

ООМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПТИЦ В СИСТЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

© 1996 г. П. Д. Венгеров

Воронежский государственный биосферный заповедник

394047 Воронежская обл., ст. Графская

Поступила в редакцию 11.05.94 г.

По материалам собственных исследований и литературным данным анализируется динамика ооморфологических характеристик птиц под влиянием факторов внешней среды. Рассмотрены линейные размеры яиц, объем, форма, некоторые особенности окраски, величина их внутрикладковой и межкладковой изменчивости. С ухудшением экологических условий уменьшаются линейные размеры и объем, снижается плотность рисунка, возрастает уровень внутрикладковой изменчивости параметров. Увеличение удлиненности формы яиц свидетельствует об ухудшении качества местобитания только при одновременном уменьшении их размеров. Межкладковая изменчивость отражает индивидуальное разнообразие, снижение которого указывает на ухудшение экологической обстановки.

Биологический мониторинг в соответствии с представлениями о структуре и иерархии живой материи осуществляется на нескольких уровнях (Федоров, 1974; Бурдин, 1985). По характеру получаемой информации наибольшее значение имеет популяционный уровень, поскольку полноценное изучение биосистем на более низких уровнях организации невозможно без анализа совокупностей особей, а оценка состояния биосистем на более высоких уровнях во многом базируется на знании состояния популяций отдельных видов (Захаров, Кларк, 1993).

Яйца птиц уже давно используются в мониторинге загрязненности среды вредными химическими веществами, прежде всего пестицидами (см. обзор: Ильичев, Галушин, 1978). Анализу подвергается толщина скорлупы, которая заметно утончается при наличии в организме определенного количества токсикантов. Что касается других ооморфологических характеристик, то об их применении в биомониторинговых работах существуют только отдельные рекомендации общего характера.

Для целей биомониторинговых работ необходимо подобрать такие морфологические признаки яйца, которые, с одной стороны, были бы способны изменяться под воздействием факторов внешней среды и, с другой стороны, они должны быть достаточно жестко детерминированы генетически, что исключает большое влияние случайных изменений. Получить приближенное представление о соотношении генетической и остаточной компонент в общей изменчивости признака можно путем расчленения ее на межкладковую и внутрикладковую дисперсии посред-

ством однофакторного дисперсионного анализа. По его результатам вычисляются доли влияния названных компонент. Как видно из табл. 1, среди рассматриваемых шести признаков три (длина, диаметр и объем яйца) характеризуются высокой генетической обусловленностью, один признак формы (индекс удлиненности) – средней и высокой, а два других признака формы (индексы смещения и грушевидности) варьируют в основном по причине действия факторов паратипической природы. Исходя из названных выше требований, для дальнейшего изучения могут быть полезными линейные размеры яйца, объем и индекс удлиненности. Изменчивость этих признаков обусловлена преимущественно индивидуальными особенностями самок, и в то же время она содержит достаточно весомый вклад средовых факторов.

Принцип подбора признаков окраски и рисунка скорлупы яйца зависит от характера их варьирования. При непрерывном варьировании он такой же, как и для описанных выше количественных признаков. Дискретные вариации окраски и рисунка также пригодны для оценки прямого влияния средовых факторов, но лишь в том случае, если они проявляют изменчивость как между кладками, так и внутри них. Если же дискретность проявляется только в отношении признаков яиц из различных кладок, то такие признаки могут быть использованы для изучения динамики фенотипической (опосредованно генотипической) структуры популяции.

ИЗМЕНЕНИЯ АБСОЛЮТНЫХ ЗНАЧЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ

В качестве линейных размеров используют длину и наибольший диаметр яйца. Величину яйца характеризуют его объем и (или) вес, предпочтительнее использовать объем, так как получение сравнимых данных по весу затруднительно по причине его изменений в процессе инкубации.

Уменьшение размеров и величины яиц в пространстве и времени, как правило, свидетельствует об ухудшении качества местообитания, что находит подтверждение в специальных исследованиях. У дрозда-белобровика (*Turdus iliacus* L.) отмечено статистически значимое увеличение размеров яиц в благоприятные по кормовым и погодным условиям годы (Евдокимов, 1982). В.С. Шкарин (1975) на основании изучения изменчивости величины яиц дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) под влиянием кормовых условий предложил использовать данный показатель в качестве индикатора "благополучия" гнездования. У последнего вида обнаружена высокая положительная корреляция между средним весом яйца в колониях и биомассой дождевых червей (Otto, 1979). У чибисов (*Vanellus vanellus* L.), гнездящихся на пашнях с более лучшими кормовыми условиями, чем в местах выпаса скота, зафиксировано значимое возрастание величины яиц (Galbraith, 1988).

