

УДК 598.812 + 519.526

## ОСОБЕННОСТИ ДЕМОГРАФИИ *RIPARIA RIPARIA* (PASSERIFORMES, HIRUNDINIDAE) НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Р. Н. Черничко

Межведомственная Азово-Черноморская орнитологическая станция НАН МО Украины, ул. Ленина, 20,  
332312 Мелитополь, Украина

Получено 9 марта 1998

**Особенности демографии *Riparia riparia* (Passeriformes, Hirundinidae) на юге Украины.** Черничко Р. Н. — Демографические аспекты биологии птиц изучались на примере береговой ласточки. Основной метод исследований — массовое кольцевание и цветное мечение птиц. Возраст первого размножения птиц близок к одному году, самки начинают размножаться в возрасте 352 дней ( $n=20$ ), самцы — 362 дней ( $n=77$ ), т. е. на 10 дней позже (разница достоверна при  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ). Береговые ласточки не являются строгими моногамами в период спаривания, но после завершения откладки яиц полигамные реакции прекращаются. Брачные пары непостоянны из года в год, не сохраняются они и во время повторного гнездования в течение одного сезона. Повторные кладки после нормального завершения первых не зарегистрированы. Вид характеризуется незначительным количеством холостых птиц в популяции. Смертность самцов меньше, нежели самок. Смертность птиц в первый год жизни значительно выше, чем у птиц старшего возраста, что совпадает с точкой зрения других исследователей. Средняя продолжительность жизни самок 0,85 года, самцов — 1,17, что значительно ниже показателей, полученных другими авторами. Максимальная продолжительность жизни — более 7 лет.

**Ключевые слова:** *Riparia riparia*, демография, юг Украины.

**Peculiarities of the Demography of Sand Martin *Riparia riparia* (Passeriformes, Hirundinidae) on the South of Ukraine.** Chernichko R. N. — The demography aspects of bird biology were studied on the example of Sand Martin *Riparia riparia*. Total ringing of birds was the main method of our research. The age of the first reproduction is nearly one year. The females start to breed at the age of 352 days ( $n=20$ ), the males — 362 days ( $n=77$ ), i. e. on 10 days later (the difference is reliable when  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ). Sand Martins are not strict monogamous during the mating period, but polygamous reactions are ceasing after finishing of eggs laying. Matrimonial pairs are inconstant from year to year and don't remain when breeding is repeated during one season. The second clutches after the normal finishing of the first ones are not registered. A little part of single birds is usual for population of the species. The mortality of males is lower then in females. The mortality of the first-year birds is much higher than that of the old birds. It coincides with the opinion of the other specialists. The average duration of females' life is 0,85 of a year, and males' one — 1,17, that is considerably lower of the indexes which were got by other authors. The maximum life duration is no less than 7 years.

**Key words:** *Riparia riparia*, demography, the south of Ukraine.

### Введение

Береговая ласточка оказалась удобным объектом для изучения демографических аспектов биологии птиц. Вид легко обнаруживается и определяется в природе и является одним из наиболее массовых представителей среди воробьиных птиц. Для него разработаны эффективные методы массового отлова. Самцы и самки в гнездовой период хорошо различаются. Отдельным вопросам демографии береговой ласточки уделяли много внимания зарубежные исследователи (Harwood, Harrison, 1977; Mead, 1979; Loske, 1989), имеются некоторые данные для популяции на р. Ока (Шеварева, Сапетин, 1959, 1962). Настоящее исследование посвящено демографии вида на юге Украины, где этот вопрос ранее не изучался. В работе не рассматривается такой демографический параметр, как продуктивность вида и зависимость его от различных факторов — этому вопросу посвящена отдельная публикация (Черничко, 1990).

## Материал и методика

Изучение вида проводилось на обширной территории вдоль всего украинского побережья Черного и Азовского морей. Основой для расчетов смертности и продолжительности жизни послужили многолетнее кольцевание и повторные отловы птиц на контрольной территории — участке р. Южный Буг (Николаевская обл., Первомайский р-н, близ с. Мигеи) протяженностью около 6 км, где в разные годы насчитывалось от 1 до 6 гнездовых колоний вида (табл. 1). Для анализа использовались не реальные цифры повторных отловов ранее окольцованных птиц, а перерасчетные на 100%-ный отлов, т. к. обычно соотношение самцов и самок в отловах неодинаково, кроме того процент отлова птиц в различные годы разный. Анализ произведен по 5236 окольцованным птицам, из которых 456 отлавливались повторно в различные годы. Молодые птицы кольцевались в момент первого вылета из гнезда, а взрослые — в период насиживания и кормления птенцов. У молодых птиц пол не определялся, а у взрослых птиц определялся по наличию наседного пятна у самок и клоакального выступа у самцов. Возраст птиц определялся по различной степени точности (в зависимости от того, в каком возрасте были впервые отловлены птицы) на основании кольцевания и повторных отловов в последующие годы. Результаты кольцевания и повторных отловов представлены в таблицах смертности (табл. 2—4).

