

На правах рукописи

Гашков Сергей Иванович

**БИОЛОГИЯ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (*Parus major* L.)
ЮЖНОЙ ТАЙГИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

Специальность 03.00.08 – зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Томск

2007

Работа выполнена в зоологическом музее и на кафедре зоологии позвоночных и экологии

Томского государственного университета

Научный руководитель: д-р биол. наук, профессор
Н.С. Москвитина

Официальные оппоненты:

д-р биол. наук, профессор
А.С. Бабенко

канд. биол. наук, доцент
Н.А. Шинкин

Ведущее учреждение: Московский государственный университет

Защита состоится «29» мая 2007 г. в 14 часов на заседании диссертационного совета Д-212.267.09 в Томском государственном университете по адресу: 634050, Томск, пр. Ленина, 36.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке Томского государственного университета

Автореферат разослан «19» апреля 2007 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
доктор биологических наук

В.П.Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы.

Изучение популяции через многогранную призму индивидуальной и групповой разнокачественности позволяет глубже понять процессы, обеспечивающие ее функциональную устойчивость, вскрыть многие адаптационные механизмы, что, в свою очередь, открывает дополнительные перспективы в вопросах сохранения биоразнообразия и управления популяциями. Весьма актуально осуществление популяционных исследований на круглогодичной многолетней основе, что позволяет более полно характеризовать популяцию, нормы реакции на средовые воздействия, динамику по годам, а также силу и направление сопряженности между внутрипопуляционным разнообразием и факторами внешней среды.

Работы подобного масштаба возможны только на модельных видах. Среди птиц Сибири большая синица (*Parus major* L.) как нельзя лучше подходит на эту роль. Это широкоареальный вид, который на обширном пространстве сталкивается с самыми разными внешними условиями и демонстрирует широкий спектр адаптаций к условиям жизни (Kluyver, 1951; Perrins, 1966; Зимин, 1978; Бианки, Шутова, 1978; Нумеров, 1987; Складенко, Морозов, 1988; Яремченко, Болотников 1988; Лебедева, 1991; Артемьев, 1993; Елаев, 1997; Назаренко и др., 1999; Perdeck et al., 2000; Лихачев, 2002). На всем пространстве ареала для вида характерна разная степень связи с территорией – от полной оседлости до выраженных миграционных перемещений (Лихачев, 1957; Вилкс, Вилкс, 1961, 1964; Смирнов, Носков, 1975; Ефремов, 1973; Керимов, Формозов, 1986; Бардин, 1990; Добрынина, 1991; Резвый и др., 1995; Craps Cramp, Perrins, 1993; Грищенко, 1995; Ковалев, Присада, 1996; Poluda, 1998 и др.); в стратегии размножения он способен реализовать разное число циклов (Lack, 1966; Смирнов, Тюрин, 1981; Tinbergen, 1987; Sanz, 1998; Лихачев, 2002; Артемьев в печати), имеет заметные различия морфологических (Valen, 1967; Терентьев, 1969; Cramp, Perrins, 1993) и демографических (Лэк, 1957; Паевский, 1985; 2006) характеристик. При этом наблюдаемые отличия отмечаются не только на уровне популяций, но и на уровне популяционных групп (Керимов, Иванкина, 1997; Dingemans et al., 2001).

Исследования этого вида сконцентрированы в основном на европейской территории. В пределах обширной азиатской части ареала изучению разных аспектов жизни *P. major* уделено меньше внимания (Johansen, 1944; Равкин, 1967; Havlin & Jurlov, 1977; Смиренский, 1986; Керимов, Формозов, 1986; Складенко, Морозов, 1988; Миловидов, 1988; Формозов и др., 1993; Куранов и др., 1991; Чернышов, 1996; Елаев, 1997; Назаренко и др., 1999; Москвитин, Гашков, 2000; Юдкин, Юдкин, 2002; Räckert, 2005; Федоров и др., 2006). Это определяет безусловную актуальность изучения *P. major* на азиатской территории. Осуществленный автором многолетний, круглогодичный мониторинг популяции этого вида, обитающей в южной тайге Западной Сибири, существенно дополняет зна-

ния его биологии, расширяет представление об адаптациях и устойчивом функционировании популяции в своеобразных условиях среды.

Цель работы – Изучить экологию и этолого-морфологические характеристики популяции *P. major* южной тайги Западной Сибири, выявить роль внутривидовой разнокачественности в обеспечении ее устойчивого существования в специфических условиях региона.

Для достижения цели были определены следующие основные задачи:

1. Изучить миграционную активность, дальность перемещений и связь с территорией *P. major* на западносибирской равнине,
2. Изучить морфометрические характеристики особей популяции,
3. Оценить роль разнокачественности особей популяции в формировании ее адаптивных стратегий,
4. Оценить влияние температуры на формирование морфологических характеристик внутривидовых групп, репродуктивные показатели и полноту линьки,
5. Выявить особенности гнездовой биологии синицы на данной территории,
6. Оценить специфику демографической структуры популяции, ее связь с внутривидовым полиморфизмом,
7. Выявить изменчивость показателей смертности самцов и самок в разных возрастных, фенотипических группах и с разным территориальным статусом,
8. Изучить по сезонам уровень смертности как важнейшую популяционную характеристику.

Научная новизна.

Вскрыты основные закономерности стабильного существования популяции большой синицы в зоне южной тайги Западной Сибири, состоящие в увеличении размеров животных, усилении территориального консерватизма особей и ключевой роли населенных пунктов в успешной зимовке в условиях многоснежья, низких температур и частой смены погоды на данной территории. Анализ данных кольцевания и цветного индивидуального мечения впервые позволил всесторонне проанализировать территориальные связи синиц в Западной Сибири. Показано наличие невысокой миграционной активности птиц данной популяции и приближенный к максимальным значениям показатель верности местам гнездования и зимовки. Изучен полиморфизм депигментации рулевых и выявлена сопряженность выраженности признака и температуры среды в период его формирования. Разработаны методы оценки поведенческих фенотипов особей, изучена разнокачественность популяции по этим характеристикам и показано их значение в жизнедеятельности популяции. На многолетних данных показано влияние температурных условий среды на сроки гнездования, показатели вылупляемости птенцов, морфометрические и физиологические показатели особей, прерывание линьки. Уточнены и дополнены многие вопросы биологии вида для данной зоны ареала, в частности, показано преобладание моноцикличности гнездования, введено понятие «компенсаторной» кладки. На основе цветного

мечения определена размерность и вариабельность по годам смертности и прироста популяции, оценена смертность по сезонам года.

Теоретическая и практическая значимость.

