заповедника, мы условно выделили 3 участка (восточный, центральный и западный). Восточный участок расположен в пойме Оки, преобладающая растительность — пойменные дубравы с сосняками и заболоченными ольшаниками (1150 гнездовий). На центральном участке расположен крупный болотный массив, преобладают сосняки, заболоченный березняк (550 гнездовий). Леса западного участка представлены в основном разновозрастными сосняками с сосново-сфагновыми и осоковыми болотами, а также участками елово-дубовых лесов (300 гнездовий). С 1976 г. искусственные гнездовья оформлены как постоянная пробная площадь: на каждый скворечник составлено описание (порядковый номер, дерево, высота, экспозиция), а на дереве закреплен жестяной номерок, соответствующий номеру гнездовья. Этим достигается постоянство общего числа скворечников и синичников (2000). Все наблюдения и расчеты проведены нами только по птицам, заселяющим искусственные гнездовья, на основе отлова и кольцевания размножающихся особей. Ежегодно два-три раза проводился осмотр всех гнездовий. При проведении отловов и других специальных работ гнездовья осматривались ежедневно. Всего с 1972 по 1982 г. многократно обследовано 17 202 скворечника и синичника. Гнездовья применялись стандартных размеров, со съемными крышками. Для осмотра использовался легкий бамбуковый шест с У-образной вилкой на конце. С помощью этого шеста скворечник снимали с дерева, удерживая «вилкой» за леток. Этот метод значительно облегчал и ускорял работу и давал возможность ловить насиживающих птиц и метить их стандартными алюминиевыми кольцами. Отлов синиц осенью, зимой и весной проводился западнями. Возраст больших синиц определялся по контрасту наружных краев кроющих первостепенных маховых и малых и средних верхних кроющих второстепенных маховых (Виноградова и др., 1976; Svensson, 1970).

Демографические показатели рассчитаны по методике Найс — Лэка (по Паевскому, 1974, 1977). Смертность молодых синиц (до 1 года) вычислялась по находкам мертвых, по формуле Р. Риклефса (Ricklefs, 1973, цит. по Паевскому, 1977) и по формуле В. А. Паевского (1974, 1982).

Основные материалы по размножению большой синицы собраны в 1975—1982 гг. Кроме этого для некоторых расчетов использованы

данные из «Летописи природы заповедника» с 1967 по 1974 г. В этих случаях для получения сопоставимых результатов нами проведены пересчеты и уточнения по первичным данным (журналам осмотров искусственных гнездовий). Для получения сведений о размножении большой синицы были вычислены: средняя кладка по 169 гнездам, размер выводка по 126 гнездам, процент вылета птенцов по наблюдениям за 1037 яйцами 102 первых кладок и 352 яйцами 47 вторых кладок.

Возрастная и половая структура популяции больших синиц в районе Окского заповедника определена по отловам 683 особей осенью, зимой и весной 1974—1980 гг. Всего за указанный период было окольцовано более 1000 взрослых особей и около 4000 птенцов, из них в последующие годы 267 было исследовано повторно. Средние размеры и другие параметры яиц вычислены по 277 яйцам из 35 кладок.

Автор благодарит за советы и помощь при сборе полевого материала и написании работы С. Г. Приклонского, сотрудников заповедника Ю. В. Котюкова и Т. А. Кашенцеву, а также студентов-практикантов В. Хохлова, А. Ковалева, В. Белякова, Т. Черницыну, О. Немеянову.

Размещение и численность

Большая синица занимает третье место по численности среди птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях Окского заповедника (после мухоловки-пеструшки и скворца). В среднем ежегодно в скворечниках и синичниках находят 56 гнезд большой синицы, что составляет 4,04% от общего числа осматриваемых гнездовий и 9,79% от гнездовий, занятых птицами (табл. 1). Максимальное количество гнезд от-

Таблица 1

Количество гнезд большой синицы в искусственных гнездовьях в 1967—1982 гг.

Годы наблюдений	Осмотрено гнездовий	Занято птицами	Гнезд большой синицы		
			n	в % от осматриваемых гнездовий	в % от гнездовий, занятых птицами
1967	691	273	26	3,76	9,52
1968	1 237	559	30	2,43	5,37
1969	1 592	851	82	5,15	9,64
1970	726	376	26	3,58	6,91
1971	1 127	542	28	2,48	5,17
1972	1 338	644	133	9,94	20,65
1973	842	392	20	2,38	5,10
1974	1 207	709	100	8,29	14,10
1975	1 777	1010	103	5,79	10,19
1976	1 444	612	41	2,84	6,69
1977	1 729	625	56	3,24	8,96
1978	1 795	488	55	3,06	11,27
1979	1 772	608	59	3,33	9,70
1980	1 701	486	47	2,76	9,67
1981	1 687	580	69	4,09	11,89
1982	1 654	452	26	1,57	5,75
1967—1982	22 319	9207	901	4,04	9,79

мечено в 1972 г. (133), в 1974—1975 гг. - 100—103 гнезда. В другие годы число гнезд было близко к среднему значению. Минимальное число гнезд (20) отмечено в 1973 г. В условиях Окского заповедника у большой синицы ежегодно 13,3—40% пар имеют нормальные вторые кладки после гибели первого гнезда. Поэтому количество гнезд в ис-

кусственных гнездовых не соответствует числу гнездящихся пар. При анализе материала это учитывалось. В табл. 2 представлены сведения о находках гнезд большой синицы в различных участках заповедника, а также сведения о числе гнездящихся пар с учетом доли вторых кладок.

В среднем на западном участке ежегодно гнездится 19,9% всех пар, на центральном — 15,9% и 64,2% — на восточном. Тяготение синицы к лиственному лесу (особенно дубняку) отмечал А. А. Иноземцев

Таблица 2

Количество размножающихся пар и гнезд большой синицы в искусственных гнездовых (ИГ) на различных участках заповедника

Годы наблюдений	Западный участок				Центральный участок				Восточный участок			
	осмотрено ИГ (заселено птицами)	гнезд большой синицы	доля вторых кладок, %	число гнездящихся пар	осмотрено ИГ (заселено птицами)	гнезд большой синицы	доля вторых кладок, %	число гнездящихся пар	осмотрено ИГ (заселено птицами)	гнезд большой синицы	доля вторых кладок, %	число гнездящихся пар
1975	323 (269)	39	33,3	26	479 (262)	16	43,8	9	975 (455)	48	10,4	43
1976	306 (168)	11	36,4	7	339 (159)	13	53,8	6	799 (285)	20	25,0	15
1977	296 (196)	5	40,0	3	299 (109)	8	25,0	6	1037 (284)	43	9,1	39
1978	300 (143)	12	33,3	8	381 (115)	11	18,2	9	1082 (224)	31	19,4	25
1979	298 (166)	12	25,0	9	444 (141)	8	25,0	6	931 (240)	39	41,0	23
1980	300 (135)	4	50,0	2	422 (137)	10	40,0	6	979 (214)	44	41,0	26
1981	287 (160)	8	37,5	5	341 (111)	12	33,3	8	959 (281)	37	16,2	31
1982	293 (149)	5	0,0	5	378 (128)	4	50,0	2	896 (164)	15	46,7	8
1975—1982	2403 (1386)	96	32,3	65	3083 (1162)	82	36,6	52	7658 (2147)	277	24,2	210

(1962). На 1 гнездящуюся пару на западном и восточном участках приходится в среднем по 36 гнездовых, на центральном участке — 59 гнездовых.

