

Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы – *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири

С. С. МОСКВИТИН С. И. ГАШКОВ

Томский государственный университет
634050 Томск, просп. Ленина, 36

АННОТАЦИЯ

На основе многолетнего (1977–1998) отлова и 8-летнего периода мечения цветными кольцами оцениваются некоторые морфофизиологические, половозрастные характеристики и годовой жизненный цикл южно-таежной группировки большой синицы (*Parus major* L.) Приводятся данные, характеризующие отличия изучаемой совокупности от других группировок синицы на территории Сибири и Северо-Запада России по условиям обитания, размерам птиц, линьке, характеру связей с территорией, соотношению полов и возрастным групп, их смертности и другим показателям.

ВВЕДЕНИЕ

Большая синица является объектом изучения международного проекта "Вид и его продуктивность в ареале" программы ЮНЕСКО "Человек и биосфера" и может выступать как модельный вид, повышающий эффективность исследований в области популяционной биологии птиц. Прочная связь этого вида на протяжении большей части года с населенными пунктами [1, 2] позволяет использовать собранные в них данные для оценки популяционных параметров.

Цель работы заключается в характеристике жизненных этапов годового цикла, некоторых морфологических параметров адаптивного свойства, особенностей и связей с территорией, прежде всего в гнездовой зимовальной и миграционный периоды, а также в определении хода и размеров смертности в популяции синицы южной тайги Западной Сибири, которую можно отнести по ареалу к периферической. В кольцевании птиц на начальных этапах принимал участие А.А. Ананин, которому авторы выражают свою признательность. Значительная часть работы выполнена при финансовой под-

держке фонда INTAS в рамках проекта "Ecology, migratory, behaviour and molecular genetics of bird populations".

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА УСЛОВИЙ ОБИТАНИЯ

Основной материал собран в г. Томске и его окрестностях (56° 34' N, 84° 55' E).

Город расположен на юго-востоке Западной Сибири на стыке южно-таежных и подтаежных лесов. Большая синица населяет здесь хорошо развитую мозаику незагущенных лесных ассоциаций, сформированных березой, осинкой, темнохвойными породами, включая смешанные ассоциации лесопарковой зоны. Кроме леса ценность для синицы представляют территории коллективных садово-огородных участков, с высокой плотностью окружающих город. Постоянно пребывание синицы и на крутых склонах правого берега р. Томь, на котором расположен Томск, и в кустарниках более низкого левого берега, а также по надпойменным террасам долин мелких речек – притоков Томи. По ним ивняки и топольники проникают в зону

города. Немало в окрестностях и суффозийных оврагов, покрытых лесом. В черте города для нее наиболее удобны парковые насаждения и зона строений с приусадебными участками. Не избегает вид даже в гнездовое время и зону плотной застройки любого типа.

Население Томска около 500 тыс. чел., а его застройка занимает площадь приблизительно 80 км². Он расположен на II и III надпойменных террасах, окружен немногочисленными мелкими поселками, деревнями и соседствует с молодым городом Северском, вписанным в лесной массив. В городе с 400-летней историей есть старая, преимущественно деревянная застройка из 2-этажных домов и малоэтажная кирпичная центральная часть, одноэтажная деревянная застройка усадебного типа, а также районы с доминированием 9-этажных домов, которым птицы оказывают разное предпочтение в зависимости от степени озелененности дворовой части. Парки, рощи и скверы города площадью в 4–30 га расположены среди участков застройки относительно равномерно. Однако в зеленых насаждениях по площади доминирует менее пригодное для птиц линейное озеленение. В целом территория города и его окрестностей насыщена биотопами, весьма пригодными для жизни синиц.

Неустойчивость погоды здесь [3] связана с беспрепятственным перемещением по Западно-Сибирской равнине в меридиональном направлении воздушных масс. Наблюдается резкая изменчивость температур, достигающая по смежным дням 18–20 °С как в сторону повышения, так и понижения. Характерно множество пасмурных дней, что уменьшает на 30 % получение поверхностью земли суммарной радиации. Частые снегопады поддерживают высокое альbedo, и уже в ноябре происходит значительное выхолаживание поверхности, хотя непосредственно в городе величина альbedo ниже и колеблется от 77 до 66 % к февралю. Декабрь, январь и февраль – самые неблагоприятные месяцы по радиационному балансу. Продолжительность дня к середине декабря достигает 7 ч. В сентябре–октябре и марте–апреле все радиационные показатели находятся на ощутимом переломе, и можно предполагать особую степень неблагоприятности этого времени для синиц, тем более, что оно совпадает с периодом их осенней и весенней миграций.

Осень начинается с 6–12 сентября. Зима устанавливается к 5–8 ноября и продолжается 134–139 дней до III декады марта. Абсолютный минимум температур в сентябре –8 ... 13 °С, а в октябре–апреле –29 ... 38 °С при средней многолетней температуре января –19,2 °С с понижением до –24,5 °С и повышением до –14 °С в разные годы. Таким образом, условия обитания синиц в описываемом районе достаточно специфичны.

МЕТОДИКИ И МАТЕРИАЛ

Для решения поставленных задач с 1978 по 1991 гг. птиц кольцевали, отлавливая в клетку-ловушку, а затем сетями. В 1991–1998 гг. не только кольцевали, но и метили цветными кольцами, что обеспечило большую частоту встреч и лучший визуальный контроль за каждой возрастной группой. Такой контроль, как и площадной учет численности, осуществлялся при температуре воздуха не ниже –10 °С, что обеспечивало, как показали наши исследования, наибольшую выявляемость птиц. Систематически больших синиц ловили сначала только на оконной кормушке в 100-летней Университетской роще, затем на 10 га пространства этого парка, а позднее – в двух удаленных от него точках города среди одноэтажной деревянной (Черемошники) и многоэтажной современной застройки с примыканием лесопарковой зоны (Южная). Всего за 21 год окольцовано 3356 особей. Из них дополнительно цветной код получила 1471 синица. Считывание кода, как и отлов, носило наиболее регулярный характер с октября по апрель. Гнездовых птиц ловили у дупел и искусственных гнездовых, а при наличии птенцов – непосредственно в них. Искусственные гнездовья в избытке были развешаны в Университетской роще, а также в сосновом бору и в заболоченном березняке окрестностей. Размер гнездовых участков оценивали по множественной регистрации встреч маркированных птиц. Возраст и пол определяли по признакам, изложенным в литературе [4]. Дополнительно, особенно в случае выявления самцов-сеголеток, внимание уделялось ширине и остроте кроющих первостепенных маховых (БВКПМ). Невылинявшие перья определя-

лись по контрасту окраски и степени обношенности. Промеры производили по стандартной форме [5]. Линька изучалась на 9 птерилиях, а полнота ее – по наиболее употребляемому варианту [6].

Для анализа возрастной структуры и смертности использовали данные по возвратам колец от 249 сеголеток. Из них 6,7 % особей выявлено только с помощью отлова, 55,6 % – по индивидуальным меткам и 37,6 % особей отловлены и учтены визуально. Для оценки степени связи птиц с территорией в зимнее время проводилось считывание индивидуальных меток с частотой не реже 1–2 раз в каждые 15 дней. За 3 года (1995–1998) зарегистрировано 1552 встречи таких птиц. Возрастная структура и размер гибели рассчитаны с использованием демографических таблиц [7, 8]. При их составлении для сравнения использовались как абсолютные числа возвратов меченых птиц, так и доли их от числа ежегодно кольцованных сеголеток.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологические характеристики большой синицы. Жизненные функции животных, включая выживаемость и популяционную структуру, как и сезонные явления в видовых сообществах, тесно связаны с морфологией, и в первую очередь с их размерными характеристиками [9]. Практически по всем морфологическим показателям, подвергшимся анализу, самки имели меньшие средние размеры (табл. 1). Проведенное исследование позволило выявить и некоторую специфичность изучаемой группировки синиц по массе и длине крыла. В данном случае птицы имели достоверно большую среднюю массу и диапазон ее варьирования по сравнению с европейскими [4], хотя в целом показатели массы у данной популяции характеризовались в зимние месяцы относительной стабильностью (табл. 2). В противовес этому средний размер крыла как самок, так и самцов был достоверно меньшим, чем у птиц европейской части России, что может, видимо, служить показателем, выражающим большую степень оседлости птиц западно-сибирской популяции.

Сезонность пребывания и использования территории. Концентрация больших синиц в осенне-зимнее время в населенных пунктах, когда в естественных местообитаниях их остается не более 10–20 % [1], позволяет с достаточной степенью точности использовать данные наблюдений в городах для ежегодной оценки состояния популяции и ее параметров. Следует добавить, что в Томске и его окрестностях имеется достаточно высокая гнездовая плотность, что также повышает точность данных. В условиях парка (Университетская роща) плотность гнездования стабильно находилась на уровне 82–115 особей/км². В междуречье Оби и Томи ее плотность отмечали на уровне 16 [10] и 28 особей/км² в осиново-березовых лесах подтаежной подзоны [11]. В лесолуговой пойме средней Оби, откуда синицы долетают до Томска, отмечено среднее обилие на уровне 21,4 при максимуме 57 особей/км² [12]. Во время пролета осенью и весной обилие в Университетской роще увеличивалось соответственно до 359–403 особей/км², а в зимние месяцы удерживалось на уровне 148–263. Минимальное обилие (16) приходилось на послегнездовое время (июль – август). Таким образом, указанные показатели говорят о достаточной благоприятности условий южной тайги для жизни этого вида [13].

С I декады сентября, т. е. с начала климатической осени, начинается задержка кочующих птиц в населенных пунктах южной тайги. Увеличение обилия становится зрительно выраженным к 18–21 сентября, когда птицы начинают "осмотр" жилых домов. Одними из первых появляются птицы с ближайших территорий и те, которые использовали зону города в прошлом. К I декаде октября кочевка перерастает в миграцию с резким подъемом численности (рис. 1). Кольцевание показало, что дистанция максимального перемещения синиц составляла 240 и 410 км. В III декаде октября и I декаде ноября отмечается пульсация численности за счет изменения в структуре мигрантов, которая характеризуется абсолютным доминированием в населении сеголеток и появлением среди них большего числа птиц с прерванной линькой, что говорит, видимо, о появлении птиц из более северных участков тайги. Пик численности в

Морфологические характеристики большой синицы южной тайги Западной Сибири (Томск, 1977–1997 гг.)

Показатель	Самцы			Самки		
	<i>n</i>	Lim	<i>M</i> _{средняя}	<i>n</i>	Lim	<i>M</i> _{средняя}
Длина крыла	630	71–83	77,76 ± 0,07	429	68–80	74,72 ± 0,09
Длина центральных рулевых	350	55–73	65,37 ± 0,13	225	52–69	61,29 ± 0,17
Длина хвоста (от основания центральных рулевых)	578	55,5–75	66,64 ± 0,10	409	53–70	62,83 ± 0,11
Длина хвоста (от копчиковой железы)	408	61–78	70,35 ± 0,11	268	60–72	66,15 ± 0,12
Длина цевки	583	18,0–21,7	20,03 ± 0,02	405	17,0–21,9	19,46 ± 0,03
Длина клюва (от переднего края ноздри)	535	7,4–10,5	8,75 ± 0,01	404	7,4–9,8	8,57 ± 0,01