На основе многолетних круглогодичных наблюдений получены и систематизированы новые знания о биологии *P. major* на территории южной тайги Западной Сибири, внесшие значительный вклад в изучение вида в пределах ареала, в том числе – оценку его адаптивных возможностей. На основе выявленных корреляций морфологических, физиологических и демографических показателей и температуры среды установлено наличие критических «периодов восприятия», подчеркивающих фундаментальное значение этого фактора, играющего весомую роль в формировании фенотипа даже у теплокровных животных. Разработанные подходы и методы изучения модельного вида, каковым является большая синица, могут быть использованы при изучении птиц (в первую очередь воробьиных) со сходным жизненным циклом, а методы исследования разнокачественности особей по признакам депигментации рулевых и поведенческим фенотипам – при сравнительном изучении популяций. Методы изготовления цветных колец могут быть рекомендованы для мечения птиц широкого размерного ряда - от пеночек до куликов. Материалы диссертации используются при чтении лекций по курсам «Зоология позвоночных», «Экология животных», «Рациональное природопользование» и ряда других курсов на кафедре зоологии позвоночных и экологии Томского госуниверситета, а также при проведении практикумов и полевых занятий со студентами, учащимися и учителями средних школ.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Территориальные связи *P. major* в Западной Сибири сформировались на основе доминирования консервативного отношения особей к местам зимовки и гнездования, а также сокращения дистанций миграций, что определяет «маятниковый» тип использования пространства от мест зимовок к местам гнездования и обратно. Через связь с территорией формируются также близкие к максимальным показатели верности гнездовому партнеру.
2. Морфологические пропорции синиц таежной популяции Западной Сибири связаны с суровыми зимними условиями обитания и меньшими, чем в европейской части ареала возможностями самок улучшать их за счет более дальней миграции.
3. В годовом цикле у синицы существует ряд коротких временных периодов, когда температура окружающей среды обуславливает такие характеристики как качество и количество яиц в кладке, сроки начала гнездования, долю особей, прерывающих линьку, а также формирование морфометрических и физиологических показателей птиц.
4. В условиях Западной Сибири исследуемая популяция имеет редуцированный вариант второго цикла гнездования, который характерен для небольшой

части пар, наблюдается только в годы с ранним периодом размножения и оптимальными погодными условиями после вылета птенцов первого цикла.

5. Показатели смертности особей популяции по сезонам года различаются в разных половозрастных группах, а также связаны с разным территориальным статусом и поведенческим фенотипом и имеют разные критические пики элиминации на протяжении годового цикла.

Апробация работы.

Основные положения диссертации и результаты исследований нашли свое отражение на VI Международном совещании «Вид и его продуктивность в ареале» (Санкт-Петербург, 1993 г.); 3-ей Международной и 6-ой Всероссийской научно-практической конференции «Экология и охрана окружающей среды» (Владимир, 1996); Международной конференции «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы» (Томск, 2000); Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» (XI Орнитологическая конференция) (Казань, 2001); I и II Международной орнитологической конференции «Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии (Улан-Удэ, 2000 и 2003); На IV конференции Европейского орнитологического союза (Chemnitz, 2003); XII Международной Орнитологической конференции Северной Евразии (Ставрополь, 2006).

Всего по теме диссертации опубликовано 9 работ, в том числе статья в рецензируемом журнале из списка ВАК РФ.

Структура и объем работы.

Диссертация изложена на 231 стр. и 8 стр. приложения, состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы, включающего 73 источника, из них 22 на иностранных языках. Текст иллюстрируют 147 рисунков и 29 таблиц.

Связь работы с научными темами. Исследовательская деятельность автора в разные периоды получала финансовую поддержку от фондов «Intas», «Университеты России», «РФФИ».

Благодарности. Я выражаю глубокую признательность своим руководителям С.С. Москвитину, Н.С.Москвитиной, под влиянием которых прошло мое формирование как зоолога. Всему коллективу зоологического музея, преподавателям и аспирантам кафедры зоологии позвоночных и экологии, коллегам по научной работе за поддержку, интерес и помощь на разных этапах работы – большое спасибо. Отдельные слова благодарности всем своим родным и близким за помощь и поддержку, терпение и понимание.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материалы и методы исследований.

Основой работы послужило многолетнее комплексное изучение южно-таежной популяции *P. major*. Основные материалы собраны при мониторинге индивидуально меченых птиц, зимующих и гнездящихся в г. Томске (56,28 N; 84,56 E) и его окрестностях на протяжении 12 лет (1991-2004 гг.), а по некоторым вопросам - за 27 лет (с 1977 г.). Основным местом сбора материала являлась территория университетского комплекса (34 га), включающего в себя парк «Университетская роща» и территорию Сибирского ботанического сада, где с птицами работали на протяжении всего года. Дополнительно многолетние работы проводились в двух точках города («Южная», «Черемошники»), в 15 точках работы по отлову и кольцеванию птиц носили сезонный характер. Птиц отлавливали разными способами, преимущественно с помощью специальной клеточной ловушки, метили индивидуальным набором цветных пластиковых колец, определяли пол, возраст, снимали стандартные морфометрические характеристики (Виноградова и др., 1976), оценивали полноту линьки (Рымкевич и др., 1987), регистрировали степень депигментации рулевых (Москвитин, Гашков, 2000) и выраженность реакции паники (Москвитин, Гашков, 2003). Всего за 27 сезонов в основных точках сбора материала в городе и окрестностях было окольцовано 5054 особей *P. major*, а также 914 птенцов в гнездах. Основной материал по территориальным связям птиц был собран при отслеживании 1461 индивидуально меченых особей, 970 из которых были учтены более одного раза (в сумме 7266 раз). Демографическая структура популяции рассчитывалась по результатам мониторинга 657 особей, выявленных на месте зимовки в следующий после кольцевания год. Собраны сведения о 252 случаях гнездования и данные по 135 гнездам. Проанализированы сведения по 73 особям в состоянии линьки. Возрастная структура и размер гибели рассчитывались по методу демографических таблиц (Leck, 1951; Коли, 1979; Паевский, 1985) и с помощью стохастических моделей «мечение – повторный отлов», проведенного посредством программы MARK.

Использовались материалы зоомузея ТГУ по кольцеванию птиц на стационаре «Манатка» (Средняя Обь), отчетные материалы по многолетнему кольцеванию птиц в окрестностях Томска (пос. Тимирязево), на севере области в г. Стрежевой, а также отчеты по кольцеванию птиц, зимующих в г. Барнауле, и все сведения о перемещении синиц на расстояние более 1 км, окольцованных или обнаруженных восточнее 45 параллели из архивов Центра Кольцевания животных РАН (19) и зоологического музея ТГУ (10).

Статистическая обработка материала осуществлена общепринятыми методами (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 1992) с использованием электронных таблиц Excel 7.0 и пакета статистических программ Statistica 6.0.

Глава 2. Условия обитания *Parus major* в зоне южной тайги Западной Сибири

В условиях южной тайги Западной Сибири зимние условия во многом определяют стратегию ее жизни вида. Зима продолжается 134-139 дней (с 5 - 8 ноября до III декады марта). Абсолютный минимум температур в сентябре равен -13° , а в октябре-апреле -55° (за годы исследований в Томске $-6,2$ и $-46,6^{\circ}$ соответственно) при средней многолетней температуре января $-19,2^{\circ}$ с понижением до $-24,5^{\circ}$ и повышением до -14° в разные годы. Продолжительность дня к середине декабря составляет 7 часов. Высота снежного покрова быстро нарастает и уже в ноябре может достигать 20-30 см, и птицы не могут кормиться на земле, а к концу зимы достигает 1 м. В этих условиях вид зимует только в населенных пунктах.

В Томске (площадь 80 км^2 , население 500 тыс. чел.), расположенном на стыке южнотаежных и подтаежных лесов юго-востока Западной Сибири, синица зимует с плотностью $182,2 \text{ ос/км}^2$ (Миловидов, 1988). В гнездовой период *P. major* предпочитает пойменные леса от средней тайги до лесостепи, особенно лесостепные леса и, кроме того, города диффузного типа, избегает лесов таежного типа (Равкин, Равкин, 2005).

Рассчитанный запас (примерно 343,7 тыс. особей) зимующих в населенных пунктах Томской области ($1886,4 \text{ км}^2$) *P. major* при экстраполяции его по всем лесным угодьям области ($189576,5 \text{ км}^2$) обеспечит равномерную плотность вида, примерно, в $7,3 \text{ ос/км}^2$ после размножения и вылета молодых. Расчетные данные находятся в промежутке между плотностью вида в оптимальных биотопах (поселки и залесенные участки поймы) - $22-30 \text{ ос/км}^2$ и лесами таежного типа - до 3 ос/км^2 , оцененной по данным маршрутных учетов (Равкин, Лукьянова, 1976). Это позволяет говорить, что емкость зимовочных станций способна вместить всех гнездящихся на данной территории особей.