В среднем ежегодно 28,13% пар имеют вторые и повторные кладки. Доля таких кладок на центральном и западном участках (36,6% и 32,3% соответственно) выше, чем на восточном (24,2%). Эти выводы сходны с ситуацией, наблюдавшейся в ФРГ: в хвойных лесах большие синицы чаще имели 2 кладки, чем в лиственных (Curio, Regelman, 1982). По наблюдениям в ГДР 34,7—38,8% пар имеют вторые кладки (Keutsch, 1977), в Ленинградской обл.— 27,6 (Смирнов, Тюрин, 1981 а, б), в центральной Литве — 40% пар (Бернюс, 1982). Взаимосвязь между количеством вторых кладок и численностью оказалась отрицательной: от незначительной (западный участок, $r = -0,10$), умеренной (центральный, $r = -0,50$) до большой (восточный участок, $r = -0,75$, $p < 0,05$). Доля вторых кладок у большой синицы уменьшается при высокой и увеличивается при низкой численности вида.

Размножение. Первый цикл

Размер кладки. Размер первых кладок больших синиц в Окском заповеднике в 1975—1982 гг. определен в 169 гнездах. Средний размер кладки оказался равным $10,75 \pm 0,12$ яйца на гнездо, коэффициент вариации — 14,98%. Соотношение кладок с различным числом яиц представлено в табл. 3.

Таблица 3

Соотношение кладок большой синицы с различным числом яиц в 1975—1982 гг.

Показатели	Число яиц в полной кладке										Всего	
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		15
Количество кладок . . .	1	—	4	4	27	37	43	32	14	5	2	169
Процент кладок с различным числом яиц . . .	0,6	—	2,4	2,4	15,9	22,0	25,4	18,9	8,3	2,9	1,2	100,0

Как видим, основу первых кладок составляют гнезда с 9—12 яйцами (82,2%). По годам средний размер кладок варьирует слабо: от 9,53 (1978 г.) до 11,66 (1975 г.) (табл. 4). С числом ежегодно гнездящихся пар наблюдается положительная корреляция ($r=0,63 \pm 0,32$).

На островах Кандалакшского залива размер первых кладок большой синицы составил 9,0 яйца на гнездо (Бианки, Шутова, 1978), в Швеции, по наблюдениям Юханссона, — 8,53 (цит. по Бианки, Шутовой, 1978), в Ленинградской обл. — 10,02 (Смирнов, Носков; 1975), в более поздней работе указано 10,9—11,0 (Смирнов, Тюрин, 1977, 1981б), в Польше — 10,07 (Keller, 1979), в Камском Предуралье — 11,8 (Болотников и др., 1980), в пойме Урала — 11,0 (Левин, 1982), на юго-западе Литвы в апрельских кладках больших синиц отмечено 11,2 яйца на гнездо, в майских — 9,9 (Алекнонис, 1977), в Чехословакии в ранних кладках — 11,0 (Kondelka, 1978), в Тульских засеках — 12,2 яйца (Лихачев, 1960). Как видим, имеется некоторая тенденция в увеличении размера кладки с севера на юг.

Расчеты средних размеров кладок больших синиц в различных по площади дна типах гнездовых (синичниках и скворечниках) показали, что для первых кладок они одинаковы: $10,74 \pm 0,15$ (127) и $10,79 \pm 0,22$ (42) соответственно.

При изучении большой синицы в Нидерландах наличия связи плотности населения синиц с размером кладки не выявлено (Van Noordwijk et al., 1981). По нашим наблюдениям, в Окском заповеднике такая связь существует ($r=0,631$), так же как и с размером выводка ($r=0,362$); при втором цикле размножения связь с размером кладки незначительная ($r=0,248$), а с размером выводка — отрицательная ($r=-0,426$). Противоречивость приведенных данных (при сходных уровнях численности) показывает необходимость более детального анализа влияния плотности на размножение большой синицы с привлечением дополнительного материала.

Размер выводка. По наблюдениям в 1975—1982 гг. в первых выводках большой синицы зарегистрировано от 2 до 13 птенцов, в среднем $3,87 \pm 0,22$ ($n=126$). Коэффициент вариации размера выводка равен 27,68% (табл. 5).

Наиболее часто встречаются выводки с 8—11 птенцами (64,3%). По годам средние размеры выводков изменяются от 7,11 (1982 г.) до 10,18 (1975 г.) (табл. 6).

Таблица 4

Средние размеры первых кладок большой синицы в 1975—1982 гг. в Окском заповеднике

- Показатели	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Средний размер кладки ($M \pm m$) .	11,66±0,26	10,33±0,57	10,40±0,37	9,53±0,29	10,86±0,21	10,83±0,48	10,63±0,24	10,17±0,60
Коэффициент вариации (V), % . .	15,94	21,22	15,72	12,92	10,36	10,79	12,22	14,48
Количество данных	46	15	20	17	29	6	30	6

Таблица 5

Соотношение выводков большой синицы с различным числом птенцов

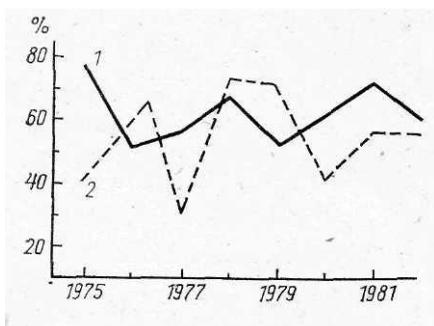
Показатели	Число птенцов в выводке												Всего
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Количество выводков	2	2	7	3	6	11	15	15	36	5	10	4	126
	1,6	1,6	5,6	2,4	4,8	8,7	11,9	11,9	28,6	11,9	7,9	3,1	100,0

Количество птенцов в выводках варьирует значительно сильнее, нежели яиц в кладке. Коэффициенты вариации 27,68% и 14,98% соответственно. Для Ленинградской обл. средний размер первого выводка равен 7,02 и 7,7 птенца на гнездо (Смирнов, Носков, 1975; Смирнов, Тюрин, 1977), в условиях интразонального леса р. Урал — 9,5 (Левин, 1982), для Тульской обл. — 11,1 (Лихачев, 1961).

Процент вылета птенцов. По нашим наблюдениям, из $65,09 \pm 1,48\%$ отложенных яиц выводятся птенцы. Сведения об «отходе» яиц по различным причинам представлены в табл. 7.