В Воронежском заповеднике изучали изменение объема яиц мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca* Pall.) в связи с динамикой абиотических условий внешней среды в различные годы. Использовали значения суммы осадков, среднесуточных температур и гидротермического коэффициента Г.Т. Селянинова (Шульц, 1981) в предгнездовой и гнездовой периоды. Установлено, что между средним объемом яйца и среднесуточной температурой воздуха за один месяц до яйцекладки, а также суммой осадков за этот же период существует положительная связь (см. рисунок, а).

В те годы, когда во время яйцекладки выпадало относительно большее количество осадков и был высок гидротермический коэффициент, средняя величина яиц также достоверно больше (см. рисунок, б). В итоге для мухоловки-пеструшки в предгнездовой период и во время яйцекладки наиболее благоприятны абиотические условия, характеризующиеся сочетанием относительно высоких среднесуточных температур и относительно большего количества осадков.

Представляют интерес данные о влиянии антропогенных факторов на изменения размеров и величины яиц. У трех из четырех исследованных нами видов – зяблика (*Fringilla coelebs* L.), певчего дрозда (*Turdus philomelos* Brehm) и обыкновенной сороки (*Pica pica* L.) – в урбанизированных местообитаниях в сравнении с естественными наблюдается уменьшение размеров и объема яиц, а у обыкновенного скворца (*Sturnus vulgaris* L.) эти параметры неизменны или в отдельные годы в городской среде увеличиваются (Венгеров, 1991а, 1992). С увеличением уровня загрязнения в окрестностях медеплавильного завода синица-московка (*Parus ater* L.) и большая синица (*Parus major* L.) откладывают более мелкие яйца (Бельский, Поленц, 1993). Яйца грача (*Corvus frugilegus* L.) имели в среднем достоверно меньшие длину и диаметр в зоне более высокого радиационного загрязнения (Кусенков, 1993).

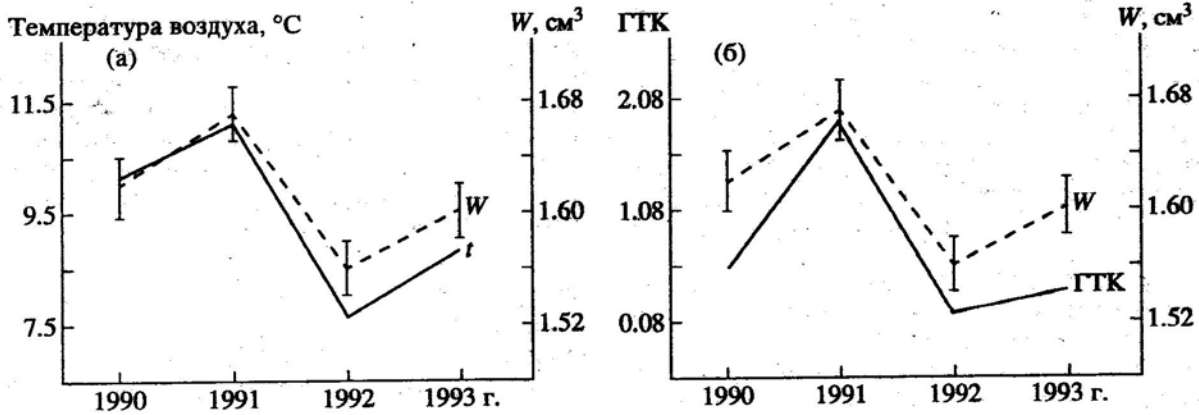
В то же время имеются сведения, свидетельствующие об отсутствии различий между выборками из местообитаний, испытывающих неодинаковое антропогенное влияние (Мянд, 1988; Габер, Галинская, 1993). Возможно, что в этих случаях воздействующие факторы не достигли своего порогового уровня, после которого их действие начинает сказываться на состоянии организмов.