Таким образом, успешность обитания *P. major* в южно-таежной зоне Западной Сибири обеспечивается возможностью зимовки на территориях, интенсивно освоенных человеком, емкость которых и определяет обилие вида на исследуемой территории. В остальное время пойменные леса южно-таежной зоны Западной Сибири обеспечивают хорошие условия жизни виду.

Глава 3. Территориальные связи

В главе предпринята попытка реконструкции вероятных путей расселения и условий, определивших характер связи птиц при заселении Западной Сибири. Показано, что вдвое уменьшилась средняя миграционная дистанция ($197,5 \pm 62,8$ км, против $383,7 \pm 28,2$ км, на северо-западе России, расчет по данным: Резвый и др., 1995), отличаются максимальные дистанции (855 км против 2566 – в Европе), среди дальних возвратов колец заметно меньше доля особей, улетающих за 100 км (37% против 59%) и за 500 км ($7,7\%$ против $28,5$). В условиях Сибири птицы не получают преимуществ от дальних перемещений в силу однообразия климатических условий, а южное направление миграции не сформировалось из-

за обширных степных пространств. Доминирующей стала стратегия, связанная с вынужденной оседлостью, при этом сформировавшийся «безмиграционный» характер связи с территорией сохранился и при заселении видом территории Средней, Восточной Сибири и Дальнего Востока (Рогачева, 1988; Формозов и др., 1993; Елаев, 1997; Назаренко и др., 1999).

Связь с территорией зимовки. В разделе показаны тесные связи: большинство синиц не удаляются далее 200 м от точки кольцевания, а случаи исчезновения птиц укладываются в показатели естественной смертности. Из 970 особей, встреченных 2 и более раз (7266 случаев), 96% (n=930) отмечались только в пределах парка, еще 3,6% (n=35) - в пределах 1-2 кварталов (100-200 м) от его границ и только 0,5% синиц (n=5) встречены за 3 и более кварталов (более 300 м). Подобные результаты получены и на двух других точках кольцевания, которые рассматриваются в разделе главы. Полученные данные, а также описываемые в разделе случаи постоянства мест ночевки показывают, насколько синицы консервативны в отношении выбранного локального места для зимовки и удачного места ночевки. В совокупности место ночевки и температурные условия среды определяют выраженную локализацию индивидуального пространства зимнего обитания особи. Внутри границ парка (34 га) 16,2% особей зимовали буквально в одной точке и чаще всего вблизи прикормочных мест, 71,6% встречались на площади в 2,2 - 4,5 га, а 12,1% постоянно пребывали в пределах пространства в 20 - 27 га. В следующую зимовку указанный характер использования территории меняло не более 10% птиц (Гашков, Москвитин, 2001).

Таким образом, можно говорить, что в зимний период и в зоне южной тайги Западной Сибири популяция *P. major* ведет строго оседлый образ жизни. Большую часть зимнего времени особи проводят вблизи мест кормления и недалеко от места ночевки, на участке в пределах 4-5 га, и только часть птиц расширяет его до 20-27 га. Можно говорить также о практически абсолютной консервативности особей в отношении своего прошлого места зимовки.

Связь с территорией гнездования и рождения. В разделе рассматриваются сроки и процесс формирования гнездового сообщества из числа зимующих синиц в парке и появляющихся в период весенних перемещений. Анализируются случаи многолетнего использования парами гнездовых участков и их смены, что рассматривается в связке с верностью птиц друг другу. Анализируются собранные случаи дисперсии молодых и их связь с гнездовой территорией.

Приверженность к географическим местам у синицы в условиях южной тайги Западной Сибири можно считать очень тесной. Птицы держатся однажды выбранных участков зимовки и гнездования, осуществляя между ними сезонные «маятниковые» перемещения. Процесс обмена особей в популяции происходит преимущественно за счет молодых птиц в период их послегнездовой дисперсии.

Глава 4. Морфологические характеристики

4.1. Размерные характеристики

Размеры животного являются его фундаментальными характеристиками. Они связаны со многими функциями организма, определяют адаптивные возможности особей, что в конечном итоге и обеспечивает существование вида в конкретных условиях среды обитания (Шилов, 1997; Шмид-Ниельсен, 1987). Одной из особенностей птиц, в сравнении с другими позвоночными, является короткий период их роста, что в дальнейшем определяет стабильность многих размерных характеристик особи в течение жизни.

По морфометрическим показателям самки *P. major* отличаются меньшими размерами. Различия между молодыми и взрослыми птицами отмечены только для длины крыла и хвоста (таблица 1). Характерным популяционным отличием птиц из Западной Сибири является максимальная длина крыла в пределах ареала (рисунок 1). Масса тела самцов и самок исследуемой популяции выше, чем у птиц из Франции (G. Olios, цит. по: Cramp, Perrins, 1993) и пролетающих через Куршскую косу (Dolnik & Blyumental, 1967), примерно на 2 г, ($p < 0,01$), а самок – на 1,5 г ($p < 0,001$). Большую массу тела сибирских птиц можно рассматривать как адаптацию к более суровым условиям зимовки в Западной Сибири, поскольку уменьшается соотношение масса/площадь поверхности, что дает птицам преимущество при низких температурах. Различия в массе тела птиц на осеннем пролете наблюдаются и в пределах Западной Сибири между лесостепью (окр. оз. Чаны) – самцы – $18,9 \pm 0,16$ г, самки – $17,8 \pm 0,12$ г (Havlin & Jurlov, 1977) и южной тайгой (окр. оз. Манатка) – $19,8 \pm 0,09$ и $18,6 \pm 0,11$ соответственно, что также можно связывать с увеличением экстремальности условий.

Основной причиной изменения массы является динамика жировых запасов в течение года. *P. major* можно причислить к видам, которые в зимний период имеют большую массу тела, чем летом (рисунок 2). Динамика массы птиц в период зимовки носит одинаковый характер у самцов и самок за исключением мая, когда вес самок увеличивается при откладке и насиживании яиц. Сходная картина отмечена для *P. major* европейской части ареала (Balen, 1965). Эти данные свидетельствуют об универсальности процесса депонирования жира у *P. major*, обитающей в условиях, даже существенно различающихся по температуре зимнего периода. Фактором, регулирующим депонирование жира, может выступать длина светового дня, имеющая аналогичную динамику, т.к. до половины жировых запасов (1,6-2 г), образовавшихся в светлое время, расходуется птицами той же ночью и в утренние часы (Balen, 1965; Бардин, 1990).

Таблица 1

Размерные показатели *Parus major* южно-таежной популяции Западной Сибири (Томск, 1978-2004 гг.).