Такие же данные получены и для Финляндии (Orell, Ojanen, 1983): в первых кладках эмбриональная гибель составляет 5%, во вторых — 11%.

Гибель яиц и птенцов в первых кладках почти одинакова: 18,91% и 19,74%. Самый низкий процент вылета птенцов отмечен в 1976 г. — 52,08% и в 1979 г. — 52,98%; самый высокий — в 1975 г. — 77,00%. Изменение процента вылета птенцов большой синицы по годам показано на рис. 1. Близкий к нашим данным процент вылета птенцов у большой синицы отмечен на Урале — 67,8% (Левин, 1982); на островах Кандалакшского залива даже для первых кладок процент вылета — 43,9% (Бианки, Шутова, 1978) — оказался ниже, чем во вторых кладках большой синицы в Окском заповедни-



ке. В Камском Предуралье, по наблюдениям А. М. Болотникова и др. (1980), вылет составляет 63,4% от числа отложенных яиц, в лесной зоне (Ильменский заповедник) — 81,6% (Зубцовский, 1979, цит. по Левину, 1982). В Финляндии в первом цикле — 54,8%, во втором — 65,7% птенцов вылетает из гнезд (Orell, Ojanen, 1983).

Рис. 1. Вылет птенцов большой синицы (%) в 1-м (1) и 2-м (2) циклах размножения в 1975—1982 гг.

ке. В Камском Предуралье, по наблюдениям А. М. Болотникова и др. (1980), вылет составляет 63,4% от числа отложенных яиц, в лесной зоне (Ильменский заповедник) — 81,6% (Зубцовский, 1979, цит. по Левину, 1982). В Финляндии в первом цикле — 54,8%, во втором — 65,7% птенцов вылетает из гнезд (Orell, Ojanen, 1983).

Второй цикл

Размер кладки. При анализе этого показателя мы учитывали растянутость сроков размножения и наличие повторных кладок и старались исключить их из расчетов. Средний размер кладки большой синицы при втором размножении ($7,96 \pm 0,16$, $V = 17,38\%$) ниже ($p < 0,001$), чем при первом. В гнездах преобладают кладки с 7—9 (76,7%) яйцами (табл. 8). По годам средний размер кладки колеблется от 6,50 (1981 г.) до 8,67 (1977 г.) яйца на гнездо (табл. 9).

По литературным источникам размеры вторых кладок большой синицы для всех территорий ниже первых. На островах Кандалакшского залива средний размер вторых кладок составил 8,7 яйца на гнездо, в Швеции — 7,18 (Gohansson, цит. по Бианки, Шутовой, 1978), в Чехословакии — 7,67 (Kondelka, 1978), в Ленинградской обл. — 8,21 и 7,4—7,6 (Смирнов, Носков, 1975; Смирнов, Тюрин, 1977, 1981б), в Тульской обл. — 9,4 (Лихачев, 1961), в Камском Предуралье — 8,6 яйца на гнездо (Болотников и др., 1980). В предшествующей работе нами указывалось на различие средних размеров кладок в синичниках — 10,6 и скворечниках — 11,8 (Нумеров, 1978). Влияние площади дна

Таблица 6

Средние размеры выводков больших синиц в 1975—1982 гг. в Окском заповеднике

Показатели	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Средний размер выводка ($M \pm m$) , .	10,18+0,41	8,33+0,79	7,43±0,50	8,47±0,34	8,42±0,87	7,11±0,82	10,14±0,51	9,20±0,86
Коэффициент вариации (V), % ,	22,96	28,77	35,61	17,31	35,97	34,76	18,82	20,91
Количество данных.	33	9	28	19	12	9	14	5

Таблица 7

Гибель яиц и птенцов в гнездах большой синицы в 1975—1982 гг.

Цикл размножения	Число яиц (кладок)	разорено		брошено		неоплодотворенные яйца с погибшими эмбрионами		Вылупилось птенцов		Благополучно покинуло гнезда	
		<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
		Первый	1037 (102)	67	6,46+0,76	76	7,33±0,81	53	5,11±0,68	841	81,09±1,22
Второй	352 (47)	46	13,07±1,79	19	5,40+1,20	41	11,65*±1,71	246	69,89±2,45	200	56,82±2,64

* Неоплодотворенные и яйца с неразвившимися эмбрионами (без разоренных и брошенных яиц) составляют 5,93% для первых кладок и 14,29% — для вторых кладок.

Таблица 8

Соотношение кладок с различным числом яиц при втором размножении у большой синицы

Показатели	Число яиц в кладке								Всего
	5	6	7	8	9	10	11	12	
Количество кладок	3	7	19	14	23	6	—	1	73
	4,1	9,6	26,0	19,2	31,5	8,2	—	1,4	100,0

Таблица 9

Средние размеры кладок большой синицы при втором размножении в 1975—1982 гг.

Показатели	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Средний размер кладки ($M \pm t$).	8,38±0,47	7,60±0,49	8,67±0,88	8,00±0,27	8,20±0,31	7,89±0,29	6,50±0,5	8,0
Коэффициент вариации (V), %.	20,39	20,76	17,63	9,45	14,72	16,29	10,88	—
Количество данных	13	10	3	8	15	19	2	2

Таблица 10

Соотношение выводков большой синицы с различным числом птенцов при 2-м цикле размножения

Показатели	Число птенцов в выводке									Всего
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Количество выводков	1	2	4	4	10	11	12	8	3	55
В процентах	1,8	3,6	7,3	7,3	18,2	20,0	21,8	14,5	5,5	100,0

Таблица 11

Средние размеры выводков большой синицы 2-го цикла размножения в 1975—1982 гг.

Показатели	1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982
Средний размер выводка ($M \pm m$)	5,33±0,33	5,80±0,86	7,00	6,42±0,48	6,00±0,65	5,38±0,59	6,25±0,75	7,00±0,45
Коэффициент вариации (V), %	10,83	33,16	—	26,13	34,25	44,48	24,0	14,28
Количество данных	3	5	2	12	10	14	4	5

гнездовья на размер кладки большой синицы отмечали Карлсон и Нильсон (Nilsson, 1975; Karlsson, Nilsson, 1977) по наблюдениям в южной и центральной Швеции. Средний размер кладки большей синицы в синичниках — $7,67 \pm 0,13$ — оказался достоверно ниже, чем в скворечниках: $8,44 \pm 0,36$ яйца на гнездо ($p < 0,05$). Наблюдения О. Хенце (Henze, 1964) показали, что синицы явно предпочитают большие гнездовья.

Размер выводка. Так же как и кладки, выводки при втором цикле размножения содержат меньше птенцов, чем при первом. Средний размер выводка составил $5,85 \pm 0,27$ ($n=55$) птенца на гнездо, что на 3,02 птенца меньше, чем при первом размножении ($= 8,67$, $p < 0,001$). Основную массу выводков составляют гнезда с 5—7 птенцами (60,0%), коэффициент вариации размера выводка составил 33,91%.

