

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Экспресс-выпуск • Express-issue

2001 № 143

СОДЕРЖАНИЕ

-
-
- 379-399 Питание гнездовых птенцов
и разделение родительского вклада
у сибирской гаички *Parus cinctus*.
С.Н.БАККАЛ**
-
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

The Russian Journal of Ornithology

Published from 1992

Express-issue

2001 № 143

CONTENTS

-
-
- 379-** Nestling food and allocation of parental investment
399 in the Siberian tit *Parus cinctus.*
S.N.BAKKAL
-
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Питание гнездовых птенцов и разделение родительского вклада у сибирской гаички *Parus cinctus*

С.Н.Баккал

Зоологический институт Российской Академии наук,
Университетская набережная, д. 1, Санкт-Петербург, 199034, Россия

Поступила в редакцию 21 февраля 1994

Почти все исследования по биологии сибирской, или сероголовой, гаички *Parus cinctus* выполнены в европейской части её ареала (Haftorn 1953, 1973; Järvinen 1978, 1982; Правосудов 1983, 1985, 1986, 1987; Карелин 1984, 1985; Баккал 1992; Шутова 1993). Тем не менее, даже в пределах Европы вид остаётся одним из наименее изученных представителей рода *Parus*. В частности, отсутствуют подробные сведения о питании гнездовых птенцов. Этому вопросу мы уделили специальное внимание во время полевой работы в Кандалакшском заповеднике в 1987-1993. Помимо определения состава корма птенцов и оценки его количественных характеристик (число и масса жертв, масса порций, число объектов в порции), мы попытались оценить вклад каждого из партнёров в выкармливание гнездовых птенцов, основываясь на частоте прилётов к гнезду взрослых птиц с кормом и количестве и массе приносимой добычи (Баккал 1992).

После появления работы Т.Ройамы (Royama 1966) родительская забота была предметом специальных исследований на многих видах воробьиных птиц. В большинстве работ родительский вклад самца и самки оценивали по частоте кормлений в расчёте на одного птенца. Затем эти показатели использовали для оценки влияния величины выводка, возраста птенцов и ряда других факторов на стратегии заботы о потомстве, выбираемые самкой и самцом. Т.Ройама (Там же) высказал предположение, что сама по себе частота кормления птенцов не обязательно отражает массу и питательную ценность приносимой пищи, иными словами, не является достаточной для представлении о вкладе в выкармливание потомства. Использование количественных характеристик приносимого птенцам корма оказалось более информативным, что и было подтверждено рядом исследователей (Bierman, Sealy 1982; Wittenberger 1982; Bedard, Meunier 1983; Grundel 1987 и др.). Показано, что при оценке родительского вклада по интенсивности кормления птенцов и по объёму приносимой пищи результаты могут существенно различаться; более того, эти показатели могут даже не коррелировать между собой (Bedard, Meunier 1983; Grundel 1987).

Район исследования, материал и методика

Работу проводили в 1987-1993 в Кандалакшском заповеднике на острове Великом и Ковдском полуострове Карельского берега Белого моря ($66^{\circ}35'$ с.ш., $33^{\circ}10'$ в.д.), где расположены основные заповедные лесные массивы. Ландшафты

Великого достаточно разнообразны: от равнинных на западе до скалистых на севере. Район расположен в подзоне северной тайги. Преобладающие типы леса — сосняк-зеленомошник и ельник-черничник. Еловый лес преобладает в северной части острова, где собрана большая часть материала. В северной и западной частях Великого и на юго-востоке Ковдского п-ова размещены искусственные гнездовья, которые сибирские гаички охотно занимают.

Питание птенцов изучали в 11 гнёздах. В выводках было 6 (2 гнезда), 7 (3), 8 (4) и 9 (2) птенцов. Для получения проб птенцового корма использовали метод наложения шейных лигатур (Мальчевский, Кадочников 1953), модифицированный согласно Н.Е.Зубцовскому (1974). При возрасте птенцов до 3 сут возникали проблемы с применением лигатур, поэтому в это время состав корма определяли путём наблюдений с близкого расстояния из укрытия. О доверчивости сибирских гаичек по отношению к наблюдателю ранее уже сообщалось (Спангенберг, Леонович 1960; Семенов-Тян-Шанский, Гилязов 1991). Визуальная идентификация жертв и объёма корма подтверждена сравнением с фотографиями, сделанными во время наблюдений с помощью фотоаппарата с 300-мм объективом, установленным в 3 м от летка. Известно, что определение пищевых объектов по фотографиям успешно применялось при изучении рациона птенцов (Кречмар 1978; Bedard, Meunier 1983; Cowie, Hinsley 1988; Grundel 1990 и др.). За гнёздами с подросшими птенцами также вели наблюдения из укрытий, установленных в 6-8 м от дупла. За день до вылупления птенцов у каждого гнезда отлавливали и индивидуально метили одного или обоих родителей. Мечение производили окрашиванием оперения растворами пикриновой кислоты или анилиновых красителей. В день вылупления возраст птенцов обозначали как 0 сут, на следующий день — 1 сут и т.д. Ежедневно в определённое время птенцов взвешивали с точностью до 0.05-0.1 г. При наблюдениях за поведением родителей провели серию круглосуточных наблюдений общей продолжительностью 353 ч. Как альтернатива “дорогостоящему” непрерывному наблюдению в течение суток в 1991 мы использовали метод случайных многомоментных наблюдений (Бардин, Ильина 1986) общей продолжительностью 233 ч. Оценку активности животных этим методом успешно применяли и в других исследованиях (Jacobsen, Wiggins 1982; Bedard, Meunier 1983; Szekely 1985). Общее время наблюдений за поведением родителей в период выкармливания птенцов составило 586 ч.

При анализе данных отдельно рассматривали два периода гнездовой жизни птенцов: 1) 0-10 сут и 2) 11-19 сут. Сбор пищевых проб вели параллельно с наблюдениями за интенсивностью кормления в тех же гнёздах. Сеансы сбора корма птенцов планировали заранее. Чтобы свести к минимуму беспокойство птиц и сбить их ритма активности, лигатуры накладывали птенцам на время не более 20 мин, за которое собирали 2-4 порции корма. Образцы, полученные при наложении лигатур на более длительное время, по своим характеристикам не отличались от полученных после 1-2 прилётов обоих родителей, однако при длительном сеансе сбора корма почти вдвое снижалась частота прилётов взрослых птиц с кормом, а масса приносимой пищи становилась более изменчивой. Воздействие лигатур на поведение родителей и птенцов уже неоднократно обсуждалось (Бардин 1977; Johnson *et al.* 1980; Pascua, Peris 1992). Эмпирически было установлено, что для получения наиболее полного представления о питании гнездовых птенцов величина выборки пищи должна быть больше в начале и конце периода пребывания птенцов в гнезде (Henry 1982).

Следуя этим рекомендациям, мы собрали у птенцов в возрасте 1-6 сут 143 порции, 7-12 сут — 97, 13-19 сут — 131 порцию корма. Сырой корм, извлечённый из пищеводов птенцов, после удаления излишков влаги фильтровальной бу-

магой в течение 10-20 мин, взвешивали на аналитических весах с точностью до 1 мг. Всего мы изучили 1179 объектов корма общей массой 54.524 г. Для статистических оценок использовали те же методы, что и в предшествующих исследованиях (Баккал 1992, 1993).

Результаты

Характеристики птенцового корма

Основную роль в питании гнездовых птенцов сибирской гаички как по числу, так и по массе играли чешуекрылые Lepidoptera, в основном гусеницы Geometridae и Noctuidae, а также Gelechiidae.

Чаще всего в корме встречались гусеницы осенней и зимней пядениц *Oporinia* (= *Epirrita*) *autumnata* и *Operophtera brumata*. На долю осенней пяденицы приходилось более 62%. Гусеницы этих двух видов очень похожи как по внешнему виду, так и по срокам развития и местам обитания. В некоторые годы их численность может быть очень высокой. Например, в 1992 году на некоторых островах Северного архипелага Кандалакшского залива (Е.В.Шутова, устн. сообщ.), а в 1993 на Великом (наши данные) эти гусеницы на большой площади сильно повредили кустарнички черники, а местами сильно обьели или полностью уничтожили листья берёз. Осенняя и зимняя пяденицы обычны в районе исследования каждый год и являются в сезон своего обилия одним из основных кормов большинства воробышных птиц и их птенцов. О большом значении *O. autumnata* в питании Passeriformes сообщалось для разных районов европейской тайги (Itåmies *et al.* 1982; Lindström 1987; Hogstad 1988; Баккал и др. 1992).

В разные годы от 64.5 до 73.4% взятых на Великом порциях корма сибирской гаички содержали гусениц Geometridae, а 46% порций состояли исключительно из них. Меньшее значение имели гусеницы Noctuidae. Это были самые крупные объекты в корме птенцов, получаемые ими только в конце второго возрастного периода. Из Gelechiidae в пробах обнаружены только 9 мелких гусениц.

В среднем встречаемость гусениц была сходной в порциях, приносимых самцами и самками. Однако их доля по числу экземпляров и массе в среднем была выше в корме, собранном самцами (табл. 1).

Гусениц мы разделили по массе и длине на 4 класса: 1) 15-30 мг и 8-12 мм, 2) 30-65 мг и 12-16 мм, 3) 65-100 мг и 16-20 мм, 4) > 100 мг и > 20 мм. Встречаемость разных размерных классов гусениц в корме в зависимости от возраста птенцов и величины выводка показана на рисунке 1. Доля 2-го класса оказалась самой высокой для большинства выводков и птенцов всех возрастов. Средняя масса гусеницы, принесённой самцом, составила 42.3 ± 2.4 (S.E.) мг, самкой — 58.2 ± 6.1 мг. Различия значимы (двусторонний t-критерий, $t = 3.11$, $P < 0.05$).

Имаго Lepidoptera встречались в корме в 10-20 раз реже, чем гусеницы, в основном в конце 2-го возрастного периода. До вида определены бабочки *Entephria caesiata*, *Gnophos ambiguata*, *Electrophaes corylata* (Geometridae). Часть этих бабочек оказались наиболее массовыми при учёте насекомых в Финской Лапландии (Itåmies *et al.* 1982). В пище обнаружены также бабочки

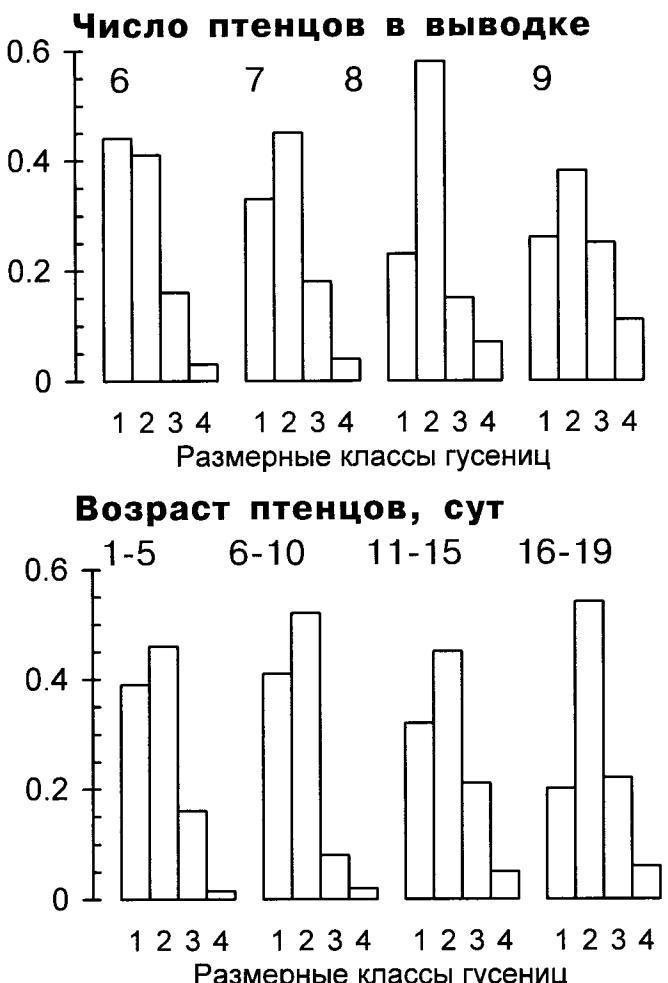


Рис. 1. Встречаемость гусениц разных размерных классов в корме птенцов *Parus cinctus* в зависимости от величины выводка и возраста птенцов.

возраста 8-10 сут нам удавалось извлекать из их пищеводов жуков, также как находить этих насекомых на дне гнезда под птенцами. Список определённых жуков был весьма разнообразен: Byrrhidae (*Byrrhus* sp.); Cantharidae (*Podabrus* sp.); Elateridae (*Dolopius* sp., *Selatosomus melanoholius*); Curculionidae; Staphylinidae (*Crepidus maxillosus*); Carabidae (*Calathus micropterus*); Oedemeridae; Chrysomelidae (*Adoxus obscurus*); Cerambicidae (*Tetropium* sp., *Lepatura rubra*). Около 79% жуков (23 экз.) составляли листоеды, усачи и щелкунцы, тогда как остальные встречались единичными экземплярами. По массе доля жуков в корме птенцов в разные годы не превышала 1.7-2.8%.

Нематоптера — одна из важных групп в рационе птенцов синиц. В большинстве работ по питанию видов *Parus* указывается, что родители приносят в гнездо в основном личинок пилильщиков. В нашем случае сибирские гаички скармливали птенцам в основном имаго пилильщиков. В добыче самцов встречались преимущественно имаго Cimbicidae (*Zaraea fasciata*), а Argidae (*Arge metallica*) и Tenthredinidae (*Rhogogaster punctulata*) попадались реже. В добыче же самок булавоусые пилильщики были представлены в

Satyridae. Две куколки Tortricidae встречены в порциях, принесённых самкой.

Согласно литературным данным, чешуекрылые — основной корм синиц рода *Parus* в гнездовой период. Однако доля Lepidoptera в диете птенцов обычно редко превышает 50%, тогда как в рационе птенцов *P. cinctus* она всегда была больше 60%.

Жуки Coleoptera — одна из наименее значимых групп Insecta в питании птенцов *P. cinctus* как по числу экземпляров, так и по массе. Во многих работах по питанию мелких воробьиных установлено, что доля в рационе насекомых с жёсткими хитиновыми покровами увеличивается с началом интенсивного роста оперения у птенцов, т.е. во второй половине их гнездовой жизни. В случаях, когда родители пытаются скормить грубых насекомых маленьким птенцам, то последние отвергают корм, и он падает на дно гнезда. То же самое наблюдали и мы. После достижения птенцами сибирской гаички

из их пищеводов жуков, также

Таблица 1. Состав и количественная характеристика групп беспозвоночных, приносимых самцами и самками сибирской гаички гнездовым птенцам (371 порция)

Систематическая группа и стадия развития	Самцы (164 порции)				Самки (207 порций)			
	<i>n</i>	% <i>n</i>	<i>m</i>	% <i>m</i>	<i>n</i>	% <i>n</i>	<i>m</i>	% <i>m</i>
ARTHROPODA								
Insecta								
Lepidoptera	imago	21	3.2	357	1.3	29	5.5	521
	pupae	—	—	—	—	2	0.4	58
	larvae	417	63.8	17639	63.8	275	52.4	16005
Coleoptera		17	2.6	553	2.0	12	2.3	390
Hymenoptera:								
Cimbicidae	imago	42	6.4	2058	7.4	15	2.9	461
Argidae	imago	5	0.8	235	0.8	5	0.9	238
Tenthredinidae	imago	9	1.4	339	1.3	10	1.9	381
	larvae	3	0.4	87	0.3	9	1.7	266
Formicidae	imago	13	2.0	145	0.5	—	—	—
Diptera	imago	8	1.2	248	0.9	35	6.7	2482
	larvae	—	—	—	—	9	1.7	361
Arachnida								
Aranei		111	17.0	5916	21.4	94	17.9	5377
Opiliones		8	1.2	79	0.3	21	4.0	178
MOLLUSCA		—	—	—	—	9	1.7	150
Gastropoda		—	—	—	—	—	—	6
ВСЕГО:		654	100.0	27656	100.0	525	100.0	26868
								100.0

Обозначения: *n* — число экземпляров, %*n* — доля по числу экземпляров, *m* — масса (мг), %*m* — доля по массе.

таком же объёме, как и аргиды и настоящие пилильщики вместе взятые. Ложногусениц Tenthredinidae чаще приносили самки, однако доля личинок была на порядок ниже, чем имаго (табл. 1).

Formicidae играли менее важную роль. Они обнаружены только в корме, принесённом самцами. Кроме мелких *Formica fusca*, встречены 3 расчленённые особи крупных *Camponotus herculeanus*.

Hymenoptera составляли 7.7% от общей массы корма. Самцы приносили птенцам в 2.5 раза больше (по массе) перепончатокрылых, чем самки.

Diptera играли в питании птенцов такую же (или чуть меньшую) роль, как Hymenoptera. Однако двукрылых чаще добывали самки. Только самки приносили в гнёзда личинок двукрылых, а имаго они приносили на порядок больше (по массе), чем самцы. Встречаемость Diptera в пробах корма была низкой. Из собранных порций только три целиком состояли из этих насекомых. Мы ни разу не встретили порций с большим количеством двукрылых, как это часто описывают в отношении Chironomidae. Самки сибирской гаички приносили птенцам крупных Diptera, в основном Tipulidae, а также Syrphidae, число которых в порции не превышало 2 экз. Tipulidae встречались в корме в 2.6 раза чаще Syrphidae. Среди последних преобладали *Syrphus lapponicus* и *S. cinctellus*, реже попадались *S. ribessii*, *S. luniger* и *S. balteatus*, 2 раза отмечены *Seromyia nigra*. Самцы принесли 4 мелких толкунчиков Empididae (2 экз. *Empis* sp., 2 экз. *Rhamphomyia* sp.) и 4 тахины Tachinidae. Крупные двукрылые составили около 80% от массы всех Diptera и 5% от массы всей пищи.

Вторая по важности в питании птенцов сибирской гаички группа — Arachnida, прежде всего пауки Aranei. На долю сенокосцев Opiliones пришлось 0.5% от массы всего корма, на долю Aranei — 21%. Сенокосцы встречались в пище птенцов разного возраста, но чаще в первый возрастной период. Масса некоторых экземпляров не превышала 5-6 мг.

Доля пауков в питании оставалась примерно на одном уровне в разные годы: если их доля по числу экземпляров убывала, то доля по массе увели-

**Таблица 2. Доля пауков разных семейств
в корме гнездовых птенцов сибирской гаички**

Семейство	Корм, принесённый самцом				Корм, принесённый самкой			
	<i>n</i>	% <i>n</i>	<i>m</i>	% <i>m</i>	<i>n</i>	% <i>n</i>	<i>m</i>	% <i>m</i>
Thomisidae	61	55.0	3245	54.9	39	41.5	2227	41.4
Lycosidae	6	5.4	318	5.4	8	8.5	452	8.4
Clubionidae	11	9.9	504	8.5	26	27.5	1459	27.1
Araneidae	31	27.9	1770	29.9	16	17.0	1009	18.8
Salticidae	—	—	—	—	5	5.3	230	4.3
Gnaphosidae	2	1.8	79	1.3	—	—	—	—
ВСЕГО	111	100.0	5916	100.0	94	100.0	5377	100.0

Обозначения: как в таблице 1.

чивалась. Пауки разных семейств имели разное значение в питании птенцов разного возраста. Как видно из таблицы 2, наиболее предпочтаемой группой оказались Thomisidae (*Xysticus* sp., *X. cristatus*, *Thanatus* sp., *Philodromus* sp.), найденные в пище всех выводков. Большое значение имели Clubionidae (*Clubiona* sp.) и Araneidae (*Araneus* spp.). Реже встречались Lycosidae (*Alopecosa* sp., *Pardosa* sp.), Salticidae (*Evarcha* sp.) и Gnaphosidae (*Gnaphosa* sp., *Haplodrassus signifer*).

В первую половину гнездовой жизни птенцов в их питании главную роль играли Thomisidae и, отчасти, Clubionidae. Иногда на дне гнезда с маленькими птенцами находили крупных крестовиков *Araneus*, которых птенцы не смогли проглотить и выронили.

На протяжении всего времени пребывания птенцов в гнезде основную массу Thomisidae и Araneidae приносили самцы, а Clubionidae — самки. В среднем самки приносили более крупных пауков (57.2 мг), чем самцы (53.3 мг), однако различия статистически не значимы ($P > 0.1$).

Пауки Thomisidae чаще встречаются на деревьях, а Lycosidae на земле (Török 1986). В районе исследований сибирские гаички с одинаковым успехом охотятся на пауков как на разных частях деревьев, так и на земле среди трав и кустарничков. Интересно, что в пище птенцов сибирской гаички совершенно отсутствовали Linyphiidae, преобладающие по численности среди всех пауков на островах Кандалакшского залива (Бызова и др. 1986) и в северных районах Финляндии и Норвегии. По нашим данным, Linyphiidae обычны в корме птенцов других воробынных: *Ficedula hypoleuca*, *Fringilla montifringilla*, *Bombycilla garrulus*, *Parus major*.

В пище 16-18-сут птенцов в 5 из 11 выводков сибирской гаички обнаружены моллюски: *Littorina saxatilis* (4 экз.) и *Discus ruderatus* (5 экз.). Во всех случаях моллюсков приносили самки. Размеры раковин не превышали 5-6 мм, а масса моллюсков варьировала от 12.5 до 42 мг. Гнёзда, где найдены *L. saxatilis*, находились на расстоянии 60, 80, 310 и 380 м от литорали. *D. ruderatus* — самый распространённый из 15 видов наземных моллюсков островов Кандалакшского залива, встречающийся во всех лесных биотопах (Бызова и др. 1986). После вылета птенцов в некоторых гнёздах также были найдены раковины литторин. Судя по их деформированности, они прошли через пищеварительный тракт птенцов. Следует отметить, что у самых обычных птиц-дуплогнёздников острова — *F. hypoleuca* и *Phoenicurus phoenicurus* — в птенцовом корме обнаружено гораздо больше моллюсков (Баккал 1995). Это даёт основание полагать, что роль моллюсков как источника кальция не очень существенна в птенцовом питании *P. cinctus*.

Кроме моллюсков с раковинами, самки приносили птенцам другой вид минерального корма — скорлупу яиц. Её находили 4 раза в пище птенцов в возрасте 6-8 сут. Всего богатые кальцием кормовые объекты составили менее 0.5% от всего объёма птенцовского корма.

Только 3 раза в пище птенцов в возрасте 6-8 сут обнаружен растительный корм — принесённые самкой вегетативные почки и кроющие чешуи сосны *Pinus sylvestris*.

Известно, что сибирские гаички запасают часть найденного корма на протяжении всего года (Правосудов 1985, 1986, 1987). Нам удалось наблюдать, как гаички обоего пола запасают пищу в период выкармливания птенцов. В одном случае самец на 3-и сут после вылупления птенцов спрятал под кору на стволе сосны двух найденных гусениц, а через 2 ч эти запасы были изъяты и скормлены птенцам. В другом случае самка на 8-е сут после вылупления птенцов спрятала паука и почку сосны в 7 м от гнезда, а через 4.5 ч скормила их птенцам. Такое краткосрочное припрятывание найденного корма во время выкармливания птенцов наблюдал только С.Хафторн (Haftorn 1973) в центральной Норвегии, предположивший, что такие запасы могут иметь значение для выживания выводка.

Вопрос о степени соответствия пищи птенцов и взрослых птиц остаётся открытым, поскольку имеющегося материала не достаточно для однозначного ответа. Согласно Г.А.Новикову (1952), *P. cinctus* питаются летом исключительно членистоногими, среди которых преобладают Aranei, имаго Curculionidae, Aphidodea и гусеницы Lepidoptera. Встречаемость пауков в желудках взрослых гаичек достигала 83%, жуков-долгоносиков — 67%, тлей — 33%, гусениц — 28%. В Русской Лапландии отмечали, что только Coleoptera встречались у взрослых сибирских гаичек реже, чем у птенцов (Семенов-Тян-Шанский, Гилязов 1991).

Показатели родительского вклада и разделение родительской заботы

Сибирская гаичка — типичный дуплогнездник и всегда занимает готовые дупла, в том числе охотно заселяет искусственные гнездовья. Гнездо строит только самка. В полной кладке 6-11, в среднем 7.83 ± 0.39 яиц ($n = 14$, 1987-1993). Насиживает одна самка, самец её кормит. Период насиживания в среднем длился 14.4 сут (Баккал 1992). В разные годы самки приступали к насиживанию 26 мая-11 июня. Продолжительность периода нахождения птенцов в гнезде варьировала от 17 до 20 сут, в среднем составляя 18.7 ± 0.1 сут, что соответствует данным других авторов (Pulliainen 1977; Järvinen 1982; Шутова 1993). Среднее число слёtkов в выводке составило 6.6. Разорения гнёзд гаички хищниками не отмечено.

Повторное гнездование наблюдали только один раз после потери первой кладки, в которой все яйца оказались неоплодотворёнными.

Результаты индивидуального мечения подтвердили строгую оседлость сибирской гаички на острове Великом. Пары из года в год живут и гнездятся на постоянных территориях. Одна из наблюдавшихся пар в течение 3 лет гнездилась на участке площадью около 5 га. Ни один из окольцованных в 1987-1992 слёtkов не был обнаружен впоследствии на исследуемой территории. Средняя ежегодная выживаемость сибирских гаичек на севере Финляндии не превышает 49% (Virkkala 1990).

Дополнительная информация по биологии размножения *P. cinctus* на островах Кандалакшского залива представлена в других работах (Баккал 1992; Шутова 1993).

Вылупление всех птенцов выводка обычно происходит одновременно, реже в течение 6-10 ч. Обогревает птенцов только самка. Продолжитель-

Таблица 3. Изменение затрат времени (мин/ч) на обогревание птенцов самкой в зависимости от величины выводка и возраста птенцов у сибирской гаички на острове Великом в 1987-1993 годах

Возраст, сут	Число птенцов в выводке					Все выводки
	6	7	8	9	11	
1-2	49.5±1.7 (10)	45.6±1.6 (25)	47.8±1.5 (12)	42.9±1.5 (18)	40.7±1.7 (6)	45.3±0.9 (71)
3-4	40.1±1.8 (11)	38.2±1.7 (24)	37.9±1.8 (9)	32.6±1.7 (8)	30.1±2.0 (9)	35.8±1.0 (61)
5-6	27.2±2.0 (14)	24.2±2.2 (11)	21.5±1.8 (14)	24.4±1.4 (25)	19.4±1.9 (7)	23.3±1.1 (71)
7-8	19.1±2.1 (13)	17.9±2.5 (11)	11.8±2.2 (8)	9.7±1.6 (23)	5.3±2.8 (10)	12.8±1.5 (65)
9-10	13.1±1.9 (20)	10.8±3.5 (9)	7.3±2.0 (19)	3.5±1.8 (18)	2.6±1.7 (13)	7.5±1.0 (79)

Примечания: показаны средние значения ± S.E.; в скобках — число часов наблюдений.

ность обогревания в час в течение дня (y) в первый возрастной период значимо уменьшалась с увеличением возраста птенцов (x):

$$y = 51.86 - 5.21x,$$

($r = -0.793$; $P < 0.001$). В среднем затраты времени на обогревание сократились от 49.5 мин/ч (82.5% времени дневной активности) в возрасте птенцов 1-2 сут до 3 мин/ч (5%) , когда птенцам было 9-10 сут (табл. 3).

В известной мере интенсивность дневного обогревания птенцов зависела от степени участия самца в выкармливании: чем чаще самец прилетал с кормом, тем меньше самка грела птенцов. В первые 5 сут после появления птенцов самец относительно регулярно кормил самку в дупле или поблизости от него (Баккал 1992). Доля корма, получаемого самкой от самца, в этот период не превышала 10-12% и в среднем составляла 4.5%. Если в день вылупления самка редко приносила корм для птенцов, то уже через сутки доля её участия в кормлении достигала 18-28% и в дальнейшем постепенно увеличивалась до окончания периода, когда птенцы нуждались в обогреве. Установлено, что время дня в первый возрастной период птенцов значимо влияло на частоту прилётов самца с кормом, а во второй возрастной период — на частоту прилёта и самца, и самки (Там же). Из материала, представленного на рисунке 2, хорошо видно, что в течение активного дня ритмика кормления птенцов не зависит от пола: когда частота прилётов увеличивается у самца, она увеличивается и у самки. Частота кормления самки находится в обратной зависимости с затратами времени на обогревание птенцов в течение первого возрастного периода ($r_s = -0.715$; $P < 0.001$). Именно поэтому в ранние утренние часы необходимость дольше греть птенцов приводила к низкой частоте их кормления. Оказалось, что и во втором возрастном периоде при увеличивающейся потребности птенцов

в корме и отсутствии необходимости их регулярно обогревать самки сохраняли прежний ритм дневной активности. Если судить только по частоте кормления, то наибольшую активность оба партнёра проявляли с 5 до 8 ч и с 14 до 17 ч (время местное солнечное).

Величина выводка не влияла на время, расходуемое на обогревание 1-6 сут птенцов. Однако в возрасте 7-10 сут выводки из 6-7 птенцов обогревались значительно больше, чем любые выводки из 8, 9 и 11 птенцов. В

целом в первый возрастной период проявлялась слабая, но значимая отрицательная корреляция между этими показателями ($r_s = -0.182; P < 0.001$).

При оценке относительного вклада самцов по частоте кормления установлено, что их доля в числе принесённых порций составила около 54%. Причём значимые различия между половами по этому показателю отсутствовали. Родительский вклад в разных по величине выводках оказался разным (рис. 3). Самцы меньше кормили выводки из 6 птенцов (46.0%), тогда как в гнёзда с 7, 8, 9 и 11 птенцами приносили, соответственно, 63.2, 49.6, 51.9 и 57.8% от общего числа порций. С увеличением возраста птенцов доля участия самцов в выкармливании (по числу кормовых прилётов) имела тенденцию к снижению: в 1-3 сут — 68.8%, 4-6 — 54.7%, 7-9 — 49.7%, 10-12 — 48.9%, 13-15 — 53.9%, 16-18 — 46.3%. Больше всего самцы заботились о птенцах в возрасте до 6 сут, т.е. в период, когда самки обогревали выводки. Между частотой кормовых прилётов

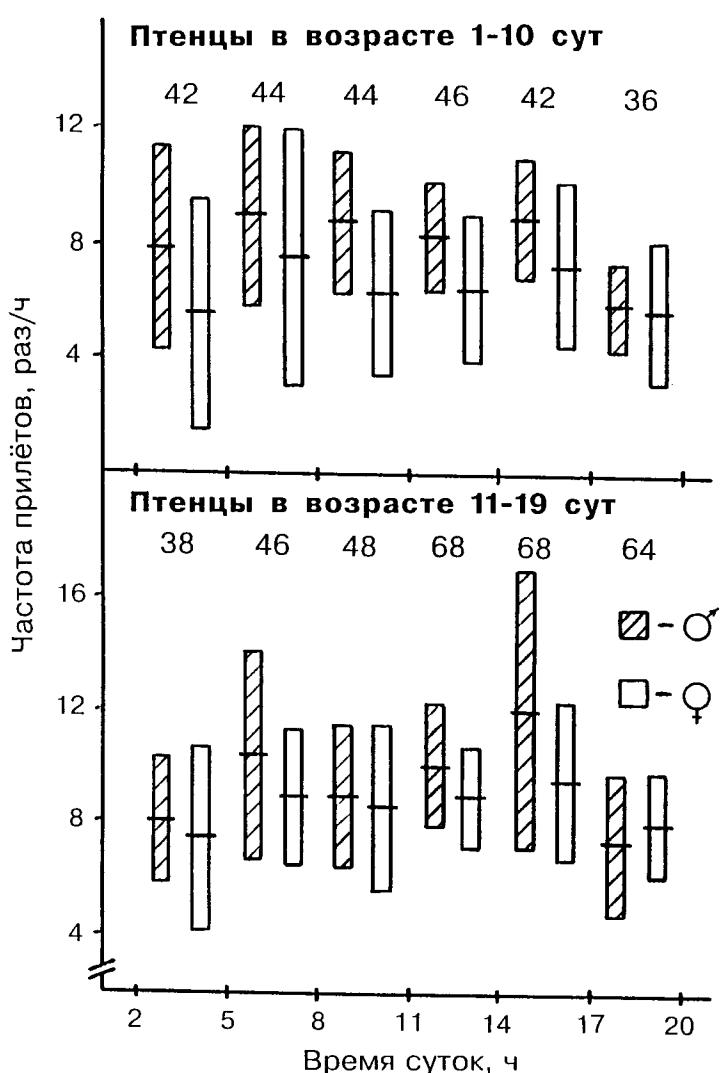


Рис. 2. Изменение частоты прилётов с кормом ($\bar{X} \pm S.D.$) самца и самки сибирской гаички в зависимости от времени дня. Числа на поле графика — величина совместной выборки.

самца и самки выявлены значимые различия только в возрасте птенцов 1-3 сут (критерий χ^2 , $P < 0.01$). Установлена слабая, но значимая положительная корреляция между частотой прилётов с кормом и величиной выводка в первом возрастном периоде — как для самцов, так и для самок (Баккал 1992). Однако изменение величины выводка от 6 до 8 птенцов приводило к увеличению или выравниванию интенсивности кормления

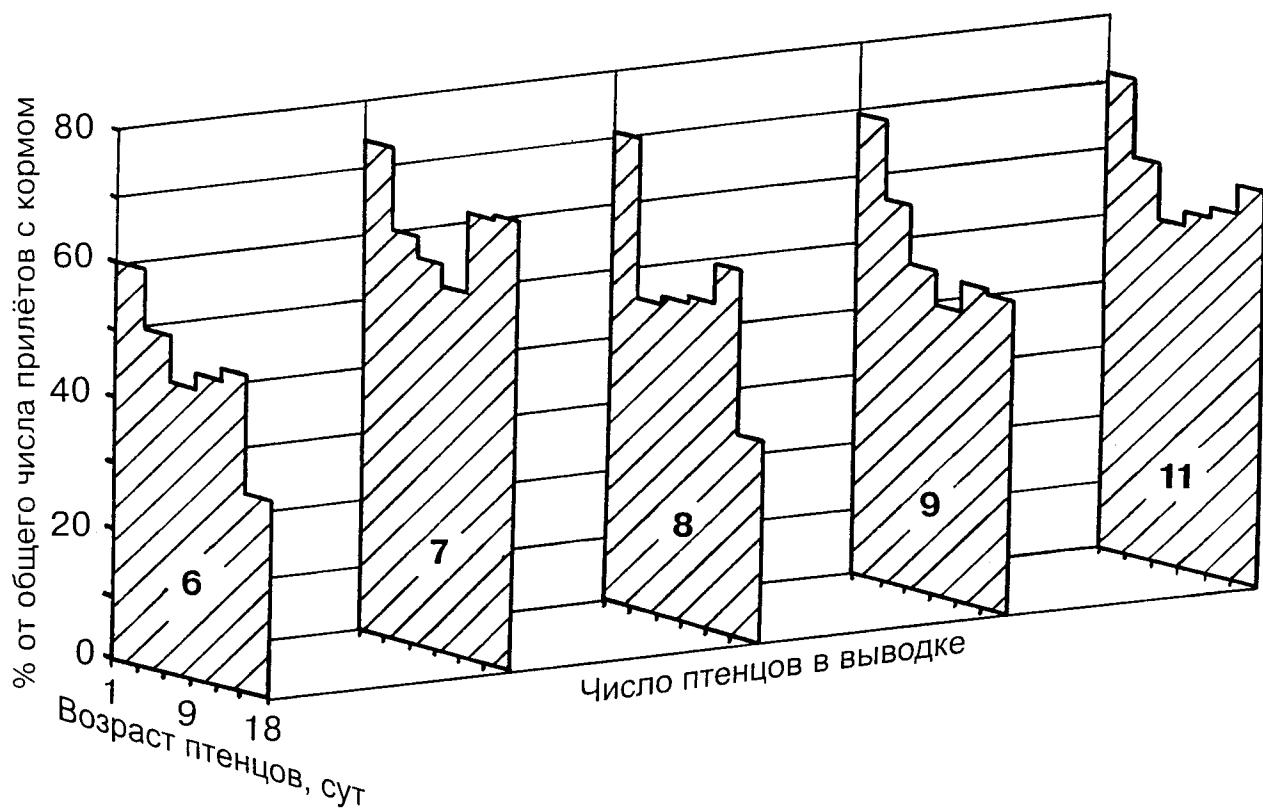


Рис. 3. Изменение относительного вклада самца в кормление птенцов в зависимости от возраста птенцов и величины выводка.

каждого птенца, тогда как в выводках с 9 птенцами наблюдали резкое снижение величины этого показателя (Там же). Объяснить такое поведение родителей, используя только такой показатель, как частота кормлений, не представлялось возможным.

Параллельно с частотой кормления были проанализированы характеристики принесённого птенцам корма: масса порций, а также число и масса кормовых объектов в них. Результаты, представленные в таблице 4, показывают, что в гнёздах с 9 птенцами как самки, так и самцы увеличивали массу порций за счёт увеличения числа объектов в ней, тогда как в выводках меньшей величины масса порций увеличивалась за счёт охоты на более крупных жертв. Эти особенности поведения взрослых птиц были характерны для обоих возрастных периодов птенцов. Таким образом, изменения при выкармливании выводков выше средней величины были связаны со снижением интенсивности кормления и увеличением числа жертв, приносимых за один раз, в результате чего масса порций увеличивалась. Однако, если средняя масса объекта в порциях, принесённых самцами (35.3, 34.3 и 39.6 мг) и самками (41.2, 50.1 и 53.1 мг), увеличивалась в ряду выводков из 6, 7 и 8 птенцов, то в выводках из 9 птенцов, напротив, снижалась (порции самцов — 37.4 мг, самок — 35.5 мг). В порциях, принесённых самками в оба возрастных периода, средняя масса жертвы была больше, чем в порциях самцов (различия значимы при $P < 0.01$ и $P < 0.05$).

**Таблица 4. Частота прилётов, число объектов в порции и масса порций ($X \pm S.E.$),
принесённых птенцам сибирской гаички в зависимости от возраста и величины выводка**

Число птенцов в выводке	Возраст птенцов, сут	Число часов наблюдений	Число прилётов на 1 птенца в 1 час		Число изъятых порций	Число объектов корма в порции		Сырая масса порций корма, мг	
			Самцы	Самки		Самцы	Самки	Самцы	Самки
6	1-10	58	1.44±0.24	0.94±0.14	37	4.38±0.44	3.14±0.41	126±18	122±20
6	11-19	48	1.62±0.18	0.98±0.16	30	4.11±0.36	3.22±0.34	169±21	140±14
7	1-10	78	1.12±0.24	0.62±0.21	48	5.01±0.73	3.17±0.39	140±15	124±19
7	11-19	64	1.64±0.23	0.99±0.16	42	4.46±0.58	2.36±0.28	181±18	144±22
8	1-10	103	0.99±0.18	0.86±0.23	67	4.75±0.61	2.53±0.54	154±11	100±17
8	11-19	99	1.23±0.31	1.11±0.21	60	4.16±0.43	1.92±0.29	194±19	128±15
9	1-10	69	0.78±0.13	0.48±0.12	41	5.14±0.74	4.21±0.70	172±31	128±17
9	11-19	67	0.78±0.17	0.92±0.11	46	5.17±0.59	3.73±0.48	213±24	151±21

**Таблица 5. Суточный прирост массы тела (в % от массы тела в предыдущие сутки)
птенцов сибирской гаички в зависимости от величины выводка**

Число птенцов в выводке	Число гнёзд	Возраст птенцов, сут												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13-19
6	2	52.6	35.5	40.0	36.4	29.5	23.2	13.4	9.5	4.3	8.8	6.0	4.0	0.2-3.2
7	3	41.5	40.3	44.8	33.3	30.6	24.0	13.5	11.4	3.4	7.4	7.0	2.4	0.7-4.3
8	4	68.8	35.8	32.7	33.7	29.0	23.5	9.8	11.3	1.9	8.3	4.6	3.1	0.2-2.3
9	2	60.0	43.1	37.3	35.3	23.7	22.1	11.2	9.5	3.8	4.7	3.5	5.2	0.1-4.2
11	1	66.2	38.9	30.0	30.8	27.5	21.2	10.8	11.1	3.7	6.3	2.4	4.9	0.3-3.1

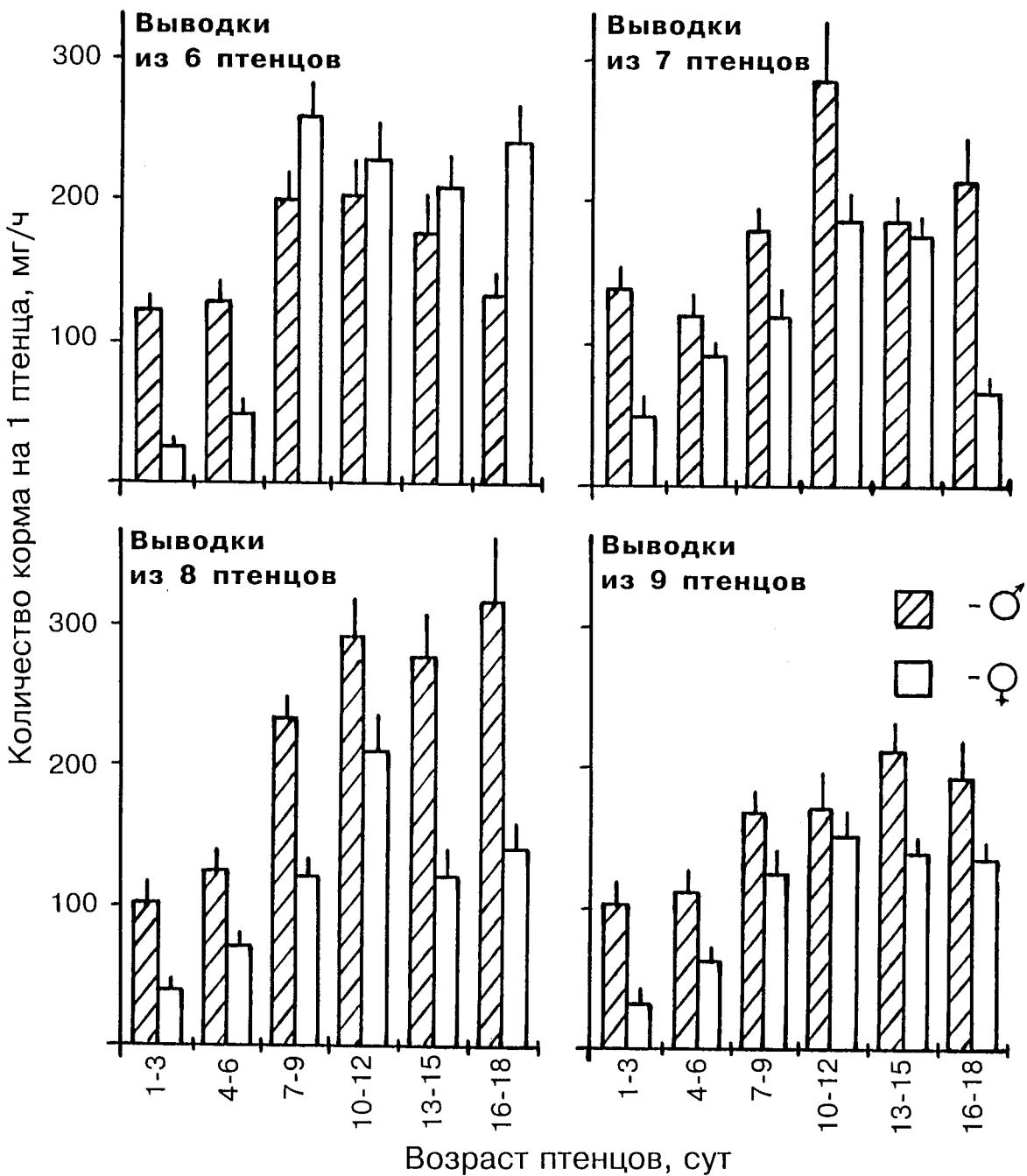


Рис. 4. Влияние возраста птенцов на количество корма, приносимого самцом и самкой в расчёте на одного птенца у сибирской гаички.
Представлены средние значения и среднеквадратичная ошибка (S.E.).

Следует учесть, что по сравнению с остальными выводками, в гнёздах с 9 птенцами число прилётов в расчёте на одного птенца уменьшалось с возрастом (табл. 4). Только в этих гнёздах самцы не изменяли частоту прилётов в расчёте на одного птенца в оба возрастных периода. Следовательно, количество корма, получаемое птенцами в этих выводках, было меньше, несмотря на увеличение массы порций, приносимых обоими родителями.

Оценивая общее количество корма, принесённого одному птенцу в час, отмечали резкое увеличение величины этого показателя: от 120-200 мг/ч в

возрасте 1-3 сут до 450-500 мг/ч в возрасте 10-12 сут. Затем происходило некоторое снижение величины этого показателя, продолжавшееся до вылета птенцов из гнезда (рис. 4). Участие самцов в кормлении (доля по массе принесённого корма) было неравнозначным на разных этапах гнездовой жизни птенцов: в возрасте 1-3 сут — 76.0%, 4-6 — 64.0%, 7-9 — 53.7%, 10-12 — 54.7%, 13-15 — 56.7%, 16-18 сут — 60.9%. Различия между полами заключались в “реверсивном” изменении принесённой массы корма в расчёте на одного птенца в течение первого возрастного периода. По мере дальнейшего роста птенцов было характерным более равномерное изменение массы принесённого корма. В выводках из 6 птенцов после достижения ими 7-сут возраста вклад самца был ниже, чем самки, тогда как во всех остальных выводках роль самца оставалась ведущей (рис. 4). О том, что самцы в середине гнездового периода приносят птенцам более крупные порции, чем самки, сообщалось из Шведской Лапландии (Creutz 1958).

Согласно приведённым данным, выводки из 6 птенцов в течение гнездового периода получали 690 г сырого корма, из 7 птенцов — 760 г, из 8 — 800 г, из 9 — 740 г. Каждый птенец в этих выводках в среднем получал, соответственно, 115, 109, 100 и 82 г сырого корма, а количество скормленных одному птенцу кормовых объектов за весь период нахождения в гнезде составило, соответственно, 18770, 20130, 18750 и 20030 экземпляров. Следовательно, наибольшая масса условной кормовой единицы оказалась в порциях, принесённых выводкам из 8 птенцов — 43 мг, а наименьшая — выводкам из 6 и 9 птенцов — 37 мг. По данным А.В.Бардина (1977) из Псковской обл., средняя сырая массы условной кормовой единицы в корме пухляка *Parus montanus* составила 60 мг, болотной гаички *P. palustris* — 90 мг, хохлатой синицы *P. cristatus* — 50 мг, т.е. в 1.5-2 раза больше, чем у *P. cinctus* в Мурманской обл.

Рост птенцов

Масса тела только что вылупившегося птенца 1.30 ± 0.11 г ($n = 28$). Анализ изменчивости приращения массы тела птенцов в разных по величине выводках показал, что наибольшие различия между ними во этому показателю наблюдаются в возрасте 1-3 сут, а в дальнейшем различия невелики. Для большинства выводков максимальный относительный прирост массы приходится на 1-е сут (табл. 5), а на 13-17-е сут может принимать отрицательные значения. Кисточки первостепенных маховых появляются на 9-е сут; к моменту вылета птенцов длина их крыла не превышает 55-56 мм.

Используя графический метод (Ricklefs 1967), определили, что рост массы тела птенцов сибирской гаички наилучшим образом описывает логистическое уравнение:

$$W_t = \frac{A}{1 + B \cdot e^{-Kt}},$$

где W_t — масса тела (г) в возрасте t , t — возраст (сут), B и K — константы роста, A — асимптота, или конечная масса (г). Для птенцов сибирской гаички на острове Великом мы получили следующие оценки этих параметров: $A = 13.16$ г; $B = 6.57$; $K = 0.428$ (рис. 5).

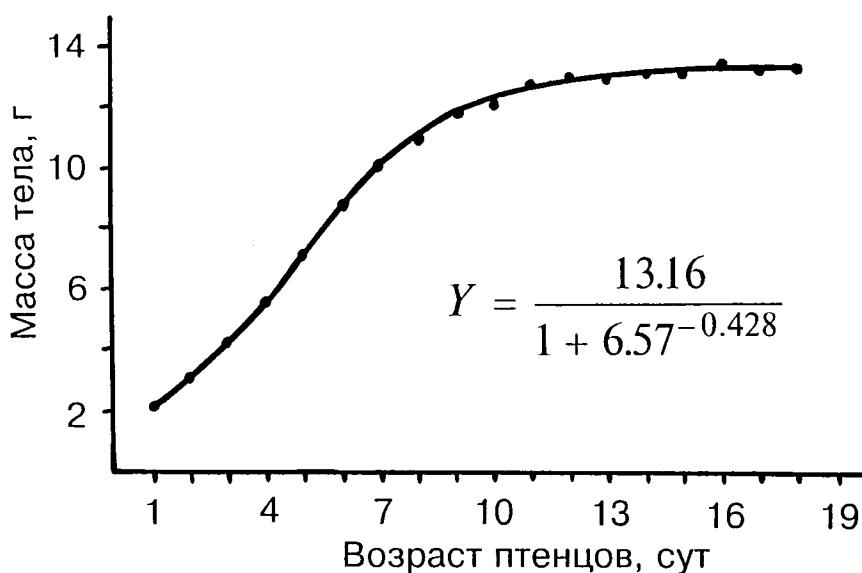


Рис. 5. Рост массы тела птенцов сибирской гаички на острове Великом.

Установлено, что масса тела птенцов достигает конечного значения в возрасте около 15 сут. В гнездовой период масса тела птенцов увеличивается до массы тела взрослых особей (средняя масса тела самок в гнездовой период — 13.14 г, самцов — 13.01 г). В то же время длина крыла слётков на 18-19% не достигает дефинитивной величины. При сравнении массы тела птенцов из разных по величине выводков установлено, что значимые различия между средними значениями этого показателя были выражены за 2-3 сут до вылета, когда в выводках из 6 птенцов его величина (14.50-14.63 г) была максимальной по сравнению с птенцами из выводков большей величины (*t*-критерий, $P < 0.01$). В возрасте 1-15 сут значимых различий не выявлено, хотя в выводках из 9 птенцов масса тела была наименьшей в течение почти всего гнездового периода.

Обсуждение

Наше исследование основано на полевых измерениях количества и состава пищи, приносимой птенцам, и последующим расчётом суточного рациона птенца (выводка). В корме птенцов *P. cinctus* по массе преобладали Lepidoptera — 63.4% (из них 97% на стадии гусеницы), 21.5% составили Arachnida, 7.7% — Hymenoptera (из них 97% имаго различных пилильщиков), 5.7% — Diptera, 1.7% — Coleoptera и менее 1% — моллюски Gastropoda. Анализ списка жертв выявил преобладание в нём видов, наиболее многочисленных и легко доступных в типичных стациях гнездования гаичек. Можно отметить устойчивые трофические связи *P. cinctus* в гнездовой период с чешуекрылыми и пауками, которые являются основными группами кормов для большинства синиц рода *Parus* во время размножения.

Масса кормовых объектов варьировала от 5 до 230 мг, в среднем составив 38.5 мг. Наиболее крупные беспозвоночные встречались в порциях, приносимых самками, хотя и следует признать, что крупная долбыча не играла значительной роли в питании птенцов. По-видимому, сибирские

гаички избирательно охотятся на жертвы, имеющие высокую плотность и небольшую двигательную активность. Число жертв в одной порции варьировало от 1 до 9 и в среднем составило 3.85 (для самцов 4.65, для самок 3.04). Вероятно, частота прилётов к гнезду с кормом у многих синиц связана с величиной кормовых объектов: чем больше частота прилётов, тем меньше средняя масса условной жертвы. Это хорошо подтверждается при сравнении с материалами наблюдений за другими синицами (Бардин 1976; Гавлюк 1976). Установлено, что каждый вид синиц предпочитает определённый размер жертв, соответствующий величине и строению клюва и кормовому поведению (Gibb, Betts 1963; Бардин 1977), тогда как частота прилётов с кормом регулируется только видовыми особенностями сбора или отыскания добычи (Промптов 1956, с. 230).

На юге Мурманской обл. в период размножения сибирские гаички предпочтали добывать корм в светлых разреженных сосняках, реже в ельниках и сосновых молодняках. В исследованном районе такие биотопы, по-видимому, являются оптимальными для этого вида, но они занимают небольшую площадь. Вероятно, с этим связана низкая плотность гнездования *P. cinctus* на Великом (1-2 пары на 1 км²), по сравнению с Северным архипелагом Кндалакшского залива или материком. Наши наблюдения подтверждают выводы о том, что в гнездовой период гаички в поисках корма для птенцов облавливают не только все части хвойных деревьев, но и кустарничковый и травяной ярусы (Creutz 1958; Карелин 1984).

Регулярное обнаружение меченых особей, собирающих корм для птенцов, в одних и тех же пунктах, видимо, свидетельствует о сходстве (постоянстве) маршрутов перемещения кормящих родителей. Чаще всего они добывали корм не далее 30-50 м от гнезда. Наиболее удалённые встречи самок происходили примерно в 400 м от него. Более детальные наблюдения за дальностью полётов за кормом у *P. cinctus* проведены в Русской Лапландии (Карелин 1985).

Пока птенцы находятся в гнезде, активность взрослых птиц определяется потребностью выводка в корме и необходимостью его обогревания. Для оценки доли участия полов в выкармливании гнездовых птенцов чаще всего используют комплекс таких показателей, как частота кормлений в расчёте на одного птенца и количество корма, получаемого одним птенцом в единицу времени. Кроме того, в случае, когда оба партнёра могут обогревать птенцов, доля участия в этой форме родительской заботы даёт дополнительную информацию (Johnson, Best 1982; Bedard, Meunier 1983). Есть все основания утверждать, что широкий поток работ, где авторы приводят только данные о частоте прилётов родителей к гнезду, не информативен (Дольник 1987).

Время, расходуемое самкой на обогревание птенцов в течение первого возрастного периода уменьшалось во всех выводках — наиболее резко в гнёздах с 11 и 9 птенцами, более медленно — с 6 птенцами. Самцы *P. cinctus* не участвуют в обогревании, но подкармливают самок в течение первых 5 сут после вылупления, что составляет в среднем 4.5% дополнительно к доле самца в выкармливании. Этую нагрузку самцы могут нести и

более длительный период. Эффективное “кормление ухаживания” обычно для этого вида в гнездовой сезон и является одной из поведенческих адаптаций к постоянному обитанию в северной тайге (Pulliainen 1977).

Влияние величины выводка на частоту кормления и продолжительность обогревания в первый возрастной период имело противоположную направленность: чем больше был выводок, тем больше самка участвовала в кормлении птенцов и тем меньше она их обогревала. Это объясняется тем, что кормление и обогревание — две конкурирующие во времени составляющие родительского поведения ($r_s = -0.715$, $P < 0.001$). В период, пока самки регулярно и интенсивно грели птенцов (до 6-сут возраста), доля участия самцов в общей частоте приносов корма была наибольшей — 62%.

Результаты наших исследований показали, что самцы склонны снижать свой родительский вклад, оцениваемый по частоте приносов корма, при снижении потребности выводка в пище. Наименьшую заботу самцы проявляли в гнёздах с 6 птенцами — 46.0%. Однако вклад самцов предстаёт в совсем ином свете, если оценивать его по массе принесённого корма. Оказалось, что именно в выводках с 6, а также 7 птенцами количество корма на одного птенца было максимальным, а доля пищи, принесённой самцом, составила 64 и 67% от общей массы корма. В целом объём приносимой пищи находился в прямой зависимости от числа птенцов в выводке: каждый птенец в меньшем выводке получал и больше пищи, и чаще (в выводках из 6, 7, 8 и 9 птенцов — 352, 330, 306 и 251 мг/ч, соответственно).

В выводках разной величины максимальная родительская забота приходилась на разные периоды гнездовой жизни птенцов: в выводках из 6 птенцов — на 7-12-е сут, из 7 — 10-18-е сут, из 8 — 10-12-е сут, из 9 птенцов — 13-18-е сут. Создалось впечатление, что чем больше был выводок, тем в более поздние сроки гнездовой жизни проявлялся наибольший родительский вклад самца. Из всех исследованных выводков вклад самки был определяющим только в гнёздах с 6 птенцами. Самец обычно приносил корм чаще самки, и число кормовых объектов в его порциях было больше. Если рассматривать все слагающие процесса выкармливания — частоту кормления, массу порции и кормового объекта, то наиболее стабильной оставалась масса “среднего” объекта в порциях, приносимых самцом. Самец не только чаще самки приносил корм в оба возрастных периода птенцов, но и увеличивал общую массу приносимого за день корма, прежде всего, за счёт увеличения числа жертв, приносимых за один раз.

Количество корма, как показатель родительского усилия, слагающееся из оценок числа жертв в порциях, их массы и частоты кормления, является гораздо более важным показателем по сравнению с оценкой только частоты кормления. Было установлено, что изменение в массе принесённого корма по мере роста птенцов в первый возрастной период происходило параллельно изменениям частоты кормовых прилётов. Более того, число прилётов с кормом в единицу времени и для самца, и для самки коррелировало с массой порции (за исключением выводков с 9 птенцами).

Многие авторы (Power 1980; Wittenberger 1982; Bedard, Meunier 1983 и др.) заключили, что вклад самца при выкармливании птенцов возрастает при усложнении условий (быстрый рост птенцов, недостаток корма в ме-

стообитании, большой выводок и т.д.). Основные изменения, связанные с величиной выводка у *P. cinctus*, выражались в том, что самцы кормили чаще и больше выводки из такого числа птенцов, которое было близко к средней для популяции величины (7.5 птенца) или меньше. В выводках, содержащих птенцов больше среднего, птенцы получали меньшую массу пищи от обоих родителей не потому, что им приносили более мелкие кормовые объекты или меньшие порции, а оттого, что их кормили менее часто. Такая же особенность была установлена для горной гаички *P. gambeli* (Grundel 1987). Однако, частота кормовых прилётов обоих родителей слабо изменялась с увеличением выводка. Только в гнёздах с 9 птенцами самки во второй половине гнездового периода в 2 раза увеличили частоту прилётов с кормом (в расчёте на 1 птенца). Вероятно, это было связано с тем, что самцы не стали кормить эти выводки чаще. Однако и в случае выводков из 9 птенцов проявлялась закономерность, характерная для самцов — приносить большую часть массы корма в расчёте на 1 птенца в первые 13–15 сут и доставлять больше жертв за один прилёт. Но несмотря на это, количество корма, получаемое каждым птенцом от самца, было меньше, чем в выводках меньшей величины.

В гнёзда с 6, 7, 8 и 9 птенцами самцы принесли, соответственно, 443.1 г (64.2%), 507.4 г (67.1%), 505.6 г (63.1%) и 442.2 г (59.8%) корма. Таким образом, при увеличении выводка родительское усилие самца не повышалось. Однако, учитывая большую суммарную массу принесённых беспозвоночных, всё же следует заключить, что самец вносит существенно больший вклад в обеспечение кормом птенцов на протяжении всей их гнездовой жизни, чем самка. Если же оценивать вклад самца только по частоте прилётов к гнезду, то его вклад выше, чем у самки, только в первый возрастной период птенцов.

Нами установлено, что для гнездовых птенцов *P. cinctus* характерен относительно быстрый рост ($K = 0.48$), а продолжительность птенцовой фазы (18.7 сут) была не больше, чем у других видов рода *Parus*.

Оба пола могут компенсировать длительное отсутствие партнёра в период выкармливания, особенно во вторую половину периода пребывания птенцов в гнезде. Исследования на Северном архипелаге Кандалакшского залива показали, что выкармливание выводка лишь одним родителем не сказывалось на выживании птенцов (Шутова 1993). Однако состояние кормовой базы и дефицит оптимальных для сибирской гаички гнездовых стаций на Великом, видимо, определяют необходимость выкармливания птенцов обоими родителями.

У самок сибирской гаички на о-ве Великий в период с середины насиживания до завершения выкармливания птенцов в гнезде масса тела уменьшалась на 9–11%, тогда как на Северном архипелаге Кандалакшского залива снижение массы тела было более значительным — около 15% (Шутова 1986). Большие потери массы у самок связаны с затратами энергии не только при насиживании кладки и обогревании выводка, но и в предшествующие фаз формирования и откладки яиц, а также строительства гнезда. Масса самцов в течение периода размножения была стабильной.

Таким образом, проведённое нами исследование показывает, что родители могут регулировать свой вклад при выкармливании птенцов, изменяя частоту приносов корма и массу порции. Приведённые данные демонстрируют возможность оценки родительского вклада по суммарным значениям этих показателей, без привлечения измерений расхода энергии.

Пользуюсь случаем выразить признательность администрации Кандалакшского заповедника за предоставленную возможность проведения исследований. Я благодарен сотрудникам Зоологического института РАН и Кандалакшского заповедника: Е.А.Беляеву, А.Г.Зиновьеву, Б.М.Катаеву, В.И.Овчаренко, О.Г.Овчинниковой, Я.И.Старобогатову, Е.В.Шутовой,— за помощь в определении большей части беспозвоночных животных. Благодарю Р.Л.Потапова за общее руководство работой, А.В.Бардина за прочтение рукописи и ценные замечания.

Литература

- Баккал С.Н.** 1992. Поведение сероголовой гаички (*Parus cinctus*) в периоды насиживания и выкармливания птенцов на юге Мурманской области // *Рус. орнитол. журн.* 1, 2: 127-146.
- Баккал С.Н., Коханов В.Д., Архипов В.Ю.** 1992. Первая регистрация вторых кладок у юрка (*Fringilla montifringilla*) // *Рус. орнитол. журн.* 1, 2: 255-258.
- Баккал С.Н.** 1993. Родительская забота о гнездовых птенцах у белобровика *Turdus iliacus* // *Рус. орнитол. журн.* 3, 2: 163-192.
- Баккал С.Н.** 1995. О трофических отношениях мухоловки-пеструшки *Ficedula hypoleuca* с литоралью Белого моря // *Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря*. СПб.: 54-55.
- Бардин А.В.** 1976. Количественная характеристика птенцового корма некоторых видов синиц рода *Parus* // *Материалы 9-й Прибалт. орнитол. конф.* Вильнюс: 12-17.
- Бардин А.В.** 1977. Питание гнездовых птенцов гаичек и хохлатой синицы // *Вопросы экологии и морфологии животных*. Самарканд: 90-101.
- Бардин А.В., Ильина Т.А.** 1986. Метод случайных многомоментных наблюдений в изучении бюджетов времени птиц // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 1: 60-62.
- Бызова Ю.Б., Уваров А.В., Губина В.Г., Залесская Н.Т., Захаров А.А., Петрова А.Д., Суворов А.А., Воробьева Е.Г.** 1986. *Почвенные беспозвоночные беломорских островов Кандалакшского заповедника*. М.: 1-312.
- Гавлюк Э.В.** 1976. Характеристика птенцового питания некоторых видов синиц Ленинградской области // *26-е Герценовские чтения*. Л., 1: 99-101.
- Дольник В.Р.** 1987. Затраты энергии на родительскую заботу о птенцах у птиц // *Зоол. журн.* 66, 8: 1125-1134.
- Зубцовский Н.Е.** 1974. К методике прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц // *Экология* 6: 85-87.
- Карелин Д.В.** 1984. Буроголовая и сероголовая гаички (*Parus montanus* L. и *Parus cinctus* Bodd.): адаптивные способы организации социальной структуры // *Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, 3*: 3-9.
- Карелин Д.В.** 1985. Опыт сравнительного анализа биологии двух близкородственных видов синиц — пухляка и сероголовой гаички // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 90, 6: 46-51.

- Кречмар А.В.** 1978. Автоматическая фотосъёмка в экологических исследованиях. М.: 1-112.
- Мальчевский А.С., Кадочников Н.П.** 1953. Методика прижизненного изучения питания птенцов насекомоядных птиц // *Зоол. журн.* **32**, 2: 277-282.
- Новиков Г.А.** 1952. Материалы по питанию лесных птиц Кольского полуострова // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **9**, 4: 1155-1198.
- Правосудов В.В.** 1983. Эффективность кормления самцом самки сероголовой гаички и пухляка в гнездовой период // *Тез. докл. 11-й Прибалт. орнитол. конф.* Таллин: 166-169.
- Правосудов В.В.** 1985. Поиск и запасание корма сероголовой гаичкой и пухляком // *Зоол. журн.* **64**, 7: 1036-1043.
- Правосудов В.В.** 1986. О связи оседлости с запасательным поведением птиц (на примере пухляка и сероголовой гаички) // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 2: 166-167.
- Правосудов В.В.** 1987. Экология двух близких видов синиц Северо-Запада СССР // *Орнитология* **22**: 68-75.
- Промптов А.Н.** 1956. *Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробышных птиц*. М.; Л.: 1-311.
- Семёнов-Тян-Шанский О.И., Гилязов А.С.** 1991. *Птицы Лапландии*. М.: 1-288.
- Спангенберг Е.П., Леонович В.В.** 1960. Птицы северо-восточного побережья Белого моря // *Тр. Кандалакшского заповедника* **2**: 213-336.
- Шутова Е.В.** 1986. Об изменении массы тела взрослых птиц в период гнездования у мухоловки-пеструшки и сероголовой гаички // *Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование*. Л., 2: 349-350.
- Шутова Е.В.** 1993. Суточная активность сероголовой гаички *Parus cinctus* в период размножения в условиях Субарктики (Кольский полуостров) // *Рус. орнитол. журн.* **2**, 2: 223-237.
- Bedard J., Meunier M.** 1983. Parental care in the savannah sparrow // *Can. J. Zool.* **61**, 12: 2836-2843.
- Biermann G.C., Sealy S.G.** 1982. Parental feeding of nestling Yellow Warblers in relation to brood size and prey availability // *Auk* **99**, 2: 332-341.
- Cowie R.J., Hinsley S.A.** 1988. Feeding ecology of great tits (*Parus major*) and blue tits (*Parus caeruleus*), breeding in suburban gardens // *J. Anim. Ecol.* **57**, 2: 611-626.
- Creutz G.** 1958. Beobachtungen an der Laplandmeise (*Parus cinctus*) // *Vogelwelt* **19**: 115-116.
- Gibb J.A., Betts M.M.** 1963. Food and food supply of nestling tits (Paridae) in Breckland pine // *Anim. Ecol.* **32**, 3: 489-533.
- Grundel R.** 1987. Determinants of nestling feeding rates and parental investment in the Mountain Chickadee // *Condor* **89**, 2: 319-328.
- Grundel R.** 1990. The role of dietary diversity, prey capture sequence and individuality in prey selection by parent mountain chickadees (*Parus gambeli*) // *J. Anim. Ecol.* **59**, 3: 959-976.
- Haftorn S.** 1953. Observasjoner over hamstring av naering også hos lappmeis (*Parus c. cinctus* Bodd.) // *Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Forh.* **26**: 76-82.
- Haftorn S.** 1973. Lappmeisa *Parus cinctus* i hekketiden. Forplantning, stemmeregister og hamstring av naering // *Sterna* **12**, 2: 91-155.
- Henry C.** 1982. Etude du régime alimentaire des passereaux par la méthode des colliers // *Alauda* **50**, 2: 92-107.

- Hogstad O.** 1988. Foraging pattern and prey selection of breeding Bramblings, *Fringilla montifringilla* // *Fauna norv.* C11. 1: 27-39.
- Itämies J., Kyrki J., Pulliainen E.** 1982. The macrolepidopterans fauna of the Varriotunturi fell area in eastern Finnish Forest Lapland as indicated by light trap catches // *Aquilo. Ser. Zool.* 21: 63-67.
- Jacobsen N.K., Wiggins A.D.** 1982. Temporal and procedural influences on activity estimated by time-sampling // *J. Wildlife Manage.* 46, 2: 313-324.
- Järvinen A.** 1978. Breeding biology of the Siberian Tit, *Parus cinctus*, in northern Lapland // *Ornis fenn.* 55, 1: 24-28.
- Järvinen A.** 1982. Ecology of the Siberian Tit, *Parus cinctus*, in NW Finnish Lapland // *Ornis scand.* 13, 1: 47-55.
- Johnson E.J., Best L.B., Heagy P.A.** 1980. Food sampling biases associated with the "ligature method" // *Condor* 82, 2: 186-192.
- Johnson E.J., Best L.B.** 1982. Factors affecting feeding and brooding of gray catbird nestlings // *Auk* 99, 1: 148-156.
- Lindström Å.** 1987. Breeding nomadism and site tenacity in the brambling, *Fringilla montifringilla* // *Ornis fenn.* 64, 2: 50-56.
- Power H.W.** 1980. The foraging behavior of Mountain Bluebirds with emphasis on sexual foraging differences // *Ornithol. Monogr.* 28: 1-72.
- Pulliainen E.** 1977. Habitat selection and breeding biology of box-nesting birds in northeastern Finnish Forest Lapland // *Aquilo* 17: 7-22.
- Ricklefs R.E.** 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves // *Ecology* 48, 6: 978-983.
- Royama T.** 1966. Factors governing feeding rate, food requirement and brood size of nestling Great Tits, *Parus major* // *Ibis* 108, 3: 313-347.
- Szekely T.** 1985 (1986). Taplalkozasi neche-atfedesek a cinegek (*Parus* spp.) es sargafejü kiralykak (*Regulus regulus*) között // *Aquila* 92: 241-253.
- Török J.** 1986. Food segregation in three holeneesting bird species during the breeding season // *Ardea* 74, 2: 129-136.
- Virkkala R.** 1990. Ecology of the siberian tit *Parus cinctus* in relation to habitat quality: effect of forest management // *Ornis scand.* 21, 2: 139-146.
- Wittenberger J.F.** 1982. Factors affecting how male and female bobolinks apportion parental investments // *Condor* 84, 1: 22-39.