Средняя ежегодная смертность ( $m$ ), ошибка расчетов смертности  $\delta$ , смертность особей каждого возраста ( $m_x$ ) и средняя ожидаемая продолжительность дальнейшей жизни ( $e_x$ ) определялись по формулам (Lack, 1954; Haldane, 1955; Ricklefs, 1973; Паевский, 1985):

$$m_x = \frac{d_x}{l_x}; \quad m = \frac{\sum d_x}{\sum x d_x}; \quad \delta = m \sqrt{\frac{1-m}{\sum d_x}}; \quad e_x = \frac{\sum l_x}{l_x} - 0,5;$$

где  $l_x$  — количество живых особей возраста  $x$ ,  $d_x$  — количество погибших особей возраста  $x$ . Обычно при оценке смертности птиц (Lack, 1954; Паевский, 1985) принимается допущение, что все выжившие птицы возвращаются на территорию прежнего гнездования. Смертность представляет собой разницу между количеством птиц, гнездившихся на данной территории в предыдущем году, и долей их, вернувшейся для гнездования в последующем. Для береговой ласточки, как и для большинства других видов, такое допущение явно невозможно, так как кольцеванием доказано, что некоторая часть птиц расселяется на следующий год для гнездования на другие территории (Юрчук, 1986). Мы не можем определить, какая часть из невернувшихся птиц погибла, а какая переселилась, поэтому в вычислениях фактически будет идти речь не о смертности, а о "невозврате". Для удобства изложения назовем эти параметры привычными названиями, тем более, что и другие авторы, исследовавшие демографию вида, придерживались такого же толкования термина. Это позволяет не только использовать его, но и сравнивать показатели для различных популяций (Hagwood, Harrison, 1977; Mead, 1979; Loske, 1989).

Таблица 1. Исходные данные для анализа смертности

Table 1. Initial data for analysis of mortality

| Год  | Численность, пар | Помеченные птицы, n | Количество возвратов по годам |              |              |                |                 |              |
|------|------------------|---------------------|-------------------------------|--------------|--------------|----------------|-----------------|--------------|
|      |                  |                     | 1979                          | 1980         | 1981         | 1982           | 1983            |              |
| 1978 | 585              | ad ♀                | 69                            | 6(30)*       | 12(15)       | 2(4)           | 2(4)            |              |
|      |                  | ♂                   | 35                            | 2(14)        | 4(9)         | 1(3)           |                 |              |
|      |                  | juv ♀ + ♂           | 115                           | 2(9)<br>1(7) | 3(4)<br>2(4) |                |                 |              |
| 1979 | 630              | ad ♀                | 148                           |              | 27(34)       | 13(29)         | 4(8)            | 1(3)         |
|      |                  | ♂                   | 88                            |              | 11(24)       | 5(16)          | 4(11)           |              |
|      |                  | juv ♀ + ♂           | 295                           |              | 4(5)<br>3(7) | 2(4)<br>1(3)   | 1(2)<br>1(3)    |              |
| 1980 | 1036             | ad ♀                | 814                           |              |              | 83(105)        | 36(72)          | 4(7)         |
|      |                  | ♂                   | 478                           |              |              | 33(106)        | 26(70)          | 3(9)         |
|      |                  | juv ♀ + ♂           | 278                           |              |              | 6(8)<br>10(32) | 5(10)<br>1(3)   | 1(3)         |
| 1981 | 1463             | ad ♀                | 671                           |              |              |                | 45(90)          | 8(15)        |
|      |                  | ♂                   | 456                           |              |              |                | 33(89)          | 6(18)        |
|      |                  | juv ♀ + ♂           | 953                           |              |              |                | 8(16)<br>13(35) | 1(2)<br>2(6) |
| 1982 | 1034             | ad ♀                | 223                           |              |              |                |                 | 12(22)       |
|      |                  | ♂                   | 387                           |              |              |                |                 | 4(12)        |
|      |                  | juv ♀ + ♂           | 226                           |              |              |                |                 | 2(4)         |

Примечание: ad — взрослые птицы; juv — молодые птицы; \* — в скобках указаны цифры в перерасчете на 100%-ный отлов.