По годам средние размеры выводков варьируют от 5,33 (1975), 5,38 (1980) до 7,00 (1982) (табл. 10).

По литературным данным, средний размер выводка при втором размножении составил 7,7 птенца на гнездо в Тульской обл. (Лихачев, 1961), 2,79 и 4,8—4,9 — в Ленинградской обл. (Носков, Смирнов, 1975; Смирнов, Тюрин, 1977, 1981б). В последнем случае разница между средними выводками первого и второго размножений оказалась 5,42 и 2,9 птенца на гнездо, по нашим наблюдениям — 3,02, хотя в отдельные годы она достигала 4,85 (Нумеров, 1975) (табл. 11).

Соотношение продуктивности первого и второго размножения большой синицы в одном сезоне. В предыдущих разделах проведены вычисления и получены все необходимые показатели для расчета продуктивности (общего количества птенцов-слетков) при первом и втором циклах размножения. Как показано в табл. 12, доля птенцов (среди всех птенцов-слетков за год) 1-го цикла размножения (64,04—94,16%) значительно превышает таковую 2-го цикла (5,84—35,96%). Средние многолетние значения (79,05% и 20,95%) также различаются более чем в 3 раза. По наблюдениям в Ленинградской обл., количество птенцов 2-го цикла размножения составляет 15—20% (Смирнов, Носков, 1975). Это естественно, так как ко 2-му циклу размножения приступают не все пары. К тому же зависимость между числом размножающихся особей и количеством слетков оказалась прямо пропорциональной, годовая: $r = 0,94 \pm 0,223$, $p < 0,01$; для первой кладки: $r = 0,969 \pm 0,101$, $p < 0,01$; для вторых и повторных: $r = 0,694 \pm 0,224$, $p < 0,05$.

Соотношение птенцы/родители для 1-го цикла размножения изменялось по годам от 2,69 до 4,49, в среднем 3,497, что превышает этот показатель для 2-го цикла — 2,375. Однако в отдельные годы (1979—1981) значения этого показателя для 2-го цикла размножения оказались выше, чем для 1-го: 2,92 и 3,95 против 2,88 и 3,33 соответственно (табл. 12). В эти годы отмечено повышенное количество пар, имевших две кладки (36,0% и 40,5% соответственно). В среднем на одну пару за сезон размножения приходится 8,84 птенца (табл. 12). По данным для Ленинградской обл. — 8 молодых (Смирнов, Носков, 1975), в Камском Предуралье — 8,42 (Фуфаев, 1982), во Франции, провинция Лангедок, — 7,5 (Gramm, 1982), в Финляндии — 6,1 (Orell, Ojanen, 1983). Анализ встреч (47) птенцов больших синиц в последующие сезоны показал, что лишь 7 из них (14,9%) были птенцами вторых кладок. Основную массу среди выживших к следующему сезону молодых составляют птенцы 1-го цикла размножения, причем из более крупных выводков. Средний размер выводка (по учету выводков, по которым имеются возвраты) — $9,63 \pm 0,30$ (40) — достоверно больше ($p < 0,05$)

выводка 1-го цикла размножения: $8,87 \pm 0,22$ (126). Для 2-го цикла размножения также прослеживается тенденция лучшего выживания птенцов из крупных выводков: $8,14 \pm 0,74$ (7) (по возвратам) и $5,85 \pm 0,27$ (55) (по кольцеванию), $p < 0,01$. Здесь следует иметь в виду, что мы анализировали выживаемость отдельных особей, а не всех птенцов

Таблица 12
Количество птенцов-слетков у большой синицы в 1-м и 2-м циклах размножения в 1975—1982 гг.

Годы наблюдений	Птене в-слетков 1-го цикла размножения		Соотношение птенцы родители для 1-го цикла	Птенцо-слетков 2-го цикла размножения		Соотношение птенцы родители для 2-го цикла	Годовое соотношение птенцы родители (1-й и 2-й циклы)
	п	% от годового количества		п	% от годового количества		
1975	701	89,29	4,49	84	10,71	1,68	5,03
1976	145	67,44	2,69	70	32,56	2,50	3,98
1977	290	94,16	2,96	18	5,84	1,27	3,14
1978	273	78,22	3,25	76	21,78	2,98	4,15
1979	219	64,04	2,88	123	35,96	2,92	4,50
1980	233	71,04	3,33	95	28,96	3,95	4,69
1981	341	78,75	3,87	92	21,25	1,84	4,92
1982	92	64,79	3,08	50	35,21	2,27	4,73
1975—1982	2294	79,05	3,497	608	20,95	2,375	4,42

больших и маленьких выводков. Поэтому, вероятно, правильнее говорить о лучшем выживании одиночных особей из крупных выводков по сравнению с особями из маленьких выводков.

Все это свидетельствует о неравнозначной роли 1-го и 2-го циклов размножения большой синицы в поддержании численности популяции.

Морфологические параметры яиц большой синицы. Размеры яиц первых и вторых кладок у большой синицы, по нашим наблюдениям, достоверно не различаются (табл. 13), как и индексы формы (1,32 и

Таблица 1
Морфологическая характеристика яиц большой синицы первых и вторых кладок

Годы наблюдений	Номер кладки	Средняя длина ($M \pm m$), мм	Коэффициент вариации (V), %	Средний диаметр ($M \pm m$), мм	Коэффициент вариации (V), %	Число яиц	Индекс формы
1975	1	$17,83 \pm 0,06$	4,56	$13,60 \pm 0,03$	3,12	174	1,31
	2	$18,8 \pm 0,09$	1,86	$13,81 \pm 0,13$	1,85	7	1,36
1976	1	$17,33 \pm 0,15$	2,98	$12,72 \pm 0,09$	2,57	12	1,36
	2	$17,39 \pm 0,18$	4,93	$13,43 \pm 0,10$	3,54	22	1,30
1977	1	$17,79 \pm 0,08$	3,29	$13,36 \pm 0,07$	3,57	49	1,33
	2	$18,40 \pm 0,06$	1,24	$13,35 \pm 0,06$	1,72	13	1,38
1975—1976	1	$17,79 \pm 0,05$	4,29	$13,51 \pm 0,03$	3,54	235	1,32
	2	$17,94 \pm 0,14$	4,89	$13,47 \pm 0,06$	3,03	42	1,33
	Вместе	$17,82 \pm 0,05$	4,39	$13,50 \pm 0,03$	3,46	277	1,32

1,33). Вариация диаметра оказалась меньше, чем длины. В целом размеры яиц большой синицы Окского заповедника сходны с таковыми в Литве — $17,79 \times 13,54$ мм (Езерскас, 1963); на Украине — $17,87 \times 13,44$ (Смогоржевская, 1981), в Польше — $17,69 \times 13,51$ (Keller, 1979) и других странах Западной Европы: $17,75 \times 13,57$ (Rosenius), $17,30 \times 13,50$ (Rey), $17,64 \times 13,41$ мм (Makatsch; цит. по Макачу, 1976). Индекс формы (1,32) также сходен с таковым для яиц синиц в Польше — 1,31 (Keller, 1979), Литве — 1,31 (Езерскас, 1963), на Украине — 1,32

(Михалевич и др., 1982). Расчеты «пропорциональности яиц» (зависимости изменения диаметра и длины) показали, что взаимосвязь есть. Для первых кладок $r=0,475\pm 0,06$, $p<0,01$, для вторых — $0,391-0,146$, $p<0,05$. Исключительно интересную закономерность удалось обнаружить в Финляндии Микко Ойянену (Ojanen, 1978; Ojanen et al., 1979); по его данным, наследуемость размеров яиц очень высока ($r=0,86\pm 0,29$). К сожалению, провести подобный расчет по нашим данным мы не имеем возможности.

