

## ОРНІТОКОМПЛЕКСИ ЯК СТРУКТУРНИЙ ЕЛЕМЕНТ БІОГЕОЦЕНОЗІВ: СТРУКТУРА, КРИТЕРІЇ, ПОКАЗНИКИ

Кошелєв В.О.<sup>1</sup>, Пахомов О.Є.<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Мелітопольський державний педагогічний університет  
імені Богдана Хмельницького  
вул. Гетьманська, 20, 72300, Мелітополь  
kochelev10041@gmail.com

<sup>2</sup>Дніпровський національний університет  
імені Олеся Гончара  
пр. Гагаріна, 72, 49000, м. Дніпро  
a.pachomov@i.ua

Під орнітокомплексом розуміють історично складені угруповання птахів різних видів, які тривалий час існують на певній території та пов'язані функціонально. Класифікація орнітокомплексів включає як еколого-біотопічний підхід (водні, заплавні, лукові, степові, сільськогосподарські, солончакові, лісові, селітебні, урбанізовані, острівні біотопи (на материкових і наливних островах), так і функціональний (гніздові, зимівельні, линні, міграційні орнітокомплекси та інші). За тривалістю виділяють тривалоіснуючі, короткочасні й ефемерні орнітокомплекси; за стабільністю – постійні, сезонні, тимчасові, випадкові, за видовим складом – моновидові, полівидові, змішані; за характером і типом гніздування птахів – деревні, чагарникові, очеретяні, наземні, наводні, норні, дуплогнізні, у технічних спорудах. Характеристика орнітокомплексів включає такі критерії: генезис (первинні або вторинні), таксономічний склад, екологічна структура, хорологічна структура (територія, яку займає орнітокомплекс, та її склад), хронологічність (тривалість існування, циклічність). В якості показників, які характеризують окремі орнітокомплекси, запропоновано використовувати таксономічне різноманіття, видове багатство, зоогеографічне різноманіття, розмір території, яку займає орнітокомплекс, населення птахів; ступінь домінування окремих видів, різноманіття екологічних зв'язків, кількість і різноманіття структурних елементів (колоній, поселень, скупчень, консорцій та інші). Для окремих показників орнітокомплексів використовуються різноманітні індекси. Принципи організації орнітокомплексів зводяться до типолого-хорологічного формування, зміни та заміщення, єдності безперервності і дискретності, контрастності, пов'язаності та просторово-часової повторюваності градієнтів населення та локальної оптимальності, що властиво і населенню тварин. За своїми параметрами орнітокомплекси повністю відповідають критеріям, які висуваються до біологічних систем: у них виражена соціальна структура популяцій кожного виду, укрупнення елементів за рахунок консорцій і колоній. За характером зв'язків орнітокомплекси належать до відкритих систем, у яких відбувається обмін речовиною, енергією та інформацією. Її здатність зі самозбереження визначається перш за все внутрішніми взаємодіями окремих елементів (особин і груп з окремих видів), що призводить до її стійкості, витривалості і лабільності щодо зовнішніх факторів. Розвиток орнітокомплексів йде як правило в бік ускладнення організації (перш за все видової) і утворення підсистем у їх структурі (через включення колоній, консорцій). При формуванні та існуванні орнітокомплексів на великій території можна спостерігати явище бифуркації, тобто розщеплення або роздвоєння окремих орнітокомплексів на два або декілька вслід за виникненням нових ділянок у відповідних біотопах на певній території часто шляхом різких якісних стрибків. Як реально існуюча система орнітокомплекс може бути представлений у вигляді знакового образу, тобто знаковою моделлю системи. Фактори внутрішньої організації орнітокомплексів (конкуренція та інші) як правило грають другорядну роль порівняно з прямим впливом зовнішнього середовища на неоднорідність спільноти загалом. Фауна і населення птахів великих ділянок поділяються на окремі орнітокомплекси в багатовимірному факторному просторі. Для кожної ділянки є набір біотопів, умов і ресурсів, при яких формуються різні типи орнітокомплексів і реалізуються комплекси, характерні іншим біотопам. *Ключові слова:* птахи, орнітокомплекс, біогеоценоз, структура, показники, критерії орнітокомплексів.

### **Ornithocomplexes as a structural element of biogeocenoses: structure, criteria, indicators. Kochelev V., Pakhomov O.**

The ornithocomplex is understood to be a historically complex grouping of birds of different species that have existed in a particular territory for a long time and are functionally related. Classification of ornithocomplexes includes both ecological – biotopic approach (aquatic, floodplain, meadow, steppe, agricultural, salt marshes, forest, residential, urban, island biotopes (in mainland and floodplain islands), and functional (nesting, wintering, molting, migratory ornithocomplexes, etc.). By duration long-existing, short-lived and ephemeral ornithocomplexes are distinguished; by stability – permanent, seasonal, temporary, occasional, by species composition – mono-species, poly-species, mixed; by nature and type of breeding tachs – timber, shrubs, reeds, terrestrial, inland, norm, hollow, in technical structures. The characteristics of ornithocomplexes include the following criteria: genesis (primary or secondary), taxonomic composition, ecological structure, holographic structure (territory occupied by ornithocomplex, and its composition), chronology (duration of existence, cyclicity). As indicators that characterize individual ornithocomplexes it is proposed to use: taxonomic diversity, species richness, zoogeographical diversity, the size of the territory, occupied bird communities, populations of birds; the degree of dominance of individual species, the diversity of ecological relationships, the number and variety of structural elements (colonies, settlements, clusters, consortia, etc.). Different indices are used for individual indicators of ornithocomplexes. The principles of organization of ornithocomplexes are reduced to typological-horologic formation, change and replacement, unity of continuity and discreteness, contrast, connectedness and spatio-temporal repetition of population gradients, and local optimality, which is peculiar

to the population of animals as a whole. According to their parameters, ornithocomplexes fully meet the criteria for biological systems. They express the social structure of populations of each species, consolidation of elements through consortia and colonies. The nature of the links of ornithocomplexes refers to open systems in which the exchange of matter, energy and information takes place. Its capacity for self-preservation is determined primarily by the internal interactions of individual elements (individuals and groups of individual species), which leads to its stability, endurance and lability in relation to external factors. The development of ornithocomplexes tends to be toward complicating the organization (especially species) and the formation of subsystems in their structure (through the inclusion of colonies, consortia, etc.). During the formation and existence of ornithocomplexes in a large area, the phenomenon of bifurcation can be observed, i.e. splitting or splitting of individual ornithocomplexes into two or more after the emergence of new sites in the respective biotopes in the area, often by sharp qualitative jumps. As a real system, the ornithocomplex can be represented as a symbolic image, that is, a symbolic model of the system. The factors of internal organization of ornithocomplexes (competition and others), as a rule, play a minor role in comparison with the direct influence of the external environment on the heterogeneity of the community as a whole. The fauna and bird populations of large areas are divided into separate ornithocomplexes in multidimensional factor space. For each site, a set of biotopes, conditions and resources is detected, under which different types of ornithocomplexes are formed and complexes that are characteristic of other biotopes are realized. *Key words*: birds, ornithocomplex, biogeocenosis, structure, indicators, criteria of ornithocomplexes.

**Постановка проблеми.** Незважаючи на велику кількість публікацій, де згадується термін «орнітокомплекс», серед орнітологів немає чіткого розуміння поняття «орнітокомплекс» як особливої біологічної системи та окремого структурного елементу біогеоценозів, не було розроблено схеми їх класифікації, принципів виділення і показників оцінки орнітокомплексів, розуміння їх місця і ролі в біогеоценозах і складі орнітофауни.

