

ISSN 1029-8940 (Print)
 ISSN 2524-230X (Online)
 УДК 598.2:574.3
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-95-109>

Поступила в редакцию 12.12.2023
 Received 12.12.2023

М. Е. Никифоров¹, В. В. Сахвон²

¹*Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь*

²*Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь*

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СТРУКТУРИРОВАНИЕ СОСТАВА ОРНИТОНАСЕЛЕНИЯ КАК ОСНОВА ОЦЕНКИ ЕГО РАЗНОРОДНОСТИ И ДИНАМИКИ

Аннотация. В статье изложен методический подход, на основе которого проведено классифицирование гнездящихся видов птиц Беларуси по признаку привязанности их к тому или иному типу местообитания в гнездовой период. При этом нами учитывались эволюционно закрепленные биотопические предпочтения, т. е. те, которые характеризовали эти виды до широкого преобразования их местообитаний в результате антропогенного воздействия, радикального увеличения темпов урбанизации, а также до широкого внедрения многих из видов птиц в антропогенный ландшафт.

Всего нами выделено 6 орнитофаунистических комплексов (лесной, древесно-кустарниковый, водно-прибрежный, болотный, сухих открытых пространств и синантропный), которые включают все 223 вида птиц, отмеченных на гнездовании на территории Беларуси после 2000 г. В большинстве случаев орнитофаунистические комплексы дополнительно были разделены на кластеры, которые отражают заметные экологические различия видов, хотя и менее кардинальные, чем между комплексами видов. В спорных случаях для обоснования отнесения вида к тому или иному орнитофаунистическому комплексу сопоставляли и анализировали все доступные данные о встречаемости и плотности гнездования видов комплекса. Большинство гнездящихся видов птиц относится к лесному и водно-прибрежному орнитокомплексам (80 и 64 вида соответственно), меньше всего (12) – к комплексу сухих открытых пространств.

Данная классификация оказывается удобным инструментом для оценки размера и характера изменений экологической структуры сообществ птиц, подвергшихся каким-либо воздействиям или трансформациям во времени, а также для получения сопоставимых экологических характеристик орнитонаселения на разных территориях.

Ключевые слова: орнитофауна, экология, классификация птиц, орнитофаунистические комплексы, гнездящиеся виды птиц, биотопическая приуроченность, Беларусь

Для цитирования: Никифоров, М. Е. Экологическое структурирование состава орнитонаселения как основа оценки его разнородности и динамики / М. Е. Никифоров, В. В. Сахвон // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 95–109. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-95-109>

Michail E. Nikiforov¹, Vital V. Sakhvon²

¹*Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Republic of Belarus*

²*Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus*

ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE AVIFAUNA COMPOSITION AS A BASIS FOR ASSESSMENT OF ITS HETEROGENEITY AND DYNAMICS

Abstract. The article describes the methodological approach and the results of classification of breeding bird species in Belarus by their preference for habitat type during the breeding season based on this approach. During the classification process, we took into account the preferences developed in the course of evolution, i. e. those that had been the most characteristic of the species before the domination of altered territories and the escalation of an urbanization rate, as well as before many species started living in urban environments on a large scale.

In total, we defined six ornithofaunistic complexes (forest, arboreal-shrub, water-coastal, marsh, dry open spaces and synanthropic) that include all 223 bird species that have been observed breeding in Belarus since 2000. In most cases, the ornithofaunistic complexes were further divided into clusters that reflect a prominent ecological differentiation of species, although less drastic than a difference between the complexes themselves. In controversial or debatable cases, to justify attributing a species to a certain ornithofaunistic complex, we compared and analyzed all available data on the occurrence and breeding density of the species. Most breeding bird species belong to forest and water-coastal ornithofaunistic complexes (80 and 64 species, respectively), while only 12 species belong to the ornithofaunistic complex of dry open spaces.

This classification proves to be a convenient tool to estimate the size and nature of the changes in the ecological structure of bird assemblages that have undergone some interference or transformations in time as well as to get comparable ecological characteristics of bird populations in different territories.

Keywords: avifauna, ecology, classification of birds, ornithofaunistic complex, breeding bird species, habitat preference, Belarus

For citation: Nikiforov M. E., Sakhvon V. V. Ecological structure of the avifauna composition as a basis for assessment of its heterogeneity and dynamics. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 95–109 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-95-109>

Введение. Попытки экологического подразделения живых организмов, прежде всего позвоночных животных, исходя из тех или иных подходов и задач исследований предпринимались неоднократно [1–6]. Среди таких задач были как прикладные, например оценка и сравнение структуры или динамики сообществ, фаунистических комплексов или локального населения животных во времени или пространстве [6, 7], так и фундаментально-теоретические, затрагивающие аспекты эволюции таксонов [8].

Несмотря на основательные разработки в области экологической систематики как вспомогательного инструмента для совершенствования «морфологической, в определенной мере филогенетической, систематики (таксономической классификации)» [8], это направление в дальнейшем не получило широкого развития. В то же время быстрое внедрение молекулярных методов дало инструмент более прямого и доказательного установления эволюционных связей, а кроме того, привело к многим революционным пересмотрам и исправлениям ошибок в морфологической систематике. С появлением и развитием молекулярной таксономии поиск экологических аргументов для совершенствования таксономической классификации организмов значительно утратил актуальность. Тем не менее изучение изменений экологических параметров видов и популяций в условиях климатических перемен и все более растущих темпов антропогенной трансформации окружающей среды не потеряло своего значения.

Формообразование как следствие эволюционной трансформации организмов в сопоставлении с продолжительностью человеческой жизни процесс чрезвычайно длительный, чтобы наблюдать его непосредственно. Но именно экологические изменения выступают предшественниками перестроек значительно более консервативных морфологических признаков, которые со временем возникают и закрепляются в популяциях как адаптации к изменившимся условиям существования, а потому могут в какой-то степени в онлайн-режиме отражать тенденции и направления адаптивных изменений как на уровне популяций отдельных видов, так и на уровне структуры многовидовых сообществ. Заметные изменения поведения, отдельных экологических черт и параметров образа жизни, свидетельствующие об определенных адаптациях к новым условиям обитания, могут происходить буквально на глазах даже одного поколения исследователей. Особенно это заметно в аспекте так называемой синантропизации и синурбизации, наблюдаемой в отношении птиц. Например, синурбизированные популяции черного дрозда (*Turdus merula*), сформировавшиеся к настоящему времени во многих европейских городах, отличаются заметной антропоотолерантностью, активным использованием для размещения гнезд субстратов антропогенного происхождения и развитием у них оседлости [9, 10]. Аналогичные адаптации к обитанию в городской среде сформировались и у городских вяхирей (*Columba palumbus*). В частности, городские птицы данного вида заметно поменяли трофическое поведение, сменив его на поиск пищи в непосредственной близости или на небольшом удалении от гнезда, а также заметно пролонгировали период гнездования по сравнению с дикими птицами [11].

Для отслеживания таких изменений в популяциях, либо структурных изменений в сообществах видов экосистем, либо в населении животных различных таксономических групп на определенных территориях и особенно для получения их количественных значений не обойтись без дифференциации видов по экологическим признакам. В задачи таких классификаций входит установление экологического статуса вида по тому или иному признаку (признакам) с последующей группировкой видов по сходству статусов в более крупные единицы. Причем в зависимости от целей исследования в основе классификации могут лежать разные признаки или экологиче-

ские черты, а само подразделение животных необязательно должно быть всеобъемлющим и охватывать все виды того или иного крупного таксона. Учитывая значительные различия формирующих биоразнообразие планеты экосистем и зачастую существенные отличия структуры сообществ в однотипных, но находящихся в отдаленных друг от друга географических регионах, достаточно показательным может быть оперирование региональными экологическими классификациями в пределах, например, выделяемых биогеографических регионов, природных зон и др.

Таким образом, в прикладном плане экологическая классификация продолжает оставаться полезным инструментом для сравнительного экологического анализа сообществ или совокупностей животных во времени и пространстве.