Возрастная и половая структура популяции больших синиц в районе Окского заповедника в различные сезоны года

Материалы получены при отлове птиц для кольцевания. Птицы отлавливались различными способами, но большая их часть (70%) была поймана западнями. Избирательность этого орудия лова могла сказаться на результатах в целом. Поэтому был проведен специальный расчет по птицам, которые отлавливались многократно (118). Из них 93 самца ловились 168 раз, или 1,8 раза каждый; 25 самок 56 раз, или 2,2 раза каждая. Если взять молодых синиц (первогодков), отловленных в течение первого года жизни, то соотношение будет таким: на одного самца — 2,1 поимки, на одну самку — 1,9. Поэтому можно сказать, что результаты анализа должны отражать истинную популяционную структуру синиц в природе.

Сроки сезонных явлений. При отлове птиц для кольцевания достаточно четко фиксировались сроки наступления различных сезонных

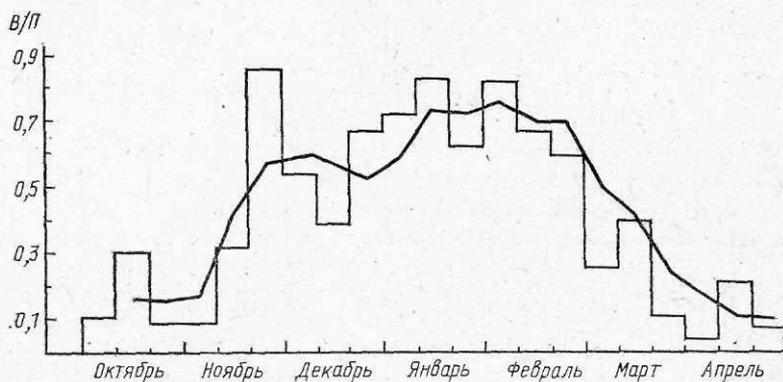


Рис. 2. Изменение соотношения в/п (объяснение в тексте) по декадам (гистограмма). Кривая выровнена методом скользящей средней

явлений. Расчет соотношения птиц с кольцами к общему числу отловленных за данный период (десятидневку) позволил установить продолжительность зимовки больших синиц в районе пос. Брыкин Бор — центральной усадьбы заповедника. В период с начала октября до 20-х чисел ноября соотношение в/п (возвраты/поимки) изменяется в пределах $0,08-0,31$ (среднее — $0,21$), ибо среди отловленных подавляющая часть птиц была без колец. С III декады ноября картина резко меняется — соотношение в/п возрастает до $0,85$, так как в ловушки начинают попадать ранее окольцованные синицы, притока новых птиц нет. Это время мы и считаем началом зимовки, миграция прекратилась (рис. 2). Соотношение в/п изменяется в пределах $0,39-0,85$, в среднем — $0,61$. Зимовка продолжается до конца февраля. Изменения

соотношения в/п в период зимовки объясняются, вероятно, некоторой неравномерностью отлова и тем, что данные суммированы сразу за несколько лет (с 1974 по 1980 г.), разные климатические условия которых могли сказаться на сроках наступления фенологических явлений. Однако снижение соотношения в/п в середине декабря и конце января (рис. 2) может объясняться и притоком новых птиц. Подобное явление отмечают французские исследователи у большой синицы в районе парка биологической станции Фолжюив близ Парижа (Migot, Malker, 1978). С начала марта соотношение в/п резко падает (0,03—0,39, в среднем — 0,18), так как начинается весенняя миграция. Происходит отлет части больших синиц, зимовавших в районе заповедника, и прилетают новые птицы из других мест.

Таким образом, период зимовки больших синиц в условиях Окского заповедника продолжается 3,3—3,5 месяца. Такую же продолжительность зимовки синиц для Ленинградской обл. отмечают О. П. Смирнов, Г. А. Носков (1975), а для заповедника «Кивач» — В. Б. Зимин (1973).

Соотношение полов. Для анализа соотношения самцов и самок мы провели расчеты по отловам синиц западнями, паутинными сетями (данные представлены Т. А. Кашенцевой) и по картотеке мертвых птиц, обследованных с паразитологическими целями (данные представлены О. М. Бутенко). Все они дали однозначный результат: преобладание самцов в большей или меньшей степени (табл. 14). -

Сезонную изменчивость полового соотношения удалось проследить только по отловам западнями, так как паутинными сетями птиц ловили лишь весной и летом. Преобладание самцов осенью, весной и перед размножением было почти сходным (64—69%), зимой же доля самцов возрастала до 78%, среди молодых птиц до — 68% (табл. 14). Это, вероятно, свидетельствует о более высокой степени оседлости самцов. К такому же выводу приходит и В. Д. Ефремов (1975), анализируя материал по осенней миграции синиц на Куршской косе.

Соотношение полов ($n=683$) было таким: самцы — $69,39 \pm 1,76\%$, самки — $30,60 \pm 1,76\%$. Во все сезоны наблюдается преобладание самцов, незначительное среди первогодков и более существенное у птиц старше года. Сказать что-либо о половом соотношении птенцов (при рождении) мы не можем, так как вскрытий по условиям работы в заповеднике не проводили, но результаты отлова слетков (конец июля — начало августа) паутинными сетями дали следующее: из 44 пойманных молодых 24 (54,5%) были самками. В работе А. Дондта (Dhondt, 1970; цит. по Ефремову, 1975) показано, что самки в условиях сельской местности составляют 52,8% птенцов в выводках, т. е. самки первоначально преобладают. Объяснить преобладание самцов, особенно среди взрослых птиц, можно различной смертностью полов. Собственных расчетов мы сделать не можем, так как материал мал, однако в литературе такие данные имеются. В работе О. Хилдена смертность самцов синиц в Финляндии определена в 44,7%, а самок — 49,8% (Hilden, 1977, 1982). По данным Кейля (Keil, 1962), в ФРГ среди 115 отловленных для кольцевания и взвешивания синиц 72,2% были самцами. Среди синиц, ночующих в искусственных гнездовьях в Австрии, самцов было в 1,5 раза больше, чем самок (Mayer, 1962). Косвенным доказательством более высокой смертности самок могут служить и сведения о максимальном возрасте синиц в природе: самок — 5 лет, самцов — 7 лет (Weinzierl, Hohenbach, 1964).

