

## БИОЛОГИЯ ГНЕЗДОВАНИЯ БОЛОТНОЙ ГАЙЧКИ (*PARUS PALUSTRIS*) НА КУРШСКОЙ КОСЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

М.Ю.МАРКОВЕЦ, В.Г.ВЫСОЦКИЙ

Зоологический институт Российской Академии наук, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 17 марта 1992

Markovets M.Yu., Visotsky V.G. 1993. Breeding biology of the marsh tit (*Parus palustris*) on the Courish Spit // *Russ. J. Ornithol.* 2(1): 61—69.

Breeding biology of the marsh tit (*Parus palustris*) was studied on the Courish Spit (55°05'N, 20°44'E) of the Baltic Sea in 1986–1991. In total 64 nests were observed. Marsh tits prefer to nest in deep natural hollows with narrow entrance (see table), especially in frost-cracks of birch trees. Reproductive period lasts in 2.5 months. Marsh tits had only one brood. Median date of hatching is 19 May (6 years). The average clutch size is 8.1 eggs (SE = 0.23), and average brood size is 7.5 fledglings (SE = 0.16). Young marsh tits leave nest in 16–20 days after hatching and remain with their parents in family flocks for 10–14 days. The reproductive success was 81.1%.

The Zoological Institute, the Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, 199034, Russia.

Болотная гайчка (*Parus palustris*) — строго оседлый вид синиц, населяющий лиственные и смешанные леса Евразии. Несмотря на то, что гайчка довольно обычна в пределах бывшего СССР, ее биология остается слабо изученной как в западной, так и в восточной частях ареала. Ряд сведений по экологии этого вида можно встретить в работах М.А. Воинственского (1949, 1954), К.А. Вилкс и Е.К. Вилкс (1961), Е.Н. Панова (1965, 1971), А.В. Бардина (1975, 1976, 1977), а также в региональных фаунистических сводках (Сомов 1897; Сушкин 1938; Воробьев 1954; Панов 1973; Ивлиев, Соколов 1978; Виксне 1983; Мальчевский, Пукинский 1983).

Для изучения биологии дуплогнездников традиционно используют развеску искусственных гнездовий, что позволяет в течение многих лет с достаточной полнотой контролировать население птиц, а для некоторых видов — значительно увеличить численность на исследуемой тер-

ритории. Однако при использовании искусственных гнездовий может возникать ряд артефактов (East, Perrins 1988; Mollers 1989). Поэтому большой интерес представляет изучение биологии птиц, использующих для гнездования естественные полости.

Настоящая работа является частью исследований по биологии болотной гайчки, проводимых на Биологической станции Зоологического института (Марковец 1991; Бардин и др. 1992).

Исследования проводили на Куршской косе Балтийского моря (55°05'N; 20°44'E) в 1986–1991 гг.

Куршская коса представляет собой узкую вытянутую на 97 км в северо-восточном направлении полосу суши, отделяющую Куршский залив от Балтийского моря. Ширина косы колеблется от 250 м у пос. Лесное до 3.5 км у пос. Рыбачий. Коса покрыта разновозрастными сосновыми насаждениями. В междолинах по-

нижениях произрастают естественные смешанные березово-черноольховые леса. Низменные заболоченные участки заняты черноольшанниками. На некоторых участках растут разнотравные березняки и ельники. Остатки коренных широколиственных лесов сохранились только в окрестностях пос. Рыбачий.

Основную работу проводили на полевом стационаре "Fringilla" Биологической станции Зоологического института РАН, расположенном в 23 км от основания косы. Ширина косы в районе стационара около 500 м. Большая ее часть занята дюнами; ширина полосы леса составляет около 300 м. Это в основном посадки из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) и горной (*P. montana*) 12-35-летнего возраста на песчаных грядках, перемежающиеся разнотравными березняками и березово-черноольховым лесом с подлеском из смородины и ежевики в междюнных понижениях.