Разнонаправленность изменений размеров и величины яиц у различных видов в трансформированных местообитаниях имеет важное значение

Таблица 1. Доля внутрикладковой и межкладковой компонент в изменчивости ооморфологических параметров, %

Вид	N	L	D	W	V	C	P
Зяблик	52	29.5	27.7	29.0	42.2	59.1	61.4
		70.5	72.3	71.0	57.8	40.9	38.6
Певчий дрозд	77	31.8	22.0	23.3	36.3	39.5	51.2
		68.2	78.0	76.7	63.7	60.5	48.8
Сорока	21	39.0	39.8	34.1	47.3	79.1	79.4
		61.0	60.2	65.9	52.7	20.9	20.6
Скворец	37	32.2	28.6	31.5	30.0	58.9	68.3
		67.8	71.4	68.5	70.0	41.1	31.7

Примечание. N – число кладок, L – длина яйца, D – диаметр, W – объем, V – индекс удлиненности, C – индекс смещения, P – индекс грушевидности (Костин, 1977); числитель – доля внутрикладковой изменчивости, знаменатель – доля межкладковой изменчивости.



Зависимость объема яиц мухоловки-пеструшки от среднесуточной температуры воздуха за один месяц до яйцекладки (а) и от величины гидротермического коэффициента (ГТК) во время яйцекладки (б); вертикальные отрезки – 95% доверительный интервал для среднего значения.

для биомониторинговых работ. Она свидетельствует о том, что последствия одних и тех же антропогенных преобразований экосистем по-разному воспринимаются различными видами. Для одних из них они оказываются благоприятными по изучаемым параметрам, для других – нет, что обуславливается степенью соответствия между биологическими особенностями вида и экологической обстановкой местообитания.

Из целого ряда параметров формы (Костин, 1977; Мянц, 1988) подробно остановимся только на индексе удлиненности, так как его изменчи-

вость, как уже отмечалось, обуславливается подходящим для поставленной задачи соотношением генетических и средовых факторов. Этот индекс может быть рассчитан двумя способами. Наиболее распространенный из них – по формуле $D/L \times 100$, при другом способе используют формулу $100 \times (L - D)/D$. С увеличением удлиненности формы яйца значения индекса, рассчитанные по первой формуле, уменьшаются, а по второй – увеличиваются. Поэтому справедливо в первом случае данный параметр называть индексом округленности (Мянц, 1988).

Таблица 2. Изменения размеров (мм) и индекса округленности яиц в естественных местообитаниях

Параметры	Менее оптимальные условия	Более оптимальные условия
Озерная чайка		
	$n = 150$	$n = 150$
L	51.4 ± 0.16	$52.3 \pm 0.15^{**}$
D	37.5 ± 0.08	37.6 ± 0.09
V	71.2 ± 0.20	$70.1 \pm 0.20^{**}$
Дрозд-белобровик		
	$n = 55$	$n = 52$
L	25.61 ± 0.14	$26.18 \pm 0.14^*$
D	18.85 ± 0.10	19.12 ± 0.19
V	74.60 ± 0.40	$72.90 \pm 0.60^*$
Мухоловка-пеструшка		
	$n = 142$	$n = 175$
L	17.56 ± 0.07	$18.22 \pm 0.06^{**}$
D	13.22 ± 0.03	$13.39 \pm 0.03^{**}$
V	75.39 ± 0.30	$73.55 \pm 0.23^{**}$

Примечание: n – число яиц; данные по озерной чайке – Ильенко, Буров, 1985; по дрозду-белобровику – Евдокимов, 1982; *, ** – различия достоверны соответственно при $p < 0.01$ и 0.001 .

Имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что в естественных местообитаниях при благоприятных погодных и кормовых условиях яйца имеют более удлиненную форму (табл. 2). Исходя из приведенных выше формул, возрастание удлиненности яйца возможно при увеличении его длины или уменьшении диаметра. Как видно из табл. 2, у озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) и дрозда-белобровика оно произошло в результате достоверного увеличения длины яйца. У мухоловки-пеструшки, помимо длины, в более оптимальных условиях увеличился и диаметр, но в сравнении с исходными значениями длина возросла относительно больше. В урбанизированных местообитаниях также происходит увеличение удлиненности яиц, но причина этого может быть иной, т.е. за счет достоверного уменьшения диаметра (Венгер, 1992).