условиях Томска приходится на III декаду ноября, когда птицы закрепляются на зимовочных участках. После этого срока наблюдается неуклонное снижение численности, по нашему мнению, за счет зимней смертности, а не за счет дальнейшего пространственного перераспределения и откочевки птиц из города именно в период сильных похолоданий [14]. Иногда резкое снижение активности птиц в морозные периоды принимают за откочевку. В пользу снижения численности за счет смертности, а не откочевки говорят факты стабильной связи окольцованных птиц с территорией в зимние месяцы – декабрь, январь, февраль. Это иллюстрирует и персонализированное постоянство состава зимующих стай, и отсутствие перехода птиц из выявленной нами группы оседло зимующих в группу мигрантов. При анализе степени связи с территорией города по 695 окольцованным и меченым птицам установлено, что популяция состоит из особей разного миграционного статуса. От отловленных в осенний период (октябрь–ноябрь) 17,6 % вели себя зимой на точках кольцевания как оседлые. Частота их регистрации составляла не реже одного раза в каждые 15 сут. Группу мигрантов составляли те,

которые, как правило, встречались неоднократно только осенью или осенью и весной, т.е. до 30 ноября и после 20 февраля. Доля таких оказалась равной 41,7 %. Остальные 40,6 % составили группу кочующих, т.е. птиц, которые регистрировались в течение зимы непостоянно. Периоды их отсутствия на точках кольцевания составляли от 23 до 42 дней. Предположительно эти птицы имели разное количество зимовочных мест, периодически живя то в одном, то в другом из них. Дистанцию между ними они преодолевают “рывком”, что находит подтверждение в литературе [2]. На это же указывает и факт отсутствия пропорциональной убыли числа меченых птиц в радиальном направлении от точек кольцевания. О приверженности на зимовке птиц к весьма ограниченному участку говорят и наши наблюдения, когда окольцованные птицы редко встречались на удалении более 200 м от точки кольцевания, даже в пределах одного биотопа в течение большей части зимовки. В пользу тяготения к конкретным точкам на зимовке, исключая миграционный период, говорит и отсутствие обмена между тремя пунктами кольцевания, находящимися в разных участках города на расстоянии 2,5–5 км

Месяц	Масса, г					
	Самцы <i>n</i> = 258			Самки <i>n</i> = 169		
	sad	ad	в среднем	sad	ad	в среднем
Октябрь	–	–	–	–	–	–
Ноябрь	21,80 ± 0,34*	21,64 ± 0,26	21,73 ± 0,22	20,42 ± 0,25	19,34 ± 0,46	20,22 ± 0,23
Декабрь	22,49 ± 0,20	21,49 ± 0,35	22,25 ± 0,12	20,96 ± 0,27	19,89 ± 0,53	20,65 ± 0,25
Январь	21,99 ± 0,32	21,54 ± 0,23	21,73 ± 0,20	20,91 ± 0,25	20,21 ± 0,69	20,75 ± 0,25
Февраль	20,87 ± 0,18	20,89 ± 0,25	20,87 ± 0,15	19,78 ± 0,23	20,31 ± 0,42	19,94 ± 0,21
Март	20,58 ± 0,27	21,00 ± 0,42	20,70 ± 0,23	19,87 ± 0,23	18,96 ± 0,24	19,58 ± 0,19

* Масса кольца вычиталась.

друг от друга. Интересно, что к какой бы из трех выделенных групп – “оседлых”, “кочующих”, “мигрантов” – не относились птицы, частота их встреч на следующий год в точках кольцевания характеризовалась сходными цифрами, что говорит об отсутствии преимуществ того или иного типа связей с зимовочной территорией (табл. 3). Более того, это обстоятельство также не способствует развитию доминанты широкого перемещения птиц на зимовку в южные участки ареала, так как эта стратегия не несет селективных преимуществ и целиком определяется генетической разнородностью популяционного состава. Вообще же известно [2] большее число вариантов связи с территорией, чем рассматривается в данной работе. Различные варианты связи с ней иллюстрирует ряд выявленных случаев. Так, из особей, проявляющих высокую степень оседлости, можно выделить самца, который отмечался в течение 4 зим на территории парка и 5 раз гнезвился здесь в одном и том же дупле. Из числа зимующих в парке, а гнездящихся в другом месте можно выделить самку, которая на протяжении 5 лет зимовала в нем. Один самец из числа периодически зимующих в парке регистрировался в нем трижды из 5 прожитых зим (в возрасте Sad, 1, 5 лет). Другой самец-сеголеток, помеченный 17. 02. 1993 г., загнезвился здесь в год кольцевания, а затем спустя 2 года встречался зимой в другом месте на удалении около 3 км. Третий окольцованный осенью молодым и зимовавший здесь же встречен в миграционный период (15. 03. 1995 г.) на удалении 3 км от места кольцевания, а затем только на 4-м году жизни остался в точке кольцевания на размножение. Наименее прочная связь с местом отмечается у птенцов. Из 67 птенцов, помечен-

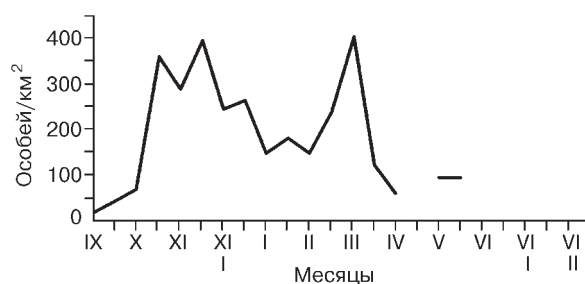


Рис. 1.

ных в парке (1992/93 гг.), в дальнейшем на этой территории встречены лишь 3 особи (4,4 %). Две из них загнездились в нем в первый год жизни, а одна встречена в миграционный период (3.03.1993 г.).