Основное внимание уделяли гнездам, расположенным в естественных пустотах стволов деревьев. Начиная с 1987 г. поиск гнезд проводили преимущественно на известных нам территориях парболотных гаичек. Всего под контролем находилось до 20 территорий. Обследовали 64 гнезда. Большая их часть найдена с птенцами в возрасте от 3 до 16 сут. При достижении птенцами 7-12 сут возраста дупло вскрывали, измеряли его размеры, гнездо осматривали, птенцов кольцевали. Родителей отлавливали бойком и кольцевали. За частью гнезд удалось провести наблюдения со времени выбора дупла птицами.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На Куршской косе болотная гаичка населяет все типы лиственных и смешанных лесов, достигая в оптимальных местообитаниях плотности до 12 пар/км<sup>2</sup>. Взрослые территориальные особи строго оседлы и живут на постоянных участках обитания площадью 5-8 га. Границы уча-

стков остаются неизменными из года в год. В исследуемой популяции рассматриваемого вида максимальная зарегистрированная продолжительность жизни составила 5 лет и 5 мес (Марковец 1991).

На Куршской косе репродуктивный цикл болотной гаички от момента выбора дупла и до распада выводка занимает около 2,5 мес и длится с начала апреля до последней декады июня. В сезон размножения имеет место только одна кладка, хотя возможна повторная кладка при гибели первой. Мы не находили гнезд гаичек с повторными кладками, но в Южной Швеции повторное гнездование болотных гаичек регистрировали неоднократно (Nilsson, Smith 1988).

Территориальные самцы начинают петь на гнездовых участках с середины февраля. Наиболее активно они поют в конце марта—начале апреля и продолжают петь до начала июня. Осенью, в конце сентября, также отмечались поющие самцы.

Наиболее ранняя дата откладки первого яйца — 12 апреля 1990, наиболее поздняя — 9 мая 1987. Вылупление птенцов у разных пар происходит довольно синхронно. Так, в 70% гнезд птенцы вылупились в течение 5 сут. Медианная дата вылупления по данным за все годы — 19 мая. Птенцы обычно оставляют гнезда в первой половине июня. С конца второй декады июня большими ловушками начинают отлавливаться передвигающиеся молодые болотные гаички из распавшихся выводков (Бардин и др. 1992).

Уже к середине марта болотные гаички выбирают место для будущего гнезда. В шести случаях они загнездились в дуплах, уже использовавшихся данным видом в предыдущие годы. В четырех случаях было известно, что один или оба партнера ранее размножались в этом же дупле. В двух случаях в качестве гнездового дупла использовалось ночевочное дупло самки.

Большинство гнезд болотной гайчки (49 из 64) располагалось в морозобойных трещинах стволов деревьев. В дуплах на месте выгнивших сучков мы нашли 5 гнезд, в прочих типах дупел — 3 гнезда. В 7 случаях гайчки гнездились в дощатых искусственных гнездовьях. Чаще всего для устройства гнезд выбирались березы (*Betula pendula*) — в 50 случаях из 64. Это связано с тем, что на Куршской косе именно эти деревья более всех изъязвлены трещинами.

Распределение гнездовых дупел по высоте расположения представлено на рисунке 1. Среднее значение этого параметра составило 2.5 м ( $SE = 1.57$  м,  $n = 57$ ), медиана 2.2 м, мода 1 м. Следует заметить, что полученное распределение близко к реальному, поскольку при использовавшемся нами методе поиска гнезд (слежение за птицами) вероятность обнаружения гнезда не зависела от высоты его расположения.

Размеры гнездовых дупел приведены в таблице. Направленность летков была следующей: на север — 8, на запад — 13, на юг — 12, на восток — 11 дупел. Данные хорошо согласуются с предположе-



Рис. 1. Высота расположения гнезд гайчки.  
Fig. 1. Height distribution of the marsh tit nests.

нием о равномерном распределении направленности летков по сторонам света ( $\chi^2 = 1.3$ ;  $df = 3$ ;  $P = 0.73$ ).

