



## Original researches

## The Bird Communities Diversity and Indicator Groups of Natural and Anthropogenic Landscapes of the South and South-East of Ukraine

O. I. Koshelev, V. O. Koshelev, M. P. Fedushko, O. V. Zhukov  
 Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine

Received: 27 September 2019  
 Revised: 02 October 2019  
 Accepted: 03 October 2019

Bogdan Khmelnytsky Melitopol State  
 Pedagogical University, Hetmanska Str., 20,  
 Melitopol, 72318, Ukraine

Tel.: +38-061-944-04-64  
 E-mail: kochelev10041@gmail.com

**Cite this article:** Koshelev, O. I., Koshelev, V. O., Fedushko, M. P., & Zhukov, O. V. (2019). The bird communities diversity and indicator groups of natural and anthropogenic landscapes of the South and South-east of Ukraine. *Agrology*, 2(4), 229–240. doi: 10.32819/019032

**Abstract.** In the paper the factors affecting on the  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity of bird communities in the south and south-east of Ukraine were identified. Also indicator species for most typical habitats of the territory were identified. The relationship between indicators of bird communities diversity and area of habitats were found. The recording of the communities of birds was held in the zonal, azonal, intrazonal, and anthropogenically transformed landscapes in the river of Danube, Dniester, Moloshnaya, Moloshniy lagoons, in artificial forests, agricultural landscapes, steppe, meadow, reed, saltmarsh habitats of the sea islands in the settlements of various type. The quantitative assessments of bird communities biodiversity were made using the logarithm of the number of species, Shannon-Wiener index, the Pielow index. The effect of the area and the type habitat on a diversity index variance was estimated using the General linear models (GLM) procedure. The estimation of the mean  $\alpha$ -diversity of the bird communities diversity was found to be equal of 11.0 species varying from 10.9 to 11.11. Evaluation of the  $\gamma$ -diversity gave a mean value of 174 species with varying scores from 170 to 177 species. Evaluation of  $\beta$ -diversity gave a mean value of 15.8 varying from 15.4 to 16.1. The richest in the number of birds is forests and reed belts. The smallest species richness was characterized for steppes, marshes and cliffs. Between Shannon index and Pielow index there was a positive correlation. The greatest evenness in the number of species of birds are characterized by step, shelterbelts and forests communities. The smallest evenness was characteristic for pits, islands and cliffs communities. The fractioning of  $\beta$ -diversity indicated that the type of habitat determines 37% of the variation of this indicator and the area of habitat variation determining  $\beta$ -diversity. The joint effect of habitat type and area determines 11% of the variation of  $\beta$ -diversity. The main source of variation  $\beta$ -diversity was the differentiation gradient “open habitats” (steppe or agriculture biotopes) – forest habitats (forests, artificial forest plantations). Indices of species diversity of birds communities was found to be depend on the area and habitat types. Also shown the dependence of species diversity of the area is specific for each type of habitat. In most cases, the number of species increased from natural habitat area. You can select habitats with high levels of species depending on the area. These included belts, woodlands, thickets of reeds. The group with the lack of statistically significant association between the number of species and habitat area, or even negative bond include anthropogenically transformed or dynamic natural habitats (alluvial sand spit islands and estuaries, agricultural, residential areas, cliffs, steppes, lakes). Species richness of these habitats was formed by the representatives of other habitat factors result in landscape diversity. With the increase in some areas monocoenosis (steppe, lake or island) the relative area of contact with neighboring habitats and ecotonic effect was reduced, resulting in species richness decreases with increasing their area. The indicators species groups were revealed due to relation between biotopes types and bird distribution.

**Keywords:** indicating value; landscape diversity; diversity fractioning; regression analysis; ecotone.

## Різноманіття угруповань та індикаторні плеяди птахів природних й антропогенно трансформованих ландшафтів Півдня та Південного сходу України

O. I. Кошелев, В. О. Кошелев, М. П. Федюшко, О. В. Жуков  
 Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, м. Мелітополь, Україна

**Анотація.** Виявлено фактори, які впливають на  $\alpha$ - та  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів півдня та південного сходу України. Ідентифіковані індикаторні види для найбільш типових оселищ відповідної території. Встановлено залежності між показниками різноманіття угруповань птахів та площею біотопів. Облік населення птахів проводили в зональних, азональних, інтразональних та антропогенно трансформованих ландшафтах у дельтах рік Дунай, Дністер, Молочна, на Молочному лимані, у штучних лісах, агроландшафтах, степових, лучних, очеретяних, солончакових місцеперебуваннях, на морських островах, у населених пунктах різного типу. Кількісні оцінки біорізноманіття пташиного угруповання зроблено з використанням логарифму кількості видів,

індексу Шеннона-Вінера, індексу Пієлоу. Вплив площі та типу біотопу на варіацію індексів різноманіття оцінено за допомогою процедури General linear models (GLM). Оцінка середнього значення  $\alpha$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів дає значення 11,0 з варіюванням від 10,9 до 11,1. Оцінка  $\gamma$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів дає середнє значення 174 види з варіюванням оцінки від 170 до 177 видів. Оцінка  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів дає середнє значення 15,8 з варіюванням від 15,4 до 16,1. Найбагатшими за кількістю видів птахів є ліси, лісосмуги та зарості очерету. Найменшим видовим багатством характеризуються степи, солончаки та обриви. Між індексом Шеннона та індексом Пієлоу існує позитивна кореляція. Найбільшою вирівняністю чисельності видів в угрупованні птахів характеризуються степ, лісосмуги та ліси. Найменша вирівненість характерна для угруповань кар'єрів, островів і обривів. Фракціонування  $\beta$ -різноманіття вказує на те, що тип біотопу визначає 37% варіювання цього показника, а площа біотопу визначає варіювання  $\beta$ -різноманіття. Спільний вплив типу біотопу і площі встановлює 11% варіювання  $\beta$ -різноманіття. Основним джерелом варіювання  $\beta$ -різноманіття є диференціація угруповань у градієнті "відкритий біотоп" (степ, арасеноз) – лісовий біотоп (лісові масиви, штучні лісові насадження). Важливим аспектом формування  $\beta$ -різноманіття є також градієнт вологості: від озерних екосистем, заростів очерету, гідроморфних солончаків і луків через транзитні позиції до угруповань автоморфних позицій (лісів, степів, сільськогосподарських угідь). Індекси видового різноманіття угруповань птахів залежать від площі та типів біотопів. Показано, що залежність видового різноманіття від площі є специфічною для кожного типу біотопу. У переважній більшості випадків кількість видів закономірно збільшується зі збільшенням площі біотопів. Можна виділити біотопи з високим рівнем залежності кількості видів від площі. До їх числа віднесені лісові смуги, лісові масиви, зарості очерету. До групи з відсутністю статистично достовірного зв'язку між кількістю видів і площею біотопів, навіть з негативним зв'язком, можна віднести антропогенно трансформовані або динамічні природні біотопи (піщані намівні острови і коси лиманів, сільськогосподарські, селитебні території, обриви, степи, озера). Видове багатство цих біотопів формується за рахунок представників інших біотопів, зокрема ландшафтного різноманіття. Зі збільшенням площі деяких моноценозів (степового, озерного або острівного) відносна зона контакту зі сусідніми біотопами та екотонний ефект зменшуються, внаслідок чого видове багатство моноценозів знижується разом зі збільшенням їх площі. Зв'язок з типами біотопів на основі індексу значення індикатора IndVal дозволив встановити індикаторні види біотопів.