В итоге можно склониться к мысли, что широкого наплыва птиц из зоны тайги в лесостепь [15] не существует, а территориальные сообщества большой синицы этих ландшафтных зон достаточно автономны, и основная масса их в осенне-зимнее время замыкается на населенных пунктах зоны гнездования. Например, исследования С.М. Цыбулина [16], проведенные на территории Новосибирского академгородка и касающиеся сезонной динамики населения и изменений количественного распределения птиц по типам местности, фактически не подтверждают наличия активного сезонного перетока синиц из зоны южной тайги и подтаежных лесов в соседнюю лесостепь, в аналогичной работе Н. А. Козлова [15] по Новосибирску об этом говорится как о само собой разумеющемся явлении. Наши наблюдения за миграцией птиц в долине р. Оби в 60 км от Томска фиксировали массовую осеннюю кочевку большой синицы с 23 сентября по 13 октября т. е., как и положено, после линьки и много позже сроков появления высокой летне-осенней плотности в ака-

Т а б л и ц а 2
Динамика массы тела и жирности большой синицы по месяцам (Томск, 1996–1997, 1988–1997 гг.)

Доля особей по баллам жирности, %						
0	1	2	3	4	$M_{\text{взвешенная}}$	n
1,2	66,8	22,69	7,36		1,32	163
0	18	27,6	31,9	9,2	2,05	163
0	21,3	24,8	30,7	23,0	2,55	169
0	20,3	30,8	24,8	24,0	2,52	133
0	35,0	44,3	12,3	8,2	1,93	97
0	31,0	36,1	23,1	9,6	2,11	177

Размер группировок большой синицы различного миграционного статуса (Томск, 1995–1998 гг.)

Группа	Соотношение в популяции, %	Количество окольцованных особей	Выявлено на следующий год	
			абсолютное число особей	%
Оседлые	17,6	95	17	17,8
Кочующие	40,6	219	41	18,7
Мигранты	41,7	225	35	15,5
В с е г о	100	539	93	17,2

демгородке (с начала июля). Во-вторых, показатели плотности зимующих синиц в академгородке оказались не выше, чем в Томске, где их число определяют только "таежные" птицы. Наконец, более чем от 7000 окольцованных синиц в Томске и В. Н. Чернышовым в Новосибирске [14] получен лишь один случай, доказывающий перелет из таежной зоны в лесостепь (Кривошеинский район Томской области – Куйбышевский район Новосибирской области). Более того, кольцевание больших синиц в Томске и в области скорее подтверждает радиальный приток птиц в город, нежели их передвижение по линии "север–юг". Данные по миграциям других лесных видов этого рода – пухляка (*Parus montanus*) и москочки (*Parus ater*) – также не подтверждают наличие значительного зонального обмена. Так, у пухляка на Оби доля в миграционном потоке была в 8 раз выше, чем у большой синицы, тогда как на зимовке в академгородке отмечалась плотность почти в те же годы в 3–10 раз меньшая, чем у последней, а у москочки зарегистрированы еще более значительные отличия. Поэтому о перетоке большого числа синиц из тайги в лесостепь и обратно необходимо говорить с осторожностью, а еще лучше подтвердить кольцеванием.

Гнездование. Гнездовой период целиком изучался на территории города и близлежащих окрестностей. Перед занятием гнездовых участков синицы, зимовавшие в составе достаточно постоянных, но мелких стай (10–15 особей), вместе с мигрантами образуют стаи-скопления (до 150 особей), которые концентрируются по освобожденным от снега местам, и только в отдельные годы столь заметных концентраций не наблюдается. В них они держатся до времени отлета основной массы синиц из города (1–20 апреля). В результате происходит кор-

рекция состава гнездовой группировки на территории, где они держались ранней весной, и синхронизация полового поведения, которая ведет к тому, что самцы практически одновременно занимают гнездовые участки. Синхронизируются на территории и сроки гнездования репродуктивного ядра группировки, хотя общая растянутость сроков откладки первого яйца ($n = 22$) по годам наблюдений составляла до 23 дней, но в пределах одного года она не превышала 8 дней (табл. 4). Размер гнездовых участков ($n = 15$) в парке в начале репродуктивного периода колебался от 0,42 до 0,65 га. Несмотря на высокую плотность гнездования, значительная часть парка, где изучались индивидуальные участки, оставалась "незанятой", т. е. на половине его территории (55 %) не отмечалось ни постоянного пребывания, ни деления пространства гнездящимися птицами. Часть самцов использовала территорию парка только для вокализации, имея гнездо за его пределами (до 150 м). Это лишний раз подтверждает, что синица является лесной птицей, хотя может гнездиться и в строениях. В пользу этого говорит и тот факт, что она в условиях города предпочитает гнездиться в естественных дуплах, расщелинах деревьев, пустотах стволов и уже затем в ее выборе стоят синичники. Случаев оставления птицами гнезд в них не отмечено, тогда как в синичниках после осмотров и без них такое нередко случалось, несмотря на общее терпимое отношение синиц к человеку. Крайняя осторожность продемонстрирована одной самкой, которая не только бросила строительство первого гнезда после его осмотра, но и в другой раз после этой же процедуры оставила однодневных птенцов, а в третьем случае и полную кладку. Загнездившись в четвертом си-

Репродуктивные показатели большой синицы южной тайги Западной Сибири (Томск, 1993–1998 гг.)

