

**ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ
(*PHYLLOSCOPUS TROCHILUS* LINNAEUS, 1758) (SYLVIIDAE, AVES)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ И УРБАНИЗИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ
КАРЕЛИИ**

М. В. Матанцева, С. А. Симонов, Н. В. Лапшин

*Институт биологии Карельского научного центра РАН
Россия, 185910, Петрозаводск, Пушкинская, 11
E-mail: mariamatantseva@gmail.com*

Поступила в редакцию 26.12.13 г.

Гнездование пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) (Sylviidae, Aves) в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии. – Матанцева М. В., Симонов С. А., Лапшин Н. В. – Исследование проведено в рамках проекта по изучению эколого-этологических адаптаций птиц, типичных для природных местообитаний, к урбанизированной среде. Цель работы – сравнительный анализ особенностей гнездования пеночки-веснички (модельный вид) в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии. Обнаружено, что сроки гнездования, предпочитаемые станции, места и способы расположения гнезд, характеристики кладок и специфика репродуктивных взаимоотношений весничек в лесу и в городе достоверно не различались, дистанция вспугивания птицы с гнезда в городе была ниже, а интенсивность звуковых сигналов тревоги выше, чем в лесу. Приводятся гипотезы, объясняющие полученные результаты.

Ключевые слова: пеночка-весничка, гнездовая экология, поведение, естественные и урбанизированные местообитания.

Nesting of the willow warbler (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) (Sylviidae, Aves) in natural and urban habitats of Karelia. – Matantseva M. V., Simonov S. A., and Lapshin N. V. – Our study was carried out within the framework of the “Ecological and behavioural adaptations of birds typical for natural habitats and the urban environment” project. The Willow Warbler was chosen as a model object in this investigation aimed to provide comparative analysis of the bird breeding behavior in natural and urban areas of Karelia. The breeding dates, preferable biotopes and nest sites, as well as the clutch characteristics and reproductive relations of Willow Warblers were found out to be similar in various conditions, whereas their flight distances were shorter and the alarm call intensity was higher in urban habitats than in forest ones. Possible explanations for the obtained results are given.

Key words: Willow Warbler, breeding ecology, behavior, natural and urban habitats.

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное преобразование экосистем на протяжении многих лет считают глубокой научной проблемой, требующей всестороннего изучения, в том числе и в аспекте существования животных (Гладков, 1958; Ильичев, Фомин, 1988; Living Planet Report, 2010 и др.). Изучение антропогенно трансформированных экосистем оказалось перспективным направлением исследований и потому, что в связи с большим разнообразием формирующихся в них условий и высокой степенью доступности для исследователя такие системы предоставляют широкие возможности для изучения различных эколого-популяционных параметров и выяснения взаимо-

ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

связей между ними (Пасхальный, 2004). Довольно часто в таких работах в качестве модельных объектов выступают птицы (Владышевский, 1975; Цыбулин, 1985; Клаустнитцер, 1990; Коровин, 2004; Houck, Cody, 2000 и др.). Во многих подобных исследованиях основное внимание уделено видовому составу и общей экологической характеристике птиц в городах и других трансформированных местообитаниях. Специальные публикации содержат конкретные описания реакций птиц на антропогенные воздействия в целом (Галушин, 1982; Козлов, 1988; Gracznuk, 1982; Houck, Cody, 2000; Fernández-Juricic, 2004; Butler et al., 2010; Minor, Urban, 2010 и др.) и непосредственно на присутствие человека и его активность в частности (Юргенсон, 1962; Владышевский, 2004; Cooke, 1980; Burger, Gochfeld, 1991; Fernández-Juricic et al., 2004; Blumstein, 2005 и др.). Несомненно, что многообразие условий, с которыми птицы сталкиваются в измененных человеком местообитаниях, и многообразие ответов на них требуют дальнейших исследований.

Особенно актуальными мы считаем работы, направленные на анализ закономерностей обитания диких птиц в искусственно созданных стациях, отличающихся от типичных для них естественных местообитаний; изучение адаптаций к разным формам трансформации среды; исследование реакций птиц на конкретные факторы антропогенной нагрузки. При этом важен сравнительный анализ особенностей экологии, поведения, физиологии и других проявлений жизнедеятельности птиц в антропогенно трансформированных и естественных (выступающих в качестве контроля) биотопах. Поскольку первой реакцией на изменение среды у таких высокоорганизованных животных, как птицы, как правило, является изменение поведения (Северцов, 1922; Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988 и др.), именно поведенческая, точнее эколого-этологическая, специфика обитания птиц в разных условиях особенно привлекает наше внимание в настоящее время.