Таблица 2. Смертность самок береговой ласточки (по Lack, 1954)

Table 2. Female mortality of Sand Martin (according to Lack, 1954)

| x            | 1978—1982 |       |       |       | 1979—1982 |       |       |       | 1980—1983 |       |       |       |
|--------------|-----------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|
|              | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ |
| 1            | 69        | 39    | 0,56  | 1,27  | 148       | 114   | 0,77  | 0,98  | 814       | 709   | 0,87  | 0,73  |
| 2            | 30        | 15    | 0,50  | 1,27  | 34        | 5     | 0,14  | 1,59  | 105       | 33    | 0,31  | 1,25  |
| 3            | 15        | 11    | 0,73  | 1,03  | 29        | 21    | 0,72  | 0,76  | 72        | 65    | 0,90  | 0,60  |
| 4            | 4         | 0     |       | 1,50  | 8         |       |       |       | 7         |       |       |       |
| 5            | 4         |       |       |       |           |       |       |       |           |       |       |       |
| m            |           | 0,63  |       |       |           | 0,75  |       |       |           | 0,83  |       |       |
| m ср.        |           |       |       |       |           | 0,74  |       |       |           |       |       |       |
| $\delta$     |           | 0,047 |       |       |           | 0,038 |       |       |           | 0,012 |       |       |
| $\delta$ ср. |           |       |       |       |           | 0,032 |       |       |           |       |       |       |

В таблицах смертности береговой ласточки (табл. 2, 3, 4) представлены все расчетные материалы основных демографических показателей за разные временные промежутки, а затем выведены средние показатели. Это позволяет максимально использовать первичный материал по отловам и кольцеванию птиц. Самые точные данные о выживаемости и смертности получены на особях, помеченных в птенцовом возрасте, так как при этом исключается ошибка в его определении (табл. 4). Однако общее число возвратов от птиц, окольцованных в птенцовом возрасте, значительно ниже, чем от птиц, окольцованных взрослыми, поэтому в расчетах использованы и сведения о птицах, при кольцевании которых точный возраст был не известен (табл. 2, 3). Возрастная структура популяции рассчитана исходя из величин  $l_x$ .

### Результаты и обсуждение

Возраст первого размножения. Для береговой ласточки возраст первого размножения близок к 1 году. Нам удалось установить точные даты рождения и гнездования в последующем году для 77 особей (20 ♀ и 57 ♂). Анализ показал, что самки впервые приступают к гнездованию в возрасте 321—372 дней (ср=352), а самцы в возрасте 327—389 дней (ср=362). Т. е. самки приступают к размножению в более раннем возрасте (в среднем на 10 дней, разница достоверна при  $t=2,112$ ,  $p=0,048$ ).

Брачные системы. Наблюдения за поведением меченых птиц из одной пары показали, что береговые ласточки не являются строгими моногамами. В период гнездостроения и откладки яиц роль самца сводится к тому, что он охраняет гнездо, но при этом стремится спариваться (и спаривается) не только со своей самкой, но и с другими. Самка также не защищена от сексуальных посягательств других самцов. Мы наблюдали, как в то время, пока самец занимался охраной норы, его самку преследовали 3—5 самцов, часто преследования завершались копуляцией. Существует мнение, что только копуляция с несколькими самцами гарантирует оплодотворяемость яиц у береговой ласточки (Becher,

Таблица 3. Смертность самцов береговой ласточки (по Lack, 1954)

Table 3. Male mortality of Sand Martin (according to Lack, 1954)

| x            | 1978—1981 |       |       |       | 1979—1983 |       |       |       | 1980—1983 |       |       |       |
|--------------|-----------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|
|              | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ |
| 1            | 35        | 27    | 0,8   | 1,24  | 88        | 64    | 0,72  | 1,11  | 478       | 372   | 0,77  | 0,89  |
| 2            | 14        | 5     | 0,4   | 1,36  | 24        | 8     | 0,33  | 1,75  | 106       | 36    | 0,33  | 1,25  |
| 3            | 9         | 6     | 0,7   | 0,83  | 16        | 4     | 0,25  | 1,36  | 70        | 61    | 0,87  | 0,63  |
| 4            | 3         | 0     |       |       | 11        | 8     | 0,72  | 0,77  | 9         |       |       |       |
| 5            |           |       |       |       | 3         |       |       |       |           |       |       |       |
| m            |           | 0,69  |       |       |           | 0,67  |       |       |           | 0,75  |       |       |
| m ср.        |           |       |       |       |           | 0,60  |       |       |           |       |       |       |
| $\delta$     |           | 0,062 |       |       |           | 0,041 |       |       |           | 0,017 |       |       |
| $\delta$ ср. |           |       |       |       |           | 0,04  |       |       |           |       |       |       |