Кладки	Период откладки первого яйца		яиц в кладке	Количество		Успешность размножения, %*
	в годы с одним циклом размножения	в годы с двумя циклами размножения		вылупившихся птенцов	вылетевших птенцов	
Первые	9.V–17.V (n = 19)	22.IV–30.IV (n = 4)	11,17 ± 0,52 (n = 34)	8,90 ± 0,44 (n = 31)	8,71 ± 0,55 (n = 21)	77,91
Повторные	23.V–9.IV (n = 2)	17.V–27.V (n = 2)	9,00 ± 1,61 (n = 5)	7,33 ± 1,58 (n = 6)	5,5 ± 1,17 (n = 8)	61,11
Вторые	–	11.VI–4.VII (n = 3)	8,66 ± 0,33 (n = 3)	6,66 ± 0,66 (n = 3)	5,60 ± 0,24 (n = 3)	64,66
Всего (n = 56)	– (n = 21)	– (n = 9)	10,73 ± 0,28 (n = 42)	8,35 ± 0,41 (n = 40)	7,86 ± 0,49 (n = 32)	73,25

* От числа яиц.

ничнике, она вывела 5 птенцов, которые успешно, но поздно вылетели (3–5 августа).

Откладка первого яйца проходит с 22.IV–17.V и зависит от хода весны. На годы с наиболее ранними сроками размножения падает и появление небольшого числа (до 20 %) вторых кладок, что является непостоянным явлением. За 5 сезонов размножения вторые кладки регистрировались лишь в двух. Нормальная кладка состоит из 8–15 яиц (см. табл. 4) со средним показателем $11,17 \pm 0,52$. По числу яиц кладки рассматриваемой и европейской популяции не отличались [18]. По диаметру же яйца ($n = 169$) были достоверно больше – $13,89 \pm 0,03$ (Lim 12,6–14,8), что, видимо, связано с большей массой сибирских больших синиц, а по длине – $17,85 \pm 0,05$ (Lim 16,4–19,9) не отличались. Успешность размножения в городе составила 73,25 %. В среднем ($n = 36$) на пару вылетало 7,86 птенца. В нормальных по срокам кладках этот показатель выше – 8,71, в повторных – 5,5, во вторых – 5,6. В один из периодов (1992–1993 гг.) в условиях парка, когда на пару в среднем вылетело 9,3 птенца ($n = 10$), падение их числа в выводках, которые водили родители, но с учетом уже наблюдений за 50 выводками, было следующим. К 30-му дню возраста число птенцов в выводках уменьшилось до 7,8, что составило 83,8 % от числа вылетевших. Приблизительно к возрасту 40-го дня их число снизилось до 7,3 (78,4 %), а к моменту самостоятельной жизни (50 дней) на пару приходилось уже 7,1, т. е. 76,3 % от числа вылетевших. Таким образом, за месяц жизни

вне гнезда число птенцов сократилось в выводках на 25,7 %. Чем больше в гнездовой станции одновременно находилось выводков, тем быстрее они исчезали из города, переходя в окрестности, где птицы кочевали и линяли.

Линька. Изучалась на 58 сеголетках и 15 взрослых птицах. Постювенильная линька начинается в те же сроки, что и на европейской части России [6]. Последние нелиняющие сеголетки отмечены 15 июля. Первая перелинявшая птица отловлена 3 сентября, последняя (VII стадия линьки) – 26 сентября. Как исключение в 1998 г. перелинявшие сеголетки встречены в ноябре. Так, 16 ноября отловлено 3 птицы с большим объемом старого пера на крыловой птерилии и нелинявшими рулевыми. Причем у одной особи крыловая птерилия была полностью в ювенильном пере, а контурное перо частично сменилось только на спине, крестце (5–10 %) и шее (50 %). У двух других контурное перо повсеместно заканчивало свой рост.

Характерно, что в данной южно-таежной популяции самцы оканчивали линьку раньше самок. Это хорошо иллюстрирует случай, когда разнополые птицы из одного выводка к концу августа отличались по объему вылинявшего пера. Например, у самца 20 августа все рулевые уже доросли, тогда как у самки 25 августа линька их только началась и выпали лишь центральные перья. Через 6 дней у этой же самки центральные рули отрастали, а следующие не выпали. Вообще, сравнивая стадии линьки самцов и самок в конкретную дату, убеждаешься, что стадии линьки у самок всегда ниже рангом или на таком же уровне, но ни разу не за-

фиксирована обратная ситуация (7 сравниваемых дней, 20 особей). Интересным представляется наличие большей продвинутой линьки по сравнению с ее ходом для Северо-Запада России [6]. В данном случае зафиксирована смена 16-го махового у двух самок в сезон 1997 г., когда оно находилось на стадии "пенек" и "кисточка", и еще у одной самки и двух самцов эти маховые были перелинявшими, что хорошо определялось по контрасту с соседним 15-м маховым. Смена 16-го махового регистрировалась на IV, VII стадиях линьки. Всего на этих стадиях в 1997 г. из просмотренных 14 особей у 5 (35,7 %) линька 16-го махового признана состоявшейся. Проведенный анализ смены 16-го махового у птиц, отлавливаемых в осенне-зимний период, по контрасту его с 15-м маховым показал, что их смена достигала 42,8 у самок и 69,2 % – у самцов. Возможно, метод оценки вылинявших перьев по цвету имеет погрешность, и точные значения доли особей, обновивших 16-е маховое, необходимо фиксировать только в период роста пера на репрезентативной выборке, что требует дополнительных исследований, но факты линьки 16-го махового в данной популяции неоспоримы. Одновременно с такой продвинутой наблюдалась и, как обычно, прерывистость линьки, которая касалась рулевых перьев и некоторых участков крыла (табл. 5). Последнее можно объяснить резким изменением в сентябре условий жизни, и прежде всего за счет понижения и резких перепадов температур, затем фотопериодом. Поэтому не случайно число птиц, прервавших линьку того или иного числа рулевых, изменялось по годам от 6 до 47 %, что нельзя объяснить только поздними сроками вылета птенцов из гнезд, без учета влияния внешних факторов.