Таким образом, анализируя только один индекс округленности (удлиненности), невозможно определить степень оптимальности условий размножения птиц. Этот параметр необходимо рассматривать в совокупности с изменениями размеров и величины яиц. Если возрастание удлиненности яиц сопровождается статистически значимым увеличением их размеров, то это свидетельствует об улучшении условий размножения. Удлинение формы яиц, вызванное их уменьшением, указывает на обратную ситуацию.

Доля поверхности яйца, покрытая рисунком, дает оценку густоты рисунка. Конкретных количественных данных о влиянии условий среды на густоту рисунка очень мало. А.Ю. Книстаутас (1983) установил, что степень пигментации яиц большой синицы достоверно уменьшается с приближением к источнику химического загрязнения воздуха. Уменьшение плотности рисунка яиц отмечено у грача в зоне радиоактивного загрязнения (Кусенков, 1993). Эти факты указывают на способность данного параметра реагировать на изменение внешних условий. С ухудшением качества местообитания степень пигментации яиц снижается.

ИЗМЕНЕНИЯ ВЕЛИЧИНЫ РАЗНООБРАЗИЯ

Наибольшее применение при оценке величины изменчивости морфологических структур находит коэффициент вариации. Это относится и к ооморфологическим параметрам, хотя их изменчивость имеет свои особенности. Дело в том, что у видов, имеющих более одного яйца в кладке, изменчивость яиц складывается по крайней мере из трех различных компонент. Во-первых, это межкладковая изменчивость, обуславливаемая преимущественно разнообразием генотипов самок. Второй компонентой является внутриккладковая изменчивость, вызываемая нарушением стабильности физиологических процессов при формировании яиц. Третьей компонентой выступает очередность снесения яиц в кладке. В связи с этим общий коэффициент вариации мало пригоден для выяснения причин наблюдаемой изменчивости, так как он не вскрывает ее структурные преобразования. Наибольший вклад в общую изменчивость вносят первые две компоненты, влияние же очередности снесения невелико (Тараканов, Подковыров, 1992). Учитывая сказанное, рассмотрим динамику двух основных компонент изменчивости под влиянием факторов внешней среды.

Причина варьирования яиц внутри кладки состоит в изменении физиологического состояния самки, которое, помимо внутриорганизменных факторов, может быть подвержено влиянию внешней среды. Количественную оценку внутриккладковой изменчивости получают путем определения внутриккладковой дисперсии при дисперсионном анализе или непосредственно, вычисляя разницу между большими и меньшими значениями признака в абсолютных или относительных величинах (Венгеров, 1991б).

В неблагоприятные по погодным условиям годы разница в объеме первых и последних яиц в кладке у сизой чайки (*Larus canus* L.) и грача существенно повышалась (Болотников и др., 1985). У мухоловки-пеструшки уменьшение последнего по порядку снесения яйца особенно четко

проявлялось при низких температурах воздуха (Järvinen, Ylimaanu, 1986). В урбанизированных местообитаниях отмечено повышение внутриккладковой изменчивости размеров и формы яиц (Венгеров, 1992). Итак, рассматриваемый показатель адекватно отражает изменения экологической обстановки. Увеличение изменчивости свидетельствует об ухудшении качества местообитания.

Выполняя оценку межкладковой изменчивости, мы определяем индивидуальное разнообразие популяции по какому-либо признаку. При этом следует помнить, что в качестве индивида здесь выступает самка, а не яйцо. В противном случае в кладках объемом более одного яйца индивиды в популяционной выборке будут представлены несколькими несопадающими по числу и величине вариантами признака, что недопустимо с точки зрения правил формирования статистической совокупности. В связи с этим статистической вариантностью выборки при определении индивидуального разнообразия по ооморфологическим параметрам должно служить среднее значение признака по кладке. Далее путем соответствующих расчетов получаем межкладковый коэффициент вариации.