Beecher, 1979; Kuhnén, 1985; Loske, 1989). После завершения откладки яиц полигамные поведенческие реакции прекращались, в дальнейшем и самец, и самка были тесно привязаны к своему гнезду.

Возрастной состав брачных пар. У береговой ласточки, как и у всех мелких воробьиных птиц, при высоком уровне среднегодовой смертности (табл. 2–4) возможности для выбора партнера определенного возраста сведены к нулю. Нам удалось установить возрастной состав брачных пар лишь в 3 случаях (2 пары — одновозрастные партнеры, у одной пары самец старше самки не менее чем на 1 год), что не позволяет говорить о каких-либо закономерностях, хотя существует мнение, что для воробьиных можно отметить тенденцию к образованию брачных пар из одновозрастных партнеров (Паевский, 1985).

Степень постоянства брачных пар, наличие вторых кладок. Не зарегистрировано ни одного случая сохранения пары на следующий год, что вполне закономерно, так как при достаточно высокой среднегодовой смертности вероятность выживания обоих членов гнездовой пары невероятно низка. Тем не менее имеются данные о сохранении состава пар даже у мелких воробьиных, например, у трех видов синиц в ФРГ (Winkel, Winkel, 1980), домового воробья (Фетисов, 1981). Мы полагаем, что в этих случаях, когда речь идет о неколонизальных видах, в большей степени наблюдается верность не партнеру, а месту гнездования, где в предыдущем году был проведен удачный репродуктивный сезон. Береговая ласточка, как социальный вид, сохраняет, в данном случае, верность колонии, а не партнеру.

Пары не сохраняются и в течение одного сезона размножения после неудачной первой попытки гнездования. Повторное гнездование отмечено иногда в той же норе, но всегда со сменой партнера. В тех частях ареала, где зарегистрировано 2 нормальные кладки в году (например, в Великобритании), образование новых брачных пар происходит еще до окончания выкармливания первого выводка: самцы продолжают кормить молодых птиц, а самки начинают гнездование с другими партнерами (Cowley, 1983; Loske, 1989).

Все данные отловов птиц в регионе подтверждают в норме наличие только одного цикла размножения в году.

Доля неразмножающихся особей. Определить присутствие и долю неразмножающихся птиц в популяции чрезвычайно сложно. Можно предположить, что холостые птицы находятся в колонии и занимают, например, старые норы. Но среди отлавливаемых в колониях птиц в период размножения никогда не встречались особи с неразвитыми вторичными половыми признаками (наседные пятна у самок и характерно увеличенные клоакальные выступы у самцов). Предположение, что холостующие птицы могут ночевать в других обособленных местах, также не подтвердилось: во время размножения ни разу не фиксировались сколько-нибудь заметные скопления птиц в обычных местах концентрации их, например, в тростниковых зарослях. Обычно основными причинами, определяющими наличие и размер популяционного резерва, называют пищевую и территориальный факторы (Паевский, 1985). Для изучаемого вида это неактуально, во всяком случае, на юге Украины. Вышеизложенное дает нам право предположить, что для береговой ласточки характерна незначительная доля или отсутствие холостых птиц в популяции, что вполне объяснимо высокой смертностью, небольшой продолжительностью жизни и быстротой полового созревания, к аналогичному выводу пришли и другие исследователи (Kuhnén, 1978).

