

ПОРІВНЯЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ ВЕЛИКОЇ СИНІЦІ (*PARUS MAJOR*) ТА БІЛОШИЙОЇ МУХОЛОВКИ (*FICEDULA ALBICOLLIS*) ЯК ТИПОВИХ ПРЕДСТАВНИКІВ ПТАХІВ-ДУПЛОГНІЗНИКІВ ДОЛИННИХ ЛІСІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

О.Л. Пономаренко¹, О.В. Жуков¹, А.А. Зимарова²

¹ Дніпропетровський національний університет імені Олеся Гончара; вул. Наукова, 10, корп. № 17, м. Дніпропетровськ, 49000, Україна
Dnipropetrovsk National University Oles Honchar; Naukova str., 10, Bldg. Number 17, Dnepropetrovsk, 49000, Ukraine

² Житомирський національний агроекологічний університет; Старий бульвар, 7, м. Житомир, 10008, Україна
Zhytomyr National Agroecological University; 7, Stary Blvd, Zhytomyr 10008, Ukraine

✉ О.Л. Пономаренко (O.L. Ponomarenko), e-mail: aponomar@ua.fm

Comparative characteristic of ecological niches of Great Tit (*Parus major*) and Collared Flycatcher (*Ficedula albicollis*) as typical hollow-nesting birds in valley forests of the Steppe Zone of Ukraine. - O.L. Ponomarenko, O.V. Zhukov, A.A. Zimarova. - *Berkut*. 25 (2). 2016. - We compared ecological niches on the base of ecological-niche factor analysis (ENFA). The ENFA is based on the concept of the ecological niche, and provides a measure of the realised niche within the available space from the computation of two parameters, the marginality and the specialization. We proposed here a new methodological approach to the data selection for ENFA, as environmental predictors in the analysis were used stand microstructure indexes. ENFA compares the distributions of ecogeographical variables (EGVs) in points of presence and in point of «pseudo-absences». In our study we used the indicators of the environment in points where other species of bird were registered instead of «pseudo-absences» points. Ecological niche marginality and specialization of Great Tits and Collared Flycatcher significantly different from random alternatives indicating that these species clearly distinguish the dynamic of stand microstructure parameters, deliberately choosing comfortable habitats. Sets of parameters of stand microstructure that influence the spatial niche of these species were different. For both species the age of tree, the species composition of tree stand and substrate was significant. Important predictor of ecological niche for Great Tit was the horizontal structure of tree crown and for Collared Flycatcher was the distance to a tree trunk. The difference in the pattern of ecological niche of these species was most likely explained by the requirements of the hunting stereotype and camouflage conditions of environment. Great Tit is a bird of forest areas with a predominance of old and sick trees, tending to a dense undergrowth with the greatest biomass of leaves. In contrast to tits Collared Flycatcher uses primarily the areas of forests with a predominance of mature generative tree with dense crown, but with the average value of shading, avoiding the most dense and most lit places. [Ukrainian].

Key words: ecology, environment, stand microstructure, marginality, specialization, factor analysis.

Ми зробили спробу порівняти екологічні ніші двох видів птахів-дуплогнізників за допомогою факторного аналізу екологічних ніш (ENFA). Застосували новий методичний підхід до відбору даних для ENFA, як екологічні предиктори в аналізі були використані показники мікроструктури деревостану. Маргіальність та спеціалізація екологічних ніш великої синиці та білошиїї мухоловки достовірно відрізняються від випадкової альтернативи, це свідчить про те, що ці види чітко розрізняють динаміку параметрів мікроструктури деревостану, цілеспрямовано обираючи зручні умови. Набір параметрів мікроструктури деревостану, які впливають на формування просторової ніші, в цих видів дещо відрізняється. Окрім істотних для обох видів популяційного віку дерева, породного складу деревостану та субстрату, на активність великої синиці впливає горизонтальна структура крони, а на активність білошиїї мухоловки – преференційна дистанція до стовбура дерева. Різниця у формуванні просторової ніші цих видів найбільш імовірно пояснюється вимогами до стереотипу полювання та маскувальних умов середовища.

Ключові слова: екологія, навколишнє середовище, мікроструктура деревостану, маргіальність, спеціалізація, факторний аналіз.

Оцінка відносин між особинами в популяції та їх середовищем мешкання – одне з головних завдань будь-яких екологічних досліджень. Зокрема, на особливості вибору місця мешкання окремими особинами помітно впливає відношення організмів до умов навколишнього середовища (Basille et al., 2008).

Протягом останніх десятиліть моделі придатності оселищ (*habitat suitability models* – HSMs) або моделі видового розповсюдження (поширення) (*species distribution models* – SDMs) застосовуються при вирішенні широкого кола наукових питань, зокрема, в дослідженнях, пов'язаних зі збереженням біологічного різноманіття (Guisan, Thuiller, 2005; Elith, Leathwick, 2009). Ці моделі використовуються як для виявлення найбільш впливових показників (змінних) навколишнього середовища, що можуть пояснити присутність або значну щільність виду в даній локації, так і для прогнозування розподілу видів по відношенню до біотичних і абіотичних чинників. Такі підходи дозволяють краще зрозуміти взаємодію «вид – середовище» у великих просторових масштабах (Sattler et al., 2007; Bellamy et al., 2013).

Збільшення доступності таких передових інструментів, як географічні інформаційні системи (ГІС), і постійне зростання потужності комп'ютерів надають можливості включити все більше біологічної інформації для проведення статистичних процедур. Просторові моделі придатності оселищ, які базуються на ГІС, можуть створювати карти з великою роздільною здатністю, які враховують велике різноманіття взаємодій між видами та навколишнім середовищем. Карти можуть бути отримані з невеликих наборів даних, легко інтерпретуються вченими, які займаються збереженням біологічного різноманіття та можуть бути легко оновлені (Guisan, Thuiller, 2005; Merckx et al., 2011; Bellamy et al., 2013; Zimarova et al., 2015).

Отже, моделювання придатності оселищ є статистичною технікою, що дозволяє передбачити розподіл видів на великих площах, користуючись даними характеристик навколишнього середовища та записами реєстрацій їх присутності (Basille et al., 2008; Bellamy et al., 2013; Zimarova et al., 2016).

Однією з найбільш популярних моделей придатності оселищ є факторний аналіз екологічної ніші (ENFA)



(Basille et al., 2008; Жуков та ін., 2015). ENFA базується на концепції екологічної ніші за Хатчінсоном (Hutchinson, 1965) і показує міру реалізованої ніші в межах доступного простору екологічних чинників. У рамках цього підходу екологічна ніша характеризується за допомогою обчислення двох параметрів – маргінальності та спеціалізації (Bellamy et al., 2013; Zimaroeva et al., 2015).

Маргінальність ідентифікує схильність особин популяції до умов навколишнього середовища, які відрізняються від типових серед усієї сукупності можливостей, і визначається шляхом вимірювання відхилення параметрів екологічної ніші від модальних значень для даної території проживання. Спеціалізація розглядається як міра «вузькості» ніші стосовно певних параметрів середовища (Basille et al., 2008; Zimaroeva et al., 2016).

У наших дослідженнях зроблена спроба застосувати підхід ENFA для оцінки екологічної ніші двох видів птахів: великої синиці (*Parus major*) та білошиїї мухоловки (*Ficedula albicollis*). Їх обрано не випадково, оскільки обидва види гніздяться в дуплах. Питання взаємовідносин в екологічній групі дуплогнізників, на нашу думку, вивчене недостатньо. Дупла є однією з найбільш зручних мікростацій. В умовах лісів степової зони України більша їх частина розташована в нижньому та середньому ярусах деревостану (Пономаренко, 2004). Встановлено, що активність видів птахів даної групи найбільша саме в цих ярусах (Губкин, 1971; Пономаренко, 2004). Оскільки угруповання лісових птахів, що розглядаються в роботі, є врівноваженими (Чаплигіна, Бондарець, 2015), то конкуренція в них зведена до мінімуму (Лихачев, 1954), і тому інтерес представляють механізми просторової диференціації їх екологічних ніш. Новизною роботи є те, що в якості екологічних предикторів у факторному аналізі екологічної ніші були застосовані показники мікроструктури деревостану як середовища існування птахів-дуплогнізників.

Матеріал і методика

Матеріал для роботи збирали під час гніздових сезонів у 2011–2015 рр. у межах екологічного профілю ННЦ ДНУ імені Олеса Гончара «Присамарський біосферний стаціонар імені О.Л. Бельгарда» у складі Комплексної експедиції Дніпропетровського університету по дослідженню лісів степової зони України. Площа референтного полігону, який охоплює основні типи біогеоценозів дослідженої місцевості, становить 38,35 км². Площа вигнутого полігону, який містить точки фіксації птахів, становить 5,23 км².

Факторний аналіз екологічної ніші (*Ecological-Niche Factor Analysis*, далі ENFA) – метод моделювання, що використовує інформацію про присутність виду та псевдовідсутність (Zimaroeva et al., 2015). Принципом ENFA є порівняння розподілів екогеографічних змінних (EGVs) у точках присутності виду і в точках псевдовідсутності (Жуков та ін., 2015). Стратегія обрання точок псевдовідсутності суттєво впливає на результати оцінки екологічної ніші та може застосовуватися для дослідження масштабних ефектів у організації екологічної ніші (Zimaroeva et al., 2016).

Особливістю методичного підходу, застосованого в роботі, є те, що як предиктори в ENFA ми використали

не екогеографічні змінні, як це прийнято у традиційному підході, а саме екологічні показники, в даному випадку – параметри мікроструктури деревостану. Як альтернативні значення в якості точок «псевдовідсутності» виду, що досліджується, ми використали параметри середовища при фіксаціях інших видів птахів. Отже, референтна область звужується до точок, у яких взагалі реєструвалися будь-які птахи, що в екологічному сенсі досить важливо, оскільки: по-перше, через це ми маємо змогу виявити детермінанти екологічних ніш та механізми екологічної сегрегації різних видів птахів, а по-друге, з дослідження виключаються ділянки території, які взагалі непридатні для заселення лісовими птахами.

У процесі виконання методики фіксували (Дольник, 1982; Пономаренко, 2004):

- 1) вид кожного птаха;
- 2) породу дерева, у кроні якого знаходився птах;
- 3) характеристики конкретної особини дерева – віковий стан, його висота та розмах крони, які визначалися за допомогою приладу ДВН-1 (табл. 1);
- 4) місцезнаходження птаха в екологічних зонах дерева (рис. 1):
 - а) градації вертикальної структури (верхня, середня або нижня частина крони, приземний горизонт або поверхня ґрунту);
 - б) градації горизонтальної структури (стовбур, пристовбурна зона, серединна або крайова зона крони) структури дерева;
 - в) у системі градацій субстрату: ґрунт – стовбур – товсті гілки – скелетні гілки – кінці гілок (Боголюбов, Преображенская, 1990);
 - г) у системі біогеогоризонтів (БГГ) за Ю.П. Бялловичем (1960).

Додатково фіксували вид функціональної взаємодії з автотрофом: а) трофічні зв'язки – здобування їжі; б) топічні зв'язки – спостереження (поза готовності до дії), відпочинок (сон), спів (видавання акустичних сигналів), чистка пір'я, акти прямої агресії (зіткнення видів, а також міжвидові), купання (тільки взимку), парування, насиджування яєць, в) фабричні зв'язки – збір гніздового матеріалу; г) форичні зв'язки – перенос птахами насіння дуба, горішків липи і т.д.; д) тривалість даного виду взаємодії у секундах (визначалася за допомогою стандартних секундомірів). Також після виконання реєстрації і відльоту птаха з місця спостереження фіксували точні координати реєстрації за допомогою GPS-навігатора Garmin E-trex.

Рівень вірогідності одержаних моделей екологічних ніш був оцінений як ступінь відмінності від випадкової альтернативи. Це завдання вирішено за допомогою методу Монте-Карло. Для порівняння були згенеровані 300 випадкових розподілів виду в межах досліджуваного екологічного простору. Статистики ENFA-аналізу (маргінальність та спеціалізація) було порівняно з відповідними статистиками випадкових розподілів, на основі чого було розраховано рівень вірогідності відмінності спостережуваної структури від випадкової альтернативи.

Статистичні розрахунки проведено за допомогою програмної оболонки R*.

* <http://www.R-project.org/>



Таблиця 1

Параметри мікроструктури деревостану як маркери екологічного простору птахів
The microstructure parameters of the stand as markers of environmental space of birds

| Параметри | Градації параметрів | Опис |
|---|---|---|
| Популяційний стан дерева | virg | Молоді дерева, які мають архітекtonіку крони, властиву для породи, але не мають генеративних органів. |
| | g1 | Молоді генеративні дерева, які характеризуються архітекtonікою крони, властивою для конкретної породи, та мають слабкий розвиток генеративних органів. |
| | g2 | Зрілі генеративні дерева на відміну від g1 мають добре розвинені генеративні органи, навколо них можуть утворюватися тимчасові специфічні угруповання фітофагів, на яких полюють птахи. |
| | g3 | Старі генеративні дерева (субсенільні), характеризуються наявністю водяних пагонів, скелетуванням крони, вона втрачає риси суцільного шатра й утворює густу щітку навколо товстих гілок; на таких деревах багато порожнин та дупел, вони часто приваблюють птахів, які споживають комах-ксилофагів. |
| | sen | Сенільні дерева – мертві, стоячі або лежачі; частіше всього стоячі дерева птахи використовують для спостереження, а лежачі – для гніздування та укриття. |
| Горизонтальна структура крони | Стовбур | Безпосередньо поверхня стовбура дерева. |
| | Пристовбур | Найбільш наближена до стовбура дерева частина крони з максимальними запасами ксилобіомаси та мінімальними запасами філобіомаси. |
| | Середина крони | Частина крони з обмеженими запасами ксилобіомаси та філобіомаси, є перехідною зоною між краями крони та стовбуром. |
| | Краї крони | Найбільш віддалена від стовбура дерева частина крони з мінімальними запасами ксилобіомаси та максимальними запасами філобіомаси. |
| Вертикальна структура крони | Верхівка крони | Найвища частина крони з максимально інтенсивними процесами фотосинтезу та біомасою листя. |
| | Середина крони 1 | Зона вторинного фотосинтезу з поступовим зменшенням філобіомаси та збільшеною біомасою гілок. |
| | Низ крони | Найнижча частина крони з найменш інтенсивними процесами фотосинтезу та мінімальною філобіомасою та біомасою гілок |
| | Ґрунт 1 | Зона з найменш інтенсивними процесами фотосинтезу та глибокою тінню. |
| Деревні породи та інші мікростації, на яких була зафіксована активність двох досліджених видів птахів | Дуб звичайний | Едифікатор деревостану в лісах заплави та арени. |
| | Ясен високий | Едифікатор деревостану в заплавних лісах. |
| | В'яз шорсткий | Едифікатор деревостану в заплавних лісах. |
| | Береза повисла | Едифікатор деревостанів гайків аренної тераси. |
| | Сосна звичайна | Едифікатор хвойних деревостанів аренної тераси. |
| | Клен польовий | Масова порода третього ярусу в заплавних лісах; старі екземпляри виростають у другий ярус. |
| | Клен гостролистий | Переважає порода другого та третього ярусу деревостану; в перший ярус може вийти лише при випаданні з деревостану едифікаторів. |
| | Липа серцелиста | Асектатор у більшості деревостанів заплавних лісів, крім липових дібров, де вона є едифікатором. |
| | Сушняк | Залишки сенільних екземплярів різних деревних порід. |
| | Чагарник | Чагарники третього ярусу (крушина ламка, аморфа чагарникова та ін.). |
| Ґрунт 2 | Реєстрація, під час якої птах знаходився на поверхні ґрунту; в цьому аналізі позначає активність поза межами деревостану. | |
| Dist | Відстань від стовбура дерева до місця знаходження птаха, метри. | |
| Градації субстрату | Ґрунт 3 | Ґрунт як субстрат для активності птаха. |
| | Стовбур 1 | Поверхня стовбура. |
| | Товсті гілки | Гілки першого порядку, якщо рахувати від стовбура; в едифікаторів у віці g2 такі гілки сягають діаметра 20–50 см. |
| | Скелетні гілки | Гілки другого порядку, якщо рахувати від стовбура; в едифікаторів у віці g2 такі гілки сягають діаметра 5–15 см. |
| | Кінці гілок | Гілки другого порядку, якщо рахувати від стовбура; в едифікаторів у віці g2 такі гілки сягають діаметра 0,5–2 см |



Результати

У результаті проведення факторного аналізу екологічних ніш ми отримали графічне відображення екологічної ніші досліджених видів птахів (рис. 2). На графіках вісь абсцис показує маргінальність, а вісь ординат – спеціалізацію екологічної ніші.

Статистична значимість маргінальності та спеціалізації оцінена за допомогою тесту Монте-Карло. Встановлено, що осі маргінальності та спеціалізації екологічної ніші великої синиці статистично достовірно відрізняються від випадкової альтернативи ($Mag = 1,4, p = 0,003; Spe_1 = 141,4, p = 0,01$) (рис. 2А).

Особливості екологічної ніші великої синиці більшою мірою визначають наступні параметри: популяційний вік дерева, породний склад деревостану, горизонтальна структура крони та субстрат (табл. 2). Маргінальність виду, тобто відхилення від випадкового розподілу в екологічному просторі, визначається перш за все преференцією дерев популяційного віку g3, деревної породи клена польового та країв крони в її горизонтальній структурі.

Спеціалізацію синиці визначають дерева з популяційним віком g1, на неї впливає така деревна порода, як береза повисла, та в якості субстрату – стовбур.

Тест на статистичну достовірність дозволив встановити, що обидві осі маргінальності та спеціалізації білошиї мухоловки статистично достовірно відрізняються від випадкової альтернативи ($Mag = 6,7, p = 0,004; Spe_1 = 68,3, p = 0,005$) (рис. 2Б).

Просторовий компонент екологічної ніші білошиї мухоловки більшою мірою визначають наступні параметри: популяційний вік дерева, породний склад деревостану, відстань від стовбура дерева та субстрат (табл. 2). Маргінальність визначається перш за все породним складом та субстратом.

Білошия мухоловка вузькоспеціалізована щодо популяційного віку дерева (сенільні дерева), дистанції від стовбура та субстрату.

Обговорення

За допомогою ENFA можна оцінити придатність місцеперебувань для проживання виду на основі набору екологічних змінних та змодельовати його потенціальну екологічну нішу (Zimaroeva et al., 2015). При цьому маргінальність і спеціалізація можуть бути використані для ідентифікації ключових екологічних змінних, які визначають розселення виду (Basille et al., 2008).

У наших дослідженнях виявлено, що екологічна ніша великої синиці характеризується високою маргінальністю до наявності дерев популяційного віку g3. Імовірно причиною цього є те, що синиця полює перш за все на багатих на комах ослаблених деревах цієї вікової групи (Cowie, Hinsley, 1988). На таких деревах цей птах найбільш інтенсивно використовує краї крони, як місця з найактивнішим фотосинтезом, і, відповідно, великою кількістю комах, що знаходяться на поверхні листя та гілок (Бианки, Шутова, 1978).

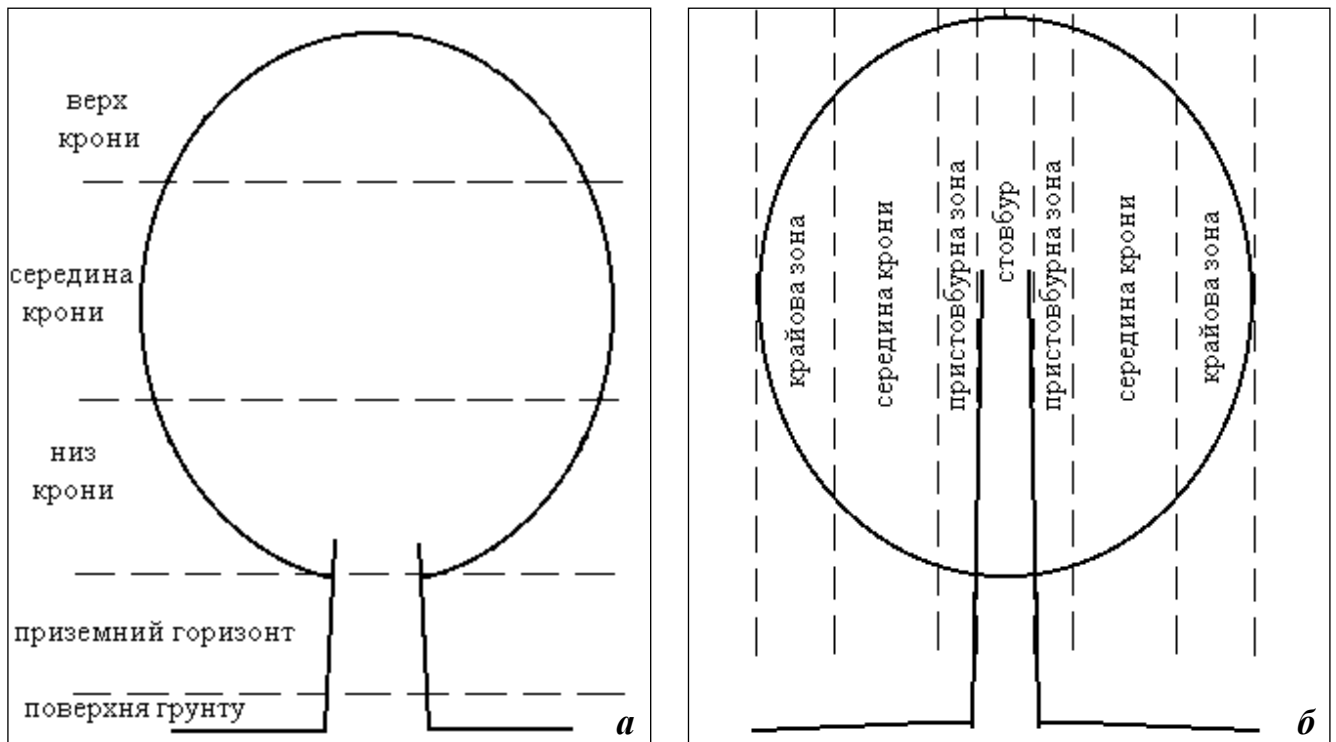


Рис. 1. Екологічні зони дерева як середовища існування птахів.

a – градації горизонтальної структури; *б* – градації вертикальної структури.

Fig. 1. Ecological zones of trees as habitats of birds.

a – gradations of the horizontal structure; *b* – gradations of the vertical structure.

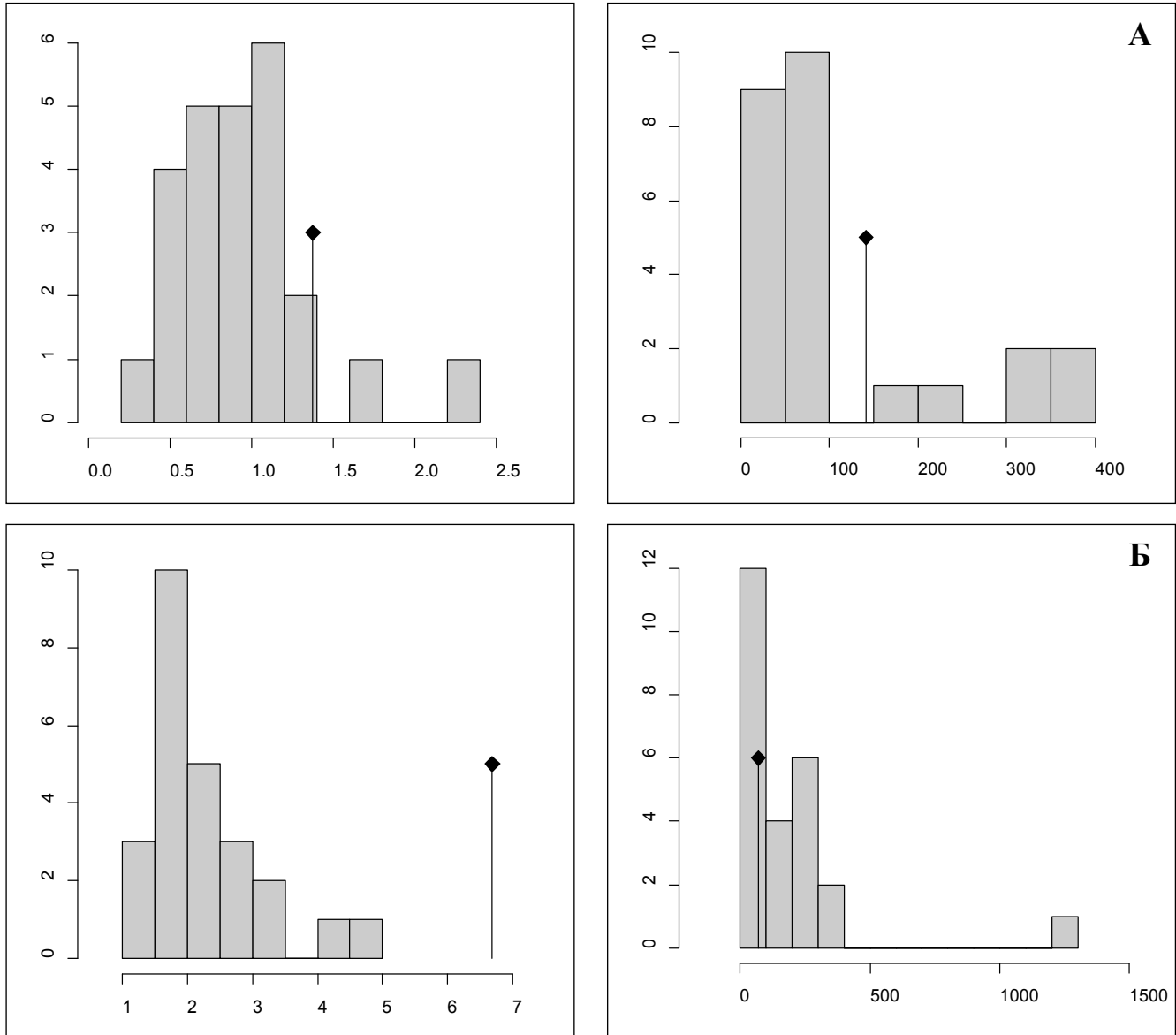


Рис. 2. Результати імітації за методом Монте-Карло значень маргінальності (зліва) та спеціалізації (справа) для *Parus major* (А) та *Ficedula albicollis* (Б). Гістограми – значення відповідних статистик для випадкових вибірок; лінії з ромбом – спостережувані статистики для експериментальних виборок.

Fig. 2. Simulation results (through the Monte Carlo method) of the marginality (left) and specialization (right) indexes for *Parus major* (A) and *Ficedula albicollis* (B). Histograms – values of the correlative statistics for the random data; rhombus-containing lines – observed statistics for the experimental data.

Із деревних порід найбільш привабливими для синиці є щільнокронні, такі як клен польовий, котрий у третьому ярусі утворює досить потужні зарості з великим затінням, які захищають птахів, що там перебувають, від нападу хижаків (Harvey et al., 1979; Капелюх, 2004; Чаплигіна, Бондарець, 2015).

Як показали дослідження, синиця цілеспрямовано уникає дерев у віці g1. Можливою причиною цього можуть бути порівняно малі запаси біомаси листя, в якому ховається і живиться синиця, та слабкий розвиток генеративних органів, що під час цвітіння та плодоносіння приваблюють велику кількість комах. Тобто ці дерева для синиці можуть бути малокормними та незахисними (Harvey et al., 1979; Cowie, Hinsley, 1988). Березу повислу

цей птах також уникає і робить це цілеспрямовано з причини її напівважурної архітекtonіки крони. Така ж ситуація і з активністю на стовбурі в якості субстрату, якого синиця також намагається уникати. Причиною є порівняно низькі маскувальні властивості (Біанки, Шутова, 1978; Cowie, Hinsley, 1988).

Згідно наших досліджень, білошия мухоловка загалом тяжіє до щільнокронних (дуб, деякі клени, липа), але не дуже густих порід і уникає дерев із дуже «прозорими» кронами, тому її не приваблюють такі породи, як клен гостролистий та береза повисла.

З нашої точки зору, у кроні клена гостролистого мухоловці скоріше за все незручно полювати. Велике лапате листя його суттєво зменшує можливість спостереження



Результати факторного аналізу екологічних ніш великої синиці та білошиї мухоловки
Results of the ecological-niche factor analysis for Great Tit and Collared Flycatcher

| Параметри середовища | Показники параметрів | <i>Parus major</i> | | <i>Ficedula albicollis</i> | |
|---|----------------------|--------------------|-------|----------------------------|-------|
| | | Mar | Spe1 | Mar | Spe1 |
| Популяційний вік дерева | virg | -0,06 | -0,04 | -0,06 | 0,03 |
| | g1 | -0,16 | 0,70 | -0,07 | 0,04 |
| | g2 | -0,15 | -0,13 | 0,11 | 0,11 |
| | g3 | 0,39 | -0,11 | 0,06 | 0,05 |
| | sen | -0,17 | -0,07 | -0,12 | -0,36 |
| Горизонтальна структура крони | Стовбур | -0,27 | 0,05 | -0,14 | 0,07 |
| | Пристовбур | -0,03 | 0,01 | -0,01 | -0,06 |
| | Середина крони | -0,07 | 0,02 | -0,03 | -0,12 |
| | Краї крони | 0,33 | 0,02 | -0,10 | 0,05 |
| Вертикальна структура крони | Верхівка крони | 0,12 | 0,01 | 0,27 | 0,09 |
| | Середина крони 1 | 0,04 | 0,02 | -0,11 | -0,04 |
| | Низ крони | -0,08 | 0,00 | -0,03 | -0,06 |
| | Ґрунт 1 | -0,11 | -0,06 | -0,11 | 0,03 |
| Деревні породи та інші мікростації, на яких була зафіксована активність двох досліджуваних видів птахів | Дуб звичайний | 0,03 | -0,03 | -0,10 | 0,08 |
| | Ясен високий | -0,30 | -0,07 | -0,12 | 0,02 |
| | В'яз шорсткий | 0,21 | -0,02 | 0,07 | -0,13 |
| | Береза повисла | -0,10 | 0,43 | 0,35 | -0,04 |
| | Сосна звичайна | -0,14 | -0,05 | -0,09 | 0,04 |
| | Клен польовий | 0,38 | -0,04 | 0,01 | 0,04 |
| | Клен гостролистий | 0,02 | -0,02 | 0,53 | 0,03 |
| | Липа серцелиста | -0,15 | -0,05 | 0,00 | -0,02 |
| | Сушняк | -0,07 | 0,06 | -0,05 | 0,02 |
| | Чагарник | -0,09 | 0,13 | -0,08 | -0,19 |
| Dist | Ґрунт 2 | -0,08 | 0,03 | -0,10 | 0,05 |
| | | 0,10 | 0,00 | -0,04 | -0,70 |
| Градації субстрату | Ґрунт 3 | -0,10 | 0,03 | -0,11 | 0,44 |
| | Стовбур 1 | -0,30 | -0,44 | -0,14 | 0,07 |
| | Товсті гілки | -0,01 | 0,11 | -0,06 | -0,09 |
| | Скелетні гілки | 0,11 | 0,11 | -0,16 | -0,13 |
| | Кінці гілок | 0,24 | 0,09 | 0,51 | -0,14 |

Mar – вісь маргінальності, Spe1 – вісь спеціалізації.
Mar – the marginality axis, Spe1 – the specialization axis.

(Чельцов и др., 2001). У кроні берези мухоловка просто дуже помітна для хижаків, тому вона не ризикує знаходитися в ній довго (Чаплигіна, Бондарець, 2015). У якості улюбленого субстрату цей птах обирає кінці гілок, що цілком логічно, зважаючи на його манеру полювання (Лихачев, 1954).

Також, білошия мухоловка цілеспрямовано уникає сенільних екземплярів дерев, які не дають можливості маскуванню, і не полюбає спускатися на ґрунт, зважаючи на поганий огляд з нього та можливість нападу наземних хижаків.

Слід зазначити, що велика синиця, на відміну від мухоловки, частіше зустрічається на поверхні ґрунту, не вирізняючи його поміж іншими видами субстрату (Лихачев, 1954). Особлива ситуація складається з відстанню

Таблиця 2

від стовбура. На відміну від синиці, мухоловка чітко орієнтується на цей показник, не використовує активно краї крони, але намагається не наближатися до стовбура, який суттєво звужує її коло огляду (Чельцов и др., 2001). Найчастіше вона зустрічається в середині крони.

Висновки

1. Маргінальність та спеціалізація екологічних ніш великої синиці та білошиї мухоловки, які виражені в термінах мікроструктури деревостану, достовірно відрізняються від випадкової альтернативи; це свідчить про те, що ці види чітко розрізняють особливості мікроструктури деревостану, цілеспрямовано обираючи собі сприятливі умови.

2. Набір параметрів мікроструктури деревостану, які впливають на формування просторової ніші в цих видів, дещо відрізняється. Окрім істотних для обох видів популяційного віку дерева, породного складу деревостану та субстрату, на преференції великої синиці впливає горизонтальна структура крони, а на преференції білошиї мухоловки – дистанція до стовбура дерева.

3. Відмінності у формуванні просторової ніші цих видів найбільш імовірно пояснюються вимогами до стереотипу полювання та маскувальних умов середовища.

4. Узагальнюючи основні риси просторової ніші великої синиці, можна відзначити, що це птах ділянок лісу з переважанням старих та хворих дерев, який тяжіє до густого щільнокронного підліску, і в його межах активний перш за все в місцях із найбільшою біомасою листя.

5. Білошия мухоловка, на відміну від синиці, використовує перш за все ділянки лісу з переважанням зрілих генеративних дерев, переважно щільнокронних, але з середніми показниками затінення, уникаючи при цьому як найбільш густих, так і найбільш освітлених місць.

ЛІТЕРАТУРА

- Бианки В.В., Шутова Е.В. (1978): К экологии большой синицы в Мурманской области. - Бюл. МОИП. Отд. биол. 83 (2): 63-70.
Боголюбов А.С., Преображенская Е.С. (1990): Временная динамика численности и компонентов пространственных ниш видов, входящих в синичьи стаи. - Экологическая ординация и сообщества. М.: Наука. 64-78.



- Бяллович Ю.П. (1960): Биогеоэкологические горизонты. - Тр. МОИП. Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. 3: 43-60.
- Губкин А.А. (1971): Орнитофауна как структурный компонент лесных биогеоценозов степной зоны юго-востока Украины. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепропетровск. 1-23.
- Дольник В.В. (1982): Методы изучения бюджетов времени и энергии у птиц. - Тр. Зоол. ин-та. 113: 3-37.
- Жуков О.В., Пономаренко О.Л., Зимарова А.А. (2015): Дослідження просторових параметрів екологічної ніші зяблика (*Fringilla coelebs*) за допомогою даних дистанційного зондування землі. - Вісн. Львівського ун-ту. Сер. біол. 70: 110-121.
- Капелюх Я.І. (2004): Синиця велика (*Parus major* L.) – основний фоновий вид біотопів заповідника «Медобори» та його околиць. - Наук. вісн. УкрДЛТУ. 14 (8): 382-386.
- Лихачев Г.Н. (1954): О взаимоотношениях большой синицы и мухоловки-пеструшки при заселении ими искусственных гнездовых. - Привлечение и переселение полезных насекомых птиц. М. 87-96.
- Пonomarenko O.L. (2004): Консортивні зв'язки птахів у дібровах степового Придніпров'я як фактор стійкості лісових екосистем. - Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Дніпропетровськ. 1-23.
- Чаплигіна А., Бондарець Д. (2015): Просторовий розподіл і чисельність модельних видів птахів-дуплогнізників на трансформованих територіях північно-східної України. - Вісн. Львівського ун-ту. Сер. біол. 70: 196-205.
- Чельцов Н.В., Тарарышкина Н., Худова Т. (2001): Мухоловка-белошейка в Рязанской области. - Фауна, экология и эволюция животных. Рязань. 115-116.
- Basille M., Calenge C., Marboutin E., Andersen R., Gaillard J.-M. (2008): Assessing habitat selection using multivariate statistics: Some refinements of the ecological-niche factor analysis. - Ecological modeling. 211 (1-2): 233-300.
- Bellamy C., Scott C., Altringham J. (2013): Multiscale, presence-only habitat suitability models: fine-resolution maps for eight bat species. - J. Applied Ecology. 50 (4): 892-901.
- Cowie R.J., Hinsley S.A. (1988): Feeding Ecology of Great Tits (*Parus major*) and Blue Tits (*Parus caeruleus*), Breeding in Suburban Gardens. - J. Animal Ecology. 57 (2): 611-626.
- Elith J., Leathwick J.R. (2009): Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. - Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 40: 677-697.
- Guisan, A., Thuiller W. (2005): Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. - Ecology Letters. 8 (9): 993-1009.
- Harvey P.H., Greenwood C., Perrins M. (1979): Breeding Area Fidelity of Great Tits (*Parus major*). - J. Animal Ecology. 48 (1): 305-313.
- Hutchinson G.E. (1965): The niche: an abstractly inhabited hypervolume. - The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven: Yale Univ. Press. 26-78.
- Merckx B., Steyaert M., Vanreusel A., Vincx M., Vanaverbeke J. (2011): Null models reveal preferential sampling, spatial autocorrelation and overfitting in habitat suitability modelling. - Ecological Modelling. 222 (3): 588-597.
- Sattler T., Bontadina F., Hirzel A.H., Arlettaz R. (2007): Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. - J. Applied Ecology. 44 (6): 1188-1199.
- Zimaroeva A.A., Zhukov O.V., Ponomarenko O.L. (2016): Determining spatial parameters of the ecological niche of *Parus major* (Passeriformes, Paridae) on the base of remote sensing data. - Vestnik zoologii. 50 (3): 251-258.
- Zimaroeva A.A., Zhukov O.V., Ponomarenko O.L., Matsyura A.V. (2015): Ecological niche modelling of *Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758 (Common Chaffinch) using GIS tools. - Romanian J. Biology. 60 (2): 135-146.