Индивидуальная изменчивость морфологических структур в различных экологических условиях может служить показателем отношений в системе "среда-популяция" (Яблоков, 1966). Популяции птиц одного вида, находящиеся в различных условиях внешней среды, нередко значительно отличаются по величине изменчивости признаков (Добринский, 1981). Конкретные причины изменения степени варибельности не всегда ясны, поскольку чаще всего остаются неизвестными формы и интенсивность отбора, происходящие в популяции. Поэтому мы подчеркнем лишь приспособительную ценность изменчивости исходя из общепризнанного положения, что высокая генетически обусловленная изменчивость популяции повышает ее адаптационный потенциал. Экологические условия среды, при которых наблюдается повышение внутривнутрипопуляционного разнообразия, следует признавать благоприятными.

Рассмотрим на конкретном примере динамику разнообразия популяции по ооморфологическим структурам в зависимости от экологических условий. Изучали линейные размеры, объем, форму и окраску яиц зяблика в Воронежском заповеднике и парке г. Воронежа. Названные территориальные группировки существенно различаются по пространственной структуре размножающихся пар (в парке гнезда зяблика сосредоточены в колониях дрозда-рябинника), срокам гнездования и успешности размножения (Венгеров, 1990). По цвету скорлупы и типу распределения пятен на поверхности яйца выделены четыре окрасочные вариации: 1 – голубая с венчиком из пятен на

тупом конце; 2 – голубая с равномерной пятнистостью; 3 – бурая с венчиком из пятен на тупом конце; 4 – бурая с равномерной пятнистостью. Внутрикладковая изменчивость признаков очень слабая или отсутствует вовсе, яйца из одной кладки всегда относились к определенному фенотипу. Оценку внутривидового разнообразия производили по методике Л.А. Животовского (1982).

Сравниваемые группировки (табл. 3) достоверно различаются по среднему числу фенотипов и доле редких фенотипов ($p < 0.01$). Из количественных признаков (табл. 4) значимые различия обнаружены по межкладковому коэффициенту вариации индекса удлиненности ($p < 0.02$). Динамика изменчивости качественных и количественных признаков свидетельствует о повышении внутривидового разнообразия группировки зяблика, гнездящейся в колониях рябинника. По этому показателю условия среды здесь для данного вида благоприятны.

НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ДИНАМИКУ ООЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ

Изложенный материал убеждает в том, что анализ ооморфологических характеристик может дать достаточно разнообразную информацию о состоянии популяции в тех или иных экологических условиях. При этом одни показатели могут указывать на улучшение условий среды, другие – на их ухудшение. Такая несогласованность изменений вполне естественна, поскольку рассмотренные показатели отражают различные стороны взаимодействия организмов и популяции с внешней средой.

На изменчивость птичьих яиц наряду с экологическими условиями одновременно оказывают влияние другие факторы, силу воздействия которых учесть чаще всего технически сложно.

В этой ситуации оптимальным представляется такое планирование методики сбора материала, при котором влияние других факторов минимизируется. В данном аспекте полезно разграничить наблюдения за изменением ооморфологических характеристик на временные и пространственные. В первом случае выявлению подлежат хронологические изменения морфотипов яиц в каком-либо местообитании. Закладываемые опытные площадки, на которых будет производиться сбор материала, должны быть пространственно однородными по своим экологическим условиям. Тем самым удастся избежать помех, привносимых разнообразием биотопических условий. Важное значение имеет время взятия проб в течение сезона, так как морфологические параметры яиц повторных, вторых и поздних кладок могут изменяться. В связи с этим необходимо для расчетов использовать материал, собранный в начальный период размножения и во время массовой яйцекладки.

Наблюдения за пространственной динамикой ооморфологических параметров предполагают изучение различий по ним между местообитаниями, характеризующимися неодинаковыми экологическими условиями, в том числе по уровню антропогенного воздействия. Помимо требований, указанных для хронологических исследований, в данном случае необходимо добиваться как можно меньшей пространственной разобщенности сравниваемых участков, чтобы в анализ попали группировки, принадлежащие к одной популяции и соответственно имеющие однородную генетическую структуру. Поэтому различия между ними по ооморфологическим параметрам будут определяться преимущественно факторами внешней среды. При изучении влияния антропогенных факторов на качество местообитания за эталон берутся оологические показатели из естественных экосистем, близких по своим характеристикам начальным экологическим условиям антропогенного аналога.