**Ключові слова:** індикаторні значення; ландшафтне різноманіття; фракціонування різноманіття; регресійний аналіз; екотон.

## Вступ

Склад і конфігурація оселищ значно впливають на структуру угруповань птахів. Розуміння ролі перетворення локальних оселищ у формуванні патернів  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів є критично важливим для прогнозу стану тваринного населення в Антропоцені (Karr et al., 2018). Однією з найважливіших проблем екології птахів є оцінка ролі ландшафтних комплексів у формуванні різноманіття угруповань птахів (MacArthur & MacArthur, 1961). Різноманітність і багатство пташиного населення в наземних оселищах тісно пов'язано зі структурою середовища проживання та складом рослинних угруповань (Hulbert, 2004). Просторова неоднорідність і складність оселищ є провідними факторами, що впливають на різноманіття пташиного угруповань (Roth, 1976; Cousin & Phillips, 2008). Встановлено, що і видове багатство, і вирівняність є важливими параметрами в екологічних дослідженнях угруповань птахів (Kricher, 1972). У лісах, одному з найкраще досліджених місць проживання, часто можна знайти відмінності в багатстві пташиного населення між ділянками різного розміру або віку дерев (Hansson, 1994). Генералісти виявляються у широкому переліку розмірних класів, того часу як більш екологічно вимогливі види уникають невеликих ділянок (Edenius & Sjöberg, 1997). Більш високі значення різноманіття угруповань птахів і щільності їх населення зазвичай зустрічаються в природних лісах, ніж серед штучних лісових насаджень (Saniga, 1995). Як правило, природні праліси розглядаються як місця проживання з найвищим багатством видів та різноманітністю гільдій. Структура оселищ здебільшого, ніж рослинний покрив, є основним чинником, що регулює різноманіття пташиного населення. Біотопи з більшою структурною складністю забезпечені й ряснішими ресурсами, мають більш високий потенціал для сегрегації доступних мікрооселищ (MacArthur & MacArthur, 1961; MacArthur, MacArthur, & Preer, 1962). Ярусна складність і проективне покриття рослинного покриву можуть розглядатися як предиктори різноманіття угруповань птахів (Willson, 1974). Видове багатство і відгук різноманіття на складність оселищ можуть регулюватися продуктивністю. Видове багатство і різноманіття реагують на продуктивність і підвищений рівень ресурсного забезпечення, які притаманні складним місцям осели-

нування (Hulbert, 2004). Структура оселища є визначальним фактором різноманіття і видового багатства, водночас вона є і важливим фактором, який сприяє обранню місця проживання окремими видами. Фрагментація місць проживання та деградація впливають на угруповання птахів (Watson, Whittaker, & Dawson, 2004). Зв'язок як пташиного угруповання, так і окремих видів з конкретними структурними властивостями середовища існування залежить від багатьох чинників, включаючи забезпечення належними ресурсами для живлення і розмноження, а також захисту від погодних умов, хижаків і паразитів (Hildén, 1965).

Багато факторів можуть змінити структурні властивості оселища і, отже, відповідність оселища для пташиного угруповання і окремих видів птахів, у тому числі випас (Ammon & Stacey, 1997; Ludwig et al., 2000; Williams, 1990), пожежа (Coops & Catling, 2000) і лісозаготівля (Willett, 2001). Оцінка складності місць проживання, як умови для життя окремих видів, забезпечить подальше розуміння факторів, що впливають на різноманіття угруповань птахів, причини занепаду чисельності деяких видів (Ford, Barrett, Saunders, & Recher, 2001). Така інформація дозволить скласти більш точні характеристики оселищ зникаючих видів і спрогнозувати потенційні наслідки змін середовища, викликаних землекористуванням (Cousin & Phillips, 2008).

Розуміння патернів видового різноманіття є необхідним для визначення стратегій збереження природи (Li et al., 2019).  $\alpha$ -рівень описує видове різноманіття в локальному масштабі, у той час як  $\beta$ -рівень оперує різноманіттям на регіональному масштабі та надає можливість порівняти відмінності у складі між угрупованнями (Whittaker, 1960; 1972). Вивчення і  $\alpha$ - і  $\beta$ -різноманіття дозволить отримати всеосяжну інформацію щодо захисту регіонального різноманіття (Anderson et al., 2011; Socolar, Gilroy, Kunin, & Edwards, 2016).  $\beta$ -різноманіття може бути представлене як композиція оберт-результуючої компоненти (викликані замінами видів між місцями) і вкладеність-результуючої компоненти (викликані втратами вкладених видів). Таке уявлення про  $\beta$ -різноманіття надає унікальний спосіб розуміння причини мінливості композиції видів у фрагментованому середовищі проживання (Baselga, 2007; 2010). Було запропоновано, що вкладені патерни викликані втратами видів, а оберт-пов'язані патерни

індуковані видоутворенням (Baselgal, Gomez-Rodriguez, & Lobo, 2012). Показано також, що  $\beta$ -різноманіття у високих широтах є результатом вимирання видів у минулому і нещодавньої реколонізації, що й призводить до більш високих рівнів укладеність-результуючої компоненти  $\beta$ -різноманіття (Dobrovolski, Melo, Cassemiro, & Diniz, 2012). Існують свідчення того, що просторове обертання видів робить більш значний внесок у  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів, ніж укладеність-результуюча компонента (Si, Baselga, & Ding, 2015). Розподілення і кількісна оцінка цих двох компонент  $\beta$ -різноманіття можуть бути корисними для розкриття складних екологічних процесів і для планування стратегій збереження природи (Kreft & Jetz, 2010; Holt et al., 2013).