Данное исследование проведено в рамках проекта по изучению эколого-этологических адаптаций птиц, типичных для природных местообитаний, к урбанизированной среде на примере пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus* Linnaeus, 1758) – представителя видов, обычных для естественных биотопов и при этом способных населять даже крупные города (Птицы городов России, 2012).

Цель работы – сравнительный анализ особенностей гнездования пеночки-веснички в естественных и урбанизированных местообитаниях Карелии. В каждом типе местообитаний было необходимо получить данные об особенностях выбора мест гнездования, способах построения и расположения гнезд, сроках гнездования и его особенностях, степени устойчивости птиц к антропогенному прессу и степени укрытости и доступности гнезд для человека и хищников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Выявление места и роли эколого-этологических адаптаций в системе адаптаций птиц возможно только на основе стационарных многоплановых исследований с применением разнообразных методов. Поскольку основные задачи работы сводились к изучению поведения птиц, их реализация была возможна лишь при наблюдениях за индивидуально опознаваемыми особями. В связи с этим проводили отлов и мечение птиц номерными алюминиевыми и цветными пластиковыми

кольцами в индивидуальных комбинациях. В ходе работы регистрировали различные аспекты поведения, касающиеся гнездования, проводили поиск гнезд и наблюдения за ними.

При изучении выбора мест гнездования характеризовали биотопы, гнездовые микростанции и непосредственное окружение каждого гнезда, а также проводили анализ способа расположения и фиксации гнезда на субстрате. Указывали экспозицию летков, степень маскировки гнезд (в неровностях микрорельефа и растительности), степень надежности крепления постройки к субстрату и т. д. Оценку степени открытости и доступности гнезд проводили по следующим параметрам: 1) глубина расположения гнезда в пологе растительности (расстояние от внешней границы полога растительности, в котором находится гнездо, до гнезда); 2) индекс открытости гнезда его окружением (характеризует, насколько гнездо укрыто (не просматривается со стороны) растительностью, микрорельефом и т. п.; оценивается визуально – за 100 % мы принимаем площадь поверхности сферы радиусом 2 м, центром которой является гнездо); 3) индекс доступности гнезда (по шкале от 0 до 5 по мере возрастания доступности от полной невозможности достать гнездо до его полной открытости) для человека и хищников.

В качестве параметра, характеризующего степень устойчивости птиц к присутствию человека, была выбрана интенсивность звуковых сигналов тревоги у гнезда. При приближении наблюдателя регистрировали все проявления беспокойства, которые в результате были представлены в виде условно выделенных уровней активности: 1 – отсутствие слышимых проявлений беспокойства; 2 – наличие редких сигналов тревоги; 3 – регулярная тревога при приближении наблюдателя; 4 – очень активное беспокойство.

При статистической обработке ряды исходных данных проверяли на форму распределения тестом Колмогорова – Смирнова, на равенство дисперсий – *F*-тестом. При нормальном распределении данных в двух независимых выборках и равных дисперсиях сравнение средних величин признаков проводили с помощью двухвыборочного *t*-критерия для независимых выборок. При необходимости использовали его непараметрический аналог – *U*-критерий Манна – Уитни. Оценку связи и зависимости между величинами проводили, используя ранговую корреляцию Спирмена, независимую от формы распределения и мало чувствительную к выбросам. При проверке статистических гипотез использовали 5%-ный уровень значимости. Статистический анализ был проведен в программах Microsoft® Excel, SPSS и StatGraphics.

Исследования пеночек-весничек в урбанизированной среде были проведены в 2012 – 2013 гг. в г. Петрозаводске, в естественных местообитаниях – в 2007 – 2009 гг. в лесах Приладожья. Контролируемые участки в пределах урбанизированной среды были заложены в местах, обладающих различными характеристиками: в парковой зоне и в зоне многоэтажной жилой застройки в центральных районах города, а также в активно посещаемой людьми рекреационной зоне и в зоне частной застройки и огородов на городской периферии. Участки исследований в пределах естественных местообитаний входили в полосу обширных массивов смешанных лесов, редко посещаемых человеком, на юго-восточном побережье Ла-

ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

дожского озера, в Олонецком районе Карелии. Подробная характеристика контролируемых здесь биотопов представлена в одной из наших прежних публикаций (Матанцева, Симонов, 2012).

В статью вошли данные по 56 гнездам, обнаруженным и прослеженным в указанные сезоны.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выбор мест гнездования. Многолетние данные по биотопическому распределению весничек в Карелии приведены во многих работах (Зимин и др., 1976, 1993; Сазонов, 1997; Лапшин, 2001), поэтому мы не будем подробно останавливаться на этом вопросе. Наши данные, полученные в 2007 – 2013 гг., представлены на рис. 1 и 2. Отметим, что локальная плотность гнездования весничек в зелёных зонах города могла быть довольно высокой, что, по-видимому, связано как с концентрацией птиц в пригодных для их обитания участках в пределах высоко мозаичной среды, так и с большей доступностью кормов в урбанизированном ландшафте.

Пеночка-весничка предпочитает светлые микростации, поэтому, в частности, в условиях Приладожья, она редка в ельниках и доминирует в светлых сосново-лиственных лесах (ранговая корреляция Спирмена: положительная корреляция плотности гнездования с наличием сосны и берёзы в верхнем ярусе леса: $r = 0.241$, $p = 0.034$ и $r = 0.264$, $p = 0.022$ соответственно). Причем более охотно весничка заселяет приопушечные станции (являющиеся наиболее светлыми в лесу), что подтверждает данные о ее светлостойкости (Птушенко, 1954; Мартынов, 1973; Gotzman, 1965; Jabłoński, 1969 и др.).

Подобное предпочтение окраинных местообитаний отмечено и в городе. При этом птицы избегали сплошных массивов лесонасаждений и однородной парковой растительности. Обычно они гнездились по периферии зеленых зон, выбирая микростации с выраженным кустарниковым ярусом, под пологом которого гнезда оказывались хорошо замаскированы. При соблюдении этих условий спектр мест их гнездования распространялся от высоко урбанизированных территорий во дворах многоэтажных жилых зданий до сохранившихся выделов лесных биотопов в местах, мало посещаемых человеком.

Наблюдаемые нами способы расположения гнезд весничек отражены в табл. 1 и 2. Чаще всего они гнездятся на поверхности земли, реже (обычно в сырых местах) – на кочках и корнях упавших деревьев. В 2012 г. также на сыром участке было найдено гнездо, размещенное в иве на высоте около 0.5 м. Разнообразие способов расположения гнезд в урбанизированной среде (индекс Шеннона – 2.80) не

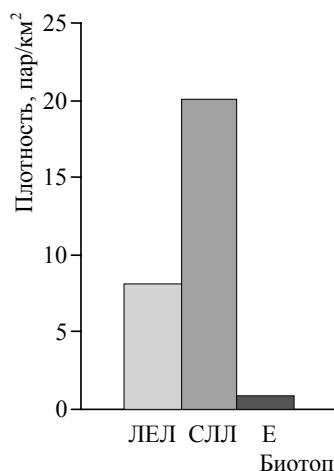


Рис. 1. Биотопическое распределение и плотность гнездования весничек в Приладожье: ЛЕЛ – лиственно-еловые леса, СЛЛ – сосново-лиственные леса, Е – еловые леса

превышало таковое в сплошных массивах леса (2.55): сравнение индексов Шеннона по *t*-критерию: $t = 0.02$, $t_{\text{табл}} = 2.00$, $p > 0.05$.

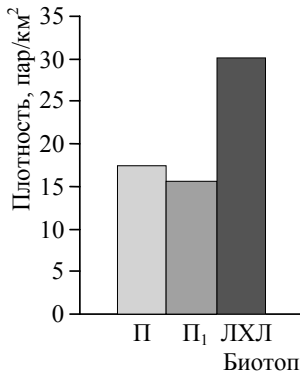


Рис. 2. Биотопическое распределение и плотность гнездования весничек в Петрозаводске: П – полоса древесно-кустарниковой растительности с выраженным травянистым ярусом в промышленной зоне города; П₁ – полоса древесно-кустарниковой растительности с выраженным травянистым ярусом в жилом районе города; ЛХЛ – лиственно-хвойный лес на периферии города

При анализе ориентации летков в гнездах относительно сторон света не было выявлено определенных закономерностей (рис. 3). В частности, было бы логично предположить, что на побережье Ладожского озера, где обычны бризы, птицы будут располагать гнезда «от ветра», направляя леток на север или юг. Однако многие гнезда, даже находящиеся на самом берегу, в нескольких десятках метров от воды, были ориентированы летком на запад, т. е. по направлению к ветру, дующему с озера (в том числе и на склонах прибрежных валов, идущих параллельно берегу). В большинстве случаев и в лесу, и в городе было очевидно, что ориентацию гнезда определяло его ближайшее окружение, например, экспозиция склона или неровности субстрата.

Сроки гнездования. И в Приладожье, и в Петрозаводске в годы исследований более 75 % весничек начинали откладку яиц в последней декаде мая – первой декаде июня (рис. 4). Эти сроки обычны для начала гнездования весничек в данном регионе (Лапшин, 2001). Самая ранняя кладка (18 мая) была отмечена в Приладожье. Начало гнездостроения обычно приходилось на середину мая. Значительная растянутость сроков размножения и наличие поздних кладок преимущественно связаны с повторным гнездованием после гибели гнезда или выводка и в меньшей степени – с более поздним прилетом части особей. Бициклию у птиц этого вида в Карелии не регистрировали (Лапшин, 2001).

более поздним прилетом части особей. Бициклию у птиц этого вида в Карелии не регистрировали (Лапшин, 2001).

Таблица 1

Места и способы расположения гнезд веснички в Приладожье

Субстрат	Способ расположения	Способ маскирования	<i>n</i>
1	2	3	4
На земле	В неровностях субстрата	Среди сучьев валежника или среди корней и/или под листовым опадом	4
		В зарослях кустарничковой и/или травянистой растительности и/или во мху	7
	На ровной поверхности	Под еловой лапой или под прикрытием крупной ветви лиственного дерева	9
		В зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности	2
	На склоне (частично углублено в склон)	В зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности	1
			1

ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Стенка дренажной канавы / окопа		В толще мха + в зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности + может быть «прикрыто» еловой лапой	1
Замшелая кочка (обычно мохово-черничная – бывшая прикорневая часть, реже – замшелый ствол упавшего дерева)	В верхней части кочки, под слоем мха – полностью заглублено в кочку, как в нору	«Покрывало» из мха, полностью скрывающее гнездо	7
Выворотень	В земляной части выворотня, в нише высоко над землей	Среди корней выворотня	1

Характеристика кладок. Кладки веснички в сезоны исследований в Приладожье в среднем включали 6.15 ± 0.12 ($n = 34$) яиц, в Петрозаводске – 6.32 ± 0.19 ($n = 22$). Минимальный размер кладки составил 4 яйца (завершенная поздняя кладка), максимальный – 8. Сходные данные получены и в других точках Северо-Запада России (Божко, 1958; Паевский, 1991; Лапшин, 2001). Окраска яиц веснички на разных участках исследований соответствовала характерной для вида в пределах индивидуальной изменчивости (Птушенко, 1954; Simms, 1985; Snow, Perrins, 1998).

Таблица 2

Места и способы расположения гнезд веснички в Петрозаводске

Субстрат	Способ расположения	Способ маскирования	<i>n</i>
На земле	На склоне (частично углублено в склон)	В зарослях травянистой и/или кустарничковой растительности и под листовым опадом	2
	На ровной поверхности		10
	В неровностях субстрата		3
		В зарослях травянистой растительности и валежнике	1
Стенка дренажной канавы / крутой склон	На склоне (частично углублено в склон)		1
На краю обрыва	На краю мелиоративной канавы	Среди сучьев валежника или среди корней и под листовым опадом	2
	На самом краю скалы		1
В иве	В розетке стволиков	Замаскировано листьями и ветвями растения-субстрата	1

Степень укрытости и доступности гнезд. Статистически подтвержденных различий в степени укрытости гнезд пеночек в лесу и в городе по выбранным параметрам не выявлено (тест Манна – Уитни: по всем параметрам $p > 0.05$). Допустимо, что отсутствие однозначных ответов на поставленные вопросы может быть обусловлено недостаточным объемом выборок по каждому из параметров. На настоящий момент, согласно полученным данным, основные параметры гнездо-

строения весничек оказались высоко стереотипными, не различающимися в разных условиях.

Степень устойчивости к антропогенному прессу. В целом веснички в гнездовой период отличаются скрытым поведением, направленным на то, чтобы не выдать место расположения гнезда. Однако при нахождении в гнезде птенцов накануне вылета они могут проявлять открытую визуальную демонстрацию тревоги. Такое происходило на всех участках исследований. Обычно в случаях визуального

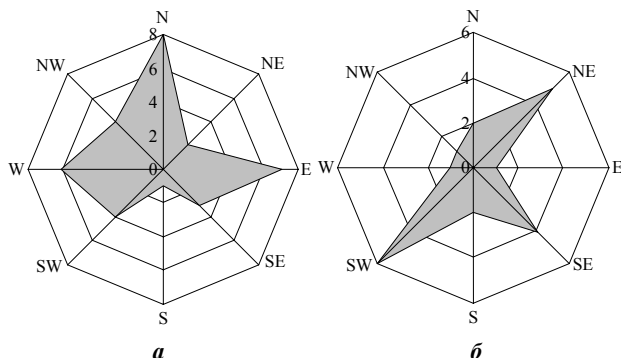


Рис. 3. Соотношение гнезд с различной ориентацией летков, % (указано *n*): *a* – Приладожье; *б* – Петрозаводск

проявления беспокойства наблюдали и повышенную звуковую активность, начинавшуюся сразу же, как птицы замечали наблюдателя, даже если он находился еще далеко от гнезда.

При этом была выявлена более высокая степень проявления звуковых сигналов беспокойства весничек в городе по сравнению в лесом (тест Манна – Уитни: $W_{33,45} = 588.5$; $p = 0.026$). Птицы, гнездящиеся в местах, часто посещаемых людьми, более открыто проявляли беспокойство, чем населяющие труднодоступные для человека леса. Возможно, это связано с тем, что люди обычно не обращают внимания на тихие сигналы беспокойства птеночек и не ищут гнезда, ориентируясь на них.

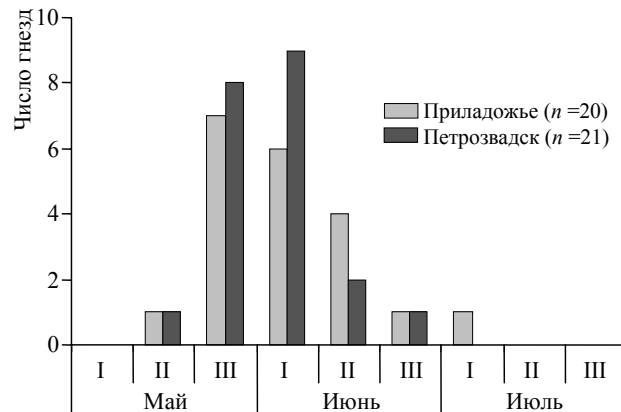


Рис. 4. Сроки начала гнездования (дата откладки первого яйца)

Птеночки в условиях шумного города не являются механизмом защиты потомства птеночек от человека, а другие возможные разорители гнезд в городах, вероятно, ориентируются не столько при помощи слуха, сколько при помощи зрения и обоняния. В отличие от этого, в лесу беспокойство птиц более заметно, и хищники могут реагировать именно на него. Поэтому птицы в лесу ведут себя осторожнее. В городах в этом нет необходимости, а на общем фоне более активного беспокойства птиц со стороны внешней среды, они перманентно могут быть более «растрепан-

ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

воженными». Отметим, что на данный момент это лишь предположение, нуждающееся в дальнейшей проверке.

Еще одним параметром оценки устойчивости птиц к антропогенному прессу является *дистанция вспугивания особи, находящейся в гнезде, при приближении к гнезду наблюдателя*. Анализ данных подтвердил наше предположение о том, что в городе птицы подпускают человека ближе, чем в лесу (тест Манна – Уитни: $W_{24,36} = 636.5$; $p = 0.006$). По-видимому, это связано с большей терпимостью городских птиц к человеку ввиду его постоянного присутствия, к тому же, как правило, не представляющему угрозы для гнезд.

Репродуктивные взаимоотношения. Обычно веснички формируют социально моногамные пары, однако полигиния для них не исключена (Лапшин, 1975, 1983; Паевский, 1991; Naartman, 1969; Neergaard, Arvidson, 1995 и др.). Применение методов молекулярно-генетического анализа в Карелии позволило выявить высокую долю «скрытой» полигинии у этих птиц, ведущей к появлению экстрапарного потомства (Лапшин и др., 2007; Lapshin et al., 2013). Явная полигамия, когда один самец одновременно образовывал пары с двумя самками, в годы исследований дважды была зарегистрирована в Приладожье и один раз в Петрозаводске. Во всех трех случаях полигамия наблюдалась при высокой локальной плотности поселений птиц. В лесу птицы концентрировались в наиболее предпочитаемых микростациях (гнездование в которых отмечалось ежегодно), а в городе – в сравнительно изолированной зеленой зоне, окруженной промышленной и жилой застройкой.

Успешность размножения, причины гибели гнезд. Успешность размножения весничек в сезоны исследований оказалась довольно высокой: 73.3% в Приладожье и 83.1% в Петрозаводске (рассчитана как отношение числа вылетевших из гнезд птенцов к числу отложенных яиц). В табл. 3 представлены причины гибели потомства, основная из которых – хищничество разных животных. В Приладожье один из главных разорителей – обыкновенная гадюка. Кроме того, гнезда разоряли серые вороны и мелкие куньи. Одно гнездо в лесу в зоне, посещаемой людьми, разорили собаки. Некоторые кладки погибали из-за повреждения скорлупы наземными улитками и слизнями. Часть гнезд птицы бросали после того, как в гнездо подкладывала яйцо кукушка. В городе гнезда могли разорять серые вороны, кошки, собаки и грызуны.

Таблица 3
Причины гибели потомства пеночки-веснички в сезоны исследований

Причины гибели	Приладожье		Петрозаводск	
	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
1	2	3	4	5
Число проконтролированных яиц	191		142	
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	7	3.7	2	1.4
Брошено после откладки в гнездо яйца кукушкой	8	4.2	0	0
Брошено после того, как на кладку заполз слизень	7	3.7	0	0
Гнездо разорено хищниками	11	5.8	0	0
Всего	33	17.3	2	1.4
Число проконтролированных птенцов	158		140	
Птенец отставал в развитии	1	0.6	0	0

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5
Гнездо разорено хищниками	17	10.8	15	10.7
Брошено после нападения на гнездо муравьев	0	0	7	5.0
Всего	18	11.4	22	15.7
Общее число потомков	191		142	
Неоплодотворенные яйца и эмбриональная смертность	7	3.7	2	1.4
Брошено после откладки в гнездо яйца кукушкой	8	4.2	0	0
Брошено после того, как на кладку заполз слизень	7	3.7	0	0
Птенец отставал в развитии	1	0.5	0	0
Гнездо разорено хищниками	28	14.7	15	10.6
Брошено после нападения на гнездо муравьев	0	0	7	4.9
Всего	51	26.7	24	16.9

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований обнаружено, что сроки гнездования, предпочитаемые станции, места и способы расположения гнезд, характеристики кладок и специфика репродуктивных взаимоотношений весничек в лесу и в городе оказались сходными, что, по-видимому, определяется жесткими видовыми стереотипами. При этом в разных типах местообитаний отмечены значимые различия по параметрам, характеризующим степень устойчивости птиц к антропогенному прессу. Дистанция вспугивания птицы с гнезда в городе оказалась ниже, а интенсивность звуковых сигналов тревоги выше, чем в лесу, что связано с особенностями обитания пеночек в различных условиях среды и приспособлениями к ним. В городе веснички проявляют большую терпимость к человеку, подпуская его ближе к гнездам, чем в лесу. Очевидно, такая толерантность необходима особям, населяющим урбанизированные территории с постоянным присутствием людей, которые к тому же обычно не представляют опасности. Лабильность поведения птиц, позволяющая им проявлять такую толерантность, в свою очередь, обеспечивает им возможность гнездования даже в городах. С другой стороны, веснички в лесу ведут себя более скрытно и осторожно, чем в городе, что, очевидно, направлено на сохранение гнезд в таких условиях, когда беспокойное поведение может привлечь их разорителей.

Таким образом, весничка является видом, способным населять как естественные природные местообитания, так и высоко урбанизированную среду, сохраняя определенные стереотипы гнездования, но проявляя высокую степень лабильности в выборе местообитаний с различной антропогенной нагрузкой и изменяя свое поведение в зависимости от условий обитания. В заключение следует отметить, что при создании в городах зеленых зон, отвечающих основным требованиям птиц этого вида к местам гнездования с высокой степенью надежности, можно ожидать их заселения весничкой даже в высоко урбанизированной среде.

Данные в условиях города получены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-31872_мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Божко С. И. Материалы по размножению и питанию пеночек (*Phylloscopus*) в пригородных парках Ленинграда // Вестн. Ленингр. ун-та. 1958. Т. 15, вып. 3. С. 81 – 92.

ГНЕЗДОВАНИЕ ПЕНОЧКИ-ВЕСНИЧКИ

Владышевский Д. В. Птицы в антропогенном ландшафте. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1975. 200 с.

Владышевский А. Д. Значение фактора беспокойства для диких птиц и млекопитающих : дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2004. 230 с.

Галушин В. М. Адаптации хищных птиц к современным антропогенным воздействиям // Зоол. журнал. 1982. Т. 61, вып. 7. С. 1088 – 1095.

Гладков Н. А. О географической изменчивости численности видов и численности особей // Проблемы зоогеографии суши. Львов : Изд-во Львовск. ун-та, 1958. С. 17 – 21.

Зимин В. Б., Лапшин Н. В., Анненков В. Г. Влияние различных способов осветления листовенно-хвойных молодняков на орнитофауну // Воздействие 2,4-Д на биогеоценозы листовенно-сосновых молодняков. Петрозаводск : Изд-во Карельск. фил. АН СССР, 1976. С. 138 – 147.

Зимин В. Б., Сазонов С. В., Лапшин Н. В., Хохлова Т. Ю., Артемьев А. В., Анненков В. Г., Яковлева М. В. Орнитофауна Карелии / Карельский науч. центр РАН. Петрозаводск, 1993. 220 с.

Ильчев В. Д., Фомин В. Е. Орнитофауна и изменение среды (на примере Южно-Уральского региона). М. : Наука, 1988. 248 с.

Клаустнитцер Б. Экология городской фауны. М. : Мир, 1990. 248 с.

Козлов Н. А. Птицы Новосибирска (пространственно-временная организация населения) / отв. ред. Ю. С. Равкин. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1988. 158 с.

Коровин В. А. Птицы в агроландшафтах Урала. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2004. 504 с.

Лапшин Н. В. К вопросу о полигинии у некоторых воробьиных птиц южной Карелии // II Всесоюз. конф. молодых ученых по вопросам сравнительной морфологии и экологии животных. М. : Наука, 1975. С. 168 – 169.

Лапшин Н. В. Факультативная полигиния у веснички *Phylloscopus trochilus* (L.) в условиях таежного Северо-запада РСФСР // Фауна и экология птиц и млекопитающих Северо-запада СССР / Карельский филиал АН СССР. Петрозаводск, 1983. С. 34 – 41.

Лапшин Н. В. Изучение годовых циклов дальних трансконтинентальных мигрантов Палеарктики (на примере пеночек рода *Phylloscopus* Карелии) // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков : тр. междунар. конф. «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии» / под ред. Е. Н. Курочкина, И. И. Рахимова. Казань : МАГАРИФ, 2001. С. 394 – 412.

Лапшин Н. В., Топчиева Л. В., Малышева И. Е., Токарева Н. П. Исследование механизмов функционирования периферийных популяций дальних трансконтинентальных мигрантов на примере воробьиных птиц Северной Европы // Біологія ХХІ століття : теорія, практика, викладання : матеріали міжнародної наукової конференції. Київ : Фітосоціоцентр, 2007. С. 433 – 435.

Мак-Фарленд Д. Поведение животных : психобиология, этология и эволюция / пер. с англ. М. : Мир, 1988. 520 с.

Мартынов Е. Н. Шкала светолюбия лесных воробьиных птиц // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1973. Вып. 1. С. 72 – 75.

Матанцева М. В., Симонов С. А. Особенности территориального поведения славков (*Sylvia*) на северной периферии ареала (южная Карелия) // Экология. 2012. № 3. С. 204 – 209.

Паевский В. А. Биология гнездования пеночки-веснички (*Phylloscopus trochilus*) на Куршской косе Балтийского моря // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1991. Т. 239. С. 108 – 114.

Пасхальный С. П. Север, птицы, люди. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. ун-та, 2004. 334 с.

Птушенко Е. С. Семейство славковые Sylviidae // Птицы Советского Союза. М. : Сов. наука, 1954. Т. 6. С. 142 – 398.

Птицы городов России / отв. ред. В. М. Храбрый. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. 513 с.

Сазонов С. В. Орнитофауна заповедников и национальных парков северной тайги Восточной Фенноскандии и ее зоогеографический анализ / Карельский науч. центр РАН. Петрозаводск, 1997. 116 с.

Северцов А. Н. Общие вопросы эволюции. Эволюция и психика. Собрание сочинений. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1922. Т. 3. 530 с.

Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М. : Мир, 1975. 855 с.

Цыбулин С. М. Птицы диффузного города (на примере Новосибирского Академгородка). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 169 с.

Юргенсон П. Б. Роль фактора беспокойства в экологии зверей и птиц // Зоол. журн. 1962. Т. 73, вып. 7. С. 1056 – 1060.

Arvidson B. A., Neergaard R. Mate choice in the Willow Warbler – A field experiment // Behav. Ecol. Sociobiol. 1991. Vol. 29. P. 225 – 229.

Blumstein D. T., Fernández-Juricic E., Zollner P. A., Garity S. C. Inter-specific variation in avian responses to human Disturbance // J. of Applied Ecology. 2005. Vol. 42. P. 943 – 953.

Burger J., Gochfeld M. Human distance and birds : tolerance and response distances of resident and migrant species in India // Environmental Conservation. 1991. Vol. 18. P. 158 – 165.

Butler S. J., Boccaccio L., Gregory R. D., Voříšek P., Norris K. Quantifying the impact of land-use change to European farmland bird populations // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2010. Vol. 137. P. 348 – 357.

Cooke A. S. Observations on how close certain passerine species will tolerate an approaching human in rural and suburban areas // Biol. Conservation. 1980. Vol. 18. P. 85 – 88.

Fernández-Juricic E. Spatial and temporal analysis of the distribution of forest specialists in an urban-fragmented landscape (Madrid, Spain) – Implications for local and regional bird conservation // Landscape and Urban Planning. 2004. Vol. 69. P. 17 – 32.

Fernández-Juricic E., Vaca R., Schroeder N. Spatial and temporal responses of forest birds to human approaches in a protected area and implications for two management strategies // Biological Conservation. 2004. Vol. 117, № 4. P. 407 – 416.

Gotzman I. Pszyczynek do snajmosce biologije legowej gatunkow z zodraju *Phylloscopus* boie // Notatki ornitol. 1965. Т. 6, № 3 – 4. S. 46 – 55.

Graczyk R. Ecological and ethological aspects of synantropization of birds // Mem. Zool. 1982. № 37. P. 79 – 91.

Haartman L. von. The nesting habits of Finnish birds. 1. Passeriformes // Commentat. Biol. Soc. Sci. Fennica. 1969. Vol. 32. P. 1 – 178.

Houck M. C., Cody M. J. Wild in the City // Portland, Oregon : Oregon Historical Society Press, 2000. 427 p.

Jabłoński B. Zagadnienie oswietlenia gniazd ptakow na przykladzie gatunkow rodzaju *Phylloscopus* boie // Ekol. polska. 1969. Т. 15, № 1. S. 45 – 53.

Lapshin N. V., Topchieva L. V., Matantseva M. V., Simonov S. A., Malysheva I. E., Kancerova N. P. Ecological features of migrating Passerines (analysis with molecular biology techniques involved // Biol. Bull. 2013. Vol. 40, № 10. P. 815 – 822.

Living Planet Report / Global Footprint Network. 2010. 118 p. URL: http://www.footprint-network.org/en/index.php/GFN/page/2010_living_planet_report/ (дата обращения: 20.11.2013).

Minor E., Urban D. Forest bird communities across a gradient of urban development // Urban Ecosyst. 2010. Vol. 13. P. 51 – 71.

Neergaard R., Arvidson B.A. Polygyny in the Willow Warbler *Phylloscopus trochilus* in Swedish Lapland // Ibis. 1995. Vol. 137. P. 64 – 69.

Simms E. British Warblers. London : Collins, 1985. 432 p.

Snow D., Perrins C. M. The Birds of the Western Palearctic. Vol. 2. Passerines. Oxford ; New York : Oxford University Press, 1998. P. 1009 – 1694.