Как и в других регионах, на Куршской косе основными местами гнездования болотной гайчки служат естественные пустоты в стволах деревьев. На территориях пар имеется большое количество естественных дупел. Так, на участке одной пары при тщательном обследовании на высоте до 3.5 м нашли 57 дупел, по своим параметрам пригодных для гнездования гайчек. Несмотря на насыщенность исследуемого участка косы искусственными гнездовьями (от 400 до 950 в разные

Таблица. Размеры естественных дупел, занятых болотными гайчками  
Table. Size of natural holes used by marsh tits

| Тип дупла<br>Hole type               | n  | Ширина летка, мм<br>Entrance width, mm |     | Глубина дупла, мм*<br>Hole deep, mm* |     | Макс. диаметр, мм**<br>Max. diameter, mm** |     | Мин. диаметр, мм**<br>Min. diameter, mm** |     |
|--------------------------------------|----|--|-----|--------------------------------------|-----|--|-----|---|-----|
|                                      |    | X                                      | SE  | X                                    | SE  | X  | SE  | X   | SE  |
| Морозобойные трещины<br>Frost-cracks | 47 | 32                                     | 0.9 | 183                                  | 8.4 | 102  | 3.6 | 89  | 3.1 |
| Выгнившие сучки<br>Rotten branches   | 4  | 26                                     | 2.4 | 165                                  | 8.7 | 88   | 2.5 | 76  | 1.8 |
| Все дупла<br>All holes               | 54 | 33                                     | 1.0 | 177                                  | 7.8 | 99   | 3.2 | 88  | 2.8 |

Примечания: \* — от нижнего края летка до лотка гнезда; \*\* — на уровне лотка гнезда. \* — from entrance to nest; \*\* — on the nest level.

годы), заселяемость их болотной гайчочкой была менее 0.5% — всего 7 случаев за 6 лет. Правда, следует отметить, что искусственные гнездовья развешивали в основном для большой синицы (*Parus major*) и мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*), тогда как привлечение в синичники болотной гайчки требует специальной методики (Nilsson, Smith 1988).

После того, как дупло выбрано, гайчки подготавливают его для строительства гнезда. В литературе описаны случаи самостоятельного выдалбливания дупел болотными гайчками (Сомов 1897; Noble 1913; Musselwhite 1931; Niethammer 1937; Lohrl 1938; Witherby et al. 1938; Durango 1944), однако более поздними наблюдениями эти сведения не подтверждены (Воинственский 1949, 1954; Morley 1953; Ludescher 1973; Бардин 1975; Мальчевский, Пукинский 1983). Скорее всего, разногласия по этому вопросу связаны с достаточно частыми ошибками при различении болотной гайчки и пухляка (*Parus montanus*). Нам не известны случаи, когда болотные гайчки самостоятельно выдалбливали дупла. Однако пара затрачивает много усилий на расширение и очистку полости дупла. Приходилось наблюдать, как гайчки вместе с древесной трухой вытаскивали из дупла остатки прошлогодних гнезд. У одного дупла птицы расширили лоток на 1.5 см в ширину и на 3 см в длину, причем они выщипывали кусочки живой древесины. Вокруг летка гайчки очень часто выщипывают кору и луб, как бы маркируя вход в дупло, что отмечено в 38 случаях. Обустройство дупла занимает 2-9 сут.

Согласно А. Молею (Morley 1953), инспекцией дупел и оципыванием краев летка у болотной гайчки занимаются и самец, и самка, хотя последняя делает это чаще. Считают, что расширяет и рачищает дупло преимущественно самка (Ludescher 1973; Бардин 1975), хотя есть

указания, что в этой деятельности принимает активное участие и самец (Morley 1953). Наши наблюдения подтверждают последнюю точку зрения.

Собственно гнездостроением занимается одна самка. Гнездо болотной гайчки представляет собой платформу из зеленого мха (*Polytrichum commune*, *Pleurozium schreberi*) высотой до 15 см и с лотком 5-6 см в диаметре. Лоток выстилается в основном шерстью: козули (*Capriolus capriolus*), лося (*Alces alces*), зайчарусака (*Lepus europeus*), — с примесью перьев. Постройка гнезда занимает в среднем 6 сут ( $SE = 0.45$  сут;  $n = 5$ ). Во время гнездостроения пара очень заметна: птицы часто беспокоятся около дупла, самец активно поет.