Процент прервавших линьку самцов всегда был ниже (12,5 %), чем самок (28,6 %), что биологически понятно. Однако во многом прерывистость индивидуализирована и определяется необходимостью резервирования энергетического запаса в преддверии зимы. Это предположение подтверждается и тем, что в обычные по срокам гнездования годы с отсутствием вторых кладок (1998 г.) доля с невылинявшими рулевыми была заметно выше, чем в смежный год, когда отмечалось более раннее начало размножения и наличие примерно у 15 % пар вторых кладок. Их процент соответственно был равен 33 (1998 г.) и 19 (1997 г.), при средней многолетней 22 (1988–1999 гг.). Учитывая обычность прерывистости линьки на этих участках целесообразно говорить о наличии "резервной" линьки, т. е. необязательной по отношению к "базовой", к которой относится линька контурного пера, что обеспечивает минимизацию энергопотерь покровами тела. В целом у самок "резервная" линька оказалась менее продвинутой, чем у самцов.

Послебрачная линька начинается в те же сроки (9 июля самец и 15 июля самка на III стадии), что и на Ладоге [6]. Окончание отмечено 4 сентября для самцов и 10 октября – для самок, когда были отловлены последние птицы на XI стадии линьки. Отмечены случаи совмещения начала линьки с выкармливанием птенцов. При этом самки были ($n = 4$) на II–III, а самцы – на III–IV стадии. Редко, но встречаются случаи незавершенности линьки второстепенных маховых и кроющих у взрослых. Интересно, что самец в возрасте 5 лет и в ноябре, и в марте имел невылинявшие 15-е и 16-е маховые справа и 15-е слева, что, видимо, было связано с "почтенным" возрастом птицы. Не перелиняв-

Т а б л и ц а 5
Полнота обновления некоторых участков оперения у сеголеток большой синицы южной тайги Западной Сибири (Томск, 1996–1997 гг.)

Степень линьки участка	Полнота линьки по участкам оперения, %									
	Рулевые, $n = 347$	Большие верхние кроющие второстепенных маховых, $n = 341$	Маховые				Крылышко			кроющие $n = 347$
			16 $n = 155$	17 $n = 347$	18 $n = 347$	19 $n = 347$	1 $n = 348$	2 $n = 348$	3 $n = 348$	
Вылинял	78,3	86,5	58,6	83,2	89,0	75,7	52,2	54,0	83,3	90,7
Полувылинял	9,2	11,1	–	–	–	–	–	–	–	3,1
Не линял	10,3	2,3	41,4	16,7	10,9	24,2	47,7	45,9	16,6	6,0

шие БВКВМ (2 пера на одном крыле) регистрировались и у взрослой самки после ее первой полной линьки, при этом она же в предыдущем году полностью обновила ювенильные перья на этом участке.

Таким образом, как прерывистость линьки, так и случай некоторой ее продвинутой у молодняка связаны не только с фотопериодом, но и, видимо, с особым характером осенних температур и вообще погодных условий, в которых живет таежная популяция, когда сентябрь и даже конец августа достаточно резко отличаются по климатическим характеристикам от предыдущего летнего времени. Все это, с одной стороны, должно влиять на интенсивность процесса линьки, а с другой – в какое-то время ее останавливать. Выработка этого механизма в таежной популяции связана с тем, что даже мигрирующие на зимовку птицы, например из тайги в лесостепь, в условиях Сибири не получают заметных преимуществ, так как экстремальность зимних условий в лесостепи не меньшая. Возможно, поэтому и дальность миграций, как показало кольцевание птиц в районе Томска и Новосибирска, менее дистанционна, чем в Европе.

Половозрастной состав группировок синиц разных биотопов. Возрастная структура конкретных гнездовых группировок не соответствует расчетным пропорциям возрастов в популяции в целом и по годам меняется случайным образом. Изучая структуру сообществ разных биотопов – территории парка, деревянной застройки одно- и современной многоэтажной с примыкающей к ней лесопарковой зоной, удалось установить различия в половозрастной структуре групп синиц в зимний период (табл. 6). Маркерами различий выступали доля сеголеток и соотношение самцов и самок. Интересно, что в каждой из групп, как среди сеголеток, так и среди взрослых, существовали

расхождения в предпочтительности биотопов. У взрослых и молодых самок и самцов, а также внутри группы сеголеток тенденции предпочтительности оказались разнонаправленными. Это объясняется тем, что каждая половозрастная группа осуществляла выбор биотопа свободно, без существенного влияния конкурентных отношений со стороны других групп. Так, молодые и взрослые самцы отдавали предпочтение местообитаниям с хорошо развитой древесной растительностью, т. е., иными словами – местам потенциального гнездования. Причем взрослые, имея опыт жизни вблизи человека, руководствовались еще и наличием предпочитаемого корма антропогенного происхождения, и поэтому их доля в населенных местах повышалась пропорционально выраженности этого фактора. Об использовании такого опыта говорит тот факт, что с началом массового появления синиц в городе на подкармливание первыми реагировали меченые птицы, побывавшие здесь прошлой зимой. Молодые самки, напротив, с осени отдавали предпочтение участкам одноэтажной деревянной застройки с огородными участками, т. е. местам с исключительно хорошими укрытиями, меньшим фактором беспокойства, и минимально использовали район многоэтажной застройки с менее кормными лесопарками.

Все это говорит о том, что половозрастная структура популяции в зимнее время может быть выяснена только с учетом оценки ее в топически разных местах. Для сбора подобных данных предпочтение должно быть отдано тем биотопам, где постоянно и с наибольшей плотностью концентрируются птицы, ибо в этих местах действует весь комплекс главных факторов, на которые, можно полагать, положительно и пропорционально реагируют все половозрастные группы большой синицы.