Возрастное соотношение. Нами было выделено в период с осени до начала размножения 2 группы птиц: первогодки и птицы старше

Таблица 14

Процент самцов у большой синицы в различные сезоны года

Метод отлова (анализа)	п	Осень		Зима		Весна		Перед размножением		Все сезоны	
		из общего количества	среди перво- годков								
Западня и в гнез- довьях на ночевке	517	64,63±5,28	57,45±7,21	78,46±2,94	68,42±5,40	68,88±3,31	50,70±5,93	63,64±7,25	—	71,37±1,99	59,28±3,53
Паутинные сети	113	—	—	—	—	61,54±6,75	—	55,74±6,36	—	58,41±4,64	—
Анализ мертвых и раненых птиц	53	—	—	—	—	—	—	—	—	73,58±6,06	—

Таблица 15

Соотношение синиц-первогодков и старше года в районе Окского заповедника (1974—1980)

Возрастная группа	Конец размножения		Осень		Зима		Весна		Перед размножением	
	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Молодые (первогодки)	2902	81,56	45	56,96	51	38,93	39	36,13	37	36,27
Взрослые	656	18,44	34	43,04	80	61,07	122	63,87	65	63,73

года (табл. 15). Начиная с периода вылета молодых птиц из гнезд и до весны следующего года происходит постоянное уменьшение их доли среди отловленных синиц. Особенно резко она падает с момента вылета птенцов до зимы (81,56—38,93%). Это может быть объяснено как высокой смертностью молодых в этот период (Dhondt, 1979), так и более значительными их перемещениями из районов рождения по сравнению со взрослыми птицами. При отлове мигрирующих синиц большими ловушками многие авторы отмечают преобладание молодых птиц, а также самок (Паевский, 1963; Ефремов, 1975; Вильтасте, 1975). На основании этого ими сделаны выводы о большей оседлости самцов и взрослых птиц. Это же отмечает В. Б. Зимин (1973) по наблюдениям в заповеднике «Кивач». Наши данные о половом и возрастном составе синиц осенью (табл. 15) скорее подтверждают выводы указанных авторов, а не противоречат им, ибо касаются в основном птиц, которые «остались». Опубликованные Л. И. Брызгалиной (1974) материалы кольцевания большой синицы в Окском заповеднике за 1952—1968 гг. свидетельствуют о более высокой оседлости взрослых птиц. Это же отмечается и для синиц Латвии (Вилке, 1966). Г. Н. Лихачев (1957) указывает, что дальнюю миграцию совершают преимущественно молодые особи из вторых выводков (19,8% молодых птиц первых выводков и 37,0% молодых вторых выводков).

Незначительные изменения возрастного состава больших синиц зимой — весной, вероятно, свидетельствуют о выравнивании смертности молодых и взрослых в этот период. Из единичных зафиксированных случаев гибели синиц осенью — весной можно сделать вывод, что большая часть птиц гибнет зимой (молодых птиц 65,4%, $n=26$; взрослых — 66,7%, $n=18$). По расчетам В. А. Паевского (1981), смертность в конце весеннего пролета и до начала размножения составляет у большой синицы 50% (от годовой величины).

Среднегодовая смертность взрослых птиц составляет $51,56 + 8,69\%$ ($n=38$), ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни — 1,44 года, смертность молодых птиц (до года) — $71,43 \pm 7,64\%$ (расчеты по данным находок мертвых окольцованных птиц). Смертность молодых птиц, вычисленная по формуле В. А. Паевского (1974, 1982), — 88,34%, по формуле Риклефса — 74,34%. В Финляндии смертность молодых синиц до первого размножения определена в 78,1% (Orell, Ojanen, 1979), в Чехословакии — 61,1% (Bekena, 1972). Среднегодовая смертность взрослых синиц оценивается: в Финляндии — 44 (Hankioja, 1969) и 47,3% (Hilden, 1982), в Нидерландах — 49 (Kluijver; цит. по Паевскому, 1974), в Ленинградской обл. — 69,8% (Смирнов, Тюрин, 1981a). Сведения о возрастном и половом соотношении у больших синиц в различные сезоны и в различных географических пунктах представлены в табл. 16.

Численность больших синиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях в районе Окского заповедника, за годы наблюдений изменялась от 14 до 96 пар, в среднем составила $46,4 \pm 7,8$ пары. Гнезда большой синицы обнаружены в 4,04% гнездовых, доля среди других птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях, составила 9,79%. По массовости большая синица занимает третье место после мухоловки-пеструшки и скворца.

Большая часть пар (64,2%) размножается в гнездовьях восточного участка заповедника, в смешанных с преобладанием лиственных пород лесах.

Половое и возрастное соотношение у больших синиц разных популяций

Период года	Доля молодых, %		Доля самцов, %		Место, источник сведений
	среднее	пределы	среди всех птиц	среди молодых первогодков	
Лето (конец размножения)	84,1 78,6 81,56±0,65	71,2—85,9 75,9—83,4	36,1	31,6 45,5	Ленинградская обл. (Смирнов, Носков, 1975) Швейцария (Winkler, 1974) Окский заповедник (наши данные)
Осень	85,8 83,0±0,2 89,2 79,3 65,4 56,96±5,57	89,7—84,9 64,0—92,8 58,9—94,4 48,3—80,0 33,3—88,9	40,5 41,7 37,1 56,6 50,3 55,3 64,63+5,28	39,0 36,8 49,6 51,3 57,45±7,21	Калининградская обл. (Ефремов, 1975) Там же (Паевский, 1969, 1982) Латвия (Липсберг, Руте, 1975) Ленинградская обл. (Смирнов, Носков, 1975) Там же (Носков, Смирнов, 1981) Финляндия (Hilden, 1978) (осень и часть зимы) Окский заповедник (наши данные)
Зима	74,3 56,5 30,0 38,93±3,49	45,4—65,2 20,8—50,0	53,6 56,8 55—60 78,46+2,94	52,6 51,7 68,42±5,40	Ленинградская обл. (Смирнов, Носков, 1975) Франция (Migot, Malher, 1978) Финляндия (Hilden, 1977) ФРГ (Schmidt, 1976) Окский заповедник (наши данные)
Весна	75,8 81,4 76,0±0,6 36,13±3,42	75,3—84,4 59,6—89,7 18,9—57,1	48,6 65,8 68,88±3,31	46,0 63,9 50,70+5,93	Ленинградская обл. (Смирнов, Носков, 1975) Там же (Головань, 1978) Калининградская обл. (Паевский, 1982) Окский заповедник (наши данные)

В условиях юго-востока Мещерской низменности большая синица имеет два цикла размножения в году (в среднем ежегодно — 28,13% пар).