Спаривание у гайчек наблюдали во время строительства гнезда — 21 апреля 1988, 8 и 10 апреля 1991. Копуляции предшествует ритуальное выпрашивание самкой корма у самца. Перед спариванием самец преследует самку. Продолжительность акта спаривания варьирует от 18 до 34 с.

Обычно самка начинает откладывать яйца по завершении постройки гнезда. В двух случаях яйца появились в еще строящихся гнездах. В период откладки яиц самка ночует в гнезде. Покидая утром незавершенную кладку, она старательно закрывает яйца шерстью из выстилки лотка. Как правило, яйца откладываются с интервалом в 1 сут; в двух случаях последнее (девятое) яйцо появилось через 2 сут. Средние размеры яиц, мм ( $n = 23$ ): длина 16.7 ( $SE = 0.07$ ), ширина 12.6 ( $SE = 0.08$ ).

Величина полной кладки варьировала от 7 до 9 яиц и в среднем составила 8.1 яйца ( $SE = 0.23$ ). Количество птенцов в выводке на момент кольцевания было 6-10, в среднем 7.5 ( $SE = 0.16$ ).

Как и у всех синиц, у болотной гайчки насиживает кладку только самка. Полноценная инкубация начинается после откладки последнего яйца. Во время на-

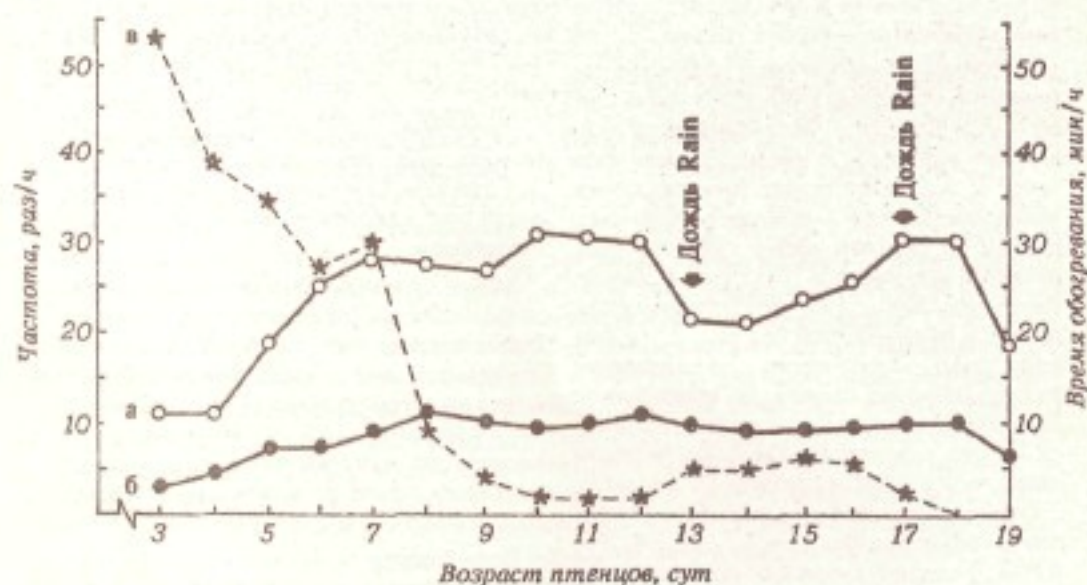


Рис. 2. Результаты наблюдения за гнездом болотной гайтки.

а — частота прилета родителей с кормом, раз/ч; б — частота выноса фекальных капсул, раз/ч; в — время, затраченное самкой на обогревание выводка, мин/ч.

Fig. 2. The data of observation for marsh tit nest.

а — feeding frequency per nest per hour; б — rate of fecal capsules removal per nest per hour; в — time expenditure of female for warming, min/hour. Abcissa — nestling age, days.

насиживания птицы ведут себя осторожно, самец редко беспокоится у дупла, когда в нем находится самка.

В период насиживания самка проводит в гнезде 21-22 ч/сут, вылетая 5-8 раз в светлое время суток (чаще во второй половине дня) на 12-46 мин. Самец кормит насиживающую самку 3-5 раз/ч. Во время насиживания и выкармливания птенцов пара предпочитает собирать корм на небольшом — около 1 га — участке леса вокруг гнезда. Насиживание продолжается 13-15, в среднем 14.1 сут.