Т а б л и ц а 6
Соотношение половозрастных групп большой синицы зимой в разных биотопах г. Томска (1985–1998 гг., %)

Место отлова	<i>n</i>	Самец sad	Самка sad	Самец ad	Самка ad
9-этажная застройка на окраине города	852	50,46	30,28	10,79	7,27
100-летний парк	1336	44,08	33,68	14,46	7,78
Одноэтажная деревянная застройка	509	36,93	41,84	14,14	7,07
$M_{\text{средняя}}$	–	44,75 ± 0,95	34,51 ± 0,91	13,23 ± 0,65	7,48 ± 0,5

Половой состав. За 21 год в исследуемой популяции ($n = 3356$) доля самцов колебалась от 50,0 до 68,0 % при средней величине 57,9 %. Средняя многолетняя составляла 1,4 : 1 в пользу самцов (59,1 %). Преобладание же самцов в группе взрослых за 11 лет, т. е. за 2 цикла популяционной ротации, никогда не нарушалось, и соотношение полов колебалось от 1 самца на 1 самку до 2,49 : 1 (при среднем 1,76 : 1). Что касается сеголеток, то у них только в двух случаях отмечено доминирование самок при соотношении 0,89 и 0,93 самца на 1 самку. При этом общее соотношение в пользу самцов выравнивалось группой взрослых, их число на самку в одном случае было максимальным (2,21 : 1), а во втором – ближе к среднему значению (1,43 : 1). В результате только в один год на всем отрезке исследований соотношение полов в выборке оказалось равным 1 : 1. В целом соотношение самцов и самок в группах сеголеток и взрослых достоверно ($P = 0,01$) отличалось друг от друга и было выше в группе взрослых; 1,76 : 1 против 1,31 : 1 у молодых. Это говорит о том, что в южно-таежной группировке самки более уязвимы, чем самцы. Наглядно это иллюстрирует увеличение в популяции доли самцов в ряду осень (1,3 : 1) – зима (1,4 : 1) – весна (1,6 : 1). При анализе ($n = 3358$) преобладание самцов позволяет не только лучше реализовываться популяционному репродуктивному потенциалу самок, но и теоретически дает им возможность отбирать партнеров и гнездовые участки лучшего качества, что, несомненно, полезно для популяции. Возможно, с этим связана и большая межгодичная стабильность доли сеголеток в южной тайге (69,7–84,5 %) по сравнению с лесостепью (63,7–91,5 %). С другой стороны, значительный перевес, особенно в группе сеголеток, в пользу самцов может говорить о неоптимальности состояния южно-таежной популяции. Во всяком случае, по этому параметру она в значительной степени отличается от соседней лесостепной, где доля самцов была 51,2 [14] против 57,9 % в тайге.

Возрастная структура популяции, смертность и выживаемость. Приемы ее выявления и расчета базируются на ежегодном кольцевании и количестве повторных отловов в после-

дующие годы. Однако ни методика сбора фактических данных, ни расчет не стандартизованы. В результате есть примеры [14], когда рассчитанная смертность двухлеток оказывается выше таковой у годовиков и трехлеток, что биологически трудно объяснить. Чтобы избежать подобного, мы рассчитывали возрастную структуру, во-первых, только от птиц, чей возраст при кольцевании был известен, во-вторых, в сборе материала дополнительно опирались на индивидуальное цветное мечение с последующим визуальным выявлением выживших особей. Много внимания уделяли выявлению синиц в дни, когда их активность повышена. Это позволило в 3 раза увеличить количество выявленных особей против того, что дают только отловы, и выявлять на уровне, максимально близком к возможному. Например, с помощью подобных мер выявлялись особи, которые, будучи окольцованными однажды, ни разу не ловились ни в клетку-ловушку, ни в сети, хотя встречались на этой территории постоянно в течение 4–5 лет. Наряду с ними были особи, которые по нескольку раз на дню ловились в клетку-ловушку. Таким образом, способ отлова ловушками не позволяет выявлять всех выживших из-за последующего избегания их некоторыми птицами. В-третьих, в связи с тем, что абсолютные количества окольцованных и повторно отловленных птиц менялись по годам, при составлении демографических таблиц мы использовали не абсолютные числа возвратов, а их доли от числа ежегодно окольцованных сеголеток. Эти основные принципы позволили снять многие ограничения и допущения, обычно используемые при расчете демографических параметров у такой подвижной группы животных, как птицы. Полезность такого подхода наглядно продемонстрирована примером влияния разных способов выявляемости меченых птиц на демографические показатели (табл. 7), когда доля годовалых и двухлетних особей достигала, при разных способах выявления меченых птиц, двухкратной разницы. Наибольшие искажения расчета характера структуры популяции дает способ получения данных с применением отлова на кормушках, когда не более 8 % особей от числа окольцован-

Т а б л и ц а 7

Основные демографические показатели большой синицы южной тайги Западной Сибири (Томск, 1977–1997 гг., %)

Возраст, лет	Соотношение возрастов по данным			Смертность	Выживаемость
	отлова на кормушке	считываний цветного кода на кормушке	отлова и считываний в пространстве парка		
0	76,48	75,88	61,82	64,62	35,38
1	10,14	13,01	21,87	60,31	39,69
2	4,92	7,12	8,68	45,62	54,38
3	4,26	3,21	4,72	51,27	48,73
4	2,67	0,75	2,30	74,78	25,22
5	1,35	0	0,58	Около 100	Около 0
6	0,15	0	0	–	–
В с е г о ...	100	100	100	–	–
Средняя ежегодная				64,62 ± 3,01	35,38 ± 3,01

ных можно было поймать повторно. С использованием кольцевания и цветного мечения доля повторно зарегистрированных птиц увеличилась на 17,6 %. Эта корректировка особенно важна, так как от полноты выявления размера возрастных групп в популяции зависит и точность расчета их смертности, не говоря о функциональной оценке значимости их количества.