Годовой цикл прироста и убыли популяции большой синицы можно представить в виде следующей схемы: 2 взр. птицы + 13,9 яйца — 3,1 яйца = 2 взр. птицы + 10,8 птенца — 2,1 птенца = 2 взр. птицы + 8,7 слетка — 1,1 взр. птицы — 6,2 слетка = 3,4 взр. птицы. То есть 2 птицы к следующему сезону размножения «дают» 3,4 птицы. Для стабильности достаточно 2,1 птицы (расчет по формуле Паевского). Таким образом, в условиях Окского заповедника плодовитость и смертность синиц сбалансирована, что обеспечивает не только необходимое пополнение местной популяции, но и возможность частичного «оттока» птиц в другие районы.

ЛИТЕРАТУРА

- Алекнонис А. Величина кладок лесных птиц Литвы//Экология птиц Литовской ССР. — Вильнюс, 1977. — Ч. 1.
- Берньюс Ю. Ю. Биология размножения мухоловки-пеструшки и большой синицы в лесах Литовской ССР//Тез. докл. Прибалт. конф. молодых орнитол., посвящ. 100-летию со дня рожд. проф. Т. Иванаускаса. — Каунас, 1982.
- Бианки В. В., Шутова Е. В. К экологии большой синицы в Мурманской области//Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1978. — Т. 83, № 2.
- Болотников А. М., Пантелеев М. Ф., Шураков А. И. Основные параметры размножения синицы в Камском Предуралье//Мат-лы к IV Всесоюз. совещ. «Вид и его продуктивность в ареале». — Вильнюс, 1980.
- Брызгалина Л. И. О степени привязанности к территории большой синицы в Окском государственном заповеднике//Эколого-фаунистические исследования позвоночных животных центральной зоны. — Рязань, 1974.
- Вилкс Е. К. Миграции и территориальное поведение латвийских синиц и ползней по данным кольцевания//Орнитол. исследования. — Рига, 1966. — № 1.
- Вильбасте Х. Формирование осенней миграции большой синицы в Эстонской ССР//Мат-лы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. — М., 1975. — Ч. 1.
- Виноградова Н. В., Дольник В. Р., Ефремов В. Д., Паевский В. А. Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР: Справочник. — М., 1976.
- Головань В. И. О весенней миграции большой синицы в Ленинградской области//Мат-лы II Всесоюз. конф. по миграциям птиц. — Алма-Ата, 1978.
- Даждо Р. Основы экологии. — М., 1975.
- Езерскас Л. И. Морфологическая характеристика кладок птиц дуплогнездящих в Литовской ССР//Тез. докл. 5-й Прибалт. орнитол. конф. — Тарту, 1963.
- Ефремов В. Д. Возрастной и половой состав больших синиц (*Parus major*), проходящих Куршскую косу в период осенней миграции//Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц. — Тарту, 1975.
- Зимин В. Б. Осенние миграции птиц в заповеднике «Кивач»//Тр. гос. заповедника «Кивач». — 1973.
- Иноземцев А. А. Материалы по экологии лазоревки и большой синицы в Московской области//Орнитология. — М., 1962. — Вып. 4.
- Кудряшова Л. М., Самарина Б. Ф. Фенологическая характеристика природы Окского заповедника//Тр. Окского гос. заповедника. — 1974. — Вып. 10.
- Левин А. С. О плодовитости и успешности размножения большой синицы в условиях интразонального леса р. Урал//Тез. докл. Прибалт. конф. молодых орнитологов, посвящ. 100-летию со дня рождения проф. Т. Иванаускаса. — Каунас, 1982.
- Левицкий С. С. Список высших растений Окского государственного заповедника//Тр. Окского гос. заповедника. — 1960. — Вып. 3.
- Лихачев Г. Н. Оседлость и миграции больших синиц (*Parus major*)//Тр. Бюро кольцевания. — 1957. — Вып. 9.
- Лихачев Г. Н. Материалы по биологии птиц, гнездящихся в искусственных гнездовьях//Тр. Приокско-террасного гос. заповедника. — 1961. — Вып. 4.
- Липсберг Ю. К., Руте Ю. Я. Осенняя миграция синиц и ополовника на юго-западном побережье Латвии в 1967—1971 гг.//Сообщ. Прибалт. комис. по изуч. миграций птиц. — Тарту, 1975. — Вып. 9.
- Михалевич О. А., Смогоржевская Л. И., Смогоржевский Л. А. Некоторые аспекты оологии синиц//Проблемы общ. и молекул. биол. — Киев, 1982. — № 1.
- Михельсон Х. А., Меднис А. А., Блум П. Н. Изучение демографии гнездовых популяций методом кольцевания//Методы изучения миграций птиц. — М., 1977.