группы	длина крыла, мм				
	n	В среднем	±m	минимум	максимум
Самцы ad	352	79,18	0,10	72,00	84,00
Самцы sad	798	77,45	0,06	72,00	82,00
Самцы ad + sad	1235	77,90	0,06	72,00	84,00
Самки ad	186	75,58	0,11	72,00	80,00
Самки sad	712	74,74	0,06	69,30	80,00
Самки ad + sad	988	74,93	0,06	68,20	80,00
длина хвоста, мм					
Самцы ad	404	68,01	0,12	63,00	75,00
Самцы sad	601	66,74	0,09	58,00	73,00
Самцы ad + sad	1175	66,99	0,07	58,00	75,00
Самки ad	211	64,19	0,13	58,00	69,00
Самки sad	462	63,43	0,09	56,00	70,00
Самки ad + sad	935	63,23	0,07	53,00	70,00
длина цевки, мм					
Самцы	1098	19,93	0,02	18,0	21,9
Самки	863	19,35	0,02	17,0	21,8
длина клюва, мм					
Самцы	965	8,65	0,01	7,2	9,8
Самки	775	8,45	0,01	7,10	9,7
высота клюва, мм					
Самцы	672	4,33	0,01	3,60	4,90
Самки	500	4,20	0,01	3,50	4,90
масса, г (апрель-сентябрь)					
Самцы	47	20,24	0,19	17,4	23,3
Самки	47	19,09	0,19	16,6	22,3

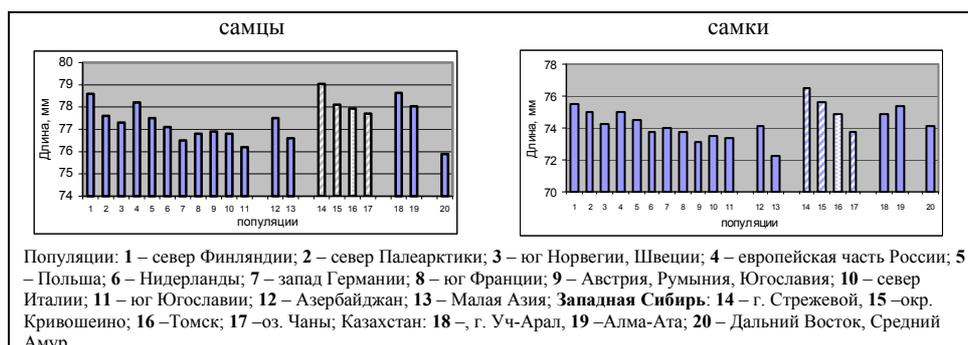


Рисунок – 1 Географическая изменчивость длины крыла *Parus major*

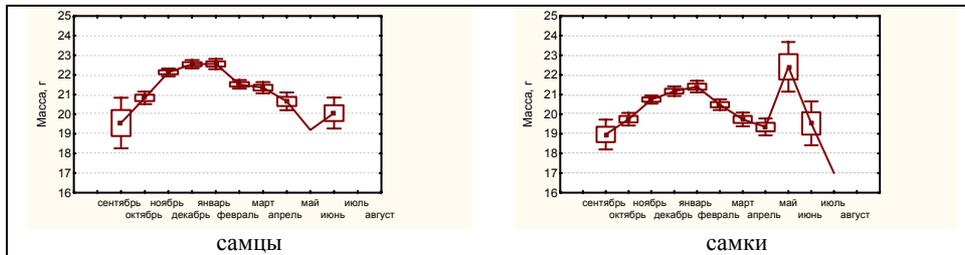


Рисунок – 2 Сезонная динамика массы тела *Parus major* (Томск, 1977-2004 гг.)

Динамизм морфометрических признаков по годам. В разделе приводятся данные о варьировании каждого морфометрического показателя за период с 1995 по 2003 гг. Показано, что размерные характеристики особей по годам не постоянны. Варьирование длины крыла составляло у самцов 1,6%, самок - 2,5%; хвоста – 2 - 2%; цевки – 2,7-2,5%; длины клюва – 5,7 - 4,9%; высоты клюва – 11,4 - 8,2%. Отмечен выраженный положительный тренд длины крыла и хвоста и отрицательный – для длины цевки, длины и высоты клюва.

Морфологическая неоднородность населения разных биотопов. В разных зимовочных биотопах обнаружены различия по всем размерным показателям в группе молодых самцов ($p=0,05-0,001$). Для молодых самок отмечена та же тенденция по всем мерным признакам, а по длине крыла отличия значимы ($p=0,001$) (рисунок 3). У взрослых птиц биотопические отличия не обнаружены.

Можно предположить, что для зимовки молодые птицы выбирают места более соответствующие тем, где они появились на свет. Отличающиеся в городе и естественных биотопах условия и сроки гнездования могут обуславливать различия размерных характеристик.



Рисунок – 3 Уровень относительной разницы (%) размеров сеголеток *Parus major*, зимующих в разных биотопах города (Томск, 1995-1999 гг.)

Связь морфометрических признаков с температурой среды. Влияние факторов среды на процессы роста холоднокровных животных – классическое по-

нятие (Мина, Клевезаль, 1976). Для теплокровных, вышедших из-под прямого влияния температурного фактора на рост, возможность такой связи при проведении полевых исследований обычно не рассматривается.

Полученные данные говорят о наличии связи между размерами особей и температурой внешней среды в период роста организма или пера в период линьки. Это может свидетельствовать о сходных для теплокровных животных механизмах влияния средовых факторов на рост организма в определенные, «чувствительные» к таким воздействиям периоды онтогенеза (Reading, 1966; Lee et al., 1969).

Рост птенцов *P. major* приходится на вторую половину мая - первую половину июня. Данный период является переходным от весны к лету, и его температурные показатели наиболее переменчивы по годам. Динамика температур первой половины июня тесным образом коррелировала со средней длиной крыла (таблица 2). Одновременно тесные отрицательные связи наблюдались со средней длиной цевки, длиной и высотой клюва. Средняя длина хвоста особей с вылинявшими рулевыми тесно коррелировала с температурами третьей декады сентября – периодом, когда заканчивается процесс дорастания рулевых после постювенальной линьки.

Таблица 2

Показатели сопряженности (r) средних значений морфометрических показателей *Parus major* и температуры среды (Томск, 1995-2003 гг.).

Группа	температура первой половины июня и				температура третьей декады сентября и длина хвоста ¹
	длина крыла	длина цевки	длина клюва	высота клюва	
самцы	0,69*	-0,69*	-0,81**	-0,95***	0,68*
самки	0,90***	-0,90***	-0,75*	-0,87***	0,90***

1 – только для особей с вылинявшими рулевыми перьями; * – уровень значимости.

Столь тесная связь между размерными признаками и температурами воздуха в период формирования организма хорошо укладывается в представление об изменении кровоснабжения частей тела с изменением внешней температуры. При высокой температуре среды птенцы синиц в теплом дупле и при большой скученности рассеивают тепло за счет перенаправления кровотока к кожным покровам. В этих условиях более мелкие птенцы при высоких температурах успешней регулируют температуру тела. Перераспределение тока крови как механизм терморегуляции имеет свои побочные эффекты, каковыми являются некоторое уменьшение костей скелета и увеличение длины перьев. Данный эффект продолжает работать и вне гнезда в условиях постювенальной линьки.

Таким образом, температура среды в период роста птенцов в гнезде (первая половина июня) и линьки рулевых (третья декада сентября) оказывает выраженное влияние на размерные характеристики сеголеток. Изменения средних показателей морфометрических характеристик особей популяции, например, по

длине крыла, могут достигать по ареалу среди самцов 2,8%, самок – 3,6%. Варьирование длины крыла по годам в отдельной точке составило 1,5-2,5%, что соответствует 45-60% от общевидовой. Перекрывание по размерам цевки и клюва могут быть еще большими, что необходимо учитывать при межпопуляционных сравнениях, и особенно – при сравнении выборок, основанных на малых временных рядах.