Численні дослідження були спрямовані на фракціонування  $\beta$ -різноманіття різних таксономічних груп: безхребетні та фітопланктон бореальних озер (Angeles, 2013), угруповання земноводних (Baselgal et al., 2012), риби коралових рифів, метелики (Dapporto, Fattorini, Voda, Dinca, & Vila, 2014), угруповання птахів і ящірок (Si et al., 2015), дощових черв'яків (Zhukov & Shatalin, 2016), морських риб (Liggins et al., 2015), угруповань паразитів риб (Sokolov & Zhukov, 2014; 2016; 2017), угруповань птахів у градієнті опадів та типів землекористування (Karp et al., 2018), рослин, птахів і метеликів (Zellweger, Roth, Bugmann, & Bollmann, 2017), ґрунтових тварин (Zhukov, Kunah, & Dubinina, 2017), угруповань рослин (Zhukov, Kunah, Dubinina, & Ganzha, 2017). У невеликій кількості досліджень було встановлено співвідношення оберт-результуючої і укладеність-результуючої компонент у  $\beta$ -різноманітті угруповань птахів (Li et al., 2019). Розуміння механізмів, які впливають на  $\alpha$ - і  $\beta$ -різноманіття, є важливим для виявлення закономірностей динаміки регіонального біорізноманіття (Maamar et al., 2018; Negadi et al., 2018; Jamoneau, Passy, Soininen, Lebourcier, & Tison-Rosebery, 2018). Патерни та причини розподілу видів надто різняться між ландшафтами (Blake & Loiselle, 2000; Heaney, 2001; Lennon, Koleff, Greenwood, & Gaston, 2001; McCain, 2004; Jankowski, Ciecka, Meyer, & Rabenold, 2009; Morante-Filho, Agroyo-Rodriguez, & Faria, 2016; Karp et al., 2018; Zhukov & Potapenko, 2017; Potapenko, Kunah, & Fedushko, 2019).

Про організацію складу угруповань було запропоновано декілька гіпотез (Legendre, Borcard, & Peres-Neto, 2005). Серед них гіпотези, які базуються на впливі навколишнього середовища, розглядають композицію видів як залежну від екологічних режимів. Справедливість цієї гіпотези підтверджено для багатьох таксонів (Penone et al., 2016). Доведено, що реагування угруповань птахів на агротехнічні заходи залежить від кліматичних умов: угруповання в сільськогосподарських ландшафтах у градієнті кількості опадів містить більше ксерофільних видів, ніж гігрофільних (Karp et al., 2018). Клімат є більш сильним фільтром для рослин, ніж для угруповань метеликів або птахів, які більше зазнають впливу від структури рослинності. Ймовірно, це обумовлене зв'язком структури рослинності та наявних ресурсів і ніш (Zellweger et al., 2017). Площа лісового покриву та ландшафтна складність у межах трансформованих людиною територій були головними композиційними градієнтами, які визначають відгук хребетних як на видовому рівні, так і на рівні угруповання (Herrega et al., 2016). Угруповання птахів у менш лісистих ландшафтах були сформовані і під впливом екологічної фільтрації, і під дією обмежень поширення. Показано, що патерни  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів відрізнялися на відмінних масштабних рівнях і були тісно пов'язані з ландшафтною структурою (Morante-Filho et al., 2016).

Для території Півдня та Південного сходу України накопичено значний науковий матеріал стосовно угруповань птахів природних або атропогенно трансформованих ландшафтів (Volchanetsky, 1940; Koshelev, 2018; Ayubova & Koshelev, 2019). Але питання виявлення факторів, які впливають на  $\alpha$ - та  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів, поки не має свого вирішення за

умов ландшафтного різноманіття відповідної території. Актуальною також залишається проблема ідентифікації індикаторних видів для найбільш типових оселищ (біотопів) території досліджуваної зони. Значна фрагментованість ландшафтного покриву степової зони України за умов його значної антропогенної трансформації робить важливим питання виявлення залежності між показниками різноманіття угруповань птахів та площею біотопів. Метою нашої роботи було, по-перше, виявити закономірності динаміки  $\alpha$ - та  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів залежно від ландшафтного різноманіття та площі території біотопів; по-друге, ідентифікувати індикаторні види для найбільш типових оселищ (біотопів) території Півдня та Південного сходу України.

## Матеріал та методи

Дослідження проведені в ландшафтах Півдня та Південного сходу України (Одеська, Миколаївська, Херсонська та Запорізька області) у гніздові сезони 1991–2019 рр. Застосовували дві основні методики орнітологічних обліків: по трансекті та точковий (Chernichko, Siokhin, Dyadicheva, Kirikova, & Koshelev, 2000; Andriushchenko, Katysh, Popenko, Siokhin, & Chernichko, 2010; Andrushenko & Zhukov, 2016; Koshelev, 2017; Ayubova & Koshelev, 2019). Облік по трансекті проводили в зональних, азональних, інтразональних та антропогенно трансформованих ландшафтах у дельтах рік Дунай, Дністер, Молочна, на Молочному лимані, у штучних лісах, агроландшафтах, степових, лугових, очеретяних, солончакових місцелеребуваннях, на морських островах, у населених пунктах різного типу. Використовували загальноприйнятні методики обліків птахів на піших і човнових маршрутах, майданчиках, абсолютні обліки гнізд у колоніях птахів і кар'єрах (7–10). Ширина облікового коридору за доброї видимості становила 7–8 км, під час дощу – 2–4 км, у тумані – до 500 м (у зазначених границях вона була максимальною для більших видів, а мінімальною – для дрібних птахів і особин, які перебували в зімкнених біотопах з обмеженим оглядом). Точковий облік проводили під час зупинок при огляді одноманітних відкритих територій і різних водойм. У всіх випадках території й акваторії оглядали в 12-Х біноклі й 60-Х телескопі. Залежно від тривалості дня і якості освітленості облік планували протягом усього світлого часу доби з 7:00–7:30 по 15:30–16:00. Крім видової приналежності, фіксували чисельність, біотоп, географічні координати одиночних птахів і центрів найбільших скупчень, а також, якщо була можливість, вік і стать птахів. Дані обліку записували в спеціальні картки, наносили на карти масштабом 1:200000, а потім перенесли в географічну інформаційну базу даних, створену в програмному продукті Arcstar 10.0.

Оцінка біорізноманіття пташиного угруповання, 95%-вий довірчий інтервал і його поділ на  $\alpha$ -,  $\beta$ - і  $\gamma$ -різноманіття були здійснені за допомогою бібліотеки *entropart* (Marcon & Herault, 2015). Кількісні оцінки біорізноманіття пташиного угруповання зроблені з використанням логарифму кількості видів, індексу Шеннона-Вінера, індексу Пієлоу (Pielou, 1975; Maguitan, 2004). Фракціонування матриці відстаней угруповання птахів виконано за допомогою функції *adonis* з бібліотеки *vegan* (Oksanen et al., 2018). Вплив площі та типу біотопу на варіацію індексів різноманіття оцінено за допомогою процедури General linear models (GLM), результати якої вважали вірогідними при  $p < 0,05$ . Силу асоціації між видами птахів і біотопами було визначено за допомогою індексу значення індикатора (IndVal) (De Caceres & Legendre, 2009). Статистичні розрахунки були проведені в R 3.0.2 (<https://www.R-project.org/>) і в Statistica 8,0 (StatSoft Inc., США).

## Результати

Оцінка середнього значення  $\alpha$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів дає значення 11,0 видів з варіюванням від

10,9 до 11,11 (рис. 1). Оцінка  $\gamma$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів дає середнє значення 174 види з варіюванням оцінки від 170 до 177 видів. Оцінка  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів дає середнє значення 15,8 з варіюванням від 15,4 до 16,1.

Оцінка  $\alpha$ -різноманіття угруповань птахів за індексом Шеннона варіює в діапазоні 0,9–3,5 (рис. 2). Відмінності  $\alpha$ -різноманіття за індексом Шеннона між типами біотопів статистично достовірні ( $F = 117,1$ ;  $p < 0,001$ ). Найбільшим різноманіттям за цим індексом характеризуються ліси та лісосмуги, а найменшим різноманіттям – угруповання птахів кар’єрів і обривів (рис. 2). Індекс Шеннона містить у собі два аспекти різноманіття, кожний з яких окремо описується або кількістю видів, або вирівняністю. Між індексом Шеннона та логарифмом кількості видів існує позитивна кореляція ( $r = 0,84$ ;  $p < 0,001$ ). Відмінності за видовим багатством між типами біотопів статистично достовірні ( $F = 94,2$ ;  $p < 0,001$ ). Найбагатшими за кількістю ви-

дів птахів є ліси, лісосмуги та зарості очерету (рис. 2). Найменшим видовим багатством характеризуються степи, солончаки та обриви. Між індексом Шеннона та індексом Пielоу існує позитивна кореляція ( $r = 0,47$ ;  $p < 0,001$ ). Зазначимо, що між кількістю видів та індексом Пielоу статистично достовірної кореляції не встановлено ( $r = -0,04$ ;  $p = 0,24$ ). Це вказує на те, що вирівняність, яка кількісно охарактеризована за допомогою індексу Пielоу, несе додаткову інформацію, незалежну від інформації, яку ми одержуємо з відомостей про кількість видів. Відмінності індексу Пielоу між типами біотопів статистично достовірні ( $F = 96,4$ ;  $p < 0,001$ ). Найбільшою вирівняністю чисельності видів в угрупованні птахів характеризуються степ, лісосмуги та ліси. Найменша вирівненість властива для угруповань кар’єрів, островів і обривів.

Фракціонування  $\beta$ -різноманіття вказує на те, що тип біотопу визначає 37% варіювання цього показника (табл. 1). Роль площі біотопу незначна – цей фактор становить лише 2% варі-

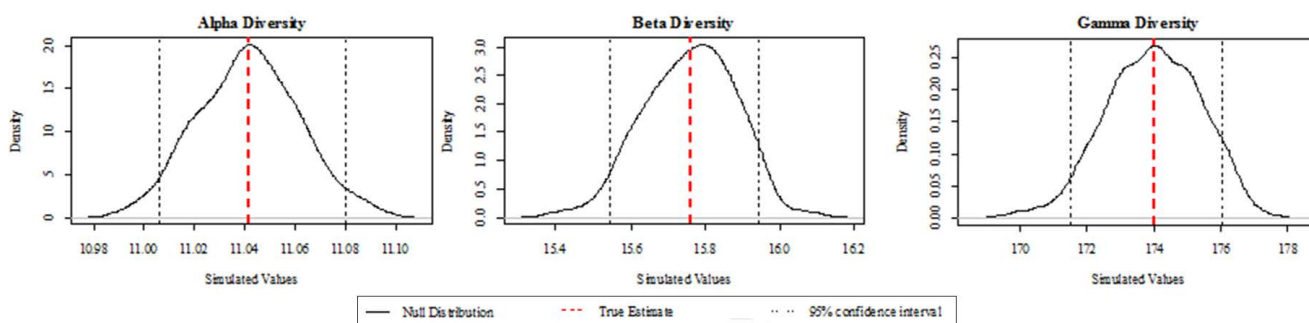


Рис. 1. Оцінка  $\alpha$ -,  $\beta$ - та  $\gamma$ -різноманіття угруповань птахів за кількістю видів

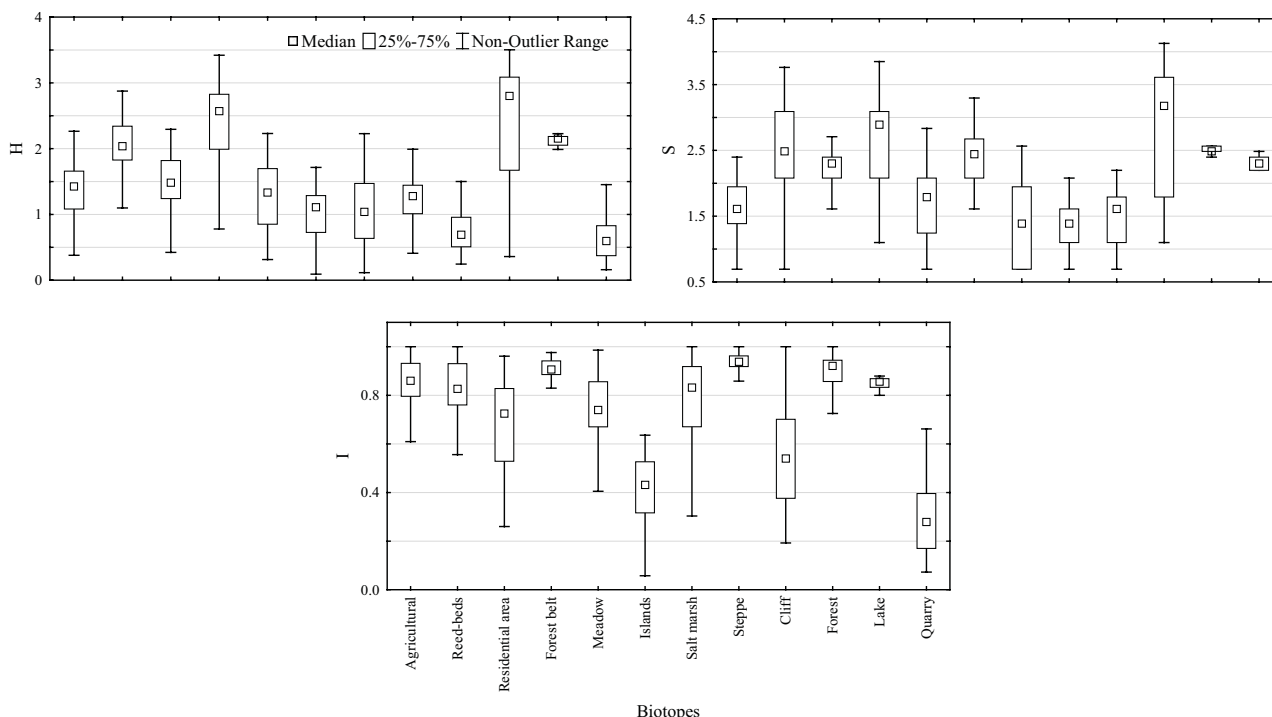


Рис. 2. Індекси різноманіття угруповань птахів: H – індекс Шеннона; S – логарифм кількості видів; I – індекс Пielоу  
 Умовні позначки: вісь ординат – індекс Шеннона; вісь абсцис: Agricultural – агроценози; Cliff – урвища; Forest – заплавної ліс або штучні лісові насадження; Forest belt – лісосмуги; Islands – острови та коси; Lake – внутрішні або заплавні озера; Meadow – луки; Quarry – кар’єри; Reed-beds – очерет або риборозплідні ставки; Residential area – селитебні території; Salt marsh – солончаки; Steppe – степ.



**Таблиця 1.** Фракціонування матриці відстаней угруповання птахів на основі моделі Ареніуса види–площа серед джерел варіації та підгонка лінійної моделі (за застосуванням пермутаційного тесту псевдо  $F$ -відношення)

Джерело $\beta$ -різноманіття	Ступінь вільності	Сума квадратів	$R^2$	$F$ -відношення	$p$ -рівень
Біотоп	11	185,1	0,37	72,1	0,001
Площа	1	11,7	0,02	49,9	0,001
Біотоп×Площа	11	53,0	0,11	20,6	0,001
Залишки	1079	252,0	0,50	-	-
Усього	1102	501,8	1,00	-	-

ювання  $\beta$ -різноманіття. Спільний вплив типу біотопу і площі дорівнює 11% варіювання  $\beta$ -різноманіття.

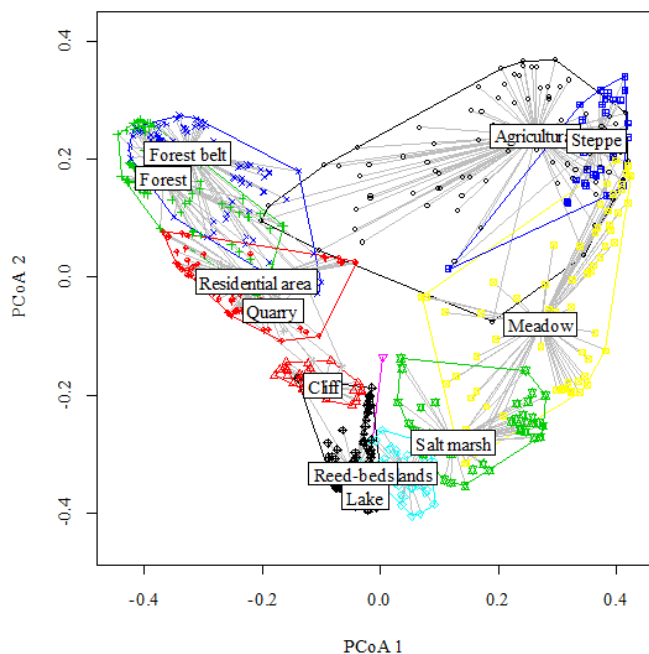
Аналіз структури  $\beta$ -різноманіття свідчить про те, що основним його джерелом є диференціація угруповань у градієнті “відкритий біотоп” (степ, агроценоз) – лісовий біотоп (лісові масиви, штучні лісові насадження) – рис. 3. Важливим аспектом формування  $\beta$ -різноманіття є й градієнт вологості: від озерних екосистем, заростей очерету, гідроморфних солончаків і луків через транзитні позиції до угруповань автоморфних позицій (лісів, степів, сільськогосподарських угідь). У зв’язку з цим необхідно відзначити високий рівень подібності угруповань птахів лісових масивів і лісових смуг. Подібними є також угруповання степів і агроценозів, але агроценози характеризуються набагато вищим рівнем гетерогенності. До складу агроценозів належать види, які близькі до інших типів біотопів – до лісових або лучних. Селитебні угруповання та угруповання кар’єрів мають розглядатися як деривати лісових угруповань. Угруповання скель наближені за своїм складом до водних комплексів,

але можуть відігравати важливу роль у формуванні населення птахів кар’єрів. Найближчі до угруповань птахів відкритих водних просторів є угруповання острівного населення птахів. Перехідним типом угруповань від лучних до водних є тип населення птахів солончаків.

Індекси видового різноманіття угруповань птахів залежать від площі та типів біотопів (табл. 2). Підкреслимо також, що залежність видового різноманіття від площі є специфічною для кожного типу біотопу, що може бути охарактеризоване за допомогою членів регресійної моделі, які відображають взаємодію площі і типів біотопів. GLM-модель з площею та типами біотопів як предиктор здатна пояснити 67% варіювання кількості видів в угрупованні. Кількість видів закономірно збільшується з площею біотопів, про що свідчить статистично достовірний регресійний коефіцієнт. Зазначимо, що характер залежності кількості видів від площі різний для конкретних типів біотопу. Ця залежність може бути показана і за допомогою регресійних коефіцієнтів. Можна виділити біотопи з високим рівнем залежності кількості видів від площі. До їх числа входять лісові смуги, лісові масиви, зарості очерету. До числа біотопів, у межах яких зв’язок кількість видів–площа не є значним, можна віднести луки і солончаки, які населені спеціалізованими видами. До групи з відсутністю статистично достовірного зв’язку між кількістю видів і площею біотопів, або навіть з негативним зв’язком, можна включити антропогенно трансформовані чи динамічні природні біотопи (піщані намівні острови і коси лиманів, сільськогосподарські, селитебні території, обриви, степи, озера). Можна запропонувати, що видове багатство цих біотопів формується за рахунок представників інших біотопів унаслідок фактору ландшафтного різноманіття. Зі збільшенням площі деяких моноценозів (степового, озерного або острівного) відносна зона контакту зі сусідніми біотопами зменшується, чому й видове багатство моноценозів знижується разом зі збільшенням їх площі.

GLM-модель здатна пояснити 62% варіації індексу Шеннона. Площа біотопів не є статистично вірогідним предиктором індексу Шеннона, очевидно, з огляду на значні варіації в характері взаємозв’язку залежно від типу біотопу. Для лісових смуг, лісів, очерету та солончаків існує позитивна кореляція між індексом Шеннона і площею відповідного біотопу. Для степів і озерних біотопів залежність є зворотною. Для інших типів біотопів зв’язок не встановлений. GLM-модель здатна пояснити 54% варіації індексу Пієлоу. Зі збільшенням площі біотопу індекс Пієлоу в цілому зменшується. Ця картина найбільш проявляється для озерних біотопів, лісових масивів, луків і заростей очерету. Для солончаків існує зворотна залежність: за збільшенням площі індекс Пієлоу збільшується. Для інших біотопів немає статистично вірогідних відносин між площею та індексом Пієлоу. У цілому зі збільшенням площі біотопів серед видів птахів найчастіше перевагу мають найчисельніші види, унаслідок чого вирівняність чисельності видів в угрупованні зменшується.

Зв’язок з типами біотопів на основі індексу значення індикатора IndVal (De Caceres & Legendre, 2009) дозволив встановити



**Рис.3.** Структура  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів, яке оцінено за моделлю Ареніуса залежно від типу біотопу  
Умовні позначки: осі абсцис та ординат – головні координатні осі 1 та 2; Agricultural – агроценози; Cliff – урвища; Forest – заплашний ліс або штучні лісові насадження; Forest belt – лісо-смуги; Islands – острови та коси; Lake – внутрішні або заплавні озера; Meadow – луки; Quarry – кар’єри; Reed-beds – очерет або риборозплідні ставки; Residential area – селитебні території; Salt marsh – солончаки; Steppe – степ.

**Таблиця 2.** Вплив площі та типу біотопу на індекси різноманіття за результатами процедури GLM-аналізу (показано тільки статистично вірогідні регресійні коефіцієнти для  $p < 0,05$ )\*

Предиктор	Видове багатство, $R_a = 0,67,$ $F = 96,7,$ $p < 0,001$	Індекс Шеннона, $R_a = 0,62,$ $F = 80,7,$ $p < 0,001$	Індекс Пієлоу, $R_a = 0,54,$ $F = 56,7,$ $p < 0,001$
Площа біотопу	0,18±0,06	-	-0,18±0,08
Тип біотопу			
Agricultural	-0,20±0,03	-	0,26±0,03
Reed-beds	0,13±0,02	0,19±0,02	0,19±0,03
Residential area	0,07±0,02	-	-0,08±0,03
Forest belt	0,51±0,03	0,57±0,03	0,22±0,03
Meadow	-0,20±0,02	-0,11±0,03	0,13±0,03
Islands	-	-0,24±0,08	-0,50±0,08
Salt marsh	-0,30±0,02	-0,22±0,02	0,06±0,02
Steppe	-0,28±0,02	-0,11±0,02	0,33±0,03
Cliff	-0,21±0,02	-0,28±0,02	-0,26±0,03
Forest	0,36±0,02	0,41±0,02	0,21±0,03
Lake	0,09±0,02	0,13±0,03	0,09±0,03
Взаємодія між площею та типом біотопу			
Area × Agricultural	-	-	-
Area × Reed-beds	0,17±0,02	0,10±0,02	-0,09±0,03
Area × Residential area	-	-	-
Area × Forest belt	0,22±0,03	0,17±0,03	-
Area × Meadow	0,06±0,02	-	-0,13±0,03
Area × Islands	-	-	-
Area × Salt marsh	0,14±0,03	0,16±0,03	0,08±0,03
Area × Steppe	-0,18±0,02	-0,16±0,02	-
Area × Cliff	-0,07±0,03	-	-
Area × Forest	0,16±0,02	0,09±0,02	-0,05±0,03
Area × Lake	-0,11±0,04	-0,14±0,04	-0,11±0,05

\*Умовні позначки: вісь абсцис та ординат – головні координатні осі 1 та 2; Agricultural – агроценози; Cliff – урвища; Forest – заплашний ліс або штучні лісові насадження; Forest belt – лісосмуги; Islands – острови та коси; Lake – внутрішні або заплавні озера; Meadow – луки; Quarry – кар’єри; Reed-beds – очерет або риборозплідні ставки; Residential area – селитебні території; Salt marsh – солончаки; Steppe – степ.

індикаторні види біотопів (табл. 3). Індикатором агроценозів є тільки один вид – степовий жайворонок *Melanocorypha calandra*. Індикатором обривів (по берегах лиманів і моря) є галагаз звичайний *Tadorna tadorna*. Цей вид зустрічається в очереті, на островах, зрідка – на луках і в кар’єрах. Однак найбільш поширеним і численним вважається на обривах, що дозволяє розглядати його як найбільш специфічного мешканця цього біотопу.

Індикаторами лісових масивів є 36 видів птахів: *Acanthis cannabina*, *Accipiter gentilis*, *Anthus trivialis*, *Buteo buteo*, *Caprimulgus europaeus*, *Carduelis carduelis*, *Chloris chloris*, *Coccothraustes coccothraustes*, *Dendrocopos major*, *Dendrocopos minor*, *Dendrocopos syriacus*, *Erithacus rubecula*, *Falco columbaris*, *Falco subbuteo*, *Ficedula albicollis*, *Fringilla coelebs*, *Garrulus glandarius*, *Hippolais icterina*, *Lanius collurio*, *Lanius minor*, *Lullula arborea*, *Luscinia luscinia*, *Muscicapa striata*, *Oriolus oriolus*, *Otus scops*, *Parus caeruleus*, *Parus major*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Phylloscopus collybita*, *Phylloscopus trochilus*, *Streptopelia turtur*, *Sylvia atricapilla*, *Sylvia borin*, *Sylvia nisoria*, *Turdus merula*, *Turdus philomelos*.

Індикаторами штучних лісових смуг є 20 видів птахів: *Asio flammeus*, *Asio otus*, *Buteo rufinus*, *Columba palumbus*, *Corvus corax*,

*Corvus cornix*, *Corvus frugilegus*, *Corvus monedula*, *Coturnix coturnix*, *Cuculus canorus*, *Emberiza calandra*, *Emberiza citrinella*, *Emberiza hortulana*, *Falco tinnunculus*, *Falco vespertinus*, *Jynx torquilla*, *Perdix perdix*, *Phasianus colchicus*, *Pica pica*, *Sylvia communis*.

Індикаторами острівних біотопів є 15 видів птахів: *Acrocephalus agricola*, *Charadrius alexandrinus*, *Charadrius dubius*, *Egretta garzetta*, *Gelochelidon nilotica*, *Haematopus ostralegus*, *Larus cachinnans*, *Larus genei*, *Larus melanocephalus*, *Mergus serrator*, *Phalacrocorax carbo*, *Recurvirostra avosetta*, *Sterna albifrons*, *Sterna hirundo*, *Thalasseus sandvicensis*.

Індикаторами озерних біотопів є 5 видів птахів: *Anas querquedula*, *Anas strepera*, *Chlidonias hybrida*, *Chlidonias leucopterus*, *Chlidonias niger*.

Індикаторами лучних біотопів є 8 видів птахів: *Alauda arvensis*, *Anthus pratensis*, *Crex crex*, *Motacilla citreola*, *Motacilla feldegg*, *Motacilla flava*, *Saxicola rubetra*, *Saxicola torquata*.

Індикаторами біотопів у кар’єрах є 6 видів птахів: *Alcedo atthis*, *Athene noctua*, *Coracias garrulus*, *Merops apiaster*, *Oenanthe oenanthe*, *Riparia riparia*.

Індикаторами біотопів у заростях очерету є 27 видів птахів: *Acrocephalus arundinaceus*, *Acrocephalus schoenobaenus*,

Таблиця 3. Індикаторні види для типів біотопів (без урахування комбінації індикаторних видів між біотопами)

Вид	Біотоп												Статистики	
	Agric- ultural	Cliff	Forest	Forest belt	Islands	Lake	Mea- dow	Quarry	Reed- beds	Resi- dential area	Salt marsh	Steppe	Stat	p-рівень
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Acanthis cannabina</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,53	0,001
<i>Accipiter gentilis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,28	0,012
<i>Acrocephalus agricola</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,65	0,001
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,68	0,001
<i>Acrocephalus palustris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,10	0,308
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,36	0,006
<i>Acrocephalus scirpaceus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,71	0,001
<i>Aegithalos caudatus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Alauda arvensis</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,44	0,011
<i>Alcedo atthis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,20	0,038
<i>Anas clypeata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,49	0,001
<i>Anas platyrhynchos</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,63	0,001
<i>Anas querquedula</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,71	0,001
<i>Anas strepera</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,50	0,001
<i>Anser anser</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,72	0,001
<i>Anthus campestris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,45	0,001
<i>Anthus pratensis</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,25	0,006
<i>Anthus trivialis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,58	0,001
<i>Apus apus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,33	0,005
<i>Ardea cinerea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,66	0,001
<i>Ardea purpurea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,68	0,001
<i>Ardeola ralloides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,21	0,074
<i>Asio flammeus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,27	0,022
<i>Asio otus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,58	0,001
<i>Athene noctua</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,81	0,001
<i>Aythya ferina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,64	0,001
<i>Aythya nyroca</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,23	0,062
<i>Botaurus stellaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,60	0,001
<i>Bucephala clangula</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,10	0,282
<i>Burhinus oedicnemus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,13	0,177
<i>Buteo buteo</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,50	0,001
<i>Buteo rufinus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,24	0,007
<i>Calandrella rufescens</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,18	0,098
<i>Caprimulgus europaeus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,63	0,001
<i>Carduelis carduelis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,44	0,003
<i>Certhia familiaris</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Charadrius alexandrinus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,62	0,001
<i>Charadrius dubius</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,001
<i>Chlidonias hybrida</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,28	0,022
<i>Chlidonias leucopterus</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,28	0,029
<i>Chlidonias niger</i>	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	0,26	0,041
<i>Chloris chloris</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,66	0,001
<i>Ciconia ciconia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,55	0,001
<i>Circus aeruginosus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,80	0,001
<i>Circus cyaneus</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,19	0,108
<i>Coccothraustes coccothraustes</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,52	0,001
<i>Columba oenas</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Columba palumbus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,49	0,001
<i>Coracias garrulus</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,81	0,001
<i>Corvus corax</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,44	0,002

Продовження таблиці 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Corvus cornix</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,54	0,001
<i>Corvus frugilegus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,36	0,005
<i>Corvus monedula</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,37	0,004
<i>Coturnix coturnix</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,35	0,006
<i>Crex crex</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,26	0,010
<i>Cuculus canorus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,59	0,001
<i>Cygnus olor</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,55	0,001
<i>Delichon urbica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,36	0,002
<i>Dendrocopos major</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,58	0,001
<i>Dendrocopos minor</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,53	0,001
<i>Dendrocopos syriacus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,45	0,001
<i>Dryocopus martius</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Egretta alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,49	0,001
<i>Egretta garzetta</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,33	0,004
<i>Emberiza calandra</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,62	0,001
<i>Emberiza citrinella</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,35	0,002
<i>Emberiza hortulana</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,50	0,001
<i>Emberiza melanocephala</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,09	0,732
<i>Emberiza schoeniclus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,55	0,001
<i>Erithacus rubecula</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,001
<i>Falco columbaris</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,29	0,013
<i>Falco subbuteo</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,45	0,001
<i>Falco tinnunculus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,67	0,001
<i>Falco vespertinus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,59	0,001
<i>Ficedula albicollis</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,51	0,001
<i>Ficedula hypoleuca</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Ficedula parva</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,12	0,212
<i>Fringilla coelebs</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,80	0,001
<i>Fulica atra</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,81	0,001
<i>Galerida cristata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,68	0,001
<i>Gallinula chloropus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,67	0,001
<i>Garrulus glandarius</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,54	0,001
<i>Gelochelidon nilotica</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,32	0,003
<i>Glareola pratincola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0,37	0,002
<i>Haematopus ostralegus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,73	0,001
<i>Haliaeetus albicilla</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Himantopus himantopus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0,54	0,001
<i>Hippolais icterina</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,001
<i>Hirundo rustica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,92	0,001
<i>Hydroprogne caspia</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,14	0,069
<i>Ixobrychus minutus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,50	0,001
<i>Jynx torquilla</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,50	0,002
<i>Lanius collurio</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,68	0,001
<i>Lanius minor</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,001
<i>Larus cachinnans</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,97	0,001
<i>Larus genei</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,52	0,001
<i>Larus ichthyaetus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,25	0,053
<i>Larus melanocephalus</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,38	0,002
<i>Larus ridibundus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,13	0,066
<i>Limosa limosa</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,09	0,412
<i>Locustella luscinioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,63	0,001
<i>Lullula arborea</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,49	0,001
<i>Luscinia luscinia</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,78	0,001



Продовження таблиці 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Luscinia megarhynchos</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,14	0,107
<i>Luscinia svecica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,57	0,001
<i>Melanocorypha calandra</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,68	0,001
<i>Mergus serrator</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,36	0,003
<i>Merops apiaster</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,80	0,001
<i>Milvus migrans</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Motacilla alba</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,64	0,001
<i>Motacilla citreola</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,52	0,001
<i>Motacilla feldegg</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,62	0,001
<i>Motacilla flava</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,89	0,001
<i>Muscicapa striata</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,56	0,001
<i>Netta rufina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,34	0,007
<i>Nycticorax nycticorax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,39	0,001
<i>Oenanthe isabellina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,37	0,002
<i>Oenanthe oenanthe</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,45	0,001
<i>Oenanthe pleschanka</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0,29	0,012
<i>Oriolus oriolus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,64	0,001
<i>Otus scops</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,58	0,001
<i>Pandion haliaetus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Panurus biarmicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,56	0,001
<i>Parus ater</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Parus caeruleus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,63	0,001
<i>Parus major</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,73	0,001
<i>Passer domesticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,85	0,001
<i>Passer montanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,56	0,001
<i>Perdix perdix</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,60	0,001
<i>Phalacrocorax carbo</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,81	0,001
<i>Phalacrocorax pygmaeus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,10	0,308
<i>Phasianus colchicus</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,67	0,001
<i>Phoenicurus ochruros</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,29	0,012
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,001
<i>Phylloscopus collybita</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,54	0,001
<i>Phylloscopus trochilus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,40	0,001
<i>Pica pica</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,84	0,001
<i>Picus canus</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Platalea leucorodia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,10	0,308
<i>Plegadis falcinellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,17	0,068
<i>Podiceps cristatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,45	0,002
<i>Podiceps grisegena</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,47	0,001
<i>Podiceps nigricollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,17	0,059
<i>Podiceps ruficollis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,43	0,002
<i>Porzana parva</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,54	0,001
<i>Porzana porzana</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,09	0,401
<i>Porzana pusilla</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,08	0,457
<i>Rallus aquaticus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,69	0,001
<i>Recurvirostra avosetta</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,67	0,001
<i>Remiz pendulinus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,16	0,156
<i>Riparia riparia</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	0,88	0,001
<i>Saxicola rubetra</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,67	0,001
<i>Saxicola torquata</i>	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	0,53	0,001
<i>Somateria mollissima</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,20	0,057
<i>Sterna albifrons</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,76	0,001
<i>Sterna hirundo</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,94	0,001

Закінчення таблиці 3

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Streptopelia decaocto</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,60	0,001
<i>Streptopelia turtur</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,87	0,001
<i>Strix aluco</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Sturnus vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,74	0,001
<i>Sylvia atricapilla</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,59	0,001
<i>Sylvia borin</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,59	0,001
<i>Sylvia communis</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	0,56	0,001
<i>Sylvia curruca</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Sylvia nisoria</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,57	0,001
<i>Tadorna ferruginea</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	0,19	0,100
<i>Tadorna tadorna</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,75	0,001
<i>Thalasseus sandvicensis</i>	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	0,74	0,001
<i>Tringa totanus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0,49	0,001
<i>Troglodytes troglodytes</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,615
<i>Turdus merula</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,65	0,001
<i>Turdus philomelos</i>	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,61	0,001
<i>Upupa epops</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	0,68	0,001
<i>Vanellus vanellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	0,86	0,001

*Acrocephalus scirpaceus*, *Anas clypeata*, *Anas platyrhynchos*, *Anser anser*, *Ardea cinerea*, *Ardea purpurea*, *Aythya ferina*, *Botaurus stellaris*, *Circus aeruginosus*, *Cygnus olor*, *Egretta alba*, *Emberiza schoeniclus*, *Fulica atra*, *Gallinula chloropus*, *Ixobrychus minutus*, *Locustella luscinioides*, *Luscinia svecica*, *Netta rufina*, *Nycticorax nycticorax*, *Panurus biarmicus*, *Podiceps cristatus*, *Podiceps griseigena*, *Podiceps ruficollis*, *Porzana parva*, *Rallus aquaticus*.

Індикаторами селитебних територій є 12 видів птахів: *Apus apus*, *Ciconia ciconia*, *Delichon urbica*, *Galerida cristata*, *Hirundo rustica*, *Motacilla alba*, *Passer domesticus*, *Passer montanus*, *Phoenicurus ochruros*, *Streptopelia decaocto*, *Sturnus vulgaris*, *Upupa epops*.

Індикаторами солончаків є 4 види птахів: *Glaucola pratincta*, *Himantopus himantopus*, *Tringa totanus*, *Vanellus vanellus*.

Індикаторами степових біотопів є 3 види птахів: *Anthus campestris*, *Oenanthe isabellina*, *Oenanthe pleschanka*.

## Обговорення

Отримані результати свідчать про високий рівень різноманіття птахів Півдня та Південного сходу України. Показники  $\beta$ -різноманіття також розкривають високий рівень специфічності досліджених типів біотопів. Найбільш вражаючим результатом є те, що видове різноманіття степових зональних угруповань є катастрофічно низьким, а угруповання включають переважно тривіальні види птахів. Така ситуація є наслідком значної антропогенної трансформації даної території, яка викликана надмірною розораністю земель регіону. Осередками різноманіття є залишки азонанальних, інтразонанальних або водних екосистем, які меншою мірою зазнали антропогенного впливу.

Безумовно, як позитивну ознаку можна розглядати ