

УДК 598.21.9:504.74.054

РАННИЕ СТАДИИ ГНЕЗДОВОГО ПЕРИОДА ПТИЦ-ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ В УСЛОВИЯХ ТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 1995 г. Е. А. Бельский, В. С. Безель, Э. А. Поленц

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Поступила в редакцию 07.04.94 г.

Изучали воздействие выбросов медеплавильного завода на ранние стадии гнездового периода большой синицы, московки и мухоловки-пеструшки. Показана видоспецифичность токсической нагрузки на птиц, определяемой по уровню тяжелых металлов в желудочно-кишечном тракте и фекалиях. Объем яиц достоверно уменьшается в градиенте загрязнения у всех видов. Размер полной кладки, успешность инкубации и количество свежевылупившихся птенцов снижается у всех видов, но достоверно – лишь у мухоловки-пеструшки, испытывающей наибольшую токсическую нагрузку. С увеличением нагрузки на птиц растет вариабельность многих репродуктивных параметров, что может свидетельствовать о признаках неблагополучия в изучаемых группировках птиц.

Птицы представляют собой составную часть практически любой экосистемы. В условиях техногенного пресса этот важнейший компонент биоценоза может испытывать значительную токсическую нагрузку, имеющую следствием не только отклонение ряда физиологических и функциональных показателей животных, но и изменения в протекании важнейших популяционных процессов.

Кроме очевидной значимости перечисленных явлений с точки зрения зооиндикации качества природной среды, локальные популяции птиц могут быть рассмотрены в качестве модельного объекта, длительное существование которого в условиях постоянной токсической нагрузки позволяет изучить общие закономерности ответа систем популяционного уровня на экстремальные условия среды обитания.

Несомненным приоритетом в этом отношении обладают репродуктивные показатели. Методическая возможность анализа у птиц отдельных этапов онтогенеза (особенно гнездового периода) позволяет считать локальные популяции птиц одним из интереснейших объектов исследования.

В 1989 - 1993 гг. мы изучали реакцию орнитофауны на загрязнение среды выбросами медеплавильного завода на Среднем Урале¹. Для работы были выбраны три участка в одном коренном типе леса (пихто-ельник с примесью сосны и мелколиственных пород), лежащих на разном расстоянии от завода. В соответствии с величиной техногенного воздействия и степенью трансформации биотопов были выделены зоны сильного (им-

пактная, 1 - 2.5 км от завода) и умеренного загрязнения (буферная, исследуемая площадка располагалась в 4 - 4.5 км). Контрольный участок находился в 20 км от завода в направлении, противоположном господствующим ветрам (фоновая зона).

Основные загрязнители, содержащиеся в выбросах медеплавильного завода, – тяжелые металлы, двуокись серы, фториды. В качестве одного из возможных показателей техногенной нагрузки принято содержание свинца, меди и цинка в снеге (накопление за зиму). Упомянутые металлы мы рассматриваем в качестве маркеров многокомпонентного промышленного загрязнения. Суммарную нагрузку определяли в каждой выделенной зоне как превышение концентраций тяжелых металлов над фоновым уровнем:

$$S_s = \frac{1}{n} \sum \frac{C_{ij}}{C_{if}}, \quad (1)$$

где суммирование ведется по n токсическим элементам; C_{ij} – концентрация i -го элемента в снеге в зоне j ; C_{if} – концентрация того же элемента в снеге фоновой зоны. Пробы снега для анализа были отобраны в конце февраля - начале марта 1990 г. В дальнейшем суммарный уровень токсических элементов в снеге (S_s), выраженный в относительных единицах, рассматривался нами в качестве суммарной токсической нагрузки на конкретные биогеоценозы в выделенных зонах.

В качестве объекта исследований были выбраны большая синица (*Parus major*), московка (*Parus ater*) и мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*), различия которых во времени пребывания на гнездовых участках в зонах загрязнения и

¹ Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, № 12866-а.

характере сезонных миграций, а также структуре районов, несомненно, влияют на общую токсическую нагрузку на организм.

Большая синица – частично оседлый вид, многие особи зимуют в районах гнездования, московка совершает регулярные кочевки на большие расстояния, а мухоловка-пеструшка – типичный перелетный вид. Большая синица и московка часто имеют две кладки за сезон, а мухоловка-пеструшка, как правило, одну. Поэтому оба вида синиц проводят в районе гнездования до пяти месяцев в году, в то время как пеструшка – два-три месяца.

Места сбора корма описываемых видов различаются. Большая синица и московка собирают корм в кронах деревьев. Основную долю в корме этих видов составляют гусеницы чешуекрылых. Мухоловка-пеструшка более универсальна, добывая беспозвоночных не только в кронах деревьев, но и на земле и в воздухе. Состав кормов у нее весьма разнообразен и часто зависит от характера биотопа. В целом же пеструшки чаще, чем синицы, приносят птенцам более крупных, с грубыми покровами насекомых, например жуков (Иноземцев, 1978).

В наибольшей степени воздействие токсикантов на птиц проявляется в период гнездования. В это время передвижения размножающихся особей у воробьиных, как правило, ограничены локальными гнездовыми участками. Кроме того, в гнездовой период удается определить репродуктивные параметры, важные для оценки стабильности группировок птиц, такие, как плодовитость (количество яиц в кладке), количество вылупившихся и вылетевших из гнезда птенцов и др. Их важность обусловлена тесной зависимостью генеративной функции от факторов среды и особой уязвимостью ранних этапов онтогенеза.

Для изучения перечисленных репродуктивных параметров у дуплогнездников на трех участках были вывешены искусственные гнездовья. При многократных посещениях гнезд отмечали размер кладки и количество птенцов. Успешность инкубации определяли как долю вылупившихся птенцов от количества яиц в кладке. Вторые кладки синиц из анализа исключали.

Кладки фотографировали с последующим определением размеров яиц по негативам с помощью фотоувеличителя с точностью ± 0.05 мм. Объем яиц вычисляли по формуле $V = 0.51LB^2$, где L – длина, мм, B – наибольший диаметр, мм (Мянд, 1988). На непроклюнувшихся яйцах большой синицы и яйцах из брошенных кладок измеряли толщину скорлупы на тупом полюсе яйца микрометром с точностью ± 2.5 мкм.

При посещениях гнезд собирали свежие фекалии, трупы птенцов, брошенные кладки, непроклюнутые яйца. Для химического анализа заби-

рали также часть птенцов накануне их вылета из гнезда. В фекалиях, содержимом желудочно-кишечного тракта (жкт) птенцов и в скорлупе яиц определяли содержание тяжелых металлов (Pb, Cd, Cu, Zn) методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии.

Накопление в снеге меди, цинка и свинца за зиму 1989/90 гг. в импактной и буферной зонах превысило фоновое по меди в 5.2 и 1.7 раза, по цинку – в 4.6 и 1.7 раза, по свинцу – в 5.5 и 1.6 раза. Таким образом, определяемая нами суммарная нагрузка на экосистемы в импактной зоне превысила фоновую в 5.1 раза, а в буферной – в 1.7 раза.

Содержание тяжелых металлов в жкт и фекалиях птенцов отражает концентрации загрязнителей в их корме. Установлено, что по мере приближения к источнику выбросов особенно резко растет содержание в фекалиях свинца и меди – в 5.6 - 7.9 раза. Наибольшее превышение фонового уровня (в 7.9 раза) отмечено по свинцу в фекалиях мухоловки-пеструшки. Почти вдвое увеличивается концентрация кадмия. Уровни цинка различаются недостоверно, превышение этого показателя в импактной зоне над фоновым уровнем составило 1.25 раза (табл. 1).

Следовало ожидать, что различия в поступлении поллютантов в организм птиц отразятся на их содержании в скорлупе яиц. Установлено (табл. 2), что в скорлупе яиц большой синицы из импактной зоны наблюдаются повышенные уровни свинца и меди (превышение фонового показателя в 1.2 и 2 раза соответственно). Отметим также, что коэффициенты вариации уровней этих металлов в импактной зоне значительно превышают фоновый показатель. Уровни кадмия и цинка и их вариабельность различаются несущественно.

Несомненно, что большее содержание тяжелых металлов в скорлупе отражает повышенные их уровни в организме самок, что может сказаться на качестве яиц. По нашим данным, толщина скорлупы яиц большой синицы не различалась статистически на двух сравниваемых участках. В импактной зоне она составила 83 ± 1 мкм ($n = 60$), а на контрольном участке – 82 ± 1 мкм ($n = 22$). Однако коэффициент вариации этого показателя вырос с 4.0% на фоновой территории до 10.0% в импактной зоне. Отмечена слабая отрицательная корреляция толщины скорлупы с концентрацией в ней металлов. Достоверная корреляция отмечена лишь для кадмия ($r = -0.215$).

В качестве возможных биологических эффектов, обусловленных токсической нагрузкой на птиц, нами рассматривается состояние их репродуктивной функции: величина яиц, плодовитость самок и успешность инкубации.

Установлено достоверное снижение объема яиц у всех видов в импактной зоне по сравнению с

Таблица 1. Содержание тяжелых металлов в жкт и фекалиях птенцов большой синицы и мухоловки-пеструшки, мкг/г воздушно-сухой массы

Металл	Зоны техногенной нагрузки		
	импактная	буферная	фоновая
Большая синица			
Свинец	25.74 ± 3.65*	6.42 ± 1.00	4.59 ± 1.08
Медь	102.65 ± 17.13*	40.94 ± 10.70*	15.77 ± 2.47
Кадмий	4.64 ± 0.53*	1.96 ± 0.52	2.47 ± 0.35
Цинк	247.95 ± 26.48	379.46 ± 89.34*	197.56 ± 27.82
<i>n</i>	28	3	18
Мухоловка-пеструшка			
Свинец	68.44 ± 9.06*	28.83 ± 2.96*	8.70 ± 0.94
Медь	304.81 ± 31.14*	163.86 ± 11.88*	51.49 ± 3.61
Кадмий	9.60 ± 0.67*	11.69 ± 1.20*	5.29 ± 0.47
Цинк	349.52 ± 45.54	322.42 ± 67.86	279.86 ± 19.85
<i>n</i>	14	7	23

* Достоверные отличия от фонового показателя ($p < 0.05$).

фоновой (табл. 3). Однако если у большой синицы отмечена четкая зависимость объема яиц от величины нагрузки, то у московки размеры яиц из импактной и буферной зон различаются между собой несущественно. У мухоловки-пеструшки более крупные в среднем яйца отмечены в буферной зоне. Изменчивость величины яиц у большой синицы возрастала по мере приближе-

ния к заводу: коэффициент вариации объема составил 4.9% в контроле, 6.6% в буферной и 10.0% в импактной зонах. Вариабельность объема яиц мухоловки-пеструшки изменялась несущественно: от 9.2 до 9.7%, а у московки – от 6.7 до 9.2%.

Плодовитость и успешность инкубации изучаемых дуплогнездников в разных зонах загрязнения приведены в табл. 4. Наиболее сильное снижение плодовитости в импактной зоне отмечено у мухоловки-пеструшки. Количество яиц в гнездах московок в среднем снижалось в импактной зоне, но различия достоверны лишь при сравнении с буферной зоной. Размер кладки большой синицы почти не менялся в градиенте загрязнения.

Хотя количество вылупившихся птенцов на одно гнездо у всех видов снижалось в импактной зоне, достоверные различия отмечены лишь у мухоловки-пеструшки, у которой этот показатель снизился вдвое по сравнению с контролем. В соответствии с предыдущим показателем в импактной зоне снижалась и успешность инкубации у всех изучаемых видов (достоверное отличие от фоновых значений выявлено лишь у мухоловки-пеструшки).

Таким образом, рассматриваемый нами показатель суммарной нагрузки на экосистемы S_3 (по уровню загрязнения снежного покрова) не отражает в полной мере прямое токсическое воздействие на птиц, поскольку не учитывает важнейшие

Таблица 2. Содержание металлов в скорлупе яиц большой синицы (в скобках: C_V – коэффициент вариации, %), мкг/г воздушно-сухой массы

Металл	Зоны техногенной нагрузки	
	импактная ($n = 60$)	фоновая ($n = 22$)
Свинец	76.57 ± 2.69* (27.2)	63.24 ± 2.21 (16.4)
Медь	9.05 ± 0.48* (41.0)	4.62 ± 0.22 (22.2)
Кадмий	5.24 ± 0.28 (41.4)	5.24 ± 0.50 (45.0)
Цинк	29.10 ± 1.89 (27.2)	26.77 ± 2.27 (39.8)

* Различия достоверны ($p < 0.05$).

Таблица 3. Объем яиц (мм³) дуплогнездников в разных зонах нагрузки (в скобках – объем выборки)

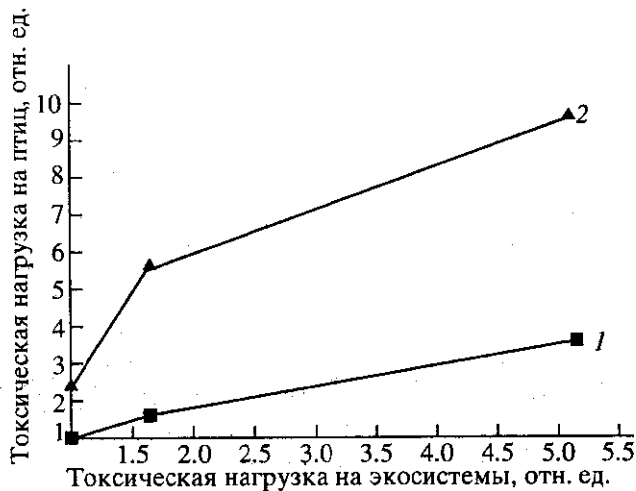
Вид	Зоны техногенной нагрузки		
	импактная	буферная	фоновая
Большая синица	1599.4 ± 11.2* (205)	1646.1 ± 11.9* (84)	1722.6 ± 10.2 (78)
Московка	1011.2 ± 8.9* (85)	1015.1 ± 9.2* (102)	1057.0 ± 8.3 (74)
Мухоловка-пеструшка	1563.4 ± 15.6* (88)	1655.9 ± 14.6* (109)	1611.4 ± 5.9 (690)

* Достоверные отличия от фонового показателя ($p < 0.05$).

Таблица 4. Плодовитость (размер полной кладки), количество вылупившихся птенцов и успешность инкубации дуплогнездников в разных зонах нагрузки (в скобках – объем выборки)

Вид	Зоны техногенной нагрузки		
	импактная	буферная	фоновая
Размер полной кладки, яиц/гнездо			
Мухоловка-пеструшка	4.43 ± 0.31* (23)	5.89 ± 0.36 (19)	6.61 ± 0.09 (107)
Большая синица	10.56 ± 0.25 (25)	10.25 ± 0.23 (8)	11.00 ± 0.37 (10)
Московка	7.60 ± 0.71 (10)	9.14 ± 0.20 (14)	9.00 ± 0.34 (11)
Успешность инкубации, %			
Мухоловка-пеструшка	61.2 ± 6.9* (22)	73.9 ± 8.4 (15)	89.4 ± 2.1 (88)
Большая синица	79.7 ± 5.8 (20)	91.4 ± 3.1 (6)	92.1 ± 2.8 (6)
Московка	84.1 ± 6.0 (8)	91.4 ± 3.3 (13)	92.7 ± 1.7 (9)
Количество вылупившихся птенцов/гнездо			
Мухоловка-пеструшка	2.91 ± 0.40* (22)	4.75 ± 0.51* (16)	5.86 ± 0.15 (92)
Большая синица	8.43 ± 0.68 (21)	9.33 ± 0.51 (6)	9.50 ± 0.39 (6)
Московка	6.63 ± 0.83 (8)	8.38 ± 0.39 (13)	8.30 ± 0.38 (10)

* Достоверные отличия от фонового показателя ($p < 0.05$).



Суммарная токсическая нагрузка на птиц S_p при разных токсических нагрузках на экосистемы S_e . За единицу принят уровень S_p для большой синицы в фоновой зоне.

1 – большая синица, 2 – мухоловка-пеструшка.

экологические характеристики изученных видов (пищевые рационы, характер контакта с территорией и др.), способные в значительной степени модифицировать реальную токсическую нагрузку. В качестве меры токсического воздействия на птиц мы принимаем показатель суммарной техногенной нагрузки (S_p), определяемый по содержанию металлов (Pb, Cu, Cd, Zn) в жкт и фекалиях птенцов по формуле (1). За C_{if} приняты уровни металлов в фекалиях и содержимом жкт большой синицы в фоновой зоне. Наличие корреляции между содержанием тяжелых металлов в снеге и в фекалиях птенцов иллюстрирует рисунок.

При анализе данных рисунка и табл. 1 прослеживается четкая зависимость уровней токсикантов в пищевых рационах от степени загрязнения природной среды. Так, показатель суммарной токсической нагрузки на птиц (S_p) возрастает в импактной зоне по сравнению с фоновой у большой синицы в 3.81, а у мухоловки-пеструшки – в 4.58 раза (при сравнении с большой синицей – в 9.97 раза).

Несмотря на то, что выбранный нами в качестве нагрузки показатель (концентрации металлов в содержимом жкт и фекалиях) хорошо коррелирует с содержанием их в снеге, мы считаем первую характеристику более адекватной для определения токсической нагрузки на конкретный вид птиц. При этом отметим, что в период гнездования пищевые рационы взрослых птиц и их птенцов в значительной мере совпадают (Иноземцев, 1978). Родители собирают корм для птенцов на небольшом охотничьем участке,

не превышающим у всех видов одного гектара (Иноземцев, 1978). Следовательно, рацион птенцов характеризует уровень токсической нагрузки на птиц на локальном участке, расположенном в пределах той или иной выделенной нами зоны.

Подчеркивая роль экологических факторов в формировании токсической нагрузки, отметим, что во всех зонах четко проявляется видоспецифичность уровней поступления токсикантов в организм животных с рационом. При совместном обитании в одном биотопе содержание тяжелых металлов в рационе мухоловки-пеструшки в 1.4 - 3 раза больше, чем у большой синицы. Несомненно, что это обстоятельство обусловлено экологическими особенностями вида и определяется достаточно тонкими различиями в специфике рациона и местах сбора корма. По данным ряда авторов (см. обзор Покаржевский, 1985; Бутовский, 1990), жесткокрылые и двукрылые, среди которых много вторичных консументов, содержат больше тяжелых металлов (в особенности свинца), чем чешуекрылые – первичные консументы. Поскольку оба сравниваемых вида птиц насекомоядны, повышенные уровни металлов в рационе мухоловки-пеструшки могут быть обусловлены большей долей в их корме крупных насекомых с жесткими хитиновыми покровами. Отметим в связи с этим, что видовые различия возрастают по мере увеличения токсической нагрузки на биогеоценоз.

Приводимые данные по уровням металлов в скорлупе яиц подтверждают тот факт, что повышенное содержание многих загрязнителей в рационе ведет к накоплению их в организме птиц и, следовательно, в скорлупе яиц (см. табл. 2). Если считать, что уровень токсических элементов в скорлупе отражает их содержание в организме самок, то следует отметить наличие дискриминации, различной по отношению к разным элементам. Так, при увеличении содержания свинца в рационе птиц импактной зоны по сравнению с фоновой в 5.6 раза концентрация этого элемента в скорлупе изменяется лишь в 1.2 раза. Аналогично при изменении содержания меди в корме в 6.5 раза ее концентрация в скорлупе увеличивается только в 2 раза. Отмеченные обстоятельства, несомненно, говорят о высокой дискриминации этих элементов, особенно свинца, и, в меньшей степени, меди, вероятнее всего, в процессе усвоения пищи в желудочно-кишечном тракте. Мы не отметили аналогичной физиологической дискриминации цинка и кадмия.

Скорлупа яиц, как основное депо кальция для эмбриона, выполняет также важную механическую функцию. Утончение скорлупы под действием поллютантов может снижать успешность

инкубации. Нами не обнаружено изменения средней толщины скорлупы у яиц большой синицы в самой загрязненной зоне, но коэффициент вариации этого показателя вырос с 4.0% (фоновая территория) до 10.0%.

Величина яиц относится к высокозначимым репродуктивным параметрам, поскольку определяет запас питательных веществ для развития эмбриона. У многих видов от величины яйца прямо зависит успешность вылупления и величина вылупившихся птенцов, влияющих на их жизнеспособность (Мянд, 1988).

Величина яиц не является показателем, специфичным по отношению к токсическим нагрузкам, а отражает общее неблагополучие условий как в естественных, так и трансформированных экосистемах (см. обзор Мянд, 1988; Венгеро, 1991). Мы попытались вычленивать роль техногенного фактора, выбрав для проведения работ участки в сходных коренных биотопах с близкими погодными условиями, отличающиеся главным образом уровнем техногенной нагрузки (рекреационная нагрузка на всех площадках невелика). При регистрируемых нами уровнях загрязнения возможно непосредственное токсическое действие поллютантов на организм самок. Нельзя исключить и опосредованное влияние через изменение кормовых и других условий в результате деградации фитоценозов, в том числе за счет возможного изменения возрастной структуры группировок птиц. Наши данные об уменьшении размеров яиц дуплогнездников в условиях загрязнения согласуются с данными других авторов (Книстаутас, 1983).

Обратим внимание на возросшую изменчивость величины яиц большой синицы в импактной зоне. Повышенная изменчивость этого показателя у многих видов в трансформированных человеком экосистемах отмечена рядом авторов (Венгеро, 1991). В нашем случае изменчивость уровней токсикантов в скорлупе яиц – свинца и меди – в импактной зоне растет почти вдвое (см. табл. 2). Это может свидетельствовать о прямом токсическом действии тяжелых металлов на размеры яиц, которые находятся в обратной зависимости от содержания загрязнителей в скорлупе, и прежде всего такого остеотропного элемента, как свинец ($r = -0.22$).

Многие авторы отмечают снижение плодовитости птиц в пессимальных биотопах (например, Зимин, 1988) и в районах с суровыми климатическими условиями (Järvinen, 1986). Причинами такой реакции в условиях загрязнения (Книстаутас, 1983; Bergesem et al., 1983) могут быть изменения в обилии корма, физиологические сдвиги у самок вследствие интоксикации либо изменения возрастного состава размножающихся птиц. Таким об-

разом, уменьшение размера кладки – это неспецифический ответ на общее снижение качества местообитания. Наши данные согласуются с этим положением. В соответствии с высоким уровнем токсической нагрузки на мухоловок-пеструшек отмечено снижение размера полной кладки у этого вида в 1.5 раза в импактной зоне (см. табл. 4). У большой синицы, несмотря на отмеченное выше уменьшение объема яиц и увеличение в их скорлупе уровней тяжелых металлов, размер полной кладки практически не изменился. У москвовки выявлено снижение плодовитости в импактной зоне, но различия достоверны лишь при сравнении с буферной.

К важнейшим стадиям гнездового периода относится процесс инкубации кладок. В полном соответствии с величиной токсической нагрузки нами отмечено снижение успешности инкубации, наиболее четко выраженное у мухоловки-пеструшки и в меньшей степени – у большой синицы (табл. 4).

Количество вылупившихся птенцов в гнезде интегрально характеризует первые этапы периода гнездования – процессы откладки яиц и их инкубации. Вблизи завода этот показатель у мухоловки-пеструшки составил 49.7% от фонового (см. табл. 4). У синиц этот параметр менялся не столь круто. По данным А.Ю. Книстаутаса (1983), уменьшение по сравнению с фоновым количества свежес вылупившихся птенцов в гнездах большой синицы вблизи завода минеральных удобрений сопровождалось почти двукратным увеличением изменчивости исходного размера выводка. В нашем случае коэффициент вариации этого показателя у большой синицы вырос с 10.1% на фоновой территории до 37.1% в импактной зоне, у мухоловки-пеструшки – с 24.7 до 63.8%, у москвовки – с 14.3 до 35.3%.

При обсуждении результатов мы рассматривали изменение изменчивости изучаемых параметров в качестве одного из проявлений токсического действия. Действительно, изменчивость толщины скорлупы и величины яиц у большой синицы, а также размера полной кладки, успешности инкубации и количества вылупившихся птенцов на гнездо у всех описываемых видов в импактной зоне возрастает в 2.3 - 4.4 раза по сравнению с фоновыми значениями. Мы не можем однозначно связывать возросшую изменчивость ряда репродуктивных характеристик птиц на загрязненных территориях с прямым токсическим действием, однако это явление, наряду с другими обнаруженными нами отклонениями, несомненно, свидетельствует о начальных признаках неблагополучия в локальных популяциях птиц, обитающих в изучаемом районе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бутовский Р.О.* Автотранспортное загрязнение и энтомофауна // *Агрохимия*. 1990. № 4. С. 139 - 150.
- Венгеров П.Д.* Эколого-ооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИИ охраны природы и заповедного дела, 1991. 24 с.
- Зимин В.Б.* Экология воробьиных птиц Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1988. 184 с.
- Иноземцев А.А.* Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 264 с.
- Книстаутас А.Ю.* Гнездование большой синицы в условиях загрязненной воздушной среды // *Бюл. МОИП, отд. биол.* 1983. Т. 88. Вып. 2. С. 17 - 21.
- *Мянд Р.* Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллинн: Валгус, 1988. 195 с.
- Покаржевский А.Д.* Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука, 1985. 300 с.
- Berressem K.G., Berressem H., Schmidt K.-H.* Vergleich der Brutbiologie von Höhlenbrütern in innerstädtischen und stadtfemen Biotopen // *J. Ornithol.* 1983. 124. № 4. S. 431 - 445.
- Järvinen A.* Clutch size of passerines in harsh environments // *Oikos*. 1986. 46. № 3. P. 365 - 371.