4.2. Окрасочные признаки

Депигментация рулевых. Одной из популяционных характеристик этого, в целом номорфного по окраске вида, может служить депигментация рулевых. Вариабельность между особями выражается в величине белого поля, пятна клинообразной формы на внутренних опахалах крайних рулей и распространением числа белых пятен по вершинам опахал рулевых. Депигментированность рулевых, в частности, длина белого поля рассматривается во многих работах, затрагивающих вопросы взаимоотношения форм надвида *Parus major* (Maug, 1942; Johansen, 1944; Майр, 1968, 1974; Назаренко, 1971; Степанян, 1983; Pégins, 1993; Формозов и др. 1993, Назаренко и др., 1999; Kvist et al., 2003; Федоров и др., 2006). Второй составляющей депигментации можно считать распространение пятен по вершинам рулевых. Частично этот признак использовался как фенетический маркер для оценки внутривидовых гнездящихся группировок *P. major* (Лихатский, 1986). В настоящей работе проведен анализ индивидуальной и популяционной изменчивости признака депигментации рулевых. Данный аспект практически не отражен в литературе. Анализ длины белого поля у подвидов *P. major* позволил выявить наличие клинальной изменчивости с двумя векторами: широтным (север Африки – запад Франции) и долготным (север Африки – Малая Азия – Дальний Восток). В пределах огромного пространства номинативного подвида (*Parus m. major*) уровень депигментации рулевых постоянен. Это – индивидуально устойчивый признак. Изменения длины белого поля после линьки в половине случаев не превышали ± 2 мм ($n=60$) ($p=0,2-0,4$). Пятнистость рулевых остается неизменной не только по количеству пятен, но и по характеру их распределения по опахалам ($\chi^2_{(0,01; 4)} > 13,28$; от 29,7 до 49,3). Картина распределения пятен в 50-70% случаев после линек точно соответствовала первоначальному. Изменение фенотипов, выделяемых на основе распределения пятен по опахалам, обычно связано с появлением или исчезновением всего лишь одного симметричного пятна (Москвитин, Гашков, 2000). В работе приводятся данные по средней многолетней доли встречаемости основных фенотипов, в разных половозрастных группах.

На фоне индивидуальной устойчивости популяционные показатели степени депигментации рулевых изменялись по годам на 12,5-15% (или на 2-3,2 мм), а количество пятен – 30-42% (или на 1,3 пятна суммарно на сторонах хвоста). При этом показатели популяционной межгодовой изменчивости по белому полю составляет 60% от внутривидовой изменчивости, а – по пятнистости рулевых приближается к 100%.

Варьирование количества пятен по годам хорошо согласовывалось с изменением средних температур первой половины августа ($r_s=0,54$ при $p=0,02$).

Изменчивость признака депигментации рулевых по годам не позволяет использовать его в качестве популяционного маркера.

Глава 5 Психоэмоциональная разнокачественность популяции

Адаптивные возможности популяции животных во многом определяются этолого-физиологической разнокачественностью (Шилов, 1977, 1985, 1987 и др.). У птиц изучение этологических фенотипов осложнено проблемой выделения признаков, которые достоверно фиксируют фенотип и могут быть использованы для счетных манипуляций. Одним из таких удачных показателей являются разделение птиц на «быстрых» и «медленных» (Verbeek et. al., 1998; Groothuis et. al., 2001) посредством теста «реакции на новое». Другим маркером может быть место особи в иерархической пирамиде, которая ежегодно выстраивается при формировании зимних агрегаций синиц (Керимов, 1996).

Нашими наблюдениями показана уникальная особенность синиц по-разному выражать свою реакцию в ситуации, когда пойманную птицу берут в руки. Картина повременного распределения крика (рисунок 4) позволяет говорить о наличии двух полярных вариантов поведения синиц, обозначенных нами как «молчуны» и «крикуны», и промежуточной группы – «нестабильные» (Москвитин, Гашков, 2003).

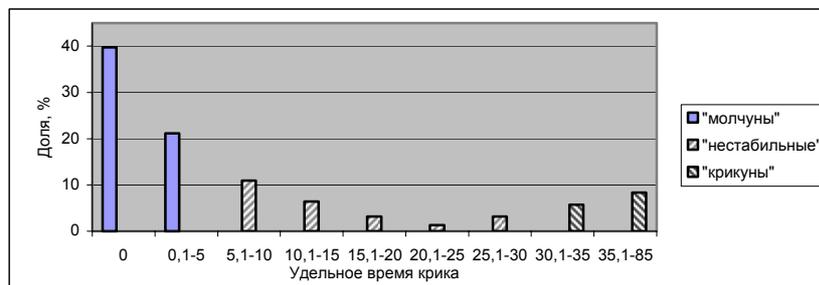


Рисунок – 4 Распределение особей *Parus major* по относительному времени крика птиц, находящихся в руках человека

В целом, изучаемая популяция характеризовалась большей долей «молчунов», составивших в среднем 64%, «крикунов» – 14,5%, остальные 20,5% – «нестабильные». Однако соотношение этих фенотипов у самцов и самок было разным ($\chi^2=36,37$; $df=2$). Среди самок отмечается, примерно на 10%, больше птиц с выраженной голосовой реакцией (рисунок 5).

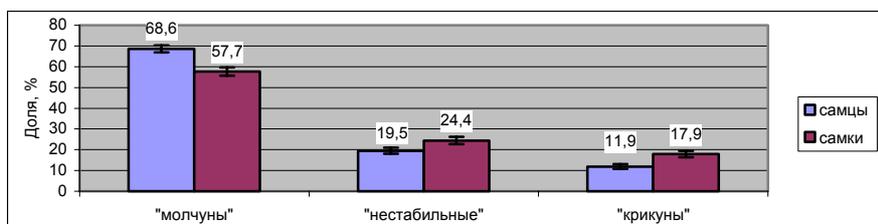


Рисунок – 5 Популяционная структура *Parus major* южной тайги Западной Сибири по психоэмоциональным фенотипам (n=1365. Томск, 1985-2004 гг.)

На основе многолетних исследований показано, что фенотипы не наследуются, отсутствует также ассортативность скрещивания. Кроме того, они не различаются по морфологическим показателям, выживаемости на первом году жизни, количеству откладываемых яиц и успешности насиживания. Вместе с тем, обнаружена большая продолжительность жизни «молчунов», а также меньшая смертность самцов этой группы со второго года; доля их в оптимальных биотопах меньше, чем «крикунов». Кроме того, есть ряд отличий, выявленных для самцов либо самок (частота повторных отловов, число выкармливаемых птенцов, асимметричность распределения пятен на вершинах рулей). Для сеголеток изменение доли более многочисленной группы «молчунов» достигало среди самцов – 31% (56- 87%), – самок – 33% (41-74%). Показано, что в популяции доля самцов «молчунов» и самок «крикунов» коррелирует со средней температурой второй половины мая ($r=-0,72$; $p=0,005$; $r=0,81$; $p=0,001$ соответственно). Выявленная корреляция вполне объяснима, если учесть, что самка периодически покидает кладку и самец ее не подменяет, как это происходит у некоторых других птиц. Несмотря на то, что она на время отлучки прикрывает яйца материалом гнезда (шерстью), происходит их остывание и тем более значительное, чем ниже температура среды. На одном из видов рептилий – кусающейся черепахе (*Chelydra serpentina*) – было показано, что температура инкубации влияет на особенности поведения новорожденных черепах (Janzen, 1995 цит. по: Савельев, 1998).

В целом фенотипический полиморфизм популяции обеспечивает ее разнокачественность по ряду признаков, вносящих определенный вклад в устойчивое функционирование популяции.

Глава 6. Период гнездования и линьки

6.1. Репродуктивный период

Сроки гнездования, характеристика гнезд и яиц. Самая ранняя кладка за период исследований началась 23 апреля. Средняя дата (10 мая) варьировала по годам в пределах с 30 апреля по 14 мая. Наиболее поздняя кладка первого цикла была начата 21 мая. Больше всего первых кладок (67%) начиналось во вторую и третью пятидневку мая. Самые поздние в сезоне кладки начинались в июле (3-18.07), в их числе были как вторые, так и вторично повторные. Нидологические и оологические характеристики были сходными с другими популяциями (Михеев, 1975; Мяндр, 1986; Климов, 1993; Елаев, 1997).