Процесс вылупления птенцов одного выводка довольно растянут, занимая в среднем 41.2 ч ( $n = 5$ ). Между появлением первого и последнего птенцов может проходить более 2 сут. Заметная разница в возрасте птенцов одного выводка объясняется так называемой прерывистой

инкубацией в период откладки яиц. Во время вылупления самка практически не покидает гнездо. Самец кормит ее 4-5 раз/ч.

Птенцы вылупляются со светло-серым эмбриональным пухом на надглазничной, затылочной, плечевой и спинной пуховых птерилиях. Яйцевой зуб белый. Клювные валики белые с желтым оттенком. Средняя масса тела 1.03 г ( $SE = 0.015$ ).

В первые дни после вылупления самка практически не покидает гнездо (рис. 2, а), поскольку птенцы нуждаются в обогреве. После того, как птенцам исполнится 4-5 сут, самка обогревает выводок только ночью и в довольно холодные утренние часы. В пасмурные и дождливые дни она греет птенцов и днем, затрачивая

на это 5-15 мин/ч. В ночь перед вылетом самка обычно не ночует в гнезде.

Родители выкармливают птенцов в основном гусеницами и пауками (личн. сообщ. А.В. Бардина). Интенсивность кормления меняется с возрастом птенцов (рис. 2, б, в) и достигает максимальных значений (более 400 прилетов с кормом к гнезду за светлое время суток), когда птенцам исполнится 10-11 сут. В холодные и дождливые дни частота кормления птенцов уменьшается (на рис. 2 эти дни выделены), что связано с увеличением затрат времени самкой на обогревание выводка. До того, как птенцам исполнится 7-8 сут, самец приносит корм значительно чаще, чем самка (в среднем 10 и 6 раз/ч соответственно). Критерий Стьюдента для парных данных,  $t = 7.3$ ,  $df = 4$ ,  $P = 0.003$ . В последующие дни родители кормят птенцов примерно с равной частотой (14 и 12 раз/ч;  $t = 1.17$ ,  $df = 10$ ,  $P = 0.267$ ).

Поскольку разница в возрасте между птенцами достигает 2.5 сут, самые младшие птенцы в выводке нередко погибают. Часть мертвых птенцов втаптывается живыми в подстилку, а часть выносятся родителями из гнезда.

Уже в возрасте 2 сут у птенцов заметны места расположения птерилий, и можно рассмотреть кончики пеньков рулевых и маховых. Ушные отверстия открываются на 3-4 сут. Глаза приоткрываются на 4-5 сут. К 10-11-сут возрасту птенцы достигают массы тела взрослых. На 11-12 сут у них начинает функционировать кобчиковая железа. В гнезде птенцы находятся 16-20, в среднем 18.3 сут ( $SE = 0.29$ ,  $n = 16$ ).

Начиная с 14-сут при сильном беспокойстве (осмотр дупла, отлов родителей) птенцы выпрыгивают из гнезда, хотя летать в этом возрасте они еще не способны. В 15 сут птенец уже может лететь с потерей высоты и перепархивать с ветки на ветку. Вылет птенцов в возрасте 16-17 сут во всех трех случаях был спровоцирован наблюдателем (попытка осмотра

гнезда, сотрясение дерева с дуплом). Однако несмотря на преждевременный срок вылета, эти выводки благополучно выжили.

Несколько раз нам удалось проследить нормальный, неспровоцированный вылет птенцов. Считаем необходимым привести описание этого редко наблюдаемого явления.

За 1-2 сут до вылета приходилось видеть, как самка выносит из дупла гнездовой материал, возможно, создавая этим дискомфортные условия в гнезде. В день перед вылетом родители уменьшали частоту кормления (рис. 2, б). О снижении количества приносимой птенцам пищи можно судить и по количеству выносимых из гнезда капсул помета (рис. 2, в).