Птицы являются наиболее многочисленным классом наземных позвоночных животных, распространены по всем континентам и населяющим разнотипные биотопы благодаря всевозможным адаптациям к обитанию в различных средах. Отдельные ландшафты характеризуются высоким видовым богатством птиц, при этом функционирование ассамблей достигается за счет успешного расхождения видов по экологическим нишам даже при сравнительно высокой плотности гнездования некоторых из них. Длительное обитание в определенных условиях среды с течением времени привело к формированию у птиц различных систематических групп схожих признаков, отражающих степень их адаптации к одним и тем же условиям обитания. При этом некоторые виды птиц характеризуются более широкой экологической пластичностью, что позволяет им обитать в разнообразных ландшафтах, в том числе и значительно нарушенных. Тем не менее и у таких видов существуют первичные, эволюционно сложившиеся черты, которые указывают на их связь с определенным типом местообитания. На основании такой широкой адаптивной радиации птиц с развитием определенных жизненных форм стало возможным создание экологической классификации птиц, отражающей основные направления их экологической специализации [8].

К настоящему времени уже существует целый ряд классификаций подобного рода, основанных на сходстве местообитаний, типе потребляемого корма, способах передвижения и др. [5, 8, 12]. Так, еще в первой половине прошлого столетия Д. Н. Кашкаров и В. В. Станчинский [2] предложили дифференцировать все виды птиц исходя из основных биотопов, которых они придерживаются: лесные, болотные, открытых и водных пространств. Аналогичные подходы используются и в настоящее время, а аргументация подразделения птиц часто подкрепляется результатами количественных учетов птиц в выделяемых группах биотопов. Однако критерий гнездовой плотности для эвритопных видов без привлечения дополнительных данных по их экологии не дает четкой системы экологической дифференциации авифауны, а одни и те же пластичные виды могут входить одновременно в разные комплексы [13]. Л. М. Шульпин [3] выделил группы птиц по типу питания: насекомоядные, зерноядные, питающиеся позвоночными животными и всеядные. Разделение большинства видов на такие экологические группы является определенно обоснованным ввиду наличия очевидных экологических особенностей. В то же время отдельные авторы, предлагающие более дробные классификации птиц, основываясь на различиях между видами в способах избегания опасности, реакциях на неблагоприятные погодные условия и других сторонах жизнедеятельности, часто слишком субъективны, так как многие из этих различий выявляются с трудом, а границы между ними размыты и сильно изменчивы географически. Кроме того, для многих видов отсутствуют первичные данные из-за слабой изученности их биологии. Для практического использования важно, чтобы экологическая классификация основывалась на явных и очевидных признаках или чертах, не вызывающих больших сомнений или разных толкований их наличия или отсутствия в соответствующем экспертном сообществе.

В настоящей работе нами обоснован методический подход и предложена экологическая классификация гнездящихся в границах Беларуси видов птиц, которая применима для отражения в общих чертах экологической структуры орнитофауны и всей умеренной зоны Восточной Европы. Данный подход к классифицированию апробирован нами в различных исследованиях последних десятилетий, но результаты его применения не были детально описаны и опубликованы.

Объекты и методы исследования. Как следует из изложенного выше, разделение видов птиц на экологические группы на основании характера предпочитаемых ими местообитаний яв-

ляется распространенным подходом в экологических исследованиях. Однако оригинальность или своеобразие той или иной классификации заключается в количестве выделяемых подразделений, их объеме или экологическом охвате, критериях и их обоснованности при разделении видов. Определено, что отнесение некоторых видов птиц к той или иной экологической группе не всегда выглядит однозначным вследствие различной выраженности экологических черт и различного их проявления в зависимости от условий местообитания. Например, при выборе мест для размножения важное значение имеют сразу несколько факторов, характеризующих разные типы местообитаний, как, например, для ремеза – наличие водоема и древесно-кустарниковой растительности, на которой он размещает свое гнездо. В таком случае приоритет отдается фактору, который в большинстве вариантов оказывается решающим. В случае с ремезом это водоем, так как древесно-кустарниковые заросли вне прибрежных территорий не используются данным видом для гнездования.

Кроме того, целый ряд видов демонстрирует очень высокую экологическую пластичность при выборе местообитаний в период гнездования, что затрудняет однозначное отнесение их к какому-то одному комплексу. В предлагаемом нами подходе приоритетным для вида считается тот тип местообитаний, который наиболее часто и в качестве основного для вида указывался в большинстве доступных нам публикаций (перечислены в списке литературы) либо характеризовался наибольшей плотностью гнездования в данном типе местообитаний по результатам наших исследований или в анализируемых литературных источниках.

Наиболее сложные случаи, когда отнесение вида к тому или иному экологическому комплексу не является очевидным на основании имеющихся первичных данных, рассмотрены ниже при характеристике соответствующих комплексов.

Результаты и их обсуждение. В данной работе нами проведено классифицирование всех гнездящихся видов птиц Беларуси по признаку привязанности их к тому или иному типу местообитаний на экологические группы, обозначаемые как «экологические орнитофаунистические комплексы» (орнитокомплексы). В отличие от понятий «сообщество» или «ассамблея», включающих совокупность видов на какой-то ограниченной территории, понятие «комплекс» объединяет все виды, предпочитающие определенный тип местообитаний. С учетом того, что у большинства птиц наблюдается существенная смена предпочитаемости местообитаний в течение года, определяющим в экологической привязке вида нами выбран сезон гнездования. Несмотря на сравнительно небольшую продолжительность сезона размножения, длящегося у птиц на территории умеренной зоны от 2 до 6 мес. (за редким исключением у отдельных видов гнездование может происходить на протяжении всего года, как у сизого голубя), именно этот период является наиболее ответственным за поддержание численности и, в конечном итоге, за существование вида. Размножение у птиц, как правило, связано с выбором подходящих для гнездования территорий, их закреплением и дальнейшим удержанием. При этом виды весьма чувствительны к биотопической структуре гнездовых территорий и предъявляют соответствующие, зачастую строгие требования к местам для устройства гнезд. Поэтому в плане пространственного распределения характер гнездовых участков, в частности мест для устройства гнезд, является ключевым фактором, в то время как места для кормления могут располагаться на значительном удалении от собственно гнездовых территорий.

Важно также отметить, что в основу экологического подразделения птиц нами положены характерные экологические предпочтения при выборе гнездовых территорий, свойственные тому или иному виду птиц изначально, до начала радикального доминирования преобразованных территорий и широкого внедрения многих из этих видов в антропогенный ландшафт, что по времени совпало с началом третьей промышленной революции в середине XX в. Такой подход позволяет в дальнейшем провести анализ характера, темпов и особенностей качественных изменений населения птиц различных территорий как в аспекте влияния исторических (глобальных) и региональных факторов, так и в условиях прогрессирующей сейчас синантропизации и синурбизации отдельных видов или популяций.

При разработке нами экологической структуры актуального для настоящего времени состава авифауны из всех 238 когда-либо гнездившихся на территории Беларуси видов птиц было учтено только 223 вида, которые отмечались на гнездовании после 2000 г. [14].

Таким образом, исходя из анализа существующих в литературе подходов и экологических классификаций, собственного опыта и принятия в качестве основного критерия предпочтения видом определенного типа местообитаний в гнездовой период, нами выделено 6 экологических групп птиц, или *орнитофаунистических комплексов*:

лесной – тип лесных местообитаний;

древесно-кустарниковый – тип местообитаний с фрагментированной древесной растительностью и кустарниками;

болотный – тип переувлажненных и заболоченных местообитаний;

водно-прибрежный – тип местообитаний прибрежной зоны и береговой полосы водоемов;

сухих открытых пространств – тип открытых луговых и полевых местообитаний;

синантропный – тип местообитаний населенных пунктов.

Очевидно, что типы местообитаний, положенные в основу выделения каждого из орнитокомплексов, достаточно широко различаются по своим структурным параметрам внутри каждого из них, но могут быть выбраны для гнездования видами, для которых существенное значение имеет лишь какая-то часть таких параметров. Например, для гнездования одних видов древесно-кустарникового орнитокомплекса достаточно наличия только кустарников, в то время как другие виды нуждаются в присутствии одиночных деревьев или куртин деревьев, избегая при этом сплошного лесного древостоя. Поэтому во многих случаях для обеспечения возможности более детальной экологической характеристики сообществ птиц нами введено внутреннее подразделение орнитокомплексов на кластеры. Общая структура разделения на экологические группы гнездовой авифауны Беларуси, включающей 223 вида, приведена в табл. 1.

Таблица 1. Экологическая структура современной гнездовой авифауны Беларуси

Table 1. Ecological structure of the recent breeding avifauna of Belarus

Орнитофаунистический комплекс	Кластер	Кол-во видов		Кол-во видов в составе комплекса
		всего	в составе авифауны	
Лесной	Собственно-лесной	80 (35,9 %)		54 (67,5 %)
	Мозаично-лесной			17 (21,25 %)
	Подлесочный			9 (11,25 %)
Древесно-кустарниковый	Кустарниковый	23 (10,3 %)		12 (52,2 %)
	Древесно-куртинный			11 (47,8 %)
Водно-прибрежный	Прибрежно-водный	64 (28,7 %)	223	30 (46,9 %)
	Околоводный			18 (28,1 %)
	Береговой			16 (25,0 %)
Болотный	Травяно-болотный	25 (11,2 %)		18 (72,0 %)
	Мохово-болотный			7 (28,0 %)
Сухих открытых пространств	–	12 (5,4 %)		–
Синантропный	Селитебный	19 (8,5 %)		10 (52,6 %)
	Синурбический			9 (47,4 %)

Ниже приведены структура и характеристика каждого из выделенных орнитокомплексов исходя из состава гнездовой орнитофауны в границах Республики Беларусь.

Лесной орнитофаунистический комплекс. Представителей данного комплекса объединяет то, что для гнездования они выбирают лесной ландшафт в виде обширных сплошных массивов либо мозаичных лесных территорий с небольшими прогалинами и зарастающими вырубками, участками сельхозугодий и открытых поймам. Большинство видов данного орнитокомплекса размещают гнезда на деревьях верхнего яруса, в подросте и подлеске и лишь некоторые из них – на земле под пологом леса. С учетом разных экологических предпочтений видов лесного орнитофаунистического комплекса стало возможным выделить три кластера (табл. 2).

Наибольшее число видов комплекса соответствует собственно-лесному кластеру (54 вида, 67,5 %) (табл. 2). Как следует из названия кластера, определяющим для гнездования входящих

Таблица 2. Видовое богатство гнездящихся птиц лесного орнитофаунистического комплекса
 Table 2. Breeding bird species richness of the forest ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Собственно-лесной	Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i>), перепелятник (<i>Accipiter nisus</i>), рябчик (<i>Tetrastes bonasia</i>), глухарь (<i>Tetrao urogallus</i>), вальдшнеп (<i>Scolopax rusticola</i>), вяхирь (<i>Columba palumbus</i>), клинтух (<i>Columba oenas</i>), обыкновенная горлица (<i>Streptopelia turtur</i>), обыкновенная кукушка (<i>Cuculus canorus</i>), сплюшка (<i>Otus scops</i>), серая неясыть (<i>Strix aluco</i>), длиннохвостая неясыть (<i>Strix uralensis</i>), воробьиный сыч (<i>Glaucidium passerinum</i>), мохноногий сыч (<i>Aegolius funereus</i>), обыкновенный козодой (<i>Caprimulgus europaeus</i>), вертишейка (<i>Jynx torquilla</i>), седой дятел (<i>Picus canus</i>), зеленый дятел (<i>Picus viridis</i>), желна (<i>Dryocopus martius</i>), большой дятел (<i>Dendrocopos major</i>), средний дятел (<i>Dendrocopos medius</i>), малый пестрый дятел (<i>Dendrocopos minor</i>), белоспинный дятел (<i>Dendrocopos leucotos</i>), трехпалый дятел (<i>Picoides tridactylus</i>), лесной конек (<i>Anthus trivialis</i>), крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i>), лесная завирушка (<i>Prunella modularis</i>), зарянка (<i>Erithacus rubecula</i>), обыкновенная горихвостка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>), серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i>), малая мухоловка (<i>Ficedula parva</i>), мухоловка-белошейка (<i>Ficedula albicollis</i>), мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i>), деряба (<i>Turdus viscivorus</i>), пеночка-трещотка (<i>Phylloscopus sibilatrix</i>), желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i>), красноголовый королек (<i>Regulus ignicapilla</i>), черноголовая гаичка (<i>Parus palustris</i>), буроголовая гаичка (<i>Parus montanus</i>), большая синица (<i>Parus major</i>), белая лазоревка (<i>Parus cyanus</i>), обыкновенная лазоревка (<i>Cyanistes caeruleus</i>), московка (<i>Periparus ater</i>), хохлатая синица (<i>Lophophanes cristatus</i>), обыкновенный поползень (<i>Sitta europaea</i>), обыкновенная пищуха (<i>Certhia familiaris</i>), обыкновенная иволга (<i>Oriolus oriolus</i>), обыкновенная сойка (<i>Garrulus glandarius</i>), кедровка (<i>Nucifraga caryocatactes</i>), зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>), чиж (<i>Spinus spinus</i>), клест-еловик (<i>Loxia curvirostra</i>), обыкновенный снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>), обыкновенный дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i>)	54
Мозаично-лесной	Черный аист (<i>Ciconia nigra</i>), черный коршун (<i>Milvus migrans</i>), красный коршун (<i>Milvus milvus</i>), орлан-белохвост (<i>Haliaeetus albicilla</i>), змеяед (<i>Circaetus gallicus</i>), обыкновенный канюк (<i>Buteo buteo</i>), обыкновенный осоед (<i>Pernis apivorus</i>), беркут (<i>Aquila chrysaetos</i>), малый подорлик (<i>Aquila pomarina</i>), большой подорлик (<i>Clanga clanga</i>), чеглок (<i>Falco subbuteo</i>), филин (<i>Bubo bubo</i>), бородастая неясыть (<i>Strix nebulosa</i>), сизоворонка (<i>Coracias garrulus</i>), лесной жаворонок (<i>Lullula arborea</i>), обыкновенный скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>), ворон (<i>Corvus corax</i>)	17
Подлесочный	Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>), певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>), белобровик (<i>Turdus iliacus</i>), зеленая пересмешка (<i>Hippolais icterina</i>), зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i>), пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i>), пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i>), черноголовая славка (<i>Sylvia atricapilla</i>), ополовник (<i>Aegithalos caudatus</i>)	9

в него видов является фактор наличия значительного массива достаточно возрастного леса. Для представителей мозаично-лесного кластера (17 видов, 21,25 %) основным является наличие больших по площади гнездовых и кормовых территорий, которые обязательно должны включать мозаику разнотипных биотопов, в том числе открытые площади (например, для малого подорлика, обыкновенного канюка), или опушек древостоев, разреженных или экотонных участков, в том числе на границах с открытыми пространствами (сизоворонка, лесной жаворонок и др.).

Виды подлесочного кластера – это птицы преимущественно нижних ярусов леса, характер и структура именно подлесочной растительности и подроста которых и определяют состав их обитателей.

Спорным может оказаться отнесение нами к лесному орнитофаунистическому комплексу обыкновенного скворца. Очевидно, что этот вид в настоящее время на территории Беларуси существует в виде двух субпопуляций – лесной и синантропной, которые отличаются между собой по ряду экологических особенностей, в частности по фенологии прилета и размножения. Несмотря на то что вид является обычным представителем населенных пунктов, в том числе и больших городов, плотность его гнездования в лесах остается также высокой (часто он входит там в число доминантов в ассамблеях гнездящихся птиц). Скворец при наличии выбора явно предпочитает экотонные участки пойменных дубовых, ясеневых и черноольховых лесов [15, 16]. К примеру, в Беловежской пуще в данных лесных формациях плотность гнездования скворца сравнительно высокая – в среднем 1,77 пары/га [17]. И хотя в последние десятилетия в связи с синурбизацией продолжается тенденция к постепенному нарастанию численности вида в на-

селенных пунктах с одновременным снижением ее в лесах [17], правильнее считать первичной и определяющей для большей части его популяции биотопическую приуроченность к мозаично-лесным местообитаниям (табл. 2).

Древесно-кустарниковый орнитофаунистический комплекс. В состав данного орнитокомплекса нами включено 23 вида (10,3 % от состава всех гнездящихся видов) (см. табл. 1, 3). Отличительной чертой для представителей комплекса является необязательность, иногда даже избегание лесных территорий как таковых в качестве места обитания. Структурно орнитокомплекс подразделяется на два кластера, виды которых отличаются требованиями к условиям гнездования. Для видов кустарникового кластера определяющим растительным компонентом биотопа, прежде всего как места для размещения гнезда, выступает кустарниковая растительность, нередко в сочетании с жесткостебельной травянистой. Для видов древесно-кустарникового кластера важно присутствие куртин древесной растительности на открытых территориях. Виды комплекса тяготеют к ландшафтам, где пространства лугов перемежаются куртинами кустарников или деревьев, обычны среди зарослей в понижениях местности или вдоль малых водотоков и т. д. На освоенных территориях они предпочитают древесно-кустарниковые придорожные или снегозащитные насаждения, нередко поселяются по окраинам леса. В спорных случаях для отнесения вида к данному орнитокомплексу решающим доводом учитывалась количественная характеристика его пространственного распределения в типичных лесных и типичных древесно-кустарниковых местообитаниях. Поэтому по ряду видов необходима пояснительная информация по мотивации отнесения их именно к древесно-кустарниковому орнитокомплексу.

Таблица 3. Видовое богатство гнездящихся птиц древесно-кустарникового орнитофаунистического комплекса

Table 3. Breeding bird species richness of the arboreal-shrub ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Кустарниковый	Фазан (<i>Phasianus colchicus</i>), обыкновенный соловей (<i>Luscinia luscinia</i>), речной сверчок (<i>Locustella fluviatilis</i>), болотная камышевка (<i>Acrocephalus palustris</i>), садовая камышевка (<i>Acrocephalus dumetorum</i>), северная бормотушка (<i>Iduna caligata</i>), садовая славка (<i>Sylvia borin</i>), ястребиная славка (<i>Sylvia nisoria</i>), славка-завирушка (<i>Sylvia curruca</i>), обыкновенный жулан (<i>Lanius collurio</i>), коноплянка (<i>Linaria cannabina</i>), обыкновенная чечевица (<i>Carpodacus erythrinus</i>)	12
Древесно-кустарниковый	Кобчик (<i>Falco vespertinus</i>), тетерев (<i>Lyrurus tetrix</i>), полевой лунь (<i>Circus cyaneus</i>), ушастая сова (<i>Asio otus</i>), удод (<i>Upupa epops</i>), рябинник (<i>Turdus pilaris</i>), серый сорокопуд (<i>Lanius excubitor</i>), чернолобый сорокопуд (<i>Lanius minor</i>), сорока (<i>Pica pica</i>), серая ворона (<i>Corvus cornix</i>), обыкновенная зеленушка (<i>Chloris chloris</i>)	11

Один из таких видов – обыкновенный соловей. Он встречается в широком спектре биотопов с древесно-кустарниковой растительностью – от пойменных лесов до солитерных густых кустарников среди понижений рельефа открытых пространств. Помимо этого, данный вид встречается по берегам водоемов, в кладбищенских рощах, в садах и парках с густым подростом и подлеском из лиственных пород [15, 18]. Несмотря на пластичность в выборе гнездовых территорий, главенствующим фактором для данного вида выступает наличие густых кустарниковых зарослей среди понижений, располагающихся по экотонам лесов либо в виде солитерных посадок. Среди лесных формаций такие условия соловей находит лишь в пойменных дубовых, дубово-ясеневых или черноольховых насаждениях, однако здесь плотность гнездования данного вида обычно низкая и находится в пределах 0,01–0,02 пары/га [17], при самых благоприятных условиях достигая 0,5 пары/га [16]. По береговой линии водоемов и водотоков данный вид избегает гнездиться при отсутствии кустарников и высокостебельной травянистой растительности. Таким образом, требования к условиям обитания соловья в наибольшей степени соответствуют характеристикам местообитаний видов кустарникового кластера в древесно-кустарниковом орнитокомплексе.

Еще один вид, отнесенный к кустарниковому кластеру, – речной сверчок. Он избирает для обитания кустарниковые, ольховые и ивняковые заросли на увлажненных лугах, болотах, возле рек и лесных ручьев [18–20]. В то же время нами ранее отмечалось [15], что это достаточно пластичный вид, встречающийся как в лесах, так и в открытых местообитаниях, но предпочитающий опушки увлажненных лесов с густым подростом, заболоченные лесные просеки, прогалины, кустарниковые поросли по берегам рек, ручьев, прудов, стариц, влажные и суходольные луга с порослью ивы, осоковые болота с древесной и кустарниковой растительностью. В сравнении с соловьем речной сверчок в еще меньшей степени связан с древесной растительностью и определяющим биотопическим элементом для него выступают кустарниковые заросли, часто очень незначительные, но расположенные среди густого высокого разнотравья по понижениям. При гнездовании в экотонах переувлажненных лиственных лесов сверчок также придерживается кустарников, хотя плотность его гнездования в лесах, как правило, довольно низкая [16, 17].

Удод широко распространен в Евразии и населяет разнообразные ландшафты, достигая наиболее высокой численности в степных и лесостепных регионах [21]. В лесной зоне, в частности на территории Беларуси, данный вид встречается по разреженным и опушечным участкам лесов, преимущественно дубовых, а также по фрагментам старовозрастных лесных насаждений в поймах рек; селится по окраинам сельских населенных пунктов, дачных поселков, значительно реже встречается в городских садах и парках [15]. Во всех случаях в глубине лесных массивов удод не гнездится, является экотонным видом, а при выборе мест для гнездования требователен к наличию в непосредственной близости открытых пространств в виде лугов, полей и вырубков, что обусловило включение его в состав древесно-куртинного кластера древесно-кустарникового орнитокомплекса.

Гнездование еще одного достаточно эвритопного вида – рябинника – также связано преимущественно с древесной растительностью, хотя он может гнездиться и на хозпостройках, что объясняется синурбизацией его в последние десятилетия [7]. Несмотря на то что к настоящему времени значительная часть популяции рябинника в Беларуси гнездится на территории преимущественно средних, больших и крупных городов, изначально вид являлся характерным обитателем древесно-кустарниковых насаждений среди открытых пространств, экотонов лиственных и смешанных лесных формаций с открытыми пространствами, а также древесных насаждений вдоль водоемов, автомобильных дорог и железнодорожных путей [15, 18]. При этом в глубине сплошных лесных массивов рябинник на гнездовании не отмечается, что определяет его соответствие древесно-кустарниковому орнитокомплексу.

Серая ворона, как и предыдущий вид, гнездится на древесной растительности, при этом избегает селиться в глубине крупных лесных массивов, отдавая предпочтение экотонам с открытыми пространствами. До середины прошлого столетия серая ворона придерживалась небольших островных лесов, располагавшихся среди болот и лугов недалеко от населенных пунктов, а также использовала для гнездования отдельные старовозрастные деревья в поймах рек [18, 19]. Кроме того, она охотно селилась в пойменных дубравах, черноольшаниках и ивняках, среди древесно-кустарниковой растительности на склонах холмов и в балках [15]. Наблюдаемое в последние десятилетия смещение региональных группировок серой вороны на территории населенных пунктов является вторичным явлением и связано с синурбизацией данного вида в условиях Беларуси [22], а вышеуказанные данные по первичной биотопической приуроченности вида являются основанием для отнесения его к древесно-куртинному кластеру древесно-кустарникового орнитокомплекса.

В большинстве фаунистических сводок и отдельных статей гнездовые биотопы обыкновенной зеленушки представлены двумя типами – лесами и открытыми пространствами с древесно-кустарниковой растительностью. При этом зеленушка избегает обширных лесных массивов и густых кустарниковых зарослей, придерживаясь опушек хвойных и лиственных древостоев, в том числе пойменных рощ, островного мелколесья, опушек молодых, преимущественно смешанных елово-широколиственных и сосново-дубовых лесов, снегозащитных древесно-кустарниковых полос, а также садов и парков, отдавая предпочтение куртинам подрастающей лиственной порослью [15, 18–20, 23]. Сравнение количественных данных по встречаемости или плотности

гнездования в лесах и на нелесных территориях также свидетельствует о предпочтении последних. Так, на территории Беловежской пуцци наибольшая плотность гнездования вида отмечена в дубово-грабово-липовых лесах, где она достигала до 0,05 пары/га, в небольшом числе встречалась в черноольхово-ясеневом лесу (0,01 пары/га) и отсутствовала в черноольшаниках и сосняках черничных [24]. В наиболее благоприятных для данного вида пойменных лесах Беларуси данный вид отмечен лишь на одной из пяти учетных площадок, в частности в черноольшанике на Полесье [16]. В то же время во многих источниках указывается, что данный вид предпочитает гнездиться среди древесно-кустарниковых насаждений по открытым территориям, в особенности вдоль дорог, где характеризуется высокой плотностью (0,05–0,12 пар/га) [25]. Например, в Чехии на сельскохозяйственных землях с полосами древесно-кустарниковых насаждений зеленушка учтена на 65 % всех учетных площадок ($n = 107$) [26]. При этом в последнее время она стала достаточно обычна в городах, даже в центральных районах среди декоративных посадок ели в городских скверах, парках, на кладбищах, вдоль проспектов и улиц, а также среди внутривдворовой кустарниковой растительности и на приусадебных участках. В частности, в г. Минске в относительно крупных по площади древесных насаждениях плотность гнездования данного вида сравнительно высокая – от 0,16 до 0,6 пары/га [27, 28]. В то же время в скверах, парках и на кладбищах городов Польши плотность ее гнездования местами достигает 1,5 пары/га [29, 30]. Однако исходя из требуемых критериев, указанных ниже при характеристике синантропного комплекса, данный вид не может быть отнесен к синантропному комплексу. В пределах населенных пунктов зеленушка занимает все те же местообитания, что и вне их и не использует такие специфические для урболандшафта элементы окружающей среды, как постройки или сооружения. С учетом особенностей выбора мест для гнездования, которые связаны с размещением гнезд преимущественно на подросте или кустарниках на высоте до 3,5 м, зеленушка отнесена к видам древесно-кустарникового кластера древесно-кустарникового орнитокомплекса.

Болотный орнитофаунистический комплекс. Представители данного орнитокомплекса в период гнездования приурочены к болотным или влажным луговым (часто пойменным) ландшафтам. Характерной особенностью видов этой экологической группы является устройство гнезд на земле или невысоко над землей в травянистой растительности. Исключение составляет дербник, который гнездится преимущественно на деревьях, но в типичных местообитаниях на верховых болотах нередко сооружает гнездо на моховых кочках на земле. Некоторые из видов болотного орнитокомплекса могут гнездиться как на сухих открытых травянистых участках, в том числе на сельскохозяйственных полях (например, луговой лунь, желтая трясогузка, чибис), так и среди зарослей травянистой растительности на глубоководных участках водоемов (например, погоньш). Тем не менее в плане пространственной структуры популяций все причисляемые к этому орнитокомплексу виды являются типичными обитателями низинных, переходных и верховых болот, а также пойменных и сильно увлажненных лугов. В сумме таких видов насчитывается 25 (11,2 % от всех отмеченных на гнездовании видов), из которых большая часть (18) отнесена к травяно-болотному кластеру (табл. 4). Несмотря на небольшое количество видов в мохово-болотном кластере, куда нами включены обитатели верховых болот, все они являются довольно стенотопными видами и к настоящему времени в других типах местообитаний на гнездовании практически не встречаются. Некоторые из них, например дербник и белая куропатка, имеют ограниченное распространение на территории республики, поскольку являются представителями тундровой фауны и соответствующие тундровым условия находят на верховых болотах [31].

Из общего состава травяно-болотного кластера два вида – желтая трясогузка и камышевка-барсучок – могут встречаться и в других биотопах. Так, желтая трясогузка гнездится также на сельскохозяйственных полях и осушенных торфяниках, засеянных кормовыми травами, иногда на сухих сенокосах, реже на пустырях и открытых пространствах на территории населенных пунктов [15]. Тем не менее, согласно ряду основных сводок [15, 18], места обитания данного вида представлены преимущественно сырыми лугами с кустарниками и богатой травянистой растительностью, увлажненными сенокосами, низинными, переходными и верховыми болотами, в том числе и в других регионах [20]. Причем максимальной численности желтая трясогузка

Таблица 4. Видовое богатство гнездящихся птиц болотного орнитофаунистического комплекса
 Table 4. Breeding bird species richness of the marsh ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Травяно-болотный	Луговой лушь (<i>Circus pygargus</i>), коростель (<i>Crex crex</i>), серый журавль (<i>Grus grus</i>), погоньш (<i>Porzana porzana</i>), чибис (<i>Vanellus vanellus</i>), турухтан (<i>Calidris pugnax</i>), бекас (<i>Gallinago gallinago</i>), дупель (<i>Gallinago media</i>), большой веретенник (<i>Limosa limosa</i>), травник (<i>Tringa totanus</i>), болотная сова (<i>Asio flammeus</i>), желтая трясогузка (<i>Motacilla flava</i>), желтоголовая трясогузка (<i>Motacilla citreola</i>), луговой конек (<i>Anthus pratensis</i>), варакушка (<i>Luscinia svecica</i>), обыкновенный сверчок (<i>Locustella naevia</i>), камышевка-барсучок (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>), вертлявая камышевка (<i>Acrocephalus palustris</i>)	18
Мохово-болотный	Дербник (<i>Falco columbarius</i>), белая куропатка (<i>Lagopus lagopus</i>), золотистая ржанка (<i>Phuivialis apricaria</i>), большой кроншнеп (<i>Numenius arquata</i>), средний кроншнеп (<i>Numenius phaeopus</i>), большой улит (<i>Tringa nebularia</i>), фифи (<i>Tringa glareola</i>)	7

достигала на пойменных лугах и низинных болотах, где плотность гнездования составляла 1 пару на 3 га [32]. Очевидно, что освоение желтой трясогузкой аналогичных биотопов в культурном ландшафте и среди населенных пунктов является вторичным явлением, и, основываясь на исходных экологических особенностях вида, его целесообразнее рассматривать в составе травяно-болотного кластера болотного орнитокомплекса (табл. 4).

Камышевка-барсучок является обитателем обширных пойменных лугов, низинных и переходных болот с кустами ивы и густым травостоем, избегая лесов и густых сплошных ивняковых зарослей [15] [18]. Вместе с тем данный вид встречается также среди высокого разнотравья по берегам разнообразных водоемов, в том числе и в населенных пунктах. Однако и в таких случаях камышевка-барсучок избирает для гнездования занятые болотной растительностью значительные по площади участки, которые имеют вкрапления кустарников и внешне схожи с коренными типами местообитаний вида, что свидетельствует в пользу отнесения его к болотному орнитокомплексу (табл. 4).

Еще один вид – большой кроншнеп. Он обитает на обширных низинных и верховых болотах, а также на пойменных лугах, преимущественно на территории Белорусского Полесья [18]. При этом вид находит благоприятные места для гнездования и на вторичных ландшафтах – сельскохозяйственных полях или пустошах, примыкающих к водоемам [20]. Однако в последние десятилетия его численность сократилась, и к настоящему времени большая часть популяции данного вида осталась на гнездовании лишь в первичных местообитаниях – на открытых или поросших сосной верховых сфагновых болотах, что обосновывает отнесение его к мохово-болотному кластеру [15].

Водно-прибрежный орнитофаунистический комплекс. Представителей водно-прибрежного орнитофаунистического комплекса объединяет приверженность устраивать гнезда в непосредственной близости от водоемов и водотоков различного типа либо прямо на воде или на растительности над ее поверхностью. Помимо этого, почти все виды данного орнитокомплекса трофически связаны с водоемами. Комплекс объединяет 64 вида птиц (28,7 % от всех гнездящихся в Беларуси), которые подразделены на три кластера (табл. 5) по топическим условиям размещения гнезд. Виды прибрежно-водного кластера гнездятся непосредственно на водоемах/водотоках и устраивают гнезда в зоне прибрежной кустарниково-травянистой растительности. Представители берегового кластера размещают гнезда непосредственно на земле у береговой линии, очень редко удаляясь на некоторое расстояние от водоема или водотока. В свою очередь, виды околородного кластера иногда могут гнездиться на значительном удалении от водоемов, однако трофически сохраняют с ними связь.

Спорным представляется определение экологического статуса береговой ласточки, которая для гнездования нуждается в высоких обрывах, а в гнездовой период трофически привязана к обширным открытым территориям, главным образом в виде водоемов и широких пойм. При этом вид использует не только береговые обрывы на реках, озерах, рыбноводных прудах и т. д., но

и их антропогенные аналоги – отвесные края карьеров, ям, в том числе и в населенных пунктах [15, 18–20]. Для большинства известных на территории нашей страны крупных поселений береговой ласточки вторым ключевым фактором (первый – наличие отвесного обрыва) является близость обширного водоема. Сочетание этих двух факторов обусловило отнесение данного вида к береговому кластеру водно-прибрежного орнитокомплекса (табл. 5).

В пояснении нуждается и отнесение к береговому кластеру водно-прибрежного орнитокомплекса белой трясогузки, которая в настоящее время является типичным обитателем населенных пунктов, в том числе и городских, гнездясь среди разнотипной жилой застройки [23, 30]. В то же время часть популяции по-прежнему встречается среди первичных для данного вида местообитаний, представленных береговой линией разнообразных водоемов и водотоков, отдавая при этом предпочтение свободным от густой древесно-кустарниковой растительности открытым участкам. Ранее среди биотопов белой трясогузки указывались низинные и верховые болота [18], а также сухие луга [15]. Эволюционно исходными кормовыми угодьями вида, очевидно, были омываемые волнами открытые участки береговой полосы водоемов, обширные песчаные или каменистые косы, а также зоны отлива морей. В антропогенном ландшафте их аналогами стали выбитые скотом пустоши вблизи водоемов, большие заасфальтированные территории промышленных зон и городов с долго не пересыхающими лужами или техническими водоемами и т. д. Эти особенности экологии вида позволяют отнести белую трясогузку к береговому кластеру водно-прибрежного орнитокомплекса (табл. 5), хотя, несомненно, хозяйственная деятельность человека создает благоприятные условия для обитания и расселения данного вида [20], что впоследствии может привести к существенному смещению популяций в селитебный ландшафт.

Орнитофаунистический комплекс сухих открытых пространств. Виды птиц, предпочитающие сухие открытые местообитания, представленные остепненными, пустошными участками лугов, сельскохозяйственными полями, а также различного рода пустырями, карьерами, песчаными дюнами, являются самой немногочисленной группой птиц в фауне Беларуси (табл. 6). Некоторые представители орнитокомплекса сухих открытых пространств оказываются топически достаточно пластичными видами, способными гнездиться в разнообразных биотопах, однако их характеризует стремление избегать мест с влажными почвами и соответствующей богатой растительностью. Поэтому при обитании на низинных территориях для гнездования птицы все равно выбирают самые сухие возвышенные места. К примеру, полевой жаворонок, садовая и обыкновенная овсянки иногда поселяются на разнотравных лугах в поймах рек, но при этом гнезда устраивают на возвышенных, не затапливаемых водой участках.

Таблица 6. Видовое богатство гнездящихся птиц сухих открытых пространств орнитофаунистического комплекса

Table 6. Breeding bird species richness of the ornithofaunistic complex of dry open spaces

Виды	Всего видов
Серая куропатка (<i>Perdix perdix</i>), перепел (<i>Coturnix coturnix</i>), золотистая шурка (<i>Merops apiaster</i>), полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i>), полевой конек (<i>Anthus campestris</i>), луговой чекан (<i>Saxicola rubetra</i>), черноголовый чекан (<i>Saxicola torquata</i>), обыкновенная каменка (<i>Oenanthe oenanthe</i>), серая славка (<i>Sylvia communis</i>), обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i>), садовая овсянка (<i>Emberiza hortulana</i>), проснянка (<i>Miliaria calandra</i>)	12

Синантропный орнитофаунистический комплекс. В состав данного комплекса нами включено 19 видов птиц (табл. 7), гнездование которых приурочено, как правило, к разнотипным местообитаниям в границах населенных пунктов, вне которых данные виды на гнездовании не встречаются либо такие случаи очень редки. Виды синантропного орнитофаунистического комплекса, первоначально адаптированные к тем или иным элементам или условиям природных местообитаний, впоследствии нашли в населенных пунктах более выгодные для себя условия. Причем для большинства видов данного комплекса такого рода смена природных местообита-

ний позволила расширить свой ареал, в том числе и на территории, где исходно характерные для этих видов природные условия отсутствовали. Примерами таких видов являются городская ласточка и домовый сыч, которые первоначально были обитателями гористой или опустыненной местности. С другой стороны, несмотря на то что территории современных населенных пунктов, в особенности крупных городов, включают в себя достаточный спектр практически мало измененных природных местообитаний, которые вполне могут быть заселены характерными для них видами птиц, такие виды не могут быть отнесены к синантропным.

Учитывая изложенное выше, нами приняты три основных критерия, каждый из которых сам по себе достаточен для отнесения вида к категории синантропов: 1) вид, как правило, не встречается на гнездовании вне населенных пунктов; 2) вид использует для жизнеобеспечения (гнездования, питания) предпочтительно элементы или объекты антропогенного происхождения; 3) в местообитаниях на селитебных территориях вид достигает наибольшей встречаемости, или плотности популяции, по сравнению с естественными местообитаниями.

Особенности биологии и связанное с ней пространственное распределение видов синантропного орнитокомплекса позволило разделить их на два кластера: селитебный и синурбический. Абсолютно большая часть популяций видов последнего кластера гнездится исключительно на урбанизированных территориях, в отличие от видов селитебного кластера, которые могут встречаться на гнездовании и в сельских населенных пунктах.

Таблица 7. Видовое богатство гнездящихся птиц синантропного орнитофаунистического комплекса
Table 7. Breeding bird species richness of the synanthropic ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Селитебный	Белый аист (<i>Ciconia ciconia</i>), сипуха (<i>Tyto alba</i>), домовый сыч (<i>Athene noctua</i>), сирийский дятел (<i>Dendrocopos syriacus</i>), хохлатый жаворонок (<i>Galerida cristata</i>), деревенская ласточка (<i>Hirundo rustica</i>), короткопалая пищуха (<i>Certhia brachydactyla</i>), грач (<i>Corvus frugilegus</i>), домовый воробей (<i>Passer domesticus</i>), полевой воробей (<i>Passer montanus</i>)	10
Синурбический	Обыкновенная пустельга (<i>Falco tinnunculus</i>), сизый голубь (<i>Columba livia</i>), кольчатая горлица (<i>Streptopelia decaocto</i>), черный стриж (<i>Apus apus</i>), городская ласточка (<i>Delichon urbica</i>), горихвостка-чернушка (<i>Phoenicurus ochruros</i>), галка (<i>Corvus monedula</i>), канареечный вьюрок (<i>Serinus serinus</i>), черноголовый щегол (<i>Carduelis carduelis</i>)	9

Пояснения требует придание хохлатому жаворонку экологического статуса синантропного вида. Учитывая особенности биологии этого вида, он является обитателем открытых пространств с редкой низкорослой растительностью на песчаных почвах. В начале прошлого столетия он находил подходящие местообитания среди сельскохозяйственных полей и пустырей недалеко от населенных пунктов, регулярно смещаясь вне сезона размножения к поселениям человека [1]. В более поздних источниках [15, 18] отмечается, что данный вид гнездится заметно чаще в самих населенных пунктах – на пустырях, среди развалин строений, на окраинах новостроек, которые в большей мере соответствовали его биологическим требованиям при выборе мест для гнездования. В последние десятилетия при заметном сокращении общей численности наблюдалась тенденция к переходу хохлатого жаворонка в населенные пункты, и к настоящему времени абсолютно большая часть популяции (если не вся) гнездится на такого рода территориях. Постепенное и близкое к критическому сокращение численности данного вида в Европе сопровождалось полным исчезновением его из сельских населенных пунктов и сохранением популяции лишь по окраинам больших городов с участками новой застройки [33]. Эта особенность исходно полупустынного вида, закрепившаяся в популяциях на территории лесной зоны, стала основанием для отнесения хохлатого жаворонка к селитебному кластеру синантропного орнитокомплекса (табл. 7).

Заключение. Таким образом, представленные нами 6 орнитофаунистических комплексов – лесной, древесно-кустарниковый, болотный, водно-прибрежный, сухих открытых пространств и синантропный – включают 223 вида птиц, отмечаемых на гнездовании в Беларуси с начала

XXI в. Состав этих комплексов отражает, хотя и в достаточно генерализованной форме, экологическую структуру орнитофауны на территории страны. А подразделение 5 из 6 комплексов на более мелкие группы (кластеры) дает возможность более конкретизированно и детально характеризовать структуру сообществ птиц при анализе их видового состава.

Из всей совокупности относимых к гнездящимся видам птиц Беларуси лесной комплекс представлен наибольшим многообразием – 80 видами, или 35,8 % от их общего числа. Это обусловлено не только повышенной экологической емкостью и яркостью жизни в лесных местообитаниях, но и значительной долей лесов, занимающих более 40 % территории страны. Вместе с представителями древесно-кустарникового комплекса 46,2 % видов всей гнездовой авифауны предпочитают местообитания, образованные древесной растительностью.

Несмотря на широкомасштабное осушение в середине прошлого столетия переувлажненных территорий, прежде всего торфяных болот, и благодаря наличию широкой сети рек, ручьев и озер в Беларуси сохранилось разнообразие местообитаний, связанных с водой. В этой связи, очевидно, показатель видового богатства водно-прибрежного орнитокомплекса – второй по величине после лесного комплекса. А совместно с болотным орнитокомплексом представители гидрофильной авифауны составляют 39,9 % от всего видового состава гнездящихся птиц нашей страны.

Таким образом, если вывести генерализованную экологическую характеристику гнездовой авифауны Беларуси, то она на более чем 85,0 % состоит из видов лесных и водно-болотных местообитаний, а на долю синантропного орнитофаунистического комплекса приходится всего 8,5 % от всех видов.

Список использованных источников

1. Шнитников, В. Н. Птицы Минской губернии / В. Н. Шнитников // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. – 1913. – Вып. 12. – С. 1–475.
2. Кашкаров, Д. Н. Курс зоологии позвоночных животных / Д. Н. Кашкаров, В. В. Станчинский. – Изд. 2-е. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1940. – 1025 с.
3. Шульпин, Л. М. Экологический очерк орнитофауны Мало-Алма-Атинского Государственного заповедника (по наблюдениям в августе–сентябре 1932 г. и в мае 1933 г.) / Л. М. Шульпин // Тр. Алма-Атинск. гос. заповедника. – 1939. – Вып. 1. – С. 1–150.
4. Познанин, Л. П. Основные экологические типы птиц / Л. П. Познанин // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1950. – Т. 75, № 1. – С. 137–140.
5. Сазонов, С. В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования / С. В. Сазонов. – М.: Наука, 2004. – 391 с.
6. Демянчик, В. В. Синантропный экологический комплекс и структура населения позвоночных на селитебных территориях Белорусского Полесья / В. В. Демянчик, М. Е. Никифоров // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – Т. 62, № 3. – С. 7–17.
7. Сахвон, В. В. Особенности формирования структуры населения птиц города Минска во временном аспекте / В. В. Сахвон, М. Е. Никифоров // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2021. – Т. 66, № 4. – С. 412–425.
8. Познанин, Л. П. Экологические аспекты эволюции птиц / О. П. Познанин. – М.: Наука, 1978. – 151 с.
9. Partecke, J. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? / J. Partecke, T. Van't Hof, E. Gwinner // Proc. Royal Soc. B. – 2004. – Vol. 271, N 1552. – P. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
10. Partecke, J. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? / J. Partecke, E. Gwinner, S. Bensch // J. Ornithol. – 2006. – Vol. 147, N 4. – P. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
11. Sakhvon, V. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus / V. Sakhvon, L. Kõvér // Landscape Urban Planning. – 2020. – Vol. 201. – Art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
12. Резанов, А. Г. Оценка трофических жизненных форм у птиц методами кластерного и факторного анализа / А. Г. Резанов, А. А. Резанов // Тр. Мензбиров. орнитол. о-ва. – 2011. – Т. 1. – С. 241–255.
13. Корепов, М. В. Гнездовая фауна и население птиц центральной части Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / М. В. Корепов; Ульянов. гос. пед. ун-т. – Ульяновск, 2012. – 24 с.
14. Никифоров, М. Е. Региональные списки видов птиц и иммиграционный орнитофауногенез / М. Е. Никифоров, И. Э. Самусенко // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси: сб. ст. XI Зоол. междунар. науч.-практ. конф., приуроч. к 10-летию основания ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», Беларусь, Минск, 1–3 нояб. 2017 г. / редкол.: О. И. Бородин (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 2017. – Т. 1. – С. 275–293.
15. Никифоров, М. Е. Птицы Белоруссии: справочник-определитель гнезд и яиц / М. Е. Никифоров, Б. В. Яминский, Л. П. Шкляр. – Минск: Вышэйш. шк., 1989. – 479 с.
16. Sakhvon, V. V. Composition and diversity of passerine bird assemblages in the floodplain deciduous forests during the breeding season (Belarus) / V. V. Sakhvon // Бранта : сб. науч. тр. Азово-черноморск. орнитол. станции / Мелитоп. гос. пед. ун-т, Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена; редкол.: И. И. Черничко [и др.]. – Мелитополь; Симферополь, 2009. – Вып. 12. – С. 29–39.

17. 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) / T. Wesołowski [et al.] // *Acta Ornithologica*. – 2015. – Vol. 50, N 1. – P. 95–120. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2015.50.1.010>
18. Федюшин, А. В. Птицы Белоруссии / А. В. Федюшин, М. С. Долбик. – Минск: Наука и техника, 1967. – 520 с.
19. Птицы Советского Союза: в 6 т. / под общ. ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. – М.: Совет. наука, 1954. – Т. 6. – 792 с.
20. Мальчевский, А. С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана: в 2 т. / А. С. Мальчевский, Ю. Б. Пукинский. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. – Т. 2: Певчие птицы. – 504 с.
21. Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные / В. Т. Бутъев [и др.]. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 487 с.
22. Сахвон, В. В. История формирования и особенности пространственного распределения синурбизированной популяции серой вороны (*Corvus cornix*) в г. Минске (Беларусь) / В. В. Сахвон // *Вестн. ВДУ*. – 2018. – № 1. – С. 26–30.
23. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа / А. Д. Нумеров [и др.]. – Воронеж: Науч. книга, 2013. – 360 с.
24. Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of XXth century / T. Wesołowski [et al.] // *Acta Ornithologica*. – 2002. – Vol. 37, N 1. – P. 27–45. <https://doi.org/10.3161/068.037.0105>
25. Yrjölä, R. A. The impact of road construction on a community of farmland birds / R. A. Yrjölä, J. Santaharju // *Annales Zoologici Fennici*. – 2015. – Vol. 52, N 1–2. – P. 33–44. <https://doi.org/10.5735/086.052.0203>
26. Hanzelka, J. Patterns in long-term changes of farmland bird populations in areas differing by agricultural management within an Eastern European country / J. Hanzelka, T. Telenský, J. Reif // *Bird Study*. – 2015. – Vol. 62, N 3. – P. 315–330. <https://doi.org/10.1080/00063657.2015.1048423>
27. Сахвон, В. В. Многолетняя динамика населения гнездящихся птиц на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» (Минск) / В. В. Сахвон, В. Ч. Домбровский // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*. – 2018. – № 3. – С. 48–54.
28. Сахвон, В. В. Межгодовая динамика видового разнообразия птиц Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Минск) / В. В. Сахвон, К. А. Федоринчик // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*. – 2020. – № 2. – С. 66–74.
29. Tomiałojć, L. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators / L. Tomiałojć // *Ornis Polonica*. – 2011. – Vol. 52, N 1. – P. 1–25.
30. Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat / L. Tomiałojć [et al.]. – Wrocław: РТПР “pro Natura”, 2020. – 480 p.
31. Никифоров, М. Е. Формирование и структура орнитофауны Беларуси / М. Е. Никифоров. – Минск: Белорус. наука, 2008. – 297 с.
32. Дучиц, В. Н. К изучению орнитофауны верховых и низинных болот Белорусской ССР / В. Н. Дучиц // *Экология и миграции птиц Прибалтики: тр. IV Прибалт. орнитол. конф., Рига, июль–авг. 1969 г. / редкол.: З. Д. Спурис (отв. ред.) [и др.]. – Рига, 1961. – С. 317–322.*
33. Šimová, P. Refugial role of urbanized areas and colonization potential for declining Crested Lark (*Galerida cristata*) populations in the Czech Republic, Central Europe / P. Šimová, K. Štátný, M. Šálek // *J. fur Ornithol.* – 2015. – Vol. 156, N 4. – P. 915–921. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1203-8>

References

1. Shnitnikov V. N. Birds of Minsk Province. *Materialy k poznaniyu fauny i flory Rossiiskoi imperii. Otdel zoologičeskii* [Materials to the knowledge of the fauna and flora of the Russian Empire. Department of Zoology], 1913, iss. 12, pp. 1–475 (in Russian).
2. Kashkarov D. N., Stanchinskii V. V. *Course of zoology of vertebrates. 2nd ed.* Moscow, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1940. 1025 p. (in Russian).
3. Shul'pin L. M. Ecological sketch of the avifauna of the Malo-Alma-Ata State Reserve (based on observations in August–September 1932 and May 1933). *Trudy Alma-Atinskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of the Alma-Ata State Reserve], 1939, vol. 1, pp. 1–150 (in Russian).
4. Poznanin L. P. Main ecological types of birds. *Doklady Akademii nauk SSSR. Novaya seriya* [Proceedings of the Academy of Science of USSR. New series], 1950, vol. 75, no. 1, pp. 137–140 (in Russian).
5. Sazonov S. V. *Avifauna of the taiga of Eastern Fennoscandia: historical and zonal-landscape factors of formation.* Moscow, Nauka Publ., 2004. 391 p. (in Russian).
6. Demyanchik V. V., Nikiforov M. E. Synanthropic ecological complex and structure of the population of vertebrate animals of residential territories of Belarusian Polesie. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, vol. 62, no. 3, pp. 7–17 (in Russian).
7. Sakhvon V. V., Nikiforov M. E. Features of the avifauna formation in Minsk in the time aspect. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 4, pp. 412–425 (in Russian).
8. Poznanin L. P. *Ecological aspects of bird evolution.* Moscow, Nauka Publ., 1978. 151 p. (in Russian).
9. Partecke J., Van't Hof T., Gwinner E. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, 2004, vol. 271, no. 1552, pp. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
10. Partecke J., Gwinner E., Bensch S. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology*, 2006, vol. 147, no. 4, pp. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
11. Sakhvon V., Kövér L. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus. *Landscape and Urban Planning*, 2020, vol. 201, art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
12. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Assessment of trophic life forms in birds using cluster and factor analysis methods. *Trudy Menzbeerskogo ornitologičeskogo obshchestva* [Proceedings of the Menzbeer ornithological society], 2011, no. 1, pp. 241–255 (in Russian).
13. Korepov M. V. *Nesting fauna and bird population of the central part of the Volga Upland.* Abstract of Ph. D. thesis. Ulyanovsk, 2012. 24 p. (in Russian).
14. Nikiforov M. E., Samusenko I. E. Regional lists of bird species and immigration ornithofaunogenesis. *Aktual'nye problemy zoologičeskoi nauki v Belarusi: sbornik statei XI Zoologičeskoi mezhdunarodnoi nauchno-praktičeskoi konferentsii, posvyashchennoi*

desyatiletyu so dnya osnovaniya Gosudarstvennogo nauchno-proizvodstvennogo ob'edineniya "Nauchno-prakticheskii tsentr Natsional'noi akademii nauk Belarusi po Bioresursam" (Minsk, 1–3 noyabrya 2017 goda). Chast' I [Current problems of zoological science in Belarus: a collection of articles of the XI Zoological international scientific and practical conference dedicated to the tenth anniversary of the founding of the State Research and Production Association "Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources" (Minsk, November 1–3, 2017). Pt. 1]. Minsk, 2017, pp. 275–293 (in Russian).

15. Nikiforov M. E., Yaminskii B. V., Shklyarov L. P. *Birds of Belarus: guide to nests and eggs*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1989. 479 p. (in Russian).

16. Sakhvon V. V. Composition and diversity of passerine bird assemblages in the floodplain deciduous forests during the breeding season (Belarus). *Branta: sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi stantsii* [Branta: collection of scientific works of the Azov-Black Sea ornithological station]. Melitopol, Simferopol, 2009, iss. 12, pp. 29–39.

17. Wesolowski T., Czeszczewik D., Hebda G., Maziarz M., Mitrus C., Rowiński P. 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica*, 2015, vol. 50, no. 1, pp. 95–120. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2015.50.1.010>

18. Fedyushin A. V., Dolbik M. S. *Birds of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1967. 520 p. (in Russian).

19. Dement'ev G. P., Gladkov N. A. (eds). *Birds of the Soviet Union. Vol. 6*. Moscow, Sovetskaya nauka Publ., 1954. 792 p. (in Russian).

20. Mal'chevskii A. S., Pukinskii Yu. B. *Birds of the Leningrad region and adjacent territories. History, biology, conservation. Vol. 2. Songbirds*. Leningrad, Leningrad University Publishing House, 1983. 504 p. (in Russian).

21. But'ev V. T., Zubkov N. I., Ivanchev V. P., Koblik E. A., Kovshar' A. F., Kotyukov Yu. V. [et al.]. *Birds of Russia and adjacent regions: Owls, Nighthjars, Swifts, Coraciiformes, Hoopoopiformes, Woodpeckers*. Moscow, Partnership of Scientific Publications KMK, 2005. 487 p. (in Russian).

22. Sakhvon V. V. Development and distribution of synurbic population of Hooded Crow (*Corvus cornix*) in Minsk (Belarus). *Vesnik Vitebskaga dzырzhhaunaga universiteta* [Newsletter of the Vitebsk State University], 2018, no. 1, pp. 26–30 (in Russian).

23. Numerov A. D., Vengerov P. D., Kiselev O. G., Boriskin D. A., Vetrov E. V., Kireev A. V., Smirnov S. V., Sokolov A. Yu., Uspenskii K. V., Shilov K. A., Yakovlev Yu. V. *Atlas of breeding birds of the city of Voronezh*. Voronezh, Nauchnaya kniga Publ., 2013. 360 p. (in Russian).

24. Wesolowski T., Tomiałojć L., Mitrus C., Rowiński P., Czeszczewik D. The breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of the 20th century. *Acta Ornithologica*, 2002, vol. 37, no. 1, pp. 27–45. <https://doi.org/10.3161/068.037.0105>

25. Yrjölä R. A., Santaharju J. The impact of road construction on a community of farmland birds. *Annales Zoologici Fennici*, 2015, vol. 52, no. 1–2, pp. 33–44. <https://doi.org/10.5735/086.052.0203>

26. Hanzelka J., Telenský T., Reif J. Patterns in long-term changes of farmland bird populations in areas differing by agricultural management within an Eastern European country. *Bird Study*, 2015, vol. 62, no. 3, pp. 315–330. <https://doi.org/10.1080/00063657.2015.1048423>

27. Sakhvon V. V., Dombrovskii V. Ch. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the republican natural monument "Dubrava" (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2018, no. 3, pp. 48–54 (in Russian).

28. Sakhvon V. V., Fedorinchik K. A. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2020, no. 2, pp. 66–74 (in Russian).

29. Tomiałojć L. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators. *Ornis Polonica*, 2011, vol. 52, no. 1, pp. 1–25.

30. Tomiałojć L., Orłowski G., Czapulak A., Jakubiec Z. *Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat*. Wrocław, PTPP "pro Natura", 2020. 480 p.

31. Nikiforov M. E. *Formation and structure of the avifauna of Belarus*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2008. 297 p. (in Russian).

32. Duchitz V. N. To the study of the avifauna of high and lowland swamps of the Byelorussian SSR. *Ekologiya i migratsii ptits Pribaltiki: trudy IV Pribaltiiskoi ornitologicheskoi konferentsii, Riga, iyul'–avgust 1969 goda* [Ecology and migrations of Baltic birds: proceedings of the IV Baltic ornithological conference, Riga, July–August, 1969]. Riga, 1961, pp. 317–322 (in Russian).

33. Šimová P., Št'astný K., Šálek M. Refugial role of urbanized areas and colonization potential for declining Crested Lark (*Galerida cristata*) populations in the Czech Republic, Central Europe. *Journal fur Ornithology*, 2015, vol. 156, no. 4, pp. 915–921. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1203-8>

Информация об авторах

Никифоров Михаил Ефимович – академик, д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikif@tut.by

Сахвон Виталий Валерьевич – канд. биол. наук, доцент, заместитель декана. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: sakhvon@gmail.com

Information about the authors

Michail E. Nikiforov – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikif@tut.by

Vital V. Sakhvon – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy Dean. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: sakhvon@gmail.com