Величина кладки. Средняя величина первых кладок составляла $11,2 \pm 0,13$ яиц ($n=114$), а с учетом всех кладок в гнездовом сезоне – $10,8 \pm 0,16$ ($n=131$), что близко к верхнему пределу величины кладок из 33 популяций (Паевский, 1985; Елаев, 1997). Модальный класс составили кладки с 11 яйцами. Величина первой кладки варьировала по годам с $10,5 \pm 0,41$ (2000 г.) до $11,9 \pm 0,29$ (2003 г.) ($t=2,7$; $p=0,009$) и зависела от даты ее начала, имея тенденцию увеличения к дате начала средней многолетней (10 мая) и дальнейшего понижения, что в популяциях отмечается реже (Cramp, Perrins, 1993), чем постепенное ее снижение в течение сезона размножения (Kluyver, 1951, Perrins, 1965, Klomp, 1970). Вторые кладки наблюдались не ежегодно (в 5 годах из 11) и только у 10-15% пар. Доля их от числа первых кладок составила 4,3%.

Кроме типичных вторых кладок отмечено 4 случая, когда птицы компенсировали малое число птенцов, откладывая новую кладку в гнездо еще до их вылета из гнезда. Таковую кладку мы назвали «компенсаторной». Она всегда была небольшой (6-7 яиц) и появлялась только в том случае, если в первые дни выкармливания число птенцов сокращалось примерно вдвое от числа вылупившихся.

Итоговое количество откладываемых яиц одной самкой за репродуктивный период (первые с заменой некоторой их части повторными, плюс компенсаторные и вторые) составило $12,15 \pm 0,15$ яиц, что увеличивало потенциальную плодовитость в исследуемой группировке всего на 7,5% против отдельно первого цикла гнездования.

Величина выводка. В среднем в первых кладках *P. major* ($n=59$) вылуплялось по $9,7 \pm 0,3$ птенца на гнездо. Чаще встречались гнезда, где вылуплялось по 10-11 птенцов (45,7% случаев), а вылетало 9-10 слетков (45%). Рассматривая суммарное количество птенцов на пару получаем увеличение птенцов за счет дополнительных попыток гнездования на 7,3% (до $10,5 \pm 0,29$) вылупившихся птенцов и только на 1,8% (до $9,1 \pm 0,26$) - вылетевших.

Таким образом, поздние случаи гнездования не оказывают заметного влияния на общий итог размножения популяции. По сути, синица придерживается моноциклической стратегии размножения, что можно считать адаптивным моментом ее образа жизни в условиях Западной Сибири.

Влияние температуры среды на показатели воспроизводства. Сроки начала гнездования хорошо коррелируют с температурой третьей декады апреля ($r=-0,64$ при $p=0,03$; $n=11$). Сходная зависимость с температурами второй половины апреля отмечалась для Подмосковья (Лихачев, 2002) и апреля для Карелии (Артемьев, в печати). На величину кладки положительно влияло увеличение средних температур за полмесяца до средней даты начала откладки яиц в каждом сезоне ($r=0,86$; $p=0,012$; $n=7$ лет). Успешность насиживания первых кладок в сезоне была существенно выше при низких температурах первой декады марта ($r=-0,98$; $p<0,001$; $n=7$), что может свидетельствовать о негативном влиянии ранней стимуляции развития генеративной системы на качество продуцируемых впоследствии яиц.

6.2. Линька

Сроки и полнота линьки. У сеголеток период линьки, как по срокам, так и по продолжительности хорошо совпадает с показателями в популяции Северо-запада России (Рымкевич, Савинич, Носков, 1990). Последние нелиняющие сеголетки отмечены 15 июля. Первая перелинявшая птица отловлена 3 сентября, последняя - 26 сентября. Послебрачная линька начинается в конце июня - начале июля. Окончание отмечено 4.09 для самцов и 10.10 - для самок. Отмечены случаи совмещения линьки с выкармливанием птенцов: самки были на II-III, а самцы - на III-IV стадиях линьки.

Особенность местной популяции - бóльшая доля особей с прерванной линькой рулей. Выявленные пределы варьирования полноты линьки рулей у синиц южной тайги Западной Сибири оказались вдвое большими, чем на Северо-западе России, (самцы - 14,5% (от 78,5 до 93%); самки - 24,3% (от 62,5 до 86,8%)) (Бояринова, 2000). Однако, учитывая сходные сроки гнездования популяций большую долю вторых кладок (Смирнов, Тюрин, 1981; Артемьев, в печ), а также более северное положение Приладожья, следовало ожидать обратную картину. Для исследуемой популяции дата начала гнездования не коррелировала с долей вылинявших птиц. Тем не менее, при сравнении годов с обычными по срокам веснами и поздними, доля птиц с вылинявшими рулевыми снижалась в среднем на 8-15% (самцы - $F=4,1$; $p<0,05$; самки - $F=8,2$; $p<0,001$). Показатели полноты линьки оказались наиболее чувствительными к температурам первой половина сентября (рисунок 6).

Показатели сопряженности температуры начала сентября и полноты линьки в объединенной группе самцов и самок оказались значимы ($r=0,51$; $p=0,049$; $n=15$). Результаты позволяют предположить, что температурные условия второй половины линьки могут выступать в качестве самостоятельного дополнительного фактора, прерывающего линьку рулей.

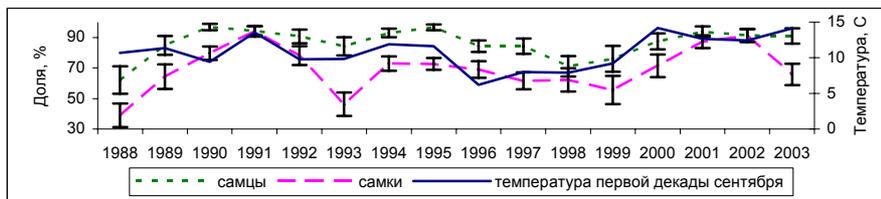


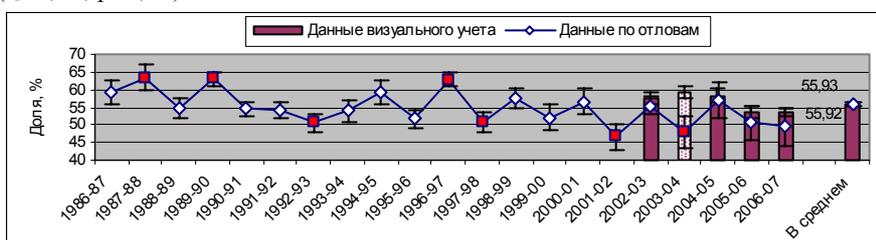
Рисунок – 6 Динамика доли сеголеток с полной линькой рулевых перьев и температур первой половины сентября (Томск, 1989-2003 гг.)

Глава 7. Демографическая структура популяции

Половозрастная структура. Для исследуемой популяции характерно преобладание самцов над самками (в среднем – 55,9%) и молодых птиц (в среднем по годам – 79,1%; по периодам года: 82% – в октябре, 72% – в марте). Определенное преобладание самцов можно рассматривать как адаптивное явление, направленное на реализацию размножения всеми самками. Значение группы взрослых птиц, имевших опыт гнездования, всегда особое. Они составляют популяционное репродуктивное ядро и часто лучше реализуют репродуктивный потенциал (Perrins, Moss, 1974; Drondt, 1987).