- Михельсон Х. А. Вероятная связь саморегуляции численности гнездящихся уток с емкостью гнездовых угодий//Тез. докл. и станд. сообщ. 18-й Междунар. орнитол. конф. — М., 1982.
- Нумеров А. Д. Материалы по численности продуктивности большой синицы в Окском заповеднике//Тр. Окского гос. заповедника. — 1978. — Вып. 14.
- Паевский В. А. Половые и возрастные различия сроков и путей миграций некоторых воробьиных птиц//Вопросы экологии и биоценологии. — Л., 1969. — Вып. 9.
- Паевский В. А. Продолжительность жизни и ежегодная смертность птиц//Тр. Зоол. ин-та. — Л., 1974. — Т. 5.
- Паевский В. А. Основные методы определения демографических параметров популяций птиц//Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. — 1974. — Ч. 1.
- Паевский В. А. Весенняя смертность как один из главных факторов регуляции численности некоторых певчих птиц северо-восточной Европы//Тез. докл. VIII Всесоюз. орнитол. конф. — Кишинев, 1981.
- Паевский В. А. Возрастная структура воробьиных птиц, мигрирующих вдоль восточного побережья Балтийского моря//Зоол. журн. — 1982. — Т. 11, вып. 8.
- Паевский В. А. Размножение и демография зябликов Куршской косы по двадцатилетним данным//Популяционная экология зяблика. — Л., 1982.
- Раттисте К. Методика изучения демографии сизой чайки в Эстонской ССР//Научные основы обследования колониальных гнездовых околородных птиц. — М., 1981.
- Смирнов О. П., Носков Г. А. Структура популяций большой синицы в Ленинградской области//Экология. — 1975. — № 6.
- Смирнов О. П., Тюрин В. М. О степени успешности размножения большой синицы в Ленинградской области//Тез. докл. VII Всесоюз. орнитол. конф. — Киев, 1977.
- Смирнов О. П., Тюрин В. М. Продолжительность жизни и ежегодная смертность больших синиц в Ленинградской области//Тез. докл. X Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1981а.
- Смирнов О. П., Тюрин В. М. К биологии размножения большой синицы в Ленинградской области//Орнитология. — М., 1981б. — Вып. 16.
- Смогоржевская Л. И. До біології великої синиці (*Parus major* L.) в Канивському заповіднику//Вісник Київського університету. Біологія. — 1981. — Вып. 2.
- Соколов Л. В. Неравнозначная роль ранних и поздних выводков в поддержании популяции зяблика на Куршской косе//Зоол. журн. — 1975. — Т. 54.
- Строков В. В. Зависимость интенсивности размножения скворца и мухоловки-пеструшки от площади дна гнездовья//Охрана природы и озеленение. — М., 1959. — Вып. 1.
- Фуфаев А. А. Величина кладки и успех размножения у воробьиных птиц Камского Предуралья//Гнездовая жизнь птиц. — Пермь, 1982.
- Чернов В. Н. Геоботанический очерк Окского государственного заповедника//Тр. Окского гос. заповедника. — 1940. — Вып. 1.
- Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии//Экология. — 1972. — № 6.
- Веклова М. Age structure and mortality of the Czechoslovakian populations of *Turdus merula* L. 1758, *Styrnus vulgaris* L. 1758 and *Parus major* L. 1758//Zool. listy. — 1972. — Vol. 21, N 4.
- Сграмм Р. La reproduction des mesanges dans une chênaie verte du Languedoc//Oiseau et Rev. franc. ornithol. — 1982. — Vol. 52, N 4.
- Суріо Е., Регельманн К. Fortpflanzungswert und «Brutwert» der Kohlmeise (*Parus major*)//J.Ornithol. — 1982. — Bd 123, N 3.
- Дхондт А. А. Summer dispersal and survival of juvenile Great Tits in Southern Sweden//Oecologia. — 1979. — Vol. 42, N 2.
- Наукіоја Е. Mortality rates of some finnish passerines//Ornis fenn. — 1969. — Vol. 46, N 4.
- Хенце О. Welche Brutraummaße benötigen die hohlenbrütenden Meisenarten//Vogelwelt. — 1964. — Vol. 85, N 5.
- Хіlden О. Talitiaisen painonvahennyksesta von aikana//Ornis fenn. — 1977. — Vol. 54, N 3.
- Хіlden О. Proportion of juveniles as a measure of adult mortality in a breeding population of great tits, *Parus major*, and blue tits, *P. caeruleus*//Ornis fenn. — 1982. — N 2—3.
- Карлссон Ј., Нілссон S. G. The influence of nestbox area on clutch size in some hole-nesting passerines//IBIS. — 1977. — Vol. 119, N 2.
- Кейл В. Gewichte und Maße von im Winter gefangenen Kohlmeisen — *Parus major*//Luscinia. — 1962. — Vol. 35.

- Keutsch S. Untersuchung zur Frage der Zweitbruten bei der Kohlmeise (*Parus major* L.) in einem Revier im Bezirk Gera//Thuring. ornithol. Mitt. — 1977. — N 23.
- Kondelka D. Die Brutbionomie der Kohlmeise (*Parus major*) in Obstholtzbeständen//Folia zool. — 1978. — Vol. 27, N 3.
- Makatsch W. Die Eier der Vogel Europas. Neumann Verlag. — Leipzig, 1976.— Bd 2.
- Mayer G. Untersuchungen an einer Kohlmeisenpopulation im Winter//Naturkundl. Jahrb. Stadt Linz. — 1962.
- Migot P., Malher F. Quelques donnees sur la dynamique d'une population de mesanges charbonnieres *Parus raa/or//Alauda*. — 1978. — Vol. 46, N 3.
- Nilsson S. G. Kullstorlek och hackningsframgan i holkar och naturliga hal//Var fagelvarld. — 1975. — Vol. 34, N 3.
- Van Noordwijk A. J., Van Balen J. H., Scharloo W. Genetic and environmental variation in clutch size of the great tit (*Parus major*)//Neth. J. Zool. — 1981. — Vol. 31, N 2.
- Ojanen M. Egg characteristics of passerines in North Finland//Abstracts of Poster Presentations XVII Congressus Internationalis Ornithologicus. West Berlin, 41. — 1978.
- Ojanen M., Orell M., Vaisanen R. A. Role of heredity in egg size variation in the Great Tit, *Parus Major*, and the Pied Flycatcher, *Ficedula hypoleuca*//Ornis scand. — 1979. — Vol. 10, N 1.
- Orell M., Ojanen M. Mortality rates of great tit *Parus major* in a northern population//Ardea. — 1979. — Vol. 67, N 3—4.
- Orell M., Ojanen M. Breeding success and population dynamics in a northern Great Tit *Parus major* population//Ann. Zool. fenn. — 1983. — Vol. 20, N 2.
- Schmidt K. H. Ermittlung der Alters und Geschlechtszusammensetzung einer Winterpopulation der Kohlmeise (*Parus major*) anhand von Nistkastenkontrollen//J. Ornithol. — 1976. — Bd 117, N 3.
- Svensson L. Identification Guide to European Passerines. — Stockholm, 1970.
- Weinzierl H., Hollenbach H. Untersuchungen uber Altersaufbau, Schwankungen und Wanderungen einer Kohlmeisen und Blaumeisenpopulation des Donau-Auwaldes//Ornithol Mitt. — 1964. — Vol. 16, N 6—7.
- Winkel W. Experimentelle Untersuchungen zur Brutbiologie von Kohl- und Blaumeise (*Parus major*) und (*P. caeruleus*). Über Legeperiode, Eigroße, Brutdauer, Nestlingsentwicklung und Reaktion bei Voränderung der Eizahl//J. Ornithol. — 1970. — Bd 111, N 2.
- Winkler R. Der Herbstdurchzug von Tannenmeise, Blaumeise und Kohlmeise (*Parus ater*, *caeruleus* und *major*) auf dem Col de Bretolet (Wallis)//Ornithol. Beob.— 1974. — Vol. 71, N 1-3.

A. D. Numerov

POPULATION ECOLOGY OF THE GREAT TITMOUSE (*PARUS MAJOR*) IN OKA NATURE RESERVE

Summary

In 1976—1982 in Oka Nature Reserve (Ryazan Region) 14 to 96 pairs of the Great Titmouse bred annually in 2000 nest-boxes (in average 4%). Among other birds who used the best-boxes these made up in average 9,8%. In the places with mixed forest with predominance of hardwood trees breeding Great Titmouses are most common. About 28% of pairs had normally two successive clutches in a season. The number of second clutches correlate negatively with breeding density of the species. The mean clutch size, brood size and nesting success of the first clutch was higher than of the second one. As a result 79% of fledglings were from the first clutches. Next spring 85,1% of the one year old birds were from the first clutched; moreover birds from large broods predominated. The mean annual mortality rate of adults was $51,56 \pm 8,69\%$ (life expectancy — 1,44 years), mortality rate of juveniles in their first year was $71,43 \pm 7,64\%$. Calculated reproductive rate well exceeded the adult mortality rate in the Oka Nature Reserve.