**Актуальність дослідження.** За останні сто років у зв'язку з господарською діяльністю людини різко збільшилася мозаїчність ландшафтів півдня України. Це призвело до утворення й існування нових типів орнітокомплексів як стабільно існуючих протягом довготривалого періоду (міські, сільські, сільсько-господарські), так і тимчасових, або ефемерних, які існують короткий проміжок часу з частою зміною місцезнаходження. Ефемерні орнітокомплекси формуються за рахунок видів птахів із сусідніх стабільних комплексів.

Фрагментація колишніх природних степових і створених на їх місці антропогенно-трансформованих ландшафтів призводить до збільшення їх мозаїчності і підвищення біорізноманіття; до дроблення популяцій птахів на дрібні угруповання, мозаїчності видових ареалів. Важливе значення для формування й існування орнітокомплексів має мозаїчність ландшафтів. Фактором, який визначає якісний і кількісний склад орнітокомплексів, є структура і стан фітоценозів і гідрологічні умови.

**Зв'язок авторського доробку з важливими науковими та практичними завданнями.** Дослідження виконувалося в межах державних бюджетних науково-дослідних робіт: «Біологічні особливості видів-вселенців фауни Північного Приазов'я, їх дія на екосистеми і прогнозування наслідків щодо господарської діяльності (2006–2010)», «Зоокомплекси штучних лісових насаджень Північного Приазов'я в умовах трансформації ландшафтів і клімату (2011–2013)», «Оцінка стану природних і штучних екосистем північно-західного Приазов'я (2013–2015)», «Інвентаризація міської фауни, растрове картування та створення атласу урбанізованих видів

тварин малого міста (північно-західне Приазов'я (2016–2018))».

**Аналіз останніх досліджень і публікацій.** Основою для цієї роботи є праці С.А. Левича [1], Р. Уиттекера [2], Г.І. Шенброта [3], П. Джиллера [4], А.Ф. Алімова [5], В.Л. Булахова зі співавторами [6, 7, 8, 9, 10], І.Г. Емельянова зі співавторами [11], Ю.С. Равкіна, С.Г. Ливанова [12], В.П. Белика [13], І.В. Скільського [14], В.А. Бусела [15], С.А. Дорофеева [16], Г.А. Захарової [17], В.Я. Кузьменко, В.В. Кузьменко [18], Й.І. Черничко зі співавторами [19].

Про посилення інтересу до вивчення структури і шляхів формування орнітокомплексів свідчить також підготовка і захист кандидатських дисертацій, присвячених орнітокомплексам азональних солончаків [20], орнітокомплексам островів Сивашу [21], антропогенної трансформації орнітокомплексів Сколівських Бескидів [22], орнітокомплексам лісових екосистем Українських Карпат [23], орнітокомплексам урболандшафтів Донбасу [24], орнітокомплексам заплав малих річок Північного Приазов'я [25], орнітокомплексам технологічних водних об'єктів [26].

**Виділення не вирішених раніше частин загальної проблеми, котрим присвячується означена стаття.** Багато уваги приділяється впливу різних факторів на формування та стан орнітокомплексів в різних місцях мешкання та їх структуру. При аналізі орнітокомплексів було виділено їх типи, структуру і проаналізовано структурні елементи – зоогеографічну структуру на основі зоогеографічного поділу Палеарктики, топічну, трофічну і екологічну структуру, таксономічну структуру, функціональні зв'язки (фабричні, форичні). Окремо розглядаються консортивні зв'язки різних видів птахів у лісових орнітокомплексах серед водоплавних і коловодних птахів, оцінка зв'язків із сусідніми орнітокомплексами в складі біогеоценозів і регіональної орнітофауни. Автори пропонують використовувати стан окремих орнітокомплексів з метою моніторингу стану навколишнього середовища в якості зручного об'єкту.

**Новизна.** Вперше з еколого-географічних позицій подано поняття орнітокомплексів, принципів їх виділення й показників оцінки. Орнітокомплекси розглянуто як біологічні системи відкритого типу в складі екосистем і як важливий компонент місцевих орнітофаун.

**Методологічне або загальнонаукове значення.**

На основі розглянутих показників можна проводити об'єктивну оцінку і порівняння орнітокомплексів, їх стану, а також біоіндикацію навколишнього середовища. Комплексне використання зазначених методів досліджень дало можливість провести всебічний аналіз орнітокомплексів різного типу як структурно-функціонального елементу біогеоценозів і орнітофауни в природних та антропогенно трансформованих ландшафтах на півдні України.

**Мета роботи.** Проаналізувати формування, зміст і використання поняття орнітокомплексу. Провести комплексне дослідження структури орнітокомплексів як важливого елементу біогеоценозів і регіональних орнітофаун, критеріїв їх класифікації та показників оцінки.

**Матеріали й методи досліджень.** Об'єктом досліджень були гніздові групування птахів, тобто орнітокомплекси, які вивчалися у 2001-2019 роках на півдні України на контрольних ділянках у дельтах Дунаю, Дністра, заплавах малих річок, морських островів Молочного лиману і Обіточенської затоки. Проводились обліки птахів загальноприйнятими методами на маршрутах і ділянках [19; 27; 28].

**Виклад основного матеріалу.** В орнітологічній літературі поняття «орнітологічні комплекси», або «орнітокомплекс», почало використовуватися порівняно недавно. У першій половині ХХ століття питання про виділення орнітокомплексів як самостійної біологічної системи ще не піднімалося, спільноти птахів розглядали як синонім «орнітофауна» при вивченні птахів на невеликих територіях або в окремих біотопах або як синонім «населення птахів» чи «орнітофауністичні комплекси».

Коли від фауністичних напрямів почали переходити до екологічних, то поступово почали використовувати термін «орнітокомплекс». Цей термін вперше був використаний в одноіменній монографії А.О. Ташлієва «Орнитологические комплексы юго-восточной Туркмении» [29]. В ній автор розглянув зоогеографічні особливості орнітофауністичних комплексів, їх формування, видовий склад і біотопічне розміщення, екологічні особливості. Потім при розгляді зоокомплексів почали обов'язково враховувати їх таксономічну, топічну, зоогеографічну і трофічну структури та вплив екологічних факторів. У спільнотах птахів почали виділяти різні типи і вивчати структуру окремих типів орнітокомплексів. Було зроблено спроби класифікації лісових зооценозів. З екологічних позицій оцінку і класифікацію орнітологічних комплексів при вивченні населення птахів у лісах різного типу наводить А.І. Гузій [23],

використовуючи терміни «орнітоценоз» і «орнітологічні комплекси». Співвідношення екологічних ніш різних видів птахів і їх внесок у формування орнітокомплексів розглядається в роботі Г.І. Шенброта [3].

З другої половини ХХ століття термін досить широко почали використовувати і для аналізу островних орнітокомплексів. У роботах О.В. Мацюри [21], присвячених островним орнітокомплексам, подано аналіз їх просторової і видової структури, динаміки чисельності гніздових угруповань колоніальних і коловодних видів птахів. Автор виявив залежність кількісного і якісного складу орнітокомплексів від біотопічної характеристики островів, структури домінування окремих видів і консортивних зв'язків. Проведений математичний аналіз динаміки островних орнітокомплексів дав можливість створити математичні моделі просторового розподілу птахів на основі відносної вирівненості, видової різноманітності і ступеня факторів, які на них впливають.

Мозаїчний розподіл птахів на островах визначається абіотичними характеристиками островів, станом гніздових біотопів, ступенем антропогенного преса і характером міжвидових відносин, що залежить від стійкості островних орнітокомплексів. Серед них вирішальне значення мають трофічні, фабричні і медіопатічні зв'язки, що показано на прикладі картинкових птахів.

Своє визначення поняттям «орнітокомплекс», «орнітоугруповання» і «орнітонаселення» з метою характеристики місця та ролі птахів у межах певної однорідної ділянки земної поверхні дає А.В. Башта [22], надаючи саме орнітокомплексам екологічну спрямованість, позначаючи їх як сукупність видів птахів із властивим для них складом і співвідношенням домінуючих та індикаторних видів, структурою екологічних груп, функціональною роллю в екосистемі та закономірностями сезонної динаміки, в екологічно та генетично споріднених біотопах; а «орнітоугруповання» – як взаємопов'язану сукупність видів птахів певного конкретного біотопу з певною внутрішньою структурою, співвідношенням екологічних груп у сезонному аспекті. Він виділяє також корінні і вторинні орнітокомплекси залежно від їх походження на визначеній території, використовує для їх оцінки і характеристики екологічні індекси (індекси видового різноманіття, домінування, вирівненості).

У багатьох публікаціях розглядається процес формування орнітокомплексів в окремих біотопах [13]. При цьому підкреслюється, що орнітокомплекс є складовою частиною орнітофауни. Так, для Сульської затоки Кременчузького водосховища було виділено сім орнітофауністичних ділянок із різними варіантами гніздових орнітокомплексів, які включали 22-51 види птахів із 98 видів, виявлених для цього регіону, визначено частку птахів різних екологічних груп: водоплавні, коловодні, лугові, деревно-чагарникові [30].

Е.А. Ірісов [31] на основі біотопічного розміщення виділяє орнітокомплекси для зони будівництва Кулундинського каналу: лучно-степові, деревні, водні та на посівах в агроландшафтах. Для цих орнітокомплексів було встановлено видовий склад, визначені домінантні види птахів для кожного типу біотопів. Орнітокомплекси солончакових місць мешкання Дніпропетровської області розглянути О.А. Губкіним [20]. Ним було узагальнено дані по сезонних скупченнях і орнітокомплексах Сивашу, Молочному лиману [28; 31].

Серед орнітокомплексів степової зони одними з оригінальних є солончакові, очеретові, склерофільні і петрофільні орнітокомплекси [32; 33; 34; 35], пов'язані з урвищами морських берегів, річок і кар'єрів, до складу яких входять первинні і вторинні види-норники. В останні десятиліття орнітологи приділяють багато уваги вивченню птахів урбанізованих ландшафтів, видаються Атласи міських птахів, у яких подається коротка характеристика орнітокомплексів для окремих міських середовищ існування [17; 24]. Розглядаються шляхи і закономірності формування міської орнітофауни та окремих орнітокомплексів, структурно-функціональні характеристики угруповань та адаптації птахів до антропогенного ландшафту, орнітокомплекси трансформованих екосистем [14]. Птахи культурних і урбанізованих ландшафтів розглядаються суто як їх фауна і населення.

Структурні елементи та компоненти орнітокомплексів розглядаються в небагатьох роботах, де аналізується роль колоній, скупчень і окремих консорцій [32; 34]. Для лісових екосистем підкреслюється важлива роль ярусної структури лісу для підтримки різноманіття птахів [23]. Розглянуто механізми комунікації та етологічна структура популяцій у птахів, демографія птахів, де побічно розглядаються питання пташиних спільнот.

Для формування і сталого існування багатовидових спільнот важлива не трофічна роль птахів, а й побічні ефекти трофічних зв'язків. При розгляді фауни і населення птахів у періоди сезонних кочівель і міграцій все частіше орнітологи використовують поняття «сезонні орнітокомплекси». Поняття «орнітокомплекс» стало також застосовуватися при характеристиці спільнот зимуючих птахів. Було введено поняття «ефемерні» орнітокомплекси, які утворюються здебільшого на один гніздовий сезон, наприклад поблизу артезіанських свердловин, на тимчасових наливних островах.

Багато уваги приділяється вивченню впливу антропогенних чинників на спільноти птахів, визначенню масштабів загибелі птахів у різних антропогенних місцепроживаннях, їх вплив на стан орнітокомплексів і популяцій окремих видів [15; 36; 37; 38]. В останні роки з'явилися роботи, в яких розглядають таксономічне різноманіття орнітокомплексів і орнітоценозів із використанням різних методів для

їх моніторингу, оцінки і прогнозування стану [11; 39; 40]. З практичної точки зору багато уваги приділялося вивченню шляхів охорони угруповань птахів і методів управління ними в тому числі за допомогою біотехнічних заходів.

Особлива увага приділяється збереженню в орнітокомплексах рідкісних раритетних видів птахів, небезпекам впровадження «проблемних» видів, інвазійних видів. Перспективним і ефективним способом було і залишається створення природно-заповідних територій різного типу, значних за площею. У низці робіт запропоновано використання орнітокомплексів з метою біоіндикації наземних і водних екосистем.

Принципи організації орнітокомплексів, під якими автори статті розуміють історично складені угруповання птахів різних видів, що тривалий час існують на певній території та пов'язані функціонально, зводяться до типолого-хорологічного формування, зміни та заміщення, єдності безперервності і дискретності, контрастності, пов'язаності і просторово-часової повторюваності градієнтів населення і локальної оптимальності, що властиво і населенню тварин.

За допомогою кластерного і факторного аналізу, методу головних компонентів і лінійної якісної апроксимації можна виявити і оцінити силу і спільність зв'язків неоднорідності спільнот птахів і цих факторів середовища, тобто отримати з більшою детальністю уявлення про факторну організацію орнітокомплексів, причому не тільки на рівні окремих факторів та їх поєднань. Територіальна мінливість населення птахів і структури орнітокомплексу визначаються неоднорідністю (в минулому або сьогодні) умов середовища, ресурсів і взаємовідносин птахів між собою і може пояснюватися відмінностями окремих факторів або їх сполучень. Орнітокомплекс загалом і окремі таксоцени можуть бути описані як статистичні ансамблі з зовнішнім обмеженням і системою жорстких зв'язків або мати змішану характеристику організації. З позицій вчення про екологічну нішу синонімом орнітокомплексу можна вважати гільдії та ансамблі [41; 42; 43; 44; 45; 46; 47].

Найбільш часто гніздові орнітокомплекси виділяють за певними біотопами (лісові, степові, урбанізовані, водні). Розроблена класифікація орнітокомплексів включає еколого-біотопічні орнітокомплекси (водні, заплавні, рослинні, наземні (лукові, селітебні, сільськогосподарські, степові, солончакові, урбанізовані, лісові) та острівні (материкові й намулені на островах). За функціями: гніздові, зимівельні, линні, міграційні. За тривалістю: довготривало існуючі, короточасні й ефемерні. За стабільністю: постійні, тимчасові, випадкові. За видовим складом: моновидові, полівидові, змішані. За характером і типом гніздування: деревогніздувачі, чагарникові, очеретяні, наземні, наводні, норні, дуплогніздувачі,

технічні споруди. Кожен тип включає в себе підтипи, які можуть перетинатися, тобто згадані в них фактори можуть впливати на різні види птахів як однаково, так і по-різному, що призводить до формування різних типів орнітокомплексів (рис. 1, 2). Автори пропонують виділяти первинні (корінні) та вторинні орнітокомплекси [22]. Нижче наведено розроблену авторами схему класифікації орнітокомплексів, яка включає окремі структурні компоненти (рис. 1).

В якості критеріїв виділення і характеристики орнітокомплексів запропоновано використовувати такі: генезис (первинні або вторинні); таксономічний склад; екологічна структура; хорологічна структура (територія, яку займає орнітокомплекс, та її склад); хронологічність (тривалість існування, циклічність). В якості показників, які характеризують окремі орнітокомплекси, пропонується використовувати таксономічне різноманіття; видове багатство; зоогеографічне різноманіття; розмір тери-

торії, яку займає орнітокомплекс; населення птахів; ступінь домінування; різноманіття екологічних зв'язків; кількість і різноманіття структурних елементів: колоній, поселень, скупчень, консорцій. Для окремих показників орнітокомплексів апробовані різноманітні індекси [11; 39; 45].

За своїми параметрами орнітокомплекси повністю відповідають критеріям, які висунуто до біологічних систем. Для підтримки необхідної різноманітності будь-яка система, в тому числі й біологічна, повинна складатися з окремих елементів, кожен із яких – індивідуальний. Різноманітність орнітокомплексів можна вимірювати як сукупність окремих видів птахів, представлених окремими особинами. Це визначає гетерогенність будь-якого орнітокомплексу. В них виражена соціальна структура популяцій кожного виду і укрупнення елементів за рахунок консорцій. Оскільки систему не можна зрозуміти на основі окремих її елементів, то найважливіше значення має саме взаємодія

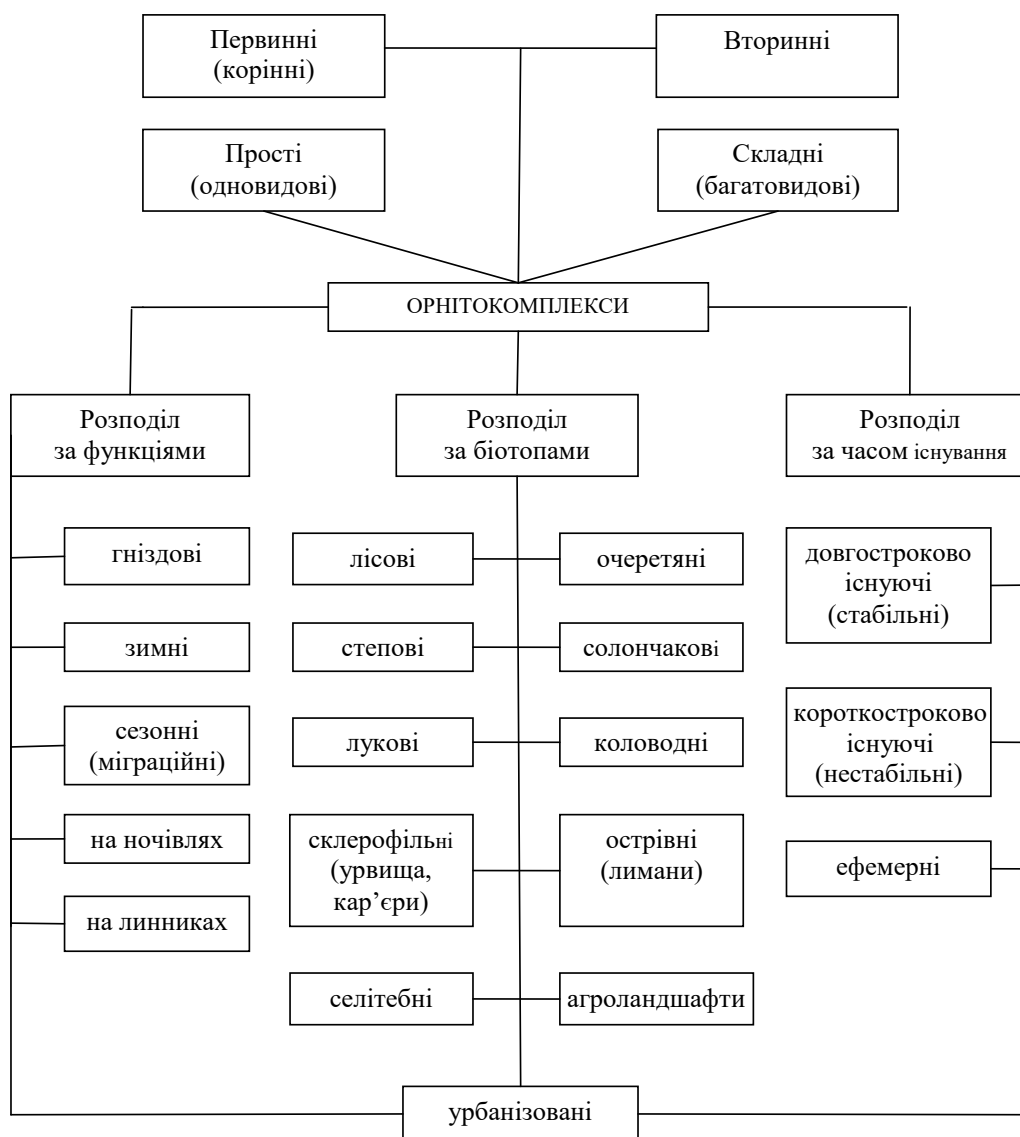


Рис. 1. Схема класифікації орнітокомплексів

між ними. Емерджентність системи буде визначатися не сумою властивостей окремих елементів, а їх взаємодією як єдиного цілого.

За характером зв'язків орнітокомплекси належать до відкритих систем, в яких відбувається обмін речовиною, енергією та інформацією. Отже, орнітокомплекс можна вважати відкритою динамічною біологічною системою. Її здатність зі самозбереження визначається перш за все внутрішніми взаємодіями окремих елементів (особин окремих видів), що призводить до її стійкості, витривалості і лабільності по відношенню до зовнішніх чинників. Головна мета системи – її самозбереження. В орнітокомплексі вона забезпечується шляхом самовідтворення компонентів, що і робить її ефективною.

Використовуючи викладені вище принципи, автори пропонують таку класифікацію орнітокомплексів:

1. Еколого-біотопічні орнітокомплекси. Вони включають у себе водні (заплавні (дельти рік), рослинних систем, озер і ставків, русла рік), суходільні, наземні (лукові, селітебні, сільськогосподарські, степові, солончакові, урбанізовані, лісові) та острівні: материкові й намулені острови.

2. За функціями: гніздові, зимівельні, линні, міграційні.

3. За довготривалістю: довготривало існуючі, короткочасні й ефемерні.

4. За стабільністю: постійні, тимчасові, випадкові.

5. За видовим складом: моновидові, полівидові, змішані.

6. За характером і типом гніздування: деревогніздувачі, чагарникові, очеретяні, наземні, наводні, норні, дуплогніздувачі, технічні споруди.

В якості критеріїв виділення і характеристики орнітокомплексів автори пропонують використовувати:

1. Генезис (первинні або вторинні).

2. Таксономічний склад.

3. Екологічну структуру.

4. Хорологічну структуру (територія, яку займає орнітокомплекс, та її склад).

5. Хронологічність (тривалість існування, циклічність).

В якості показників, які характеризують окремі орнітокомплекси, пропонується використовувати таксономічне різноманіття; видове багатство; зоогеографічне різноманіття; розмір території, яку займає

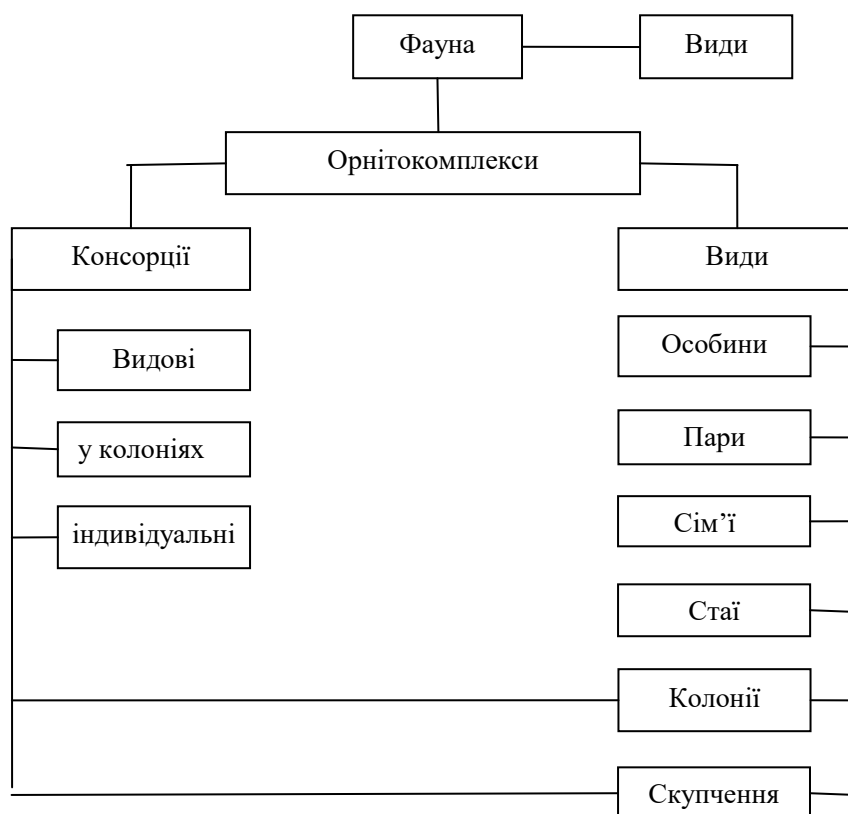


Рис. 2. Структурні компоненти орнітокомплексів

орнітокомплекс; населення птахів; ступінь домінування; різноманіття екологічних зв'язків; кількість і різноманіття структурних елементів: колоній, поселень, скупчень, консорцій. Для окремих показників орнітокомплексів вже апробовані та використані різноманітні індекси.

Існування кожної біологічної системи пов'язано зі зміною її структури і направлено на досягнення стабілізації відповідно до умов середовища (рис. 3). Виникаючі в системі пристосування до мінливих чинників збільшують її ефективність і призводять до подальшого розвитку. Розвиток орнітокомплексів як правило відбувається в бік ускладнення організації (перш за все видової) і утворення підсистем у їх структурі (через включення колоній, консорцій, зграй).

Цю схему в спрощеному вигляді можна пояснити на прикладі формування неоднорідності орнітокомплексів перелітних птахів. Після зимівлі навколводні види насамперед розподіляються по водоймах і водотоках, синантропи після перелітних кидків тримаються міст і селищ, а інші види – незабудованої суші (підтипова організація першого типу). Вони не зустрічаються в цих місцях проживання повсюди, а розподіляються відповідно до загальної тепло-і вологозабезпеченості, займаючи північні або більш південні території та акваторії в макроплані і відповідно до зональної (поясної) або підзональної специфіки гідротермічного режиму, а також згідно з інтра- та екстразональними особливостями ландшафтів (підтипова організація другого типу).

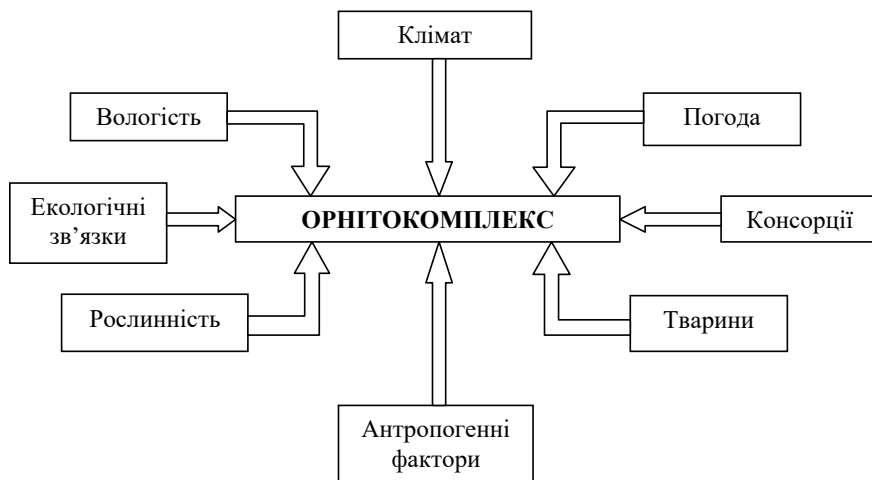


Рис. 3. Схема впливу екологічних факторів на орнітокомплекси

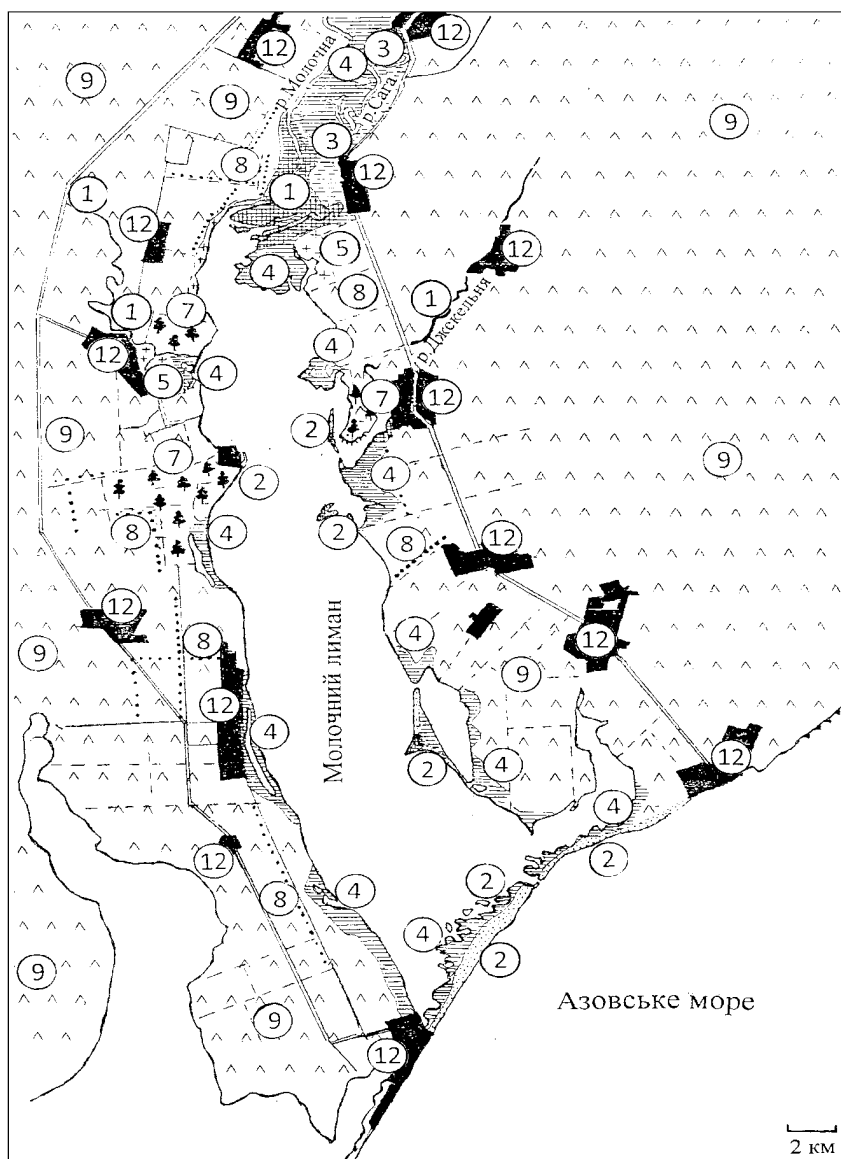


Рис. 4. Розміщення орнітокомплексів різних типів на Молочному лимані:

1 – зарості очерету; 2 – острови і коси; 3 – луки; 4 – солончаки; 5 – степові ділянки; 6 – заплавні ліси; 7 – штучні ліси; 8 – лісосмуги; 9 – агроландшафти; 10 – риборозплідні ставки; 11 – урвища і кар'єри; 12 – селітебні ландшафти

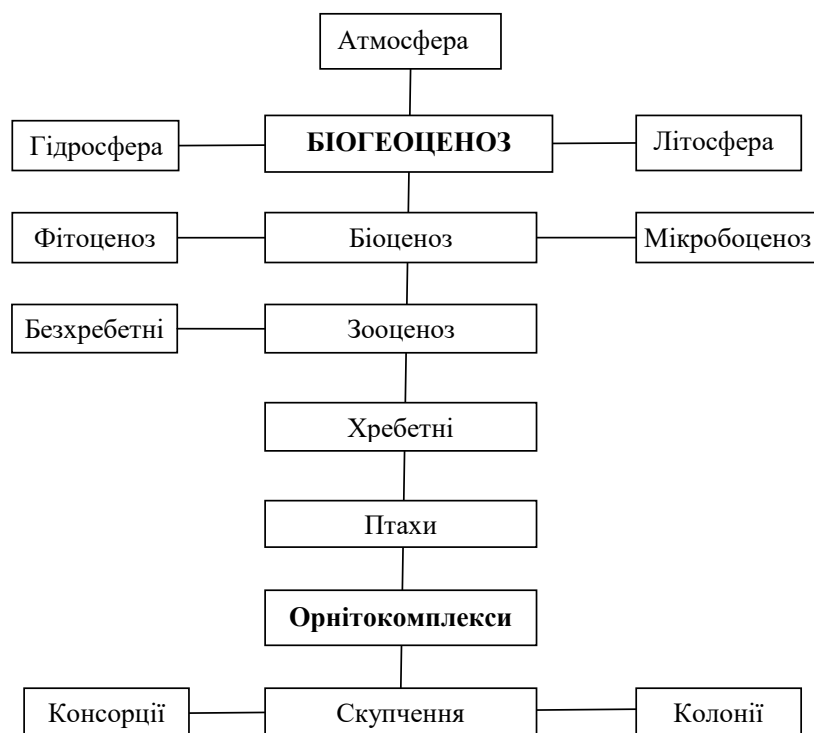


Рис. 5. Місце орнітокомплексів у біогеоценозі

Подальший розподіл на рівні третього типу організації визначається рамками толерантності видів до умов середовища і розміщенням доступних ресурсів. Розподіл на рівні четвертого типу організації пов'язаний із взаємним впливом сусідніх орнітокомплексів, поступовістю або дискретністю розміщення ресурсів, їх мінливістю. Лише після цього розподіл видів і відповідно неоднорідність орнітокомплексів залежить від внутрішньо-і міжвидових відносин птахів.

Можна вважати, що більшу частину неоднорідності середовища і орнітокомплексів визначає гідротермічний режим через сумарну тепло-і вологозабезпеченість і їх співвідношення. Однак вимір співвідношення тепла і вологи проводиться здебільшого на рівні зон, підзон і провінцій, а не в тому масштабі, в якому ведеться аналіз орнітокомплексів, тобто не на рівні місцеперебування (біотопу). Тому доводиться вдаватися до ландшафтно-пейзажних характеристик середовища, які залежать безпосередньо або опосередковано від гідротермічних умов, тобто складу рослинності та інших її характеристик таких як залісненість, покриття чагарниками, специфіка трав'яного покриву, а також трофність ґрунтів і водойм, особливостей сільськогосподарського використання земель. Ці відомості у вигляді експертних оцінок можна отримати з природно-географічних карт і аерокосмічних знімків.

Розміщення орнітокомплексів різного типу в межах біогеоценозу Молочного лиману добре вивчено [28; 32] і з урахуванням суміжних територій

показано на рис. 4. За допомогою даних кільцювання і оометрії модельних видів птахів (*Phalacrocorax carbo*, *Ardea cinerea*, *Larus cachinnans*, *Sterna hirundo*) для окремих типів орнітокомплексів встановлено тісні зв'язки шляхом обміну особинами і групами птахів.

Простежується послідовність формування і становлення емерджентних властивостей системи в ряду стійкість, керованість, самоорганізація. При формуванні та існуванні орнітокомплексів на великій території можна спостерігати явище біфуркації, тобто розщеплення або роздвоєння окремих орнітокомплексів на два або кілька видів слідом за виникненням нових ділянок у відповідних біотопах певної території часто шляхом різких якісних стрибків. Це автори простежили на територіях, які зазнали пірогенних сукцесій [42] і у заплавах річках слідом за зміною їх зволоження і обводнення [25]. У лісових біотопах в міру старіння деревної рослинності такі зміни, аж до зміни орнітокомплексу, відбуваються повільно шляхом їх накопичення [13; 23]. Як реально існуюча система орнітокомплекс може бути представлений у вигляді знакового образу, тобто знаковою моделлю екосистеми (рис. 5).

За допомогою кластерного і факторного аналізу, методу головних компонентів і лінійної якісної апроксимації можна виявити і оцінити силу і спільність зв'язків неоднорідності спільнот птахів і цих факторів середовища, тобто отримати з більшою деталісттю уявлення про факторну організацію орнітокомплексів, причому не тільки на рівні окремих факторів і їх поєднань (рис. 6).



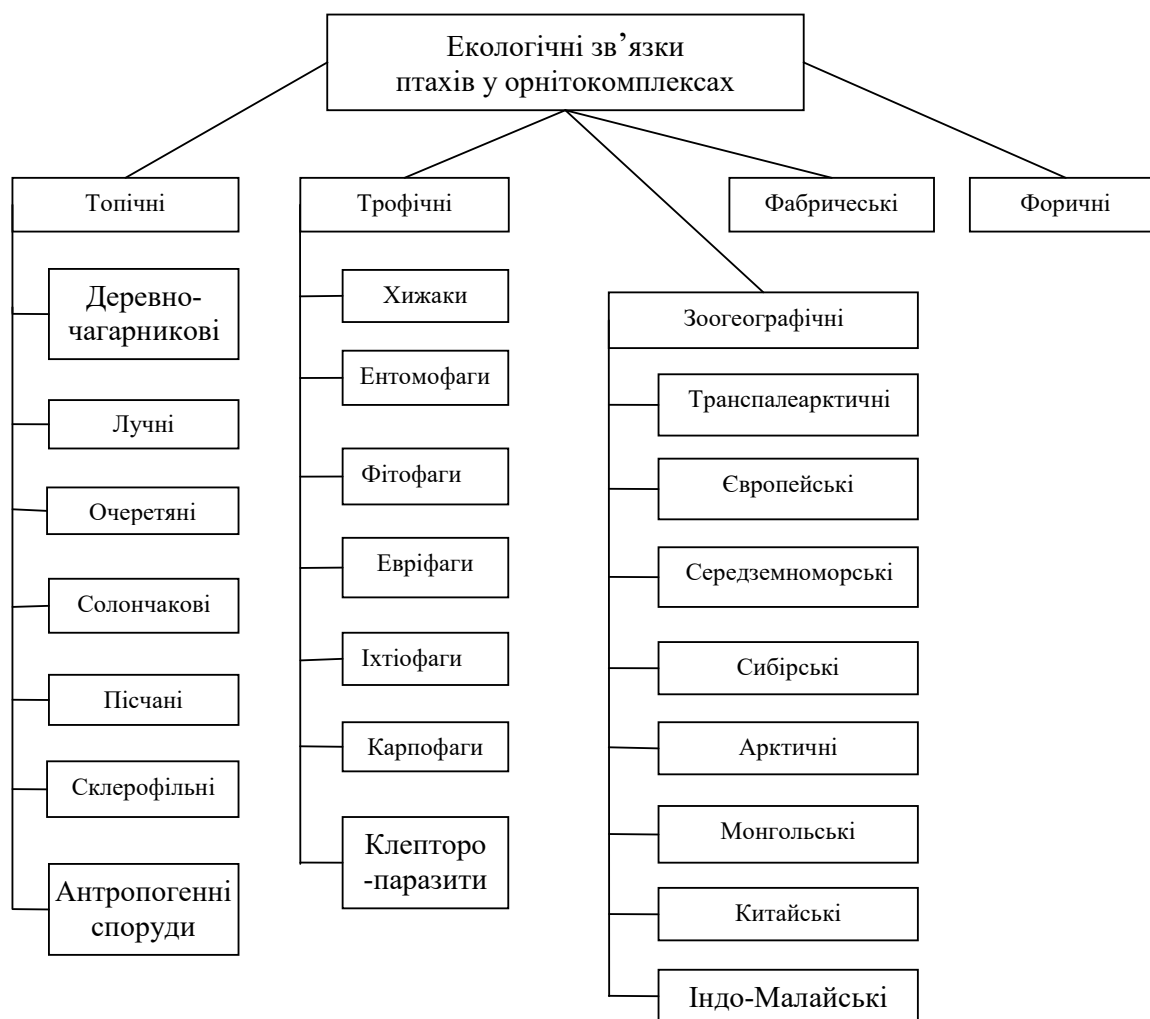


Рис. 6. Схема екологічних та зоогеографічних зв'язків у орнітокомплексах

Населення птахів великих регіонів розбивається на скупчення – орнітокомплекси як області (кластери) в багатовимірному факторному просторі, які виявляються кластерним аналізом (рис. 4). Для кожного кластера характерний набір умов і ресурсів, при яких можуть формуватися варіанти орнітокомплексів, а при відсутності або зміні яких реалізуються комплекси, що належать іншим кластерам.

**Головні висновки.** Таким чином, прогнозування стану, складу і структури орнітокомплексів передбачає необхідність дослідження залежності кожного виду від факторів середовища на обстежених ділянках із подальшою екстраполяцією її на необстеженій території. Сукупність прогнозованих значень для всіх окремих видів утворює прогнозний варіант всього орнітокомплексу. Територіальна мінливість населення птахів і структури орнітокомплексу визначаються неоднорідністю (в минулому або сьогодні) умов середовища, ресурсів і взаємовідносинам птахів між собою і може бути пояснена відмінностями окремих факторів або їх сполучень.

Орнітокомплекси можуть бути описані як статистичні ансамблі з зовнішнім обмеженням і системою

жорстких зв'язків або мати змішану характеристику організації. В межах місць проживання умови середовища і орнітокомплексу приймаються далі неподільними. Ступінь збігу (розбіжності) неоднорідності середовища і мінливості орнітокомплексів загалом або різних груп птахів окремо може бути виявлена і оцінена, в тому числі і з використанням методів статистики, зокрема кластерного і факторного аналізу, методу головних компонентів, шкалювання та лінійної якісної апроксимації як одного з аналогів регресійної моделі.

Використання якісних (бальних) оцінок середовища істотно скорочує витрати на збір інформації та дозволяє отримувати цілком задовільні прогнози чисельності птахів. Фактори внутрішньої організації орнітокомплексів (конкуренція і так далі) здебільшого відіграють другорядну роль порівняно з прямим впливом зовнішнього середовища на неоднорідність спільноти.

Кожен вид має свою екологічну нішу в багатовимірному факторному просторі, що обумовлює неоднорідність розподілу птахів і залежить від чинників середовища. Зміни численних видів або заміщення одних рідкісних видів іншими практично не змінюють ступінь схожості різних орнітокомплексів.

**Перспективи використання результатів дослідження.** На майбутнє необхідно сформувати схему оцінки орнітокомплексів за виявленими і ще не виявленими показниками, взаємодії між сусід-

німи орнітокомплексами та із навколишнім середовищем з метою їх використання в біомоніторингу та організації охорони як окремих видів, так і їх комплексу.

### Література

1. Левич С.А. Структура экологических сообществ. М. : Изд-во МГУ, 1980. 181 с.
2. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М. : Прогресс, 1980. 327 с.
3. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных. Итоги науки и техники. *ВИНИТИ. Серия: Зоол. позв.* М., 1986. Т. 14. 195 с.
4. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М. : Мир, 1988. 184 с.
5. Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем. *Журн. общ. биол.*, 1994. Вып. 55. № 3. С. 285–302.
6. Булахов В.Л., Емельянов И.Г., Пахомов А.Е. Биоразнообразие как функциональная основа экосистем. *Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Біологія. Екологія.*, 2003. Вип. 11. Т. 1. С. 3–8.
7. Булахов В.Л., Губкин А.А., Пономаренко А.Л., Пахомов О.Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Птахи: Негоробцеподібні (Aves: Non-Passeriformes). Д. : Вид-во ДНУ, 2008. 624 с.
8. Булахов В.Л., Губкин А.А., Пономаренко А.Л., Пахомов О.Є. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Птахи: Горобцеподібні (Aves: Passeriformes). Д. : Вид-во ДНУ, 2015. 522 с.
9. Булахов В.Л., Пономаренко О.Л. Роль фауністичних угруповань в утворенні консортивних і біогеоценотичних зв'язків у екосистемах. *Проблеми фундаментальної екології* : Мат. міжнарод. наук. конф. Кривий Ріг, 1996. С. 45.
10. Булахов В.Л., Пахомов О.Є. Функціональна зоологія. Д. : Вид-во ДНУ, 2011. 392 с.
11. Емельянов И.Г., Загороднюк И.В., Хоменко В.Н. Таксономическая структура и сложность биотических сообществ. *Екологія та Ноосферологія*. 1999. Т. 7. № 3–4. С. 6–16.
12. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
13. Белик В.П. Птицы искусственных лесов степного Предкавказья: Состав и формирование орнитофауны в засушливых условиях. Кривой Рог : Минерал, 2009. 216 с.
14. Скільський І.В. Структура й особливості формування орнітокомплексів масивів індивідуальної забудови середнього міста (на прикладі Чернівців). *Беркут*, 2010. Том 18, № 3–4. С. 150–165.
15. Бусел В.А. Изменение гнездового орнитокомплекса поймы нижнего Днепра под воздействием антропогенных факторов. *Бранта* : Сб. науч. трудов Азово-Черноморской орнитол. станции, 2016. Вып. 19. С. 53–72.
16. Дорофеев С.А. Закономерности пространственного распределения и формирования орнитокомплексов сосновых лесов Белорусского поозерья. *Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси*, Мат-ли XI зоологич. науч.-практ. конф. Минск, 2017. Т. 1. С. 119–128.
17. Захарова Г.А. Территориальная структура орнитокомплексов г. Витебска. *Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси*. Мат-лы XI зоологич. науч.-практ. конф. Минск, 2017. Т. 1. С. 157–164.
18. Кузьменко В.Я., Кузьменко В.В. Структура орнитокомплексов придорожных лесонасаждений Северной Беларуси. *Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси*. Мат-лы XI зоолог. науч.-практ. конф. Минск, 2017. Т. 1. С. 228–235.
19. Черничко И.И., Кошелев А.И., Попенко В.М., Роженов Н.В., Кинда В.В., Кошелев В.А. Орнитофауна дельты Днестра в начале XXI столетия. Состояние орнитофауны и гнездовых орнитокомплексов. *Изв. Музейного фонда им. А.А. Браунера*, 2019. Т. 16. № 1. С. 1–36.
20. Губкин А.А. Экологическая роль солончаковых местообитаний в формировании внутриконтинентальных лиманных орнитокомплексов : автореф. дис. канд биол. наук. Днепропетровск : ДНУ, 1994. С. 1–16.
21. Мацюра О.В. Структура та аналіз острівних орнітокомплексів півдня лівобережної України : автореф. дис. канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2000. 19 с.
22. Башта А.-Т.В. Антропогенна трансформація орнітокомплексів Сколівських Бескидів : автореф. дис. канд. біол. наук. Чернівці, 2000. 20 с.
23. Гузий А.И. Орнитологические комплексы лесных экосистем Украинских Карпат, их экология, практическое значение и охрана : автореф. дис. канд. с/х наук. Воронеж, 1992. 27 с.
24. Штирц Ю.А. Трофическая структура орнитокомплексов города Донецка. *Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах*. Мат-лы III Международ. науч. конф. Д. : Изд-во ДНУ, 2005. С. 451–454.
25. Матрухан Т.І. Формування орнітокомплексів у долинних місцях мешкання в Північному Приазов'ї, їх охорона та раціональне використання : автореф. дис. канд. біол. наук. Дніпропетровськ, 2015. 20 с.
26. Федун О.М. Орнітокомплекс територій технологічних об'єктів очищення стоків північного сходу України : автореф. дис. канд. біол. наук. Київ, 2017. 23 с.
27. Гудина А.Н. Методы учета гнездящихся птиц: картирование территорий. Запорожье : Дикое поле, 1999. 241 с.
28. Черничко И.И., Сиохин В.Д., Дядичева Е.А., Кирикова Т.А., Кошелев А.И. Молочный лиман. Численность и размещение гнездящихся околородных птиц Азово-Черноморского региона. Мелитополь : Бранта, 2000. 400 с.
29. Ташлиев А.О. Орнитологические комплексы Юго-Восточной Туркмении. Ашхабад : Ылым, 1973. 270 с.
30. Клестов Н.Л., Гавриш Г.Г., Андриенко Е.Л. Орнитокомплексы Сульского залива Кременчугского водохранилища и их охрана. *Вестник зоологии*, 1994. № 6. С. 65–72.

31. Ирисов Э.А. Орнитокомплексы в зоне строительства Кулундинского канала и возможная их трансформация в перспективе. Комплексное мелиоративное освоение земель в зоне Кулундинского канала : тезисы докладов конф. Барнаул, 1982. Ч. 2. С. 103–106.
32. Кошелев В.А. Структурные компоненты орнитокомплексов солончаковых подов юга Украины – гарант сохранения их стабильности и видового разнообразия. *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах*. Мат-лы IV Международ. науч. конф. Д., 2007. С. 430–432.
33. Кошелев В.А. Орнитокомплексы карьеров и обрывов юга Украины и их вклад в биоразнообразие региона. *Биоразнообразие и роль животных в экосистемах*. Мат-лы V Международ. науч. конф. Д., 2009. С. 300–302.
34. Кошелев В.А. Место и взаимосвязи гнездовых орнитокомплексов в структуре орнитофауны юга Украины. *Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах*, Мат-ли VII Міжнарод. наук. конф. Д. : Адверта, 2013. С. 229–231.
35. Кошелев В.А. Орнитокомплексы тростниковых зарослей: структура, динамика, проблемы охраны. *Біологія та валеологія*. 2017. Вип. 19. С. 17–27.
36. Кошелев А.И., Пересадыко Л.В., Кошелев В.А., Писанец А.М. Экологические факторы, способствующие формированию и обогащению орнитокомплексов искусственных лесонасаждений Северного Приазовья. *Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах*, Мат-ли VI Міжнарод. наук. конф. Д. : Вид-во ДНУ, 2011. С. 281–283.
37. Amrhein V. Wild bird feeding (probably) affects avian urban ecology. *Avian Urban Ecology*. 2013. P. 29–38.
38. Vogrin M., Miklič A. Structure of the breeding bird assemblages in the fields with wheat (Northeastern Slovenia). *Berkut*, 2004. Vol. 13 (2). P. 189–192.
39. Magurran A.E. *Measurement of Biological Diversity*. Blackwell Publishing, 2004. 248 p.
40. Blinkova O., Shupova T. Bird communities and vegetation composition in natural and semi-natural forests of megalopolis: correlations and comparisons of diversity indices (Kyiv city, Ukraine). *Ekológia*. Bratislava, 2018. Vol. 37 (3). P. 259–288.
41. Черничко И.И., Дядичева Е.А., Кошелев А.И., Черничко Р.Н., Слюхин В.Д., Кошелев В.А. Результаты орнитологического мониторинга. Гнездование. Бюллетень РОМ: Итоги регионального орнитологического мониторинга. Специальный выпуск. Ретроспектива результатов орнитологического мониторинга в водно-болотных угодьях: Молочный лиман. Мелитополь, 2015. С. 9–16.
42. Ayubova E.M., Koshelev V.A. The effect of pyrogenic succession on breeding birds of shelter belts in the North-Western part of the Azov sea region. *Vestnik Zoology*, 2019. 53 (2). P. 149–154.
43. Browder S.F., Johnson D.H., Ball I.J. Assemblages of breeding birds as indicators of grassland condition. *Ecological Indicators*, 2002. Vol. 2(3). P. 257–270.
44. MacArthur R.H. The theory of the niche. In: R.C. Lewontin (Ed.), *Population biology and evolution*, Syracuse Univ. Press, Syracuse, New-York, 1968. 205 p.
45. Patten B.C., Aule G.T. System theory of the ecological niche. *Am. Nat.*, 1981. Vol. 117. P. 893–922.
46. Seymour C., Simmons R., Joseph G., Slingsby J. On bird functional diversity: species richness and functional differentiation show contrasting responses to rainfall and vegetation structure in an Arid Landscape. *Ecosystems*, 2015. Vol. 18(6). P. 971–984.
47. Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. Niche, habitat and ecotope. *Amer. Natur.*, 1973. Vol. 107, P. 321–338.