Суммарная доля самцов популяции варьировала по годам от 46,5% до 63,5% (рисунок 7). Иной размах варьирования отмечен в Псковской области – от 43% до 68% (Бардин, 1990), и Новосибирске – от 48,2% до 54,5% (Чернышов, 1996). Во всех случаях, включая Томск, сходными остаются их нижние пределы. Они, видимо, определяются сочетанием уровня рождения самок и их смертности к периоду зимовки.

Наблюдаемая в популяции «маятниковая» картина варьирования доли самцов позволяет предположить, что возможны регуляторные механизмы, направленные на нормализацию сдвигаемого в результате смертности птиц соотношения полов. Прослеживается устойчивая закономерность: преобладание самцов в популяции влечет за собой увеличение доли самок сеголеток следующего года ($r_s=0,46$; $p=0,06$).



Примечание: вид точки года изменен в случае значимых отклонений от средних многолетних значений.

Рисунок – 7 Динамика доли зимующих самцов *Parus major* (Томск, 1986-2007 гг.)

Смертность. Точность оценки среднегодовой смертности/выживаемости позволяет судить о степени устойчивости популяции и влияет на правильность оценки других демографических показателей. Оценка смертности синиц проводилась через изучение убыли меченых птиц методом демографических таблиц (Коли, 1979; Паевский, 1985). Под наблюдением было 1459 птиц, принадлежащих 12 годовым когортам, доля которых варьировала по сезонам года от 30 до 50% всех зимующих в парке синиц (рисунок 8). Оценивалась не выживаемость в чистом виде, а их «сохраняемость» на данной территории (Бардин, 1993). Согласно полученным данным сохраняемость близка к фактической выживаемости.

Сохраняемость синиц в популяции (совместно молодых и взрослых с осени до осени), составила в среднем $34,7 \pm 1,2\%$ (самцы – 36,9%; самки – 31,9%). Полученное значение сохраняемости птиц соответствовало значениям локальной выживаемости, рассчитанной посредством специализированной программы MARK – $37,8 \pm 2,0\%$ (самцы – 40%; самки – 36,5%). Наши данные наилучшим способом описывала модель с зависимой от времени сохраняемостью (локальной выживаемостью, ϕ) и постоянной вероятностью отлова (p): $\phi(t), p(\cdot)$.

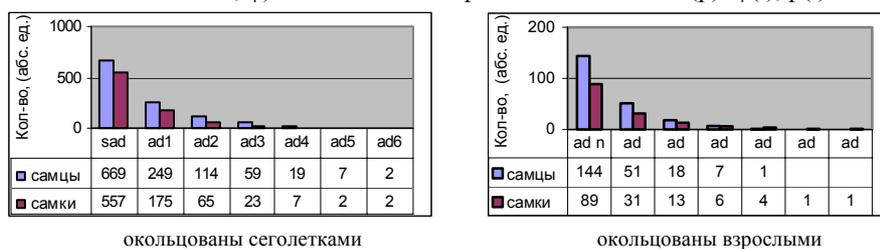


Рисунок – 8 Динамика убыли птиц по возрастам в популяции *Parus major* южной тайги Западной Сибири (Томск, 1991-2004 гг.)

Выживаемость по возрастам. Предельный возраст синиц в популяции составил 6-7 лет (0,34%, n=5). Наибольшая выживаемость отмечена для птиц второго-третьего года жизни. Начиная с 4-го года выживаемость уменьшается (рисунок 9). Данные в других популяциях не противоречат или аналогичны нашим (цит. по Паевский, 2006; Bulmer, Perrins, 1973; Perrins, Moss, 1974; Perrins, 1980; Frederiksen, Larsen, 1980).

Выживаемость взрослых птиц в исследуемой популяции составила для самцов – 42% и самок – 36,4%. Выживаемость по годам варьировала от 27,2% до 47,4%. Суммарное среднее значение выживаемости взрослых птиц составило 39,7%, что несколько выше оцененного ранее на 8 когортах (35,4%) Гашков, Москвитин, 2000). По выживаемости взрослых птиц популяция занимает промежуточное положение среди 20 популяций, оценка в которых проводилась разными способами, и составила от 30,2 до 60% (Паевский, 2006). Различия выживаемости взрослых птиц, скорее всего, связаны со степенью благоприятности

условий жизни, которые для вида оптимальнее на западе европейского континента.

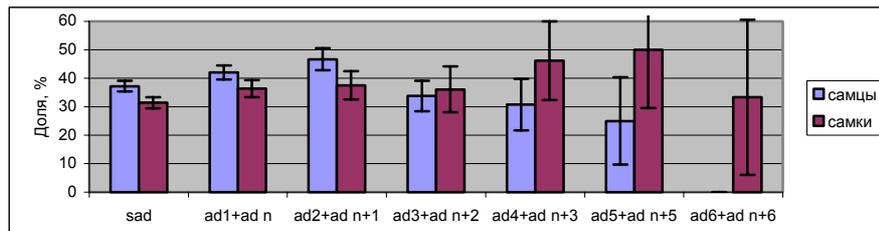


Рисунок – 9 Выживаемость птиц разных возрастов *Parus major* южно-таежной популяции Западной Сибири (Томск, 1991-2003 гг.)

Выживаемость по сезонам пока остается оцененной у *P. major* только в некоторых популяциях и любые новые сведения представляют большой интерес. Визуальный учет синиц на протяжении всего года позволил рассчитать ее параметры по всем сезонам. *Выживаемость птенцов* от вылета из гнезда до начала зимовки составила около 27,1% (2,5 птенца на пару). По данной характеристике исследуемая популяция имела сходные показатели выживаемости птенцов к началу осени в Швеции ($\approx 22\%$) (Dhondt, 1979), и несколько меньше, чем в Англии – до 35,7% (Perrins, 1980) и Голландии – до 40% (Drent, 1984). Смертности птенцов в этот период зависит от массы тела птенцов и пресса хищников (Naef-Daenzer, 1998; Naef-Daenzer, Widmer, Nuber, 2001). *Начиная с осени* на протяжении разных периодов годового цикла смертность среди синиц разного возраста и пола существенно различается (рисунок 10). Выделяется несколько критических периодов, когда смертность возрастает. Так, осенью для сеголеток оказывается неблагоприятным период, когда выпадает снег (начало ноября), вследствие чего идет перестройка стратегии фуражирования, что кратковременно сказывается даже на снижении массы тела птиц ($r=-0,61$ г; $n=35$; отловлены в ноябре дважды). *В зимнее время* смертность для всех групп составляет 25-30%, но для взрослых птиц наиболее критичным периодом является вторая половина января, а для молодых – вторая половина февраля, то есть время, когда они обладают наименьшим запасом потенциальной продуктивной энергии за год (Гаврилов, и др., 1996), а организм птицы уже реагирует на увеличение продолжительности дня (песни самцов) и начинается подготовка к репродуктивному периоду. *Весной* и на протяжении гнездового периода смертность в исследуемой популяции была минимальна. Причина большей смертности самок (14,7%) в этот период, связана с увеличивающимся риском погибнуть от хищников в период откладки и насиживания яиц. Вместе с тем, в условиях города этот риск представляется меньшим, чем в естественных биотопах Германии (Winkel, 1981), где смертность самок доходила до 32%. *В период линьки* (июль-август) смертность во всех группах возрастает до уровня зимней и даже больше, что

связано с необходимостью обеспечивать продуктивные процессы линьки вслед за энергетически сопоставимым по уровню базального метаболизма репродуктивным периодом (Гаврилов и др., 1996). Необходимость увеличения энергетических затрат птицами в начале линьки не может не сказываться на их смертности. Данные для популяции синиц в Голландии, где оценивалась общая смертность птиц от начала гнездования до осени (33-12% у самцов и 47-34% – самок), также отражают критичность данного периода для птиц. Наши данные не подтверждают выводов о том, что весной, еще до начала размножения смертность синиц составляет значительную часть общегодовой (Sladsvold, 1975; Паевский, 1985).

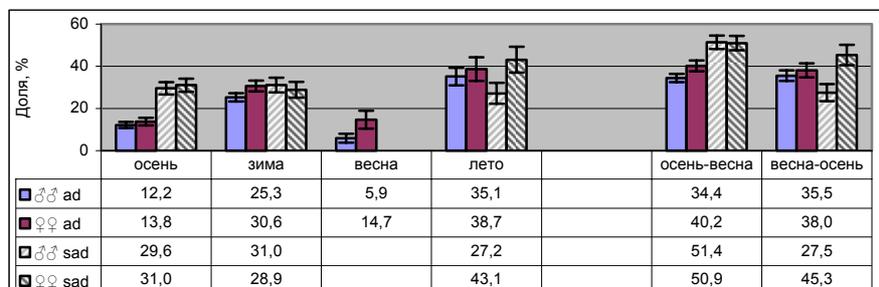


Рисунок – 10 Смертность *Parus major* южно-таежной популяции Западной Сибири в разные периоды года (Томск, 1991-2003 гг.)

Смертность птиц разного территориального статуса. «Оседлые» особи имеют меньшую смертность в период зимовки, чем «мигранты» ($F=2,5$; $p<0,01$), но за весенне-летний период их смертность выше, чем «мигрантов» ($F=5,5$; $p<0,01$). Итоговая же выживаемость за год «оседлых» птиц остается выше на 9,1% ($F=3,4$; $p<0,01$).

Не исключено, что причиной различия смертности оседлых особей в городе являются худшие условия для гнездования при лучших условиях в период зимовки (Högak, 1993; Högak, Lebreton, 1998 цит. по: Паевский, 2006). С другой стороны, большая смертность после размножения является «платой» за более ранние сроки начала территориального поведения, что требует дополнительных энергетических затрат, тогда как мигранты не участвуют в разделе зимней территории, приходя в это состояние на 1,5-2 месяца позже оседлых птиц. При этом длительные «энергетические затраты» сказывается уже после размножения птиц в период линьки.

Выводы:

1. Миграции *P. major* в Западной Сибири характеризуются отсутствием дальних перемещений и тесной связью мест зимовок с населенными пунктами. «Маятниковый» тип жизни между местами зимовки особей в населенных пунктах и местами их гнездования в окрестных лесах можно рассматривать как единст-

венную стратегию, сформировавшуюся при освоении видом Западной Сибири и обеспечивающую устойчивое существование вида в новых условиях.

2. Масса тела особей и длина крыла *P. major* в южно-таежной популяции Западной Сибири больше, чем в европейских популяциях. Эти особенности сложились у исследуемой популяции как адаптивный ответ на новые условия обитания, отличающиеся большей экстремальностью зимнего периода и невозможностью существенно улучшить их посредством миграции.

3. Особи исследуемой популяции отличаются территориальным консерватизмом, обеспечивающим высокие показатели сохранения пары в следующем гнездовом сезоне.

4. Второй цикл гнездования в отличие от европейских популяций реализуется не ежегодно и лишь у небольшой части пар (до 15%), что связано, с одной стороны, с лимитом времени вследствие короткого летнего периода, а в годы с ранним началом размножения - из-за неблагоприятных погодных условий после вылета первых выводков.

5. Выявленные нами поведенческие фенотипы по степени реактивности нервной системы отличаются биотопической избирательностью, уровнем смертности и сроками жизни, частично - репродуктивным успехом, что в целом обеспечивает устойчивость популяции в изменчивых условиях среды.

6. Выявлены короткие критические «периоды восприятия», в которые температурные условия оказывают влияние на формирование некоторых репродуктивных, морфометрических и психоэмоциональных характеристик особей, что является одной из причин популяционной гетерогенности.

7. Демографическая структура исследуемой популяции характеризуется некоторым преобладанием самцов, наличием 7 возрастных классов, соотношение которых соответствует состоянию устойчивой популяции. По данным показателям исследуемая популяция близка таковым восточно-европейской равнины, но отличается от ряда популяций с запада европейского континента, где условия жизни вида более оптимальные.

8. Выживаемость в популяции не одинакова по возрастам – максимальна в возрасте 2-3-х лет; снижается среди птиц фенотипа «крикуны»; отмечен дифференцированный уровень смертности в зависимости от территориального статуса птиц, согласно которому синицы, живущие в парке оседло, в меньшей степени гибнут зимой, но в период линьки этот показатель у них увеличивается.

9. В течение календарного года выделяется два периода, в которые смертность особей более интенсивна во всех половозрастных группах. Первый период приходится на вторую половину зимы (середина января - конец февраля), характеризующуюся низкими температурами, второй (август-сентябрь) – на период линьки. Показатели смертности в группе сеголеток заметно возрастают в период установления устойчивого снежного покрова (ноябрь). Минимальные значения смертности наблюдаются у всех групп в предгнездовой и гнездовой периоды (март-июнь).

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Москвитин С.С., **Гашков С.И.** Половозрастная структура зимующей группировки большой синицы в г. Томске // Вид и его продуктивность в ареале. Материалы. VI совещания. - СПб, 1993. - С.111-112.
2. Москвитин С.С., **Гашков С.И.** Характеристика популяционного гомеостаза *Parus major* южной зоны Западной Сибири // Экология и охрана окружающей среды: Тезисы докладов 3-ей международной и 6-ой всероссийской научно-практической конференции. - Владимир, 1996. - С. 292-293.
3. **Гашков С.И.**, Москвитин С.С. Динамика смертности большой синицы *Parus major* L. южнотаежной популяции Западной Сибири // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. Материалы I международной орнитологической конференции. - Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госун-та, 2000. - С. 105-106
4. Москвитин С.С., **Гашков С.И.** Фенетическая структура по признаку пятнистой депигментации рулевых большой синицы (*Parus major* L.) южнотаежной популяции Западной Сибири // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы. Материалы международной конференции. - Т II. - Томск, 2000. - С. 80-82.
5. Москвитин С.С., **Гашков С.И.** Годовой цикл и демографические параметры популяции большой синицы – *Parus major* L. южной тайги Западной Сибири // Сибирский экологический ж. – 2000. - №3. - С. 351-362.
6. **Гашков С.И.**, Москвитин С.С. К вопросу о постоянстве территориальных и брачных связей большой синицы // Актуальные проблемы изучения и охраны птиц восточной Европы и Северной Азии. Материалы международной XI орнитологической конференции. - Казань, 2001. - С. 169-170.
7. Москвитин С.С., **Гашков С.И.** Психоэмоциональные фенотипы большой синицы и их экологическое выражение // Современные проблемы орнитологии Сибири и Центральной Азии. Материалы I международной орнитологической конференции. - Ч. II. - Улан-Удэ: Изд-во Бурятского госун-та, 2003. – С. 194-198.
8. **Gashkov S.I.**, Moskvitin S.S., 2003. Territoriality and mate fidelity in great tits (*Parus major* L.) in Western Siberia // Die Vogelwarte. - В. 42. - Н. 1-2. - P. 131.
9. **Гашков С.И.**, Москвитин С.С. Размеры элиминации большой синицы южнотаежной зоны Западной Сибири // Орнитологические исследования в Северной Евразии. XII Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. Тез. докладов. – Ставрополь: Изд-во СГУ, 2006. – 137-138.