Таблица 3. Характеристика разнообразия зяблика по окраске яиц

Выборки	Частоты фенотипов, %				Число кладок	Среднее число фенотипов	Доля (от 1) редких фенотипов
	1	2	3	4			
Заповедник	17.5	2.5	28.7	51.3	108	3.293 ± 0.147	0.177 ± 0.037
Парк	28.6	14.3	18.4	38.7	72	3.798 ± 0.103	0.051 ± 0.026

Таблица 4. Межкладковые коэффициенты вариации ооморфологических параметров зяблика, %

Выборки	N	L	D	W	V
Заповедник	52	3.81 ± 0.37	3.00 ± 0.29	8.48 ± 0.83	14.81 ± 1.45
Парк	59	4.78 ± 0.44	3.31 ± 0.30	9.26 ± 0.85	20.87 ± 1.92

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бельский Е.А., Поленц Э.А. О влиянии загрязнения тяжелыми металлами на некоторые параметры яиц лесных дуплогнездящих // Современные проблемы оологии. Материалы I Международного совещания. Липецк, 1993. С. 44-45.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н. Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 226 с.
- Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во МГУ, 1985. 158 с.
- Венгеров П.Д. Особенности экологии зяблика (*Fringilla coelebs* L.) в колониях дрозда-рябинника (*Turdus pilaris* L.) // Экология. 1990. № 3. С. 89-90.
- Венгеров П.Д. Эколого-ооморфологическая оценка состояния популяций птиц в трансформированных экосистемах // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991а. 24 с.
- Венгеров П.Д. Изменчивость яиц внутри кладки как одна из форм внутрииндивидуальной изменчивости у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991б. Т. 96. Вып. 5. С. 3-8.
- Венгеров П.Д. Сравнение ооморфологических параметров птиц из естественных и урбанизированных местообитаний // Экология. 1992. № 1. С. 21-26.
- Габер Н.А., Галинская И.А. Воздействие радиационного загрязнения на размеры и форму яиц мухоловки-пеструшки // Современные проблемы оологии. Материалы I Международного совещания. Липецк, 1993. С. 49-51.
- Добринский Л.Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.
- Евдокимов В.Д. Хронографическая изменчивость величины кладки и размеров яиц белобровика // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1982. С. 78-81.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. (ред.) Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение международного фонда "Биотест", 1993. 68 с.
- Ильенко А.И., Буров К.Н. Изменчивость размеров яиц в колониях озерных чаек и черношейных поганок как показатель условий гнездования // Орнитология. 1985. Вып. 20. С. 170-172.
- Ильичев В.Д., Галушин В.М. Птицы как индикатор загрязненности среды ядохимикатами // Биологические методы оценки природной среды. М., 1978. С. 159-180.
- Книстаутас А.Ю. Гнездование большой синицы в условиях загрязненной воздушной среды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. № 2. С. 17-21.
- Костин Ю.В. О методике ооморфологических исследований и унификации описаний оологических материалов // Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов. Вильнюс, 1977. С. 14-22.
- Кусенков А.Н. Ооморфология и радиоактивное загрязнение окружающей среды // Современные проблемы оологии. Материалы I Международного совещания. Липецк, 1993. С. 84-85.
- Мянд Р. Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллин: Валгус, 1988. 193 с.
- Тараканов В.В., Подковыров В.А. Структура изменчивости метрических признаков яйца в колонии черношейной поганки (*Podiceps nigricollis* C.L. Brehm) // Экология. 1992. № 3. С. 30-37.
- Федоров В.Д. К стратегии биологического мониторинга // Доклады высшей школы. Сер. биол. 1974. № 10. С. 7-17.
- Шкарин В.С. Хронографические изменения численности гнезд и размеров яиц рябинников на одном из участков Пермской области // Гнездовая жизнь птиц. Пермь, 1975. С. 44-47.
- Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.
- Яблоков А.В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.
- Galbraith H. Effects of egg size and composition on the size, quality and survival of Japwing *Vanellus vanellus* chicks // J. Zool. 1988. V. 214. № 3. P. 15-23.
- Järvinen A., Ylimaunu J. Intraclutch egg-size variation in birds: physiological responses of individuals to fluctuations in environmental conditions // Auk. 1986. V. 103. № 1. P. 235-237.
- Otto Ch. Environmental factors affecting egg weight within and between colonies of feildfare *Turdus pilaris* // Ornis scand. 1979. V. 10. № 1. P. 111-116.