Минимальную смертность и максимальную выживаемость в южно-таежной группировке имели двух- и трехлетки. Полученная кривая смертности имела не линейную, а U-образную форму в результате того, что средним возрастным классам соответствовали ее минимальные значения. Ход смертности в зимнее время хорошо иллюстрируют птицы с невылинявшими рулевыми. Динамика их в отловах после пика численности, которого эта группа достигла к декабрю в результате окончания осенней миграции, имела тенденции к резкому спаду в первую половину января (рис. 2). Небольшой же подъем их численности в феврале связан с рос-

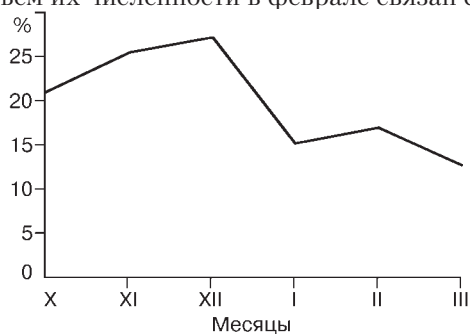


Рис. 2.

том активности птиц. В целом, характер изменений говорит о скачкообразном развитии хода популяционной смертности, совпадающем со временем максимума физиологического покоя (II половина декабря – I половина января), с которым, по нашему мнению, связана пониженная сопротивляемость организма, дополненная у части особей истощением резервов на протяжении января и части февраля. О возможности такого варианта говорит показатель жирности птиц (см. табл. 1), оцененный по основной 4-балльной шкале в результате осмотра межключичного жирового депо. Как известно, получить дополнительные отложения жира в период покоя зимой, до весеннего миграционного состояния, не удастся, и птицы тратят только то, что накопили до этого [19]. Однако гибель птиц (см. рис. 2) уже замедляется до окончания зимы, несмотря на продолжающуюся потерю жира и в феврале. Остается предполагать, что это торможение связано с постепенным выходом птиц из состояния "покоя", о котором говорит усиление голосовой активности синиц, вплоть до демонстрации в середине февраля элементов территориального поведения, и повышение активности их перемещений. Это наводит на мысль, что смертность еще связана и с характером сезонного физиологического состояния птиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования и сравнения с птицами из европейской части России выявля-

ны географические отличия у подвида *P. m. major* в зоне южной тайги Западной Сибири по длине крыла, массе, элементам линьки, диаметру яиц, показателям гнездовой плотности и т. п. Несмотря на наличие определенного сходства жизненного цикла и значений популяционных параметров большой синицы зоны южной тайги и лесостепи Западной Сибири, отмечены существенные отличия, прежде всего в соотношении полов как у сеголетов, так и у взрослых птиц.

ЛИТЕРАТУРА

1. Г. А. Носков, О. П. Смирнов, Экология птиц Приладожья, Л., Изд-во ЛГУ, 1981, 100–130.
2. А. В. Бардин, Современная орнитология, М., Наука, 1990, 35–47.
3. География Томской области, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1988.
4. Н. В. Виноградова, В. П. Дольник, В. Л. Ефремов, В. А. Паевский, Определение пола и возраста воробьиных птиц фауны СССР, Справочник, М., Наука, 1976.
5. Т. И. Блюменталь, В. Н. Дольник, Орнитология, М., Изд-во МГУ, 1962, 4, 394–407.
6. Т. А. Рымкевич, И. Б. Савинич, Г. А. Носков, и др., Линька воробьиных птиц Северо-Запада СССР, Л., Изд-во ЛГУ, 1990.
7. В. А. Паевский, Демография птиц, Л., Наука, Ленингр. отд-ние, 1985.
8. Г. Коли, Анализ популяций позвоночных, М., Мир, 1979.
9. К. Шмидт-Ниельсен, Размеры животных: почему они так важны?, М., Мир, 1987.
10. Ю. С. Равкин, И. В. Лукьянова, География позвоночных южной тайги Западной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1976.
11. Л. Г. Вартапетов, Птицы таежных междуречий Западной Сибири, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1984.
12. А. А. Ананин, С. С. Москвитин, Экология и практика, тез. докл. к конференции, Томск, 1989, 129–131.
13. В. Т. Бутьев, Материалы ко II Всесоюзному совещанию "Вид и его продуктивность в ареале", Вильнюс, 1976, 28–31.
14. В. М. Чернышов, *Сиб. экол. журн.*, 1996, 3–4, 277–283.
15. Н. А. Козлов, Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения), Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1988.
16. С. М. Цыбулин, Птицы диффузного города, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1985.
17. С. С. Москвитин, О. В. Баяндин, Экология наземных позвоночных, Томск, Изд-во Том. ун-та, 1983, 85–104.
18. А. Д. Нумеров, Орнитология, М., Изд-во МГУ, 1987, 22, 3–21.
19. В. Р. Дольник, Миграционное состояние птиц, М., Наука, 1975.

Annual Cycle and Demographic Parameters of the Great Tomtit – *Parus major* L. of West Siberian Southern Taiga

S. S. MOSKVITIN, S. I. GASHKOV

On the basis of long-term (1977–1998) catching and a 8-yearlong marking with color rings, some morphophysical, sex-age characteristics and the annual life cycle of the southern-taiga group of tomtit (*Parus major* L.) are estimated. Data characterizing the distinction of the group under study from other tomtit groups in the territory of Siberia and north-west of Russia depending on habitation conditions, birds' size, moulting, relations with the territory, sex ratio and age groups, mortality and other traits are presented.