



УДК 598.2:502.742:574.472 (477.54)

## Структура сообщества гнездящихся птиц байрачной дубравы долины реки Оскол

А.А. Атемасов<sup>1,2</sup>, Т.А. Атемасова<sup>2</sup>, Т.Н. Девятко<sup>2</sup>, Г.Л. Гончаров<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный природный парк «Дворечанский», Дворечное, Украина

<sup>2</sup>Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, Харьков, Украина

Настоящая работа является этапом исследования населения гнездящихся птиц естественных дубрав северо-востока Украины. Она выполнена в лесном массиве на южных границах Среднерусской возвышенности, на Приоскольском плато Среднедонской подпровинции Понтической степной провинции. Динамика общей плотности гнездящихся птиц за 2011–2015 гг. имеет максимум в 2013 г. (1 711 пар/км<sup>2</sup>), средний показатель – 1 288 пар/км<sup>2</sup>. Абсолютным доминантом во все годы являлся зяблик (21,2% в населении), субдоминанты – зарянка (11,2%), большая синица (10,5%) и мухоловка-белошейка (10,3%). Доминанты и субдоминанты составляют 32,2–54,7%. Более трети общей численности птиц составляют дуплогнездники (37,1%). Видов, гнездящихся в кроне 32,3%, наземногнездящихся – 25,3%. Охарактеризована географо-генетическая структура сообществ гнездящихся птиц: отмечено преобладание представителей неморального и древне-неморального фаунистического комплекса (в отдельные годы до 90,9% населения). Представители лесостепного фаунистического комплекса Европейского типа фауны составляют 3,6–9,5% населения гнездящихся птиц и в большинстве имеют статус третьестепенных видов. В состав третьестепенных видов помимо элементов неморального, древне-неморального и лесостепного комплексов входят виды из тропической и бореальной группировок. Значительная доля неморальных и древне-неморальных видов – комплекса, формировавшегося в широколиственных лесах, свидетельствует о происхождении исследуемого байрачного леса как остатка некогда обширных лесных массивов.

*Ключевые слова:* орнитофауна; гнездовое население; островные широколиственные леса

## Structure of the community of nesting birds in a ravine oak wood in the valley of the Oskol river

A.A. Atemasov<sup>1,2</sup>, T.A. Atemasova<sup>2</sup>, T.N. Devjatko<sup>2</sup>, G.L. Goncharov<sup>2</sup>

<sup>1</sup>National Nature Park "Dvorichanskiy", Dvorichna, Ukraine

<sup>2</sup>V.N. Karazin Kharkiv National University, Kharkiv, Ukraine

This investigation was carried out in a forest on the southern borders of the Central-Russian Upland, on the Prioskolsky plateau, in the Srednedonskoy subprovince of the Pontic steppe province. The aim of this work is to identify the peculiarities of structure and ways of formation of the breeding population of ravine oak forests on the border of two geographic zones. The objectives of the work were to describe quantitative and qualitative characteristics of the population of the nesting birds of ravine oak forests, as well as provide an analysis of the faunogenetic structure of the nesting bird population. To obtain data on the species composition and density of nesting birds we used the line transect method by D. Hayne – Y. Ravkin. The surveys were carried out in 2011–2015 three times per season (April to June). The indicators of the breeding density of each bird species and the totals for each year were calculated. The Polydominant Simpson index was used to characterize species diversity. To evaluate the uniformity we used the calibrated version of G 'Alatalo index F'. The calculations were performed using the program PAST. In total we observed 34 species of birds over the 5 years of research. The dynamics of the total

Национальный природный парк «Дворечанский», ул. Привокзальная, 51, пос. Дворечное, Харьковская обл., 62701, Украина  
National Nature Park "Dvorichanskiy", Privokzalna Str., 51, Dvorichna, 62701, Ukraine  
E-mail: dvorichnpp@ukr.net

Харьковский национальный университет имени В.Н. Каразина, пл. Свободы, 4, Харьков, 61022, Украина  
V.N. Karazin Kharkiv National University, Svobody Sq., 4, Kharkiv, 61022, Ukraine  
E-mail: Andrey.A.Atemasov@univer.kharkov.ua

density of breeding birds in the period researched (2011–2015) showed a maximum in 2013 (1,711 pairs/km<sup>2</sup>); the average index for the 5 years was 1,288 ± 133 pairs/km<sup>2</sup>, which is similar to the characteristics of the populations of birds forests of the steppe zone (Donetsk Ridge, Azov Upland). The dominant and subdominant species comprised 32.2–54.7% of the population, indicating a balanced community, in spite of the insular nature of the forest. The absolute dominant in all years was the Chaffinch (an average of 21.2% of the population); subdominant species were the Robin (11.2%), Great Tit (10.5%) and the Collared Flycatcher (10.3%). Over a third of the total number of birds are the hollow-nesting birds (37.1%); species nesting in the crown were 32.3% and ground-nesting species 25.3%. The geographical and genesis structure of the communities of nesting birds are characterized by predominance of species from Nemoral and Ancient-Nemoral faunal assemblage (in some years up to 90.9% of the population). The species from the forest-steppe faunistic complex of the European type of fauna account for 3.6% to 9.48% of the population of nesting birds, and most of these have the status of third-degree (rare species). The composition of the group of third-degree species is highly diverse: in addition to the elements of Nemoral, Ancient-Nemoral and forest-steppe complexes, it includes species from the tropical and boreal groups. Among third-degree species there is a tendency to decrease in some species from the Nemoral faunal complex with a simultaneous increase in the forest-steppe faunistic component and increase in the homogeneity of the geography-genesis structure as a whole. The significant share of the population from the Nemoral and Ancient-Nemoral species complex, which formed in deciduous forests, is evidence of the origin of the researched ravine oak wood as a remnant of the once vast oak-forest areas.

*Keywords:* avifauna; nesting populations; island deciduous forests

## Введение

Ландшафтная зональность дубрав склонового типа местности проявляется в склоновой микрозональности, разнообразии природно-территориальных комплексов, тесной связи лесных комплексов однонаправленными потоками вещества и энергии. Дубравы среднерусской лесостепи во многом определяют ландшафтное разнообразие и играют важную ландшафтно-стабилизирующую роль. От их устойчивости зависит ландшафтно-экологическая обстановка в регионе: совместно с разнотравно-злаковыми степями они образуют ведущее естественное звено ландшафтно-экологического каркаса (Michno, 2014). Защитная роль байрачных дубрав, произрастающих в балках, проявляется в их участии в регулировании стока с вышележащих полевых склонов и с собственной площади. Это гарантирует предотвращение оврагообразования и выноса биогенных веществ в реку. Соотношение ширины собственно дубравы к площади, для которой она служит буфером, составляет приблизительно 1 : 6. (Kalinichenko, 2000).

Еще Ф.Н. Мильков выделил четыре провинции в пределах Центральной Лесостепи (Mil'kov, 1950). Одна из них расположена на Среднерусской возвышенности. Она отличается почвенно-климатическими особенностями и историей формирования лесных сообществ (Vsevolodova-Perel' and Grjuntal', 1995). Именно здесь, в долине р. Оскол находится исследуемый нами участок.

Байрачные лесные массивы находятся в центре внимания исследователей ближнего и дальнего зарубежья, с одной стороны, как леса, имеющие противозерозионные, аккумулятивные, водорегулирующие и рекреационные функции, с другой – как участки, недавно вошедшие в природно-заповедный фонд и находящиеся на начальной стадии восстановительной сукцессии (Rjabcev et al., 2011). Продуктивность байрачных дубрав рассмотрена на примере лесов, произрастающих в контрастных экологических условиях степной зоны. Насаждения в таких лесах, как правило, одноярусные, семенное возобновление затруднено, а возраст естественной спелости наступает раньше (Evchenko, 2007). Все это не может не влиять на особенности всех групп биоты, в том числе – и на сообщество гнездящихся птиц.

Важным аспектом является изучение биоты байрачных лесов как островных местообитаний. Они рассматриваются как естественные участки, сформированные путем заноса семенного материала в верховья оврагов,

или лесные «острова», образовавшиеся в результате фрагментации более обширных дубрав, произошедшей за последние 200–300 лет (Lichtein et al., 2002). Леса в условиях современного теплого и сухого климатического интервала оказываются особенно неустойчивыми по отношению к антропогенному воздействию. При значительном сокращении площадей лесные сообщества оказываются в положении изолятов, снижается их внутреннее разнообразие и способность восстанавливаться при вторичных воздействиях (Baryshnikova et al., 2009). Эффекты фрагментации называются одной из существенных проблем консервационной биологии (Nikolov, 2013). Структура сообществ гнездящихся птиц рассматривается как инструмент для оценки чувствительности таких лесов к фрагментации (Martínez-Morales, 2005), поскольку различные виды птиц по-разному реагируют на сокращение лесов. Это проверено с использованием такого показателя как масса тела (Brown and Sullivan, 2005). Рассматриваются также эффекты редукции местообитаний на биоту в целом: на виды-генералисты и узкоспециализированные, видовое богатство и обилие отдельных групп (Teyssère and Robert, 2014).

Таким образом, байрачные дубравы Харьковской области, расположенные в переходной полосе между Лесостепью и Степью, можно рассматривать, с одной стороны, как остатки некогда обширных лесных массивов, а с другой – как результат проникновения лесной растительности в степь – когда в верховьях степных балок формируются дубравы семенного происхождения.

Формирование населения птиц таких лесов происходит за счет видов, характерных для фауны сплошных лесных массивов, толерантных к сокращению площади; а во вновь формирующихся лесах – за счет вселения видов из ближайших лесных участков, в том числе вдоль лесополос. В работе А.Е. Лугового с соавторами (Lugovoj et al., 1978) показано обеднение орнитофауны по количественным и качественным показателям в ряду широколиственных лесов – от сплошных лесных массивов к островным лесам и байракам в бассейне р. Сура в Лесостепной провинции Приволжской возвышенности на границе со степной зоной. Позже выявлена тенденция изменения численности гнездящихся видов птиц и видового разнообразия с усилением вертикальной и горизонтальной неоднородности растительных сообществ дубовых лесов южной части Приволжской возвышенности (Piskunov and Davidenko, 2010).

Фауна птиц и структура населения гнездящихся птиц байрачных дубрав в среднем течении Северского Донца изучались авторами с 2000 года. Исследуемые ранее участки относились к Валки-Змиевскому физико-географическому району южных отрогов Среднерусской возвышенности. Здесь отмечено 46 видов птиц, преимущественно обитателей широколиственных лесов (Атемасова, 2011). Настоящая работа является очередным этапом исследования населения гнездящихся птиц естественных дубрав Северо-Восточной Украины. Она выполнена в лесном массиве на южных границах Среднерусской возвышенности, на Приоскольском плато Среднедонской подпровинции Понтической степной провинции.

Цель данной статьи – выявить особенности структуры и возможные пути формирования гнездового населения байрачной дубравы на границе двух природных зон. В задачи работы входило описать качественные и количественные характеристики населения гнездящихся птиц байрачного леса, а также провести анализ фауногенетической структуры гнездового населения птиц.

### Материал и методы исследований

Исследуемая дубрава является одним из наиболее крупных (516 га) байрачных лесов на востоке Харьковской области Украины. Она расположена в административных границах Двуречанского района в северо-восточной части Харьковской области на территории Национального природного парка «Двуречанский» в урочище Лес Заливной. Из 152 указанных в аннотированном списке птиц НПП «Двуречанский» (Vanik et al., 2014) в байрачных дубравах гнездится 46 видов, включая редких (ястреб-перепелятник, вальдшнеп, малая мухоловка) и исчезнувших в настоящее время (мухоловка-пеструшка). Нами в исследуемом лесном массиве зарегистрировано 34 вида птиц.

Описываемая дубрава расположена на правом берегу р. Оскол, в верховьях балки. Широколиственные леса на правобережье р. Оскол, согласно геоботаническому районированию Украины, относятся к Среднедонской подпровинции Понтической степной провинции Северскодонецкого геоботанического округа разнотравно-типчакково-ковыльных степей, байрачных дубовых лесов и растительности меловых выходов (Didukh and Shelyag-Sosonko, 2003). Географическое расположение исследуемого участка совпадает с границей лесостепной и степной зон, характеризующейся резкими отличиями по ряду факторов, прежде всего по влажности и почвенным характеристикам (Ostrivnaya and Didukh, 2005).

В пределах Национального природного парка «Двуречанский» расположено несколько оврагов (на правом берегу р. Оскол), занятых байрачными лесами, созданными дубом обыкновенным (*Quercus robur* Linnaeus, 1753) и ясенем высоким (*Fraxinus excelsior* Linnaeus, 1753). Они имеют ценотические и флористические черты, присущие как нагорным лесостепным дубравам, так и байрачным степным, что обусловлено расположением парка на границе двух зон (Лесостепи и Степи).

Согласно классификации А.Л. Бельгарда (Belgard, 1950), исследуемый лесной массив представляет собой

байрачный лес ( $D_{ac}$ ), сочетающий в себе несколько гигротопов: в верховьях балки расположены ксеромезофильная (1–2) свежеевая липо-ясеневая дубрава с пушистой осокой; ниже – мезофильная (2) свежая липо-ясеневая дубрава со звездчаткой, которая переходит в гигромезофильную (2–3) влажноватую липо-ясеневую дубраву с ширококравьем и, в устье балки, – мезогигрофильную (3) влажную липо-ясеневую дубраву со снытью.

Для получения данных о видовом составе и плотности гнездования птиц использован маршрутный метод Хейна – Равкина (Ravkin, 1967; Vergeles, 1994). Учеты проводились в 2011–2015 гг. трижды за сезон (с апреля по июнь).

При использовании отдельного пересчета всех птиц в зависимости от расстояния обнаружения группировали по следующим интервалам:

- 1) от 0 до 12,5 м от учетчика;
- 2) от 12,5 до 25 м;
- 3) от 25 до 50 м;
- 4) от 50 до 100 м;
- 5) от 100 до 250 м;
- 6) свыше 250 м от учетчика.

Расчет плотности населения проводился для каждого вида отдельно по интервалам дальности обнаружения; за пару принимались поющие самцы, две взрослые птицы, жилое гнездо, выводок (птенцы в расчет не включались).

Показатели плотности гнездования каждого вида птиц рассчитывались по формуле:

$$D_i = \frac{40n_{i1} + 20n_{i2} + 10n_{i3} + 5n_{i4} + 2n_{i5} + 0,5n_{i6}}{L},$$

где  $D_i$  – плотность населения  $i$ -го вида (пар/км<sup>2</sup>),  $n_{ij}$  – число пар  $i$ -го вида, встреченные в  $j$ -м интервале ( $j = 1, 2, 3, \dots, 6$ ),  $L$  – протяженность маршрута.

Для характеристики видового разнообразия использовались индекс полидоминантности Симпсона:  $D' = 1/\sum p_i^2$ , где  $p_i$  – относительное обилие вида  $i$ , и информационная мера Шеннона – Уивера:  $H' = -\sum p_i \ln p_i$ .

Для оценки выравненности использовался откалиброванный вариант  $G'$  (Molinari, 1989) индекса Алатало  $F'$  (Alatalo and Alatalo, 1977; Alatalo, 1981), для расчета которого используются оба вышеприведенные индексы:

$$F' = (D' - 1)/(\exp(H') - 1),$$

при  $F' > 1/2$   $G' = (\arcsin F'/90)/F'$  при  $F' \leq 1/2$   $G' = F'$ . Расчеты выполнены при помощи программы PAST (Hammer et al., 2001).

Доминантами по обилию считали виды, участие которых в населении составляло 10% и более (в этой группе выделяли также субдоминанты), второстепенными – от 1 до 10%, третьестепенными – менее 1% (Kuzjakin, 1962). Типы фауны птиц приведены по Б.К. Штегману (Shtegman, 1938). Распределение видов по географогенетическим группам производили на основе работы В.П. Белика (Belik, 2000). Всего зарегистрированы представители неморального, древне-неморального и лесостепного фаунистических комплексов, а также бореальной и тропической фаунистических групп.

### Результаты и их обсуждение

Всего за пять лет отмечено 34 вида птиц из отрядов Columbiformes (2 вида), Cuculiformes (1 вид), Piciformes

(5 видов) и Passeriformes (25 видов), подотряда Uridiformes (1 вид). В отдельные годы отмечено от 25 до 34 видов. Средняя плотность населения гнездящихся птиц за пять лет составила  $1\,288 \pm 133$  пар/км<sup>2</sup> (табл. 1, 2). Максимальная плотность населения отличается от минимальной в 1,89 раза. В разные годы число и состав доминантов претерпевали изменения, но абсолютным доминантом во все годы являлся зяблик (от 16,9 до 25,3; в среднем 21,2%

в населении). По усредненным данным, за пять лет субдоминантами являются зарянка (11,2%), большая синица (10,5%) и мухоловка-белошейка (10,3%) (табл. 2, 3). Среди второстепенных видов наиболее многочисленны лазоревка (5,6%) и славка-черноголовка (5,3%), в отдельные годы – певчий дрозд (до 6,1%), пеночка-трещотка (до 6,9%), пеночка-теньковка (до 5,2%), поползень (до 6,3%), обыкновенная овсянка (до 7,6%) и дубонос (до 7,0%).

Таблица 1

**Основные параметры структуры сообществ птиц байрачной дубравы**

Параметры	2011	2012	2013	2014	2015	За 5 лет
Общая плотность населения гнездящихся птиц, пар/км <sup>2</sup>	905	1 389	1 711	1 159	1 274	$1\,288 \pm 133$
Число гнездящихся видов	25	29	33	26	29	34
Число видов-доминантов и субдоминантов	2	3	2	4	3	4
Относительное обилие доминантов и субдоминантов, %	42,3	44,8	32,3	54,8	48,1	53,2
Индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера	2,45	2,63	2,81	2,58	2,54	2,81
Индекс полидоминантности Симпсона	7,98	10,28	11,26	10,10	9,03	11,40
Индекс выравненности Аллато	0,287	0,346	0,283	0,366	0,315	0,292

Таблица 2

**Видовой состав и гнездовое население птиц байрачной дубравы в долине р. Оскол**

Вид	Плотность гнездования пар/км <sup>2</sup>					Среднее
	2011	2012	2013	2014	2015	
<i>Columba palumbus</i> Linnaeus, 1758	–	0,77	0,19	–	0,77	$0,35 \pm 0,18$
<i>Streptopelia turtur</i> (Linnaeus, 1758)	1,92	–	–	–	0,77	$0,54 \pm 0,38$
<i>Cuculus canorus</i> (Linnaeus, 1758)	0,77	0,19	0,77	0,77	0,19	$0,54 \pm 0,14$
<i>Upupa epops</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,19	0,25	–	0,19	$0,13 \pm 0,05$
<i>Jynx torquilla</i> (Linnaeus, 1758)	–	0,77	3,85	0,19	0,96	$1,15 \pm 0,70$
<i>Picus canus</i> Gmelin, 1788	–	–	5,96	–	–	$1,19 \pm 1,19$
<i>Dendrocopos major</i> (Linnaeus, 1758)	7,69	30,77	44,42	15,38	3,85	$20,42 \pm 7,57$
<i>D. medius</i> (Linnaeus, 1758)	–	48,08	15,38	1,92	3,85	$13,85 \pm 8,97$
<i>D. minor</i> (Linnaeus, 1758)	1,92	33,46	31,54	7,31	2,69	$15,38 \pm 7,05$
<i>Anthus trivialis</i> (Linnaeus, 1758)	4,62	3,85	5,77	25,00	13,46	$10,54 \pm 4,00$
<i>Erithacus rubecula</i> Linnaeus, 1758	153,85	186,54	119,23	117,31	107,69	$136,92 \pm 14,66$
<i>Luscinia luscinia</i> (Linnaeus, 1758)	19,23	4,04	15,38	23,08	1,92	$12,73 \pm 4,18$
<i>Turdus merula</i> Linnaeus, 1758	29,62	11,54	61,00	24,62	17,31	$28,82 \pm 8,62$
<i>T. philomelos</i> Brehm, 1831	12,31	49,62	105,00	2,88	24,23	$38,81 \pm 18,31$
<i>Locustella fluviatilis</i> (Wolf, 1810)	–	–	3,85	–	–	$0,77 \pm 0,77$
<i>Sylvia atricapilla</i> (Linnaeus, 1758)	30,77	48,08	100,00	69,23	101,92	$70,00 \pm 14,03$
<i>Phylloscopus collybita</i> (Vieillot, 1817)	46,92	60,38	87,31	38,46	34,42	$53,50 \pm 9,55$
<i>Ph. sibilatrix</i> (Bechstein, 1793)	62,31	23,85	21,15	3,85	68,85	$36,00 \pm 12,60$
<i>Ficedula albicollis</i> (Temminck, 1815)	86,54	96,15	84,62	186,54	178,85	$126,54 \pm 23,04$
<i>F. parva</i> (Bechstein, 1792)	1,92	8,46	40,00	–	15,38	$13,15 \pm 7,23$
<i>Parus montanus</i> (Conrad von Baldenstein, 1827)	3,85	–	79,62	–	–	$16,69 \pm 15,75$
<i>P. major</i> Linnaeus, 1758	65,38	168,85	173,85	135,00	143,46	$137,31 \pm 19,42$
<i>P. caeruleus</i> Linnaeus, 1758	19,23	134,62	30,77	103,85	69,23	$71,54 \pm 21,71$
<i>Sitta europaea</i> Linnaeus, 1758	17,31	38,46	37,31	59,62	80,77	$46,69 \pm 10,83$
<i>Certhia familiaris</i> Linnaeus, 1758	9,62	11,54	21,15	26,92	23,08	$18,46 \pm 3,36$
<i>Emberiza citrinella</i> Linnaeus, 1758	68,85	40,00	57,69	61,54	23,85	$50,38 \pm 8,16$
<i>Fringilla coelebs</i> (Linnaeus, 1758)	229,23	266,73	377,50	195,19	290,00	$271,73 \pm 30,99$
<i>Chloris chloris</i> (Linnaeus, 1758)	–	3,85	5,77	15,38	17,31	$8,46 \pm 3,36$
<i>Carduelis carduelis</i> Linnaeus, 1758	–	1,92	15,38	7,69	7,69	$6,54 \pm 2,69$
<i>C. coccythraustes</i> (Linnaeus, 1758)	23,08	92,50	120,00	15,38	30,77	$56,35 \pm 20,97$
<i>Oriolus oriolus</i> (Linnaeus, 1758)	3,85	7,12	25,00	2,69	10,77	$9,88 \pm 4,03$
<i>Garrulus glandarius</i> (Linnaeus, 1758)	3,85	16,15	20,00	19,23	0,19	$11,88 \pm 4,12$
<i>Corvus corax</i> (Linnaeus, 1758)	0,19	0,19	0,96	0,19	–	$0,31 \pm 0,17$
<i>C. cornix</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	0,77	–	–	$0,15 \pm 0,15$

При анализе структуры населения по типу гнездования выделены такие экологические группы: дуплогнездящиеся, гнездящиеся в кроне деревьев, гнездящиеся в ярусе подроста и подлеска, гнездящиеся на земле (табл. 4). Дуплогнездящиеся представлены 13 видами (37,1% общей численности), гнездящиеся в кроне деревьев – 11 (32,3%), в

кустарниковом ярусе – 2 (5,4%), наземногнездящиеся – 7 видами (25,3%). При анализе структуры населения по типу питания выделены следующие экологические группы: облигатные потребители беспозвоночных, факультативные потребители беспозвоночных и семяоядные. По количеству видов и по плотности населения домини-

рует группа облигатных потребителей беспозвоночных – 24 вида (68,4%). Факультативных потребителей беспозвоночных и семяноядных – по 5 видов (26,4% и 5,2% общей численности соответственно). При анализе структуры населения по дальности миграции выделены сле-

дующие экологические группы: дальние мигранты, ближние мигранты и оседлые (кочующие) виды. Ближние мигранты представлены 6 видами (43,5%), дальних мигрантов и оседлых – по 14 видов (29,3% и 27,2% общей численности соответственно).

Таблица 3

**Динамика относительного обилия видов в гнездовом населении птиц байрачной дубравы**

Вид	Относительное обилие видов, %					Среднее
	2011	2012	2013	2014	2015	
<i>Columba palumbus</i>	–	0,06	0,01	–	0,06	0,03 ± 0,01
<i>Streptopelia turtur</i>	0,21	–	–	–	0,06	0,05 ± 0,04
<i>Cuculus canorus</i>	0,09	0,01	0,04	0,07	0,02	0,05 ± 0,01
<i>Upupa epops</i>	–	0,01	0,01	–	0,02	0,01 ± 0,01
<i>Jynx torquilla</i>	–	0,06	0,22	0,02	0,08	0,07 ± 0,04
<i>Picus canus</i>	–	–	0,35	–	–	0,07 ± 0,07
<i>Dendrocopos major</i>	0,85	2,22	2,60	1,33	0,30	1,46 ± 0,42
<i>D. medius</i>	–	3,46	0,90	0,17	0,30	0,97 ± 0,64
<i>D. minor</i>	0,21	2,41	1,84	0,63	0,21	1,06 ± 0,45
<i>Anthus trivialis</i>	0,51	0,28	0,34	2,16	1,06	0,87 ± 0,35
<i>Erithacus rubecula</i>	17,00	13,43	6,97	10,12	8,45	11,19 ± 1,81
<i>Luscinia luscinia</i>	2,13	0,29	0,90	1,99	0,15	1,09 ± 0,41
<i>Turdus merula</i>	3,27	0,83	3,56	2,12	1,36	2,23 ± 0,53
<i>T. philomelos</i>	1,36	3,57	6,14	0,25	1,90	2,64 ± 1,02
<i>Locustella fluviatilis</i>	–	–	0,22	–	–	0,04 ± 0,04
<i>Sylvia atricapilla</i>	3,40	3,46	5,84	5,97	8,00	5,34 ± 0,87
<i>Phylloscopus collybita</i>	5,19	4,35	5,10	3,32	2,70	4,13 ± 0,49
<i>Ph. sibilatrix</i>	6,89	1,72	1,24	0,33	5,40	3,11 ± 1,28
<i>Ficedula albicollis</i>	9,56	6,92	4,94	16,09	14,03	10,31 ± 2,10
<i>F. parva</i>	0,21	0,61	2,34	–	1,21	0,87 ± 0,42
<i>Parus montanus</i>	0,43	–	0,46	–	–	1,02 ± 0,91
<i>P. major</i>	7,23	12,16	10,16	11,65	11,26	10,49 ± 0,88
<i>P. caeruleus</i>	2,13	9,69	1,80	8,96	5,43	5,60 ± 1,65
<i>Sitta europaea</i>	1,91	2,77	2,18	5,14	6,34	3,67 ± 0,88
<i>Certhia familiaris</i>	1,06	0,83	1,24	2,32	1,81	1,45 ± 0,27
<i>Emberiza citrinella</i>	7,61	2,88	3,37	5,31	1,87	4,21 ± 1,02
<i>Fringilla coelebs</i>	25,33	19,21	22,06	16,84	22,76	21,24 ± 1,47
<i>Chloris chloris</i>	–	0,28	0,34	1,33	1,36	0,66 ± 0,28
<i>Carduelis carduelis</i>	–	0,14	0,90	0,66	0,60	0,46 ± 0,17
<i>C. coccythraustes</i>	2,55	6,66	7,01	1,33	2,41	3,99 ± 1,18
<i>Oriolus oriolus</i>	0,43	0,51	1,46	0,23	0,85	0,70 ± 0,22
<i>Garrulus glandarius</i>	0,43	1,16	1,17	1,66	0,02	0,89 ± 0,29
<i>Corvus corax</i>	0,02	0,01	0,06	0,02	–	0,02 ± 0,01
<i>C. cornix</i>	–	–	0,04	–	–	0,01 ± 0,01

Таблица 4

**Структура населения гнездящихся птиц байрачного леса в долине р. Оскол**

Параметры		Плотность гнездящихся видов, пар/км <sup>2</sup>					Среднее	CV, %
		2011	2012	2013	2014	2015		
По типу гнездования	крона	304,0	446,5	725,8	267,9	382,5	425,3	43
	дупло	213,5	571,3	568,7	536,7	522,3	482,5	31
	кустарник	30,8	48,1	103,8	69,2	101,9	70,8	46
	приземный ярус	355,8	322,5	312,3	284,6	267,5	308,5	11
По типу питания	облигатный	577,7	966,5	1 113,2	844,6	903,1	881,0	22
	факультативный	302,1	323,1	456,9	276,1	314,0	334,5	21
	семяноядный	25,0	99,0	141,3	36,5	57,3	72,2	67
По дальности миграции	дальние	271,1	302,7	492,9	352,7	451,9	374,3	25
	ближние	504,6	601,1	741,2	429,4	486,9	552,7	22
	оседлые	129,0	484,8	477,3	377,1	335,6	360,8	40

Относительно небольшая площадь и островной характер байрачных дубрав обуславливают наличие лесных видов с высокой толерантностью к фрагментации местообитаний. Таким видом выступает зяблик, доминирующий во всех типах лесных экосистем. Большая

синица, обычно выступающая субдоминантом в населении дубрав, в исследуемом участке в 2011 г. зарегистрирована в небольшом количестве и имеет для этого сезона статус второстепенного вида. Зарянка входит в состав субдоминантов в годы с относительно невысоким раз-

нообразиям (2011, 2012, 2015); доля в сообществе мухоловки-белошейки позволяет внести ее в состав субдоминантов только в последние два года (2014–2015).

Структура сообщества гнездящихся птиц исследуемой дубравы характеризуется максимальным показателем разнообразия в гнездовом сезоне 2013 года. Именно для этого сезона характерен минимальный показатель доли доминантов и субдоминантов (рис. 1). В гнездовом сезоне 2013 г. максимальные показатели плотности характерны для таких видов как дубонос, певчий дрозд, черный дрозд, большой пестрый дятел, вертишейка, малая мухоловка, иволга, щегол. Только в 2013 г. в исследуемом байрачном лесу зарегистрирован седой дятел, видимо, проникший сюда из полосы пойменного леса.

Увеличение разнообразия и плотности в 2013 г. произошло в первую очередь за счет видов, гнездящихся в кроне, и во вторую – за счет гнездящихся в кустарнике (рис. 2). Растет численность типично лесного вида – черноголовой славки. В.П. Белик (Belik, 2000) считает, что

этот вид наряду с обыкновенным канюком, черным и певчим дроздами находит свой оптимум именно в байрачных лесах. По данным наших предыдущих исследований (Атемасова, 2011), черноголовая славка относится к видам, устойчивым к сокращению площади лесного массива, а увеличение показателя доли в сообществе этого вида говорит о стремительном развитии кустарникового яруса. Одновременно происходит увеличение степени затенения наземного яруса, что находит свое отражение в снижении доли участия в сообществе наземногнездящихся видов. Доля дуплогнездящихся в целом растет, обогащая сообщество, что свидетельствует о старении лесного массива и об отсутствии уборки дуплистых деревьев вследствие введения охранного режима (рис. 2).

Резкое увеличение общей доли оседлых видов в 2012 г. произошло вследствие увеличения доли в сообществе таких видов как лазоревка, большая синица, дубонос, большой пестрый дятел, малый пестрый дятел, средний пестрый дятел (рис. 3).

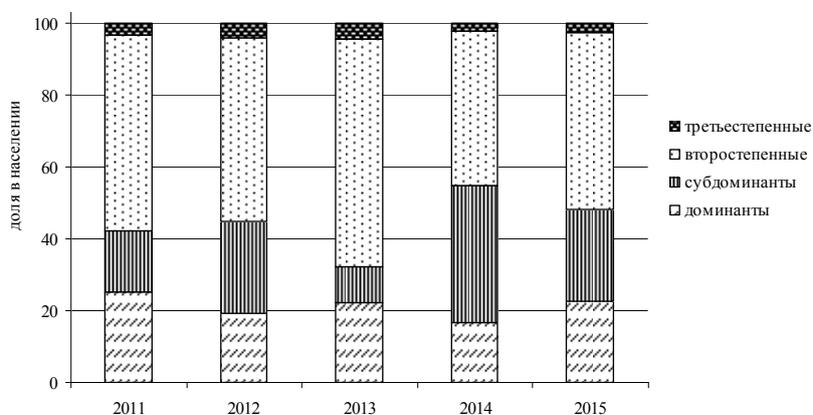


Рис. 1. Динамика структуры доминирования в населении птиц байрачной дубравы

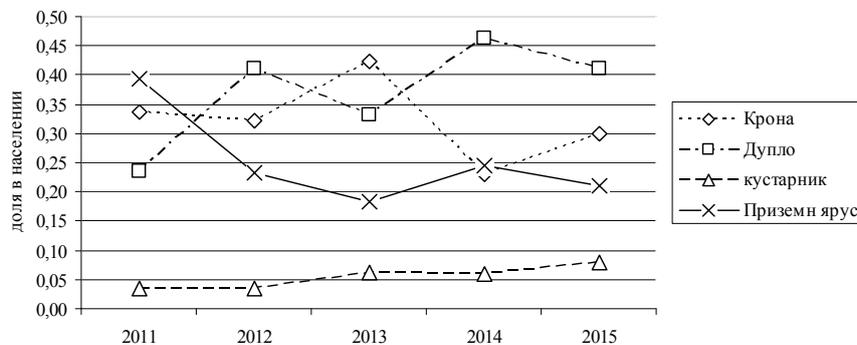


Рис. 2. Динамика распределения топических групп в населении птиц байрачной дубравы

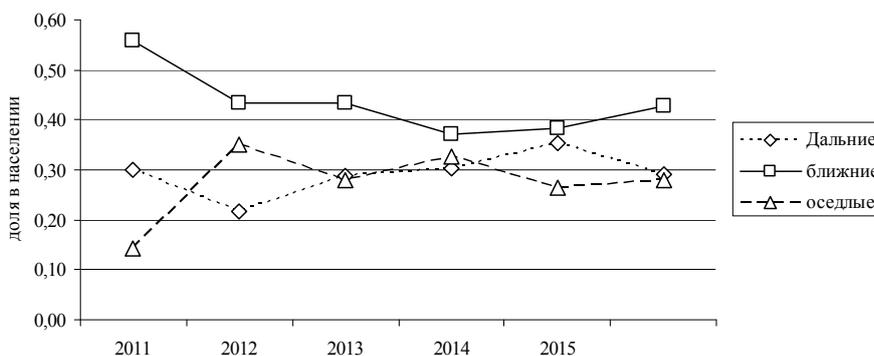


Рис. 3. Динамика структуры населения по дальности миграции

Географо-генетическая структура исследуемого сообщества, как и следовало ожидать, содержит подавляющее большинство элементов, относящихся к неморальному фаунистическому комплексу Европейского типа фауны (рис. 4). Это комплекс видов, присущих гумидным широколиственным лесам, попадающих в лесостепную зону из зональных широколиственных лесов, хорошо адаптирующихся к специфическим условиям байрачных лесов лесостепи и степи – относительно небольшой площади лесных массивов, большой протя-

женности опушечной полосы, густого плотного древостоя и менее чем в других дубравах развитой ярусности (Belik, 2000).

Второе место по обилию вслед за представителями неморального фаунистического комплекса занимают виды древне-неморального фаунистического комплекса (7–16% в населении) – дубонос, поползень, большой пестрый дятел, пищуха, малый пестрый дятел, сойка, седой дятел (рис. 4). Среди группы второстепенных видов они присутствуют в разные годы неравномерно.

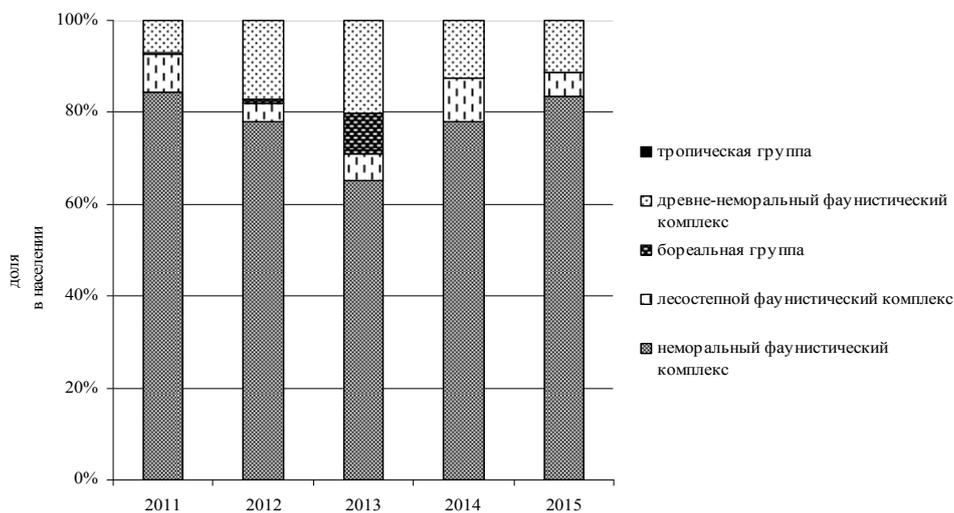


Рис. 4. Динамика географо-генетической структуры населения птиц исследуемой дубравы

В.П. Белик (Belik, 2000) предполагает, что это – уцелевшие третичные реликты Тургайских лесных комплексов, объединяемые в особый древний Европейско-Китайский тип фауны. Увеличение разнообразия сообщества гнездящихся птиц в 2013 г. среди второстепенных видов происходило за счет увеличения доли представителей бореальной группировки (пухляк, малая мухоловка, ворон), однако в последующие годы эта группа представлена слабо.

Представители лесостепного фаунистического комплекса Европейского типа фауны, наличие которых теоретически ожидаемо в подобных лесных массивах с большой протяженностью опушечной полосы, составляют в разные годы 3,64–9,48% в населении гнездящихся птиц и в большинстве имеют статус третьестепенных видов. В сезонах 2014–2015 гг. доля именно этой группы среди третьестепенных видов наиболее значительна.

Географо-генетический состав третьестепенных видов наиболее разнообразен: помимо элементов неморального (0,43–1,80%), древне-неморального (0,57–1,49%) и лесостепного (0,68–1,59%) комплексов здесь присутствуют такие представители тропической группировки как угод и кукушка (0,02–0,09%), а также бореальной фаунистической группировки – серая ворона, малая мухоловка (0,02–0,62%).

Соотношение различных географо-генетических групп среди третьестепенных видов имеет тенденцию к увеличению однородности с уменьшением неморального и увеличением лесостепного компонента в этой группе.

Для определения возможных причин динамики сообщества использован дисперсионный тест (Schluter, 1984), суть которого в следующем. Если виды флуктуируют независимо друг от друга, дисперсия их суммар-

ной численности равна сумме дисперсий численностей каждого в отдельности. Если численность видов коварирует отрицательно, то есть преобладают компенсаторные флуктуации, отношение дисперсии суммы к сумме дисперсий будет достоверно ниже единицы. В случае преобладания параллельных флуктуаций отношение дисперсии суммарной численности к сумме дисперсий численностей видов составило 3,82 ( $P < 0,05$ ), что свидетельствует о преобладании параллельных флуктуаций численности видов, вызывающих межгодовые колебания общей численности. Наиболее вероятным фактором, вызывающим параллельные межгодовые флуктуации численности, может быть размножение листогрызущих насекомых.

Дисперсионный тест также применен для определения влияния на структуру сообществ птиц факторов, действующих вне периода гнездования (в периоды миграции и зимовки). Для оседлых и кочующих видов отношение дисперсии суммарной численности к сумме дисперсий численностей видов равно 2,90 ( $P < 0,05$ ), что свидетельствует о преобладании параллельных флуктуаций. Вероятно, это связано с зависимостью гнездовой численности некоторых оседлых и кочующих видов от неблагоприятных условий в зимний период (частая смена сильных заморозков и резких потеплений в течение зимнего периода и т.п.).

При сравнении полученных данных с данными 1992 г. (Gudina, 1993) достоверных различий в структуре сообщества не обнаружено (парный t-критерий,  $P > 0,10$ ). Исчезла с гнездования мухоловка-пеструшка, что не удивительно, учитывая повсеместное падение численности в Харьковской области (Atemasov, 2013). В послед-

ние годы на территории НПП «Двуречанский» и в его окрестностях встречи этого вида в гнездовое время неизвестны (Banik et al., 2014).

Для нагорно-байрачных лиственных лесов Курской области показатель плотности гнездового населения птиц составляет 367 пар/км<sup>2</sup> (Chernyshev, 2010). Для нагорных и водораздельных дубрав Харьковской области общая плотность гнездового населения указывается 780 ± 89 пар/км<sup>2</sup>, для байрачных дубрав – 517–800 пар/км<sup>2</sup> (Vergeles, 1993). Средняя плотность населения гнездящихся птиц за пять лет в исследуемом нами массиве варьировала от 905 до 1 711 пар/км<sup>2</sup> и составила в среднем 1 288 ± 133 пар/км<sup>2</sup>. В байрачных лесах Приазовской возвышенности и Донецкого кряжа плотность гнездящихся птиц сравнима с нашими данными: 990 и 1236 пар/км<sup>2</sup> соответственно (Pilipenko, 2009). Таким образом, имеет место нарастание плотности гнездящихся птиц в лесах островного типа лесостепной и степной зон в направлении север – юг и юго-восток.

Вопросы происхождения дубрав Лесостепи подробно анализируются в литературе (Kharchenko, 2014). В истории развития фауны Лесостепи и Степи большой след оставило третичное оледенение. И.К. Пачосский (1910) на основании анализа флоры и характера распределения ископаемых остатков растений предположил, что в доледниковом ландшафте вся Средняя Европа представляла собой Лесостепь – следовательно, островные леса представляют собой эталон Лесостепи, широко представленный в доледниковый период. По мнению Б.А. Келлера (1951), байрачные леса стали формироваться и расселяться после ледниковой эпохи: «наши дубравы – это ушедшие далеко на восток острова среднеевропейских широколиственных лесов» (цит. по Kharchenko, 2014).

Виды-доминанты (32,2–54,7% в населении) являются по происхождению неморальными, они толерантны к площади лесного массива. Второстепенные виды неморального происхождения составляют в разные годы 33,2–48,8%. В целом доля неморальных видов в населении в некоторые годы доходит до 83,9%.

Представители лесостепного комплекса представлены второстепенными (обыкновенная овсянка – 1,9–7,6%, в отдельные годы – зеленушка до 2,2% и лесной конек – до 1,3%) и третьестепенными (лесной конек, щегол, обыкновенная горлица, вяхирь, зеленушка) видами. Суммарная доля видов, относящихся к лесостепному фаунистическому комплексу, составляет в разные годы 3,6–9,5% в населении гнездящихся птиц.

### Выводы

Исследуемый лесной биогеоценоз характеризуется в целом устойчивым и разнообразным орнитосообществом, включающим преимущественно виды неморального фаунистического комплекса Европейского типа фауны, что характеризует его как часть среднеевропейских широколиственных лесов. Доминанты и субдоминанты в исследуемом сообществе составляют 32,2–54,7% в населении, что свидетельствует о его сбалансированности, несмотря на островной характер лесного массива. Группа доминантов и субдоминантов географо-

генетически однородна: все это представители фауны Европейских широколиственных лесов.

В последние два года в населении возросла доля дуплогнезdnиков, в том числе и среди видов, доминирующих в сообществе. Рост разнообразия исследуемого сообщества наблюдался в гнездовом сезоне 2013 г., и происходил за счет увеличения доли второстепенных видов (до 63,4%) – в основном, за счет видов, гнездящихся в кроне. Географо-генетическая структура второстепенных видов на протяжении пяти лет остается достаточно стабильной.

Доля третьестепенных видов, как правило, невелика (2,4–4,6%), однако они наиболее разнообразны в географо-генетическом отношении, включают также представителей бореальной и тропической групп. Среди третьестепенных видов отчетливо прослеживается тенденция к уменьшению доли представителей неморального фаунистического комплекса с одновременным увеличением лесостепного компонента и ростом однородности географо-генетической структуры в целом.

В связи с интенсивным развитием древесного и кустарникового яруса, обусловленным введением охранного режима, наблюдается уменьшение доли наземногнездящихся видов.

Значительная доля неморальных и древне-неморальных видов – комплекса, формировавшегося в широколиственных лесах – свидетельствует о происхождении сообщества гнездящихся птиц исследуемого байрачного леса как остатка некогда более обширных лесных массивов. Имеет место нарастание плотности гнездования от нагорных и водораздельных дубрав Лесостепи к байрачным дубравам Степи; среди последних – от центра области к границе лесостепной и степной зон и далее в степную зону, что является следствием сокращения площадей широколиственных лесов.

### Библиографические ссылки

- Alatalo, R.V., 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos* 37(2), 199–204.
- Alatalo, R.V., Alatalo, R.H., 1977. Components of diversity: Multivariate analysis with interaction. *Ecology* 58(4), 900–906.
- Atemasov, A.A., 2013. *Strokata muholovka [Pied flycatcher]. Chervona knyga Harkivs'koi oblasti*. Tokarsky, V.A. (ed.) Tvarynnyj svit. Kharkiv. P. 357 (in Ukrainian).
- Atemasova, T.A., 2011. Ornitofauna jak strukturnyj element biogeocenziv pivnichnogo shodu Ukraïny [Avifauna as a structural element of biogeoceneses at North-East Ukraine]. Dnepropetrovsk (in Ukrainian).
- Banik, M.V., Vysochin, M.O., Atemasov, A.A., Atemasova, T.A., Devjatko, T.N., 2013. Pticy Dvurechanskogo nacional'nogo prirodnogo parka i ego okrestnostej (Har'kovskaja oblast') [Birds of Dvorichansky National Park and its outskirts (Kharkiv region)]. *Berkut* 22(1), 14–24 (In Russian).
- Banik, M.V., Vysochin, M.O., Atemasov, A.A., Atemasova, T.A., Devjatko, T.N., 2014. Annotirovannyj spisok ptic Dvurechanskogo nacional'nogo parka [An annotated checklist of the birds of Dvorichanskyi National Park]. *Visnik Harkivs'kogo Nacional'nogo Universitetu imeni V.N. Karazina. Serija biologija* 19, 52–61 (in Russian).
- Baryshnikova, O.N., Mezenceva, E.M., Miharevich, M.V., 2009. Ostrovnye lesa kak reliktovyj jelement stepnoj i lesostepnoj zon [Island forests as a relict element of the steppe

- and forest steppe zones]. *Vestnik Altajskogo Agrarnogo Universiteta* 60, 63–66 (in Russian).
- Belgard, A.L., 1950. Lesnaja rastitel'nost' jugo-vostoka USSR [Forest vegetation of South-East of USSR]. Kiev (in Russian).
- Belik, V.P., 2000. Pticy stepnogo Pridon'ja. Formirovanie fauny, ee antropogennaja transformacija i voprosy ohrany [Birds pridonaya steppe. Formation of fauna and anthropogenic transformation and preservation questions]. Rostov-na Donu (in Russian).
- Brown, W.P., Sullivan, P.J., 2005. Avian community composition in isolated forest fragments: A conceptual revision. *Oikos* 111, 1–8.
- Chernyshev, A.A., 2010. Nekotorye tendencii razvitiya ornitokompleksov zakrytyh mestoobitanij central'noj Lesostepi [Some developmental trends in ornithological complexes in the closed habitats of the Central Forest-Steppe]. *Uchenye Zapiski. Jelektronnyj Nauchnyj Zhurnal Kurskogo Gosudarstvennogo Universiteta* 15, 30–43 (in Russian).
- Demchenko, M.A., Demchenko, O.M., 1971. Fiziko-geograficheskoe rajonirovanie Har'kovskoj oblasti [Geographical zoning Kharkov region]. *Trudy Har'kovskogo Otdela Geograficheskogo Obshhestva Ukrainy* 8, 54–67 (in Russian).
- Didukh, Y.P., Shelyag-Sosonko, Y.R., 2003. Heobotanichne rayonuvannya Ukrainy [Geobotanical zoning of Ukraine]. *Ukrai'ns'kyj Botanichnyj Zhurnal* 60(1), 6–17 (in Ukrainian).
- Evchenko, J.N., 2007. Faktory, vlijajushhie na produktivnost' bajrachnyh dubrav [Factors affecting the productivity of oak gully]. *Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ser. Geographia Geoecologia* 2, 103–105 (in Russian).
- Gudina, A.N., 1993. Struktura naselenija ptic bajrachnyh dubrav doliny r. Oskol [The structure of the bird population of gullies oak Oskol' river valley]. *Pticy Bassejna Severskogo Donca* 1, 70–72 (in Russian).
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4(1), 9.
- Kalinichenko, N.P., 2000. *Dubrav Rossii [Oakwood of Russia]*. Moscow (in Russian).
- Kharchenko, N.N., 2013. K voprosu o proishozhdenii dubrav Central'noj Lesostepi [On the origin of the Central forest-steppe oak forests]. *Lesotehnicheskij Zhurnal* 3, 43–50 (in Russian).
- Kuzjakin, A.P., 1962. Zoogeografija SSSR [Zoogeography of USSR]. Scientific notes of the Moscow Regional Pedagogical Institute. *Biogeography* 3, 182 (in Russian).
- Lichtein, J.W., Simons, T.R., Franzerb, K.E., 2002. Landscape effects on breeding songbird abundance in managed forests. *Ecol. Appl.* 12(3), 836–857.
- Lugovoj, A.E., Kjazhin, I.S., Chairkina, A.S., 1978. Struktura naselenija ptic ostrovnyh listvennyh lesov Prisure'ja [The structure of the island population of birds of deciduous forests Prisureja]. *Geographia I Ecologia Nazemnyh Pozvonochnyh* 3, 75–85.
- Marti'nez-Morales, M.A., 2005. Nested species assemblages as a tool to detect sensitivity to forest fragmentation: The case of cloud forest birds. *Oikos* 108, 634–642.
- Mikhno, V.B., 2014. Landshaftnyj aspekt proizrastaniya, differenciacii i strukturnoj organizacii dubrav srednerusskoj lesostepi [Landscape aspect of growth, differentiation and the structural organization of the Central Russian oak forest]. *Vestnik Voronezhskogo Universiteta. Ser. Geographia. Geoecologia* 1, 9–17 (in Russian).
- Mil'kov, F.N., 1950. Lesostep' Russkoj ravniny [Forrest-steppe at the Russian Plains]. Moscow (in Russian).
- Molinari, J., 1989. A calibrated index for the measurement of evenness. *Oikos* 56(3), 319–326.
- Nikolov, S.C., 2013. Bird assemblages in naturally fragmented upland forests in Pirin National Park, Bulgaria. *Acta Zool. Bulg.* 65(4), 493–504.
- Ostrivnaya, Y.I., Didukh, Y.P., 2005. Jekologicheskie osobennosti granicy mezhdru Lesostep'u i Step'u Ukrainy [Ecological features of the border between forest and steppe of Ukraine]. *Izuchenie i sohranenie prirodnyh ekosistem zapovednikov Lesostepnoj zony. Kursk. P.* 45–48 (in Russian).
- Pilipenko, D.V., 2009. Gnezdjashhiesja pticy bajrachnyh lesov Doneckoj oblasti [Breeding birds of bayrachnye forests of Donetsk region]. *Visnyk Donec'kogo Nacional'nogo Universitetu, Pryrodnychi Nauky* 2, 270–277 (in Russian).
- Piskunov, V.V., Davidenko, T.N., 2010. Vlijanie struktury dubrav juzhnoj chasti Privolzhskoj vozvyshehnosti na vidovoe raznoobrazie ptic [Influence of the structure of the oak forests of the southern Volga Uplands on the species diversity of birds]. *Lesnoe Hozjajstvo* 1, 66–70 (in Russian).
- Ravkin, Y.S., 1967. K metodike ucheta ptic v lesnyh landshaftah [For the treatment of the birds in the forest landscapes]. *Priroda ochagov kleshhevoogo jencefalita na Altae (Severo-Vostochnaja chast')*. Nauka, Novosibirsk. P. 66–75 (in Russian).
- Rjabcev, I.S., Rjabceva, I.M., Tihodeeva, M.J., 2001. Osobennosti vozobnovlenija shirokolistvennyh porod v bajrachnom lesu (na primere uchastka "Ostras'evy Jary" Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Belogor'e") [Features renewed broad-leaved trees in the forest gully (for example, site "Ostrasevy Yary" of State Natural Reserve "Belogor'e"). *Vestnik Sankt-Petersburgskogo Gosudarstvennogo Universiteta* 1, 345–350 (in Russian).
- Schluter, D., 1984. A variance test for detecting species associations, with some examples applications. *Ecology* 65(3), 998–1005.
- Shtegman, B.K., 1938. Osnovy ornitogeograficheskogo delenija Palearktiki [Basics ornithogeographic division of Palaearctic]. *Fauna SSSR: Pticy. Moscow, Leningrad*, 1(2), 158 (in Russian).
- Teysse'dre, A., Robert, A., 2014. Contrasting effects of habitat reduction, conversion and alteration on neutral and non neutral biological communities. *Oikos* 123, 857–865.
- Vergeles, J.I., 1993. Zagal'ni rysy naselenija ptahiv lisovyh biogeocenziv Harkivshhyny [General traits of bird population of the forest biogeocenoses in the Kharkov Region]. *Berkut* 2, 14–15 (in Ukrainian).
- Vergeles, J.I., 1994. Kolichestvennye uchety naselenija ptic: Obzor sovremennyh metodov [Quantitative surveys of the bird population: A review of modern methods]. *Berkut* 3(1), 43–48 (in Russian).
- Vsevolodova-Perel', T.S., Grjuntal', S.J., 1995. Struktura i funkcionirovanie pochvennogo naselenija dubrav Srednerusskoj lesostepi [The structure and function of the soil population of the Central Russian oak forest zone]. Moscow (in Russian).

Надійшла до редколегії 04.10.2016