Смертность. Таблица 4 характеризует смертность птиц известного возраста, из нее видно, что удельная смертность в 1-й год жизни колеблется от 0,86 до 0,96 (ср.=0,89) и значительно выше, чем у птиц старше 1 года, что характерно для большинства видов птиц (Lack, 1954; Farner, 1955; Ricklefs, 1973). На 2-м

Таблица 4. Смертность птиц известного возраста (по Lack, 1954)

Table 4. Mortality of the birds with known age (according to Lack, 1954)

| x            | 1978—1980 |       |       |       | 1979—1982 |       |       |       | 1980—1983 |       |       |       |
|--------------|-----------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|-----------|-------|-------|-------|
|              | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ | $l_x$     | $d_x$ | $m_x$ | $e_x$ |
| 1            | 115       | 99    | 0,86  | 0,57  | 295       | 283   | 0,96  | 0,58  | 278       | 238   | 0,86  | 0,70  |
| 2            | 16        | 8     | 0,50  | 1,00  | 12        | 5     | 0,42  | 1,50  | 40        | 27    | 0,66  | 0,90  |
| 3            | 8         |       |       |       | 7         | 2     | 0,29  | 1,21  | 13        | 10    | 0,77  | 0,73  |
| 4            |           |       |       |       | 5         |       |       |       | 3         |       |       |       |
| m            |           | 0,93  |       |       |           | 0,97  |       |       |           | 0,85  |       |       |
| m ср.        |           |       |       |       |           | 0,92  |       |       |           |       |       |       |
| $\delta$     |           | 0,075 |       |       |           | 0,010 |       |       |           | 0,020 |       |       |
| $\delta$ ср. |           |       |       |       |           | 0,03  |       |       |           |       |       |       |

году жизни удельная смертность падает до 0,42–0,66 (ср. = 0,53), а на 3-м году — колеблется от 0,29 до 0,77. Для птиц, окольцованных взрослыми, этот показатель варьировал в значительных пределах (табл. 2–3), но в среднем для самок составил 0,75 (табл. 2), а для самцов 0,60 (табл. 3). Более низкий показатель "невозврата" у самцов может демонстрировать как более высокий уровень территориального консерватизма, так и действие механизма, препятствующего инбридингу. Обобщая сказанное, можно наметить 3 тенденции: 1) смертность самок несколько выше, чем самцов; 2) смертность не зависит от величины гнездовой колонии в предыдущем году; 3) смертность птиц, окольцованных взрослыми, ниже, чем птиц на 1-м году жизни, однако все эти тенденции статистически недостоверны.

Продолжительность жизни. Результаты вычисления средней ожидаемой продолжительности жизни береговой ласточки представлены в таблицах 2–4. Тенденция, которая здесь прослеживается, следующая. Средняя ожидаемая продолжительность жизни на 1-м году незначительна, она не превышает 1 года. Птицы, преодолевшие этот возрастной барьер, имеют значительно больше шансов дожить до 2 лет, по достижении этого возраста показатель  $e_x$  вновь резко снижается. В результате основное репродуктивное ядро популяции составляют птицы 1-го года жизни.

Общая средняя продолжительность жизни для птиц разных когорт, вычисленная по формуле (Lack, 1954):

$$e_x = \frac{2-m}{2m},$$

оказалась для самок — 0,85, а для самцов — 1,17. Показатели продолжительности жизни птиц в изученной нами группировке оказались значительно ниже тех, которые получили другие авторы при изучении этого вопроса (см. табл. 5).

Возрастная структура. Возрастная структура группировки рассчитана исходя из величин  $l_x$  (табл. 4).

Таблица 5. Смертность и продолжительность жизни у птиц из различных популяций

Table 5. Mortality and average life duration of birds from different populations

| Смертность |       |       | Автор                   |
|------------|-------|-------|-------------------------|
| ad         | juv   | $e_x$ |                         |
| 56         | 80    | 1,6   | Шеверева, Сапетин, 1959 |
| 56         | 64    | 1,6   | Шеверева, Сапетин, 1962 |
| 60         | 80    | —     | Harwood, Harrison, 1977 |
| 65         | 77    | —     | Mead, 1979              |
| 60–67      | 75–80 | 1,5   | Loske, 1989             |
| 60–75      | 89    | 1,1   | Наши данные             |

В период от весеннего прилета до вылупления птенцов большую часть группировки составили годовалые птицы — 83–92% (в среднем — 86%), т. е. птицы, впервые участвующие в размножении. Птицы от 2 до 3 лет составили 4–12% (в среднем — 9%), от 3 до 4 лет — 2–5% (в среднем — 4%), от 4 до 5 лет — 1–2% (в среднем — 1%).

Максимальный возраст птиц, установленный нами на основе кольцевания, составил не менее 7 лет (птица была окольцована взрослой), однако до такого возраста доживают лишь единичные особи, поэтому для решения задач популяционной стратегии эти птицы особого значения не имеют.