В день перед вылетом родители постоянно беспокоились около гнезда, самка не оставалась ночевать. Вылет птенцов начинался рано утром и происходил довольно быстро — в течение 2-3 ч. С восходом солнца родители подлетали с кормом, но не залезали в дупло, а как бы выманивали птенцов из него. Через 20-30 мин один из птенцов, выпрашивая корм, появлялся в летке. Родители, подлетая к нему с кормом, вынуждали его следовать за собой. Как только птенец покидал дупло, следовало первое кормление. Затем так же выманивались остальные птенцы. Самец и самка старались сразу увести выводок повыше в кроны деревьев. Последними из гнезда выпархивали те птенцы, которые вылупились на 1-2 сут позже остальных. Покидая гнездо, они часто опускались на землю или ветви над самой землей. Родители старались побудить их подняться как можно выше, но это не всегда удавалось. Наблюдали, как один из таких младших птенцов в течении 2 сут следовал за передвигавшимся в кронах выводком, передвигаясь по земле.

Одним из признаков благополучного вылета птенцов является наличие в гнезде неинкасулированного помета. По

мнению А.Н.Промптова (1956), инкапсуляция помета — это физиологический признак птенцов в период их гнездовой жизни. Он исчезает перед вылетом из гнезда. Как нам представляется, фекальные капсулы просто раздавливаются беспокоряющимися перед вылетом птенцами, поскольку в день вылета родители помета из гнезда не выносят. Как выяснилось, слетки могут выделять помет в капсулах и после вылета из гнезда (наблюдение относится к 16-17-сут птенцам, самым младшим в выводке).

Самец и самка водят выводок вместе. В день вылета родители стараются собрать птенцов в кронах деревьев недалеко от гнезда. В первые дни после оставления гнезда слетки малоподвижны. Выводок держится на небольшом участке леса, там, где родители собирали корм еще для гнездовых птенцов. Начиная с 23-24-сут возраста выводок начинает активно перемещаться по всей территории родительской пары. Распадение выводка происходит в возрасте птенцов 29-32, в среднем 30.3 сут.

Суммарные за все годы данные по успешности размножения болотных гайчек на Куршской косе были следующими: из 489 яиц вылупились 446 птенцов, из которых 398 вылетели. Таким образом, определенная традиционным способом общая успешность размножения составила 81.1% ( $SE = 3.5$ ). Полученное нами значение этого показателя оказалось сходным с таковым для других видов синиц и закрытогнездящихся воробьиных (Мальчевский 1959; Паевский 1985). Очень близкое значение успешности размножения для болотных гайчек, размножающихся в искусственных гнездовьях (87.8%), получено в Германии (Berndt, Winkel 1987).

Для кладок гайчки характерно довольно большое количество неразвившихся яиц — 7.6% в уцелевших до вылупления гнездах. Количество "болтунов" и "задохликов" в одной кладке от яиц варьи-

ровало от 1 до 5, в среднем составляя 0.55 погибших яиц на 1 кладку. Доля гнезд, разоренных хищниками, была невелика — 6.3% от гнезд с известной судьбой. Гибель птенцов в гнезде оценить довольно сложно, поскольку известно, что родители выносят мертвых птенцов из гнезда. В трех гнездах из восьми, находившихся под наблюдением от момента вылупления, родители вынесли по одному мертвому птенцу в возрасте 1-2 дней. Все эти птенцы вылупились последними. В одном гнезде исчезло яйцо, в котором погиб эмбрион на поздней стадии развития. Родители способны выносить из гнезда и более крупных погибших птенцов. Так, в два гнезда мы подложили по одному мертвому 6-сут птенцу. На следующий день в гнездах их уже не было, один птенец найден на земле под гнездом.

Во время откладки яиц и насиживания гайчки ведут себя около гнезда очень осторожно. В этот период птицы бросили только одно гнездо из-за обилия в дупле древесных муравьев. Поскольку 22 гнезда (35%) были найдены до вылупления птенцов, данные по разоряемости в этот период являются достаточно полными.

Большую часть гнезд болотной гайчки после вылупления птенцов разоряют куницы (*Martes martes*) или бродячие кошки (*Felis catus*) (3 случая). Одно гнездо разорено большим пестрым дятлом (*Dendrocopos major*). В другом гнезде 4 из 8 птенцов были убиты древесными муравьями. Гнезда гайчек с птенцами наиболее заметны для хищников: в это время родители интенсивно кормят выводок, гнездо демаскируют громко выпрашивающие корм птенцы. Даже в сытом состоянии они тихо попискивают. Несколько гнезд мы нашли, ориентируясь именно на этот писк. Все гнезда, разоренные наземными хищниками, располагались в относительно доступных местах — в неглубоких полостях глубиной 3, 4 и 16 см от нижнего края летка до гнезда. В по-

следнем случае куница просто разрушила гнилую переднюю стенку дупла. Нападения на гнезда происходили ночью. Спящие в гнездах самки во всех случаях были пойманы и съедены. Из птенцов была съедена только часть — те, которых хищник смог выцарапать из дупла.

Отсутствие увеличения численности гнездящихся болотных гайчек с увеличением численности искусственных гнездовых объясняется особенностями биологии этого вида: строгой оседлостью гнездящихся птиц при стабильности границ многолетних территорий пар. При этом на Куршской косе гайчка явно предпочитает естественные дупла искусственным гнездовьям. Подобная избирательность в отношении мест гнездования отмечена у этого вида и в Англии (Pettgins 1979). Привлечь болотных гайчек в искусственные гнездовья удалось в Южной Швеции (Nilsson, Smith 1985, 1988), применяя развеску специально изготовленных синичников с узким летком, а также в Германии (Berndt, Winkel 1987). Как нам представляется, при выборе места для гнезда болотная гайчка руководствуется его недоступностью: в первую очередь шириной летка, а затем глубиной полости. Развешанные орнитологами Биологической станции синичники имеют достаточно маленький леток, в среднем 3,5 см. Их глубина в среднем составляет 14 см, следовательно глубина расположения гнезда на 5-6 см меньше. Среднее же расстояние от летка до гнезда в естественных дуплах составляет около 18 см (таблица). Вероятно, по сходным причинам гайчки избегают гнездиться и в дуплах больших пестрых дятлов: такие гнезда были найдены только дважды (ширина летка в дуплах дятла 5-6 см). Интересно отметить, что на многих деревьях с дуплами болотных гайчек мы находили свежие следы когтей куниц, но гнезда, расположенные в глубоких пустотах с узким летком, были совершенно недоступны для хищников. В то же время в

искусственных гнездовьях, расположенных на участках куниц, разоряемость гнезд синиц и мухоловок-пеструшек достигает 90%.

При определении успешности размножения болотной гайчки нами не было отмечено превышения уровня гибели яиц над гибелью птенцов, что описано для многих видов воробьиных, в том числе и дуплогнездников (Павский 1985). Возможно, наблюдаемая повышенная гибель гнезд с кладками — один из артефактов, присущих исследованиям с применением искусственных гнездовий. Синичники служат многолетними гнездовьями и, расположенные стационарно, могут постоянно контролироваться хищниками в течение всего периода размножения, а также в другие сезоны, когда в них можно находить ночующих синиц. В естественных же условиях гнезда дуплогнездников становятся заметными для хищников лишь после вылупления птенцов.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бардин А.В. 1975. Сравнительное изучение жизненных циклов некоторых представителей рода *Parus* (Paridae, Aves). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: 1-24.
- Бардин А.В. 1976. Качественная характеристика птенцового корма некоторых видов синиц рода *Parus*. // *Материалы IX Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 12-17.
- Бардин А.В. 1977. Питание гнездовых птенцов гайчек и хохлатой синицы. // *Тр. Самаркандск. ун-та. Нов. сер.* 324: 90-101.
- Вардан А.В., Марковец М.Ю., Михайлов Д.В. 1992. Перемещение болотных гайчек (*Parus palustris*) на Куршской косе по данным многолетних отловов рыбачицкими ловушками. // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР*. 247.
- Виксне Я.А. 1983. Птицы Латвии. Территориальное размещение и численность. Рига: 1-320.
- Вилкс К.А., Вилкс Е.К. 1961. Сезонное размещение синиц и поползень в Латвийской ССР и их зимняя подкормка. // *Экология и миграция птиц Прибалтики*. Рига: 151-160.
- Вониственский М.А. 1949. Пичулы, пополази и синицы УССР. Киев: 1-122.
- Вониственский М.А. 1954. Семейство синицевые. // *Птицы СССР*. М.: 5: 725-783.
- Воробьев К.А. 1954. Птицы Уссурийского края. М.: 1-360.
- Ивлиев В.Г., Соколов Б.В. 1977. Семейство синицевые Paridae. // *Птицы Волжско-Камского края. Воробьиные*. М.: 48-64.



- Мальчевский А.С. 1959. Гнездовая жизнь певчих птиц. Л.: 1-281.
- Мальчевский А.С., Пухинский Ю.В. 1983. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана. Л., 2: 1-504.
- Маркозец М.Ю. 1991. О территориальном поведении болотной гайчки // *Материалы X Всесоюзного орнитологического совещания*. Минск, 2, 2: 68-69.
- Павловский В.А. 1985. Демография птиц. Л.: 1-285.
- Панов Е.Н. 1965. Структура популяции чернозольной гайчки в Южном Приморье и формы поведения, поддерживающие эту структуру // *Новости орнитологии. Материалы IX Всесоюзного орнитологического конф. Алма-Ата*: 288-290.
- Панов Е.Н. 1971. Биология и поведение чернозольной гайчки — *Parus palustris brevirostris* Tsch. на крайнем юге Приморья // *Орнитология. Исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 98-112.
- Панов Е.Н. 1973. Птицы Южного Приморья. Новосибирск: 1-376.
- Пронин А.Н. 1956. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. Л.: 1-230.
- Сомов Н.Н. 1897. Орнитологическая фауна Харьковской губернии. Харьков: 1-680.
- Сушкин П.П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей Северо-Западной Монголии. М.; Л., 2: 1-260.
- Berndt R., Winkel W. 1987. Bestandentwicklung und Brutzeit-Daten der Sumpfmelisen (*Parus palustris*) Befunde aus dem Südöstlichen Niedersachsen // *Vogelwelt*. 108, 4: 121-131.
- Durango S. 1944. Einige vergleichende Bemerkungen über die Biologie von *Parus atricapillus borealis* und *P. p. palustris* // *Ornis fenn.* 21: 33-42.
- East M., Perrins C. 1987. The effect of nestboxes on breeding populations of birds in broadleaved temperate woodlands // *Ibis*. 130: 393-401.
- Löhr H. 1938. Auffertigung von Bruthöhlen durch die Sumpfmelisen // *Beitr. Fortpfl. Biol. Vogel*. 14: 147-148.
- Ludischer F. 1973. Sumpfmelisen (*Parus p. palustris*) und Waldmelisen (*Parus montanus salicarius*) als sympatrischen Zwillingarten // *J. Ornithol.* 114: 3-46.
- Möller A. 1989. Parasites, predators and nest boxes: facts or artefacts in nest boxes studies of birds? // *Oikos*. 56: 421-423.
- Morley A. 1953. Field observation on the biology of the Marsh Tit // *Brit. Birds*. 46: 233-285.
- Musselwhite D.W. 1931. Nesting habits of the Marsh Tit // *Brit. Birds*. 25: 163.
- Niethammer G. 1937. *Handbuch der deutschen Vogelkunde*. Leipzig: 1-523.
- Nilsson J.-A., Smith H.G. 1985. Early fledging mortality and the timing of juvenile dispersal in the marsh tit *Parus palustris* // *Ornis scand.* 16: 293-298.
- Nilsson J.-A., Smith H.G. 1988. Effects of dispersal date on winter flock establishment and social dominance in Marsh Tits *Parus palustris* // *J. Anim. Ecol.* 57: 917-928.
- Noble H. 1913. Breeding habits of the Marsh and Willow Tits // *Brit. Birds*. 7: 198.
- Perrins C. 1979. *British Tits*. London: 1-304.
- Witherby H., Jourdan F., Ticehurst N., Tucker B. 1938. *The Handbook of British Birds*. London: 1-436.