## Выводы

Исследования биометрических показателей популяции береговой ласточки на юге Украины показали, что для вида характерна высокая степень смертности (60–74%), особенно на 1-м году жизни (89%) и низкая средняя продолжительность жизни птиц (0,85 года для самок и 1,17 года для самцов). Сохранение высокой численности вида на указанной территории обеспечивается следующей демографической стратегией:

1. Возраст первого размножения менее 1 года: 352 дня у самок и 362 дня у самцов.
2. Основу репродуктивного ядра популяции (86%) составляют птицы первого года жизни.
3. Популяционный резерв отсутствует или очень незначительный.
4. Имеет место частичная полигамия на стадии оплодотворения самок.
5. Отсутствуют строгие закономерности в возрастном составе брачных пар и привязанность птиц в паре.
6. Значительная доля птиц повторно приступает к гнездованию при неудачном первом.

Все это обеспечивает максимальное участие всех выживших особей популяции в процессе воспроизводства вида.

- Дольник В. Р., Виноградова Н. В., Гаврилов В. М., Дольник Т. В. и др. Популяционная экология зяблика. — Л.: Наука, 1982. — С. 302 — (Тр. Зоол. Ин-та АН СССР; Т. 90).
- Паевский В. А. Демография птиц // Л.: Наука, 1985. — С. 285 — (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 125).
- Фетисов С. А. О степени постоянства брачных пар у полевого воробья: Тез. докл. 10-й Прибалт. орнитол. конф. — Рига, 1981. — Т. 2. — С. 192–194.
- Черничко Р. Н. Зависимость успешности размножения береговой ласточки от некоторых характеристик колоний // Соврем. пробл. изучения колониальности у птиц: Мат. 2-го совещ. по теорет. аспектам колониальности у птиц. — Симферополь; Мелитополь, 1990. — С. 109–112.
- Черничко Р. Н., Черничко И. И., Гаврис Г. Г., Гармаш Б. А. и др. Размещение и численность береговой ласточки на некоторых территориях степной зоны Украины // Беркут. — 1996. — 5, вып. 1. — С. 44–53.
- Шеварева Т. П., Санетин Я. В. К методике определения возрастного состава и численности популяций птиц путем кольцевания: Тез. докл. второй всесоюз. орнитол. конф. — М., 1959. — Ч. 2. — С. 110–111.
- Шеварева Т. П., Санетин Я. В. Состав популяции береговой ласточки на р. Оке по данным кольцевания // Тр. Окск. гос. запов. — 1962. — Вып. 4. — С. 337–348.
- Юрчук Р. Н. К вопросу о территориальных связях береговой ласточки в северо-западном Причерноморье // Тр. 1-го съезда Всесоюз. орнитол. об-ва, 9 Всесоюз. орнитол. конф. — Л., 1986. — Ч. 2. — С. 359–360.
- Beecher M. D., Beecher I. M. Sociobiology of bank swallows reproductiv strategy of the male // Science. — 1979. — 205, N 4412. — P. 1282–1285.
- Cowley E. Multi-brooding and mate infidelity in the sand martin // Bird Study. — 1983. — 30, N 1. — P. 1–7.
- Farner D. S. Birdbanding in the study of population dynamics // Recent Studies in Avian Biology. — Illinois; Urbana, 1955. — P. 397–449.
- Haldane J. B. S. The calculation of mortality rates from ringing data // Acta XI Congr. Int. Ornithol. Basel. Stuttgart. — 1955. — P. 454–458.
- Harwood J., Harrison J. A study of an expanding Sand Martin colony // Bird Study. — 1977. — 24, N 1. — P. 47–57.
- Kuhnert K. Zur Paarbildung der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) // J. Ornithol. — 1985. — 126, N 1. — P. 1–13.
- Lack D. The natural regulation of animal numbers. — London. — 1954. — P. 343.
- Loske K.-H. Biologie der Uferschwalbe (*Riparia riparia*) // Die Volier. — 1989. — 12, Heft 4. — S. 116–119.
- Mead C. J. Mortality and causes of death in British sand martins // Bird Study. — 1979. — 26, N 2. — P. 107–112.
- Ricklefs R. E. Fecundity, mortality and avian demography // Breeding biology of birds. — Washington, 1973. — P. 366–447.
- Winkel W., Winkel D. Zum Paarzusammenhalt bei Kohl-, Blau- und Tannenmeise (*Parus major*, *P. caeruleus* und *P. ater*) // Vogelwarte. — 1980. — 30, N 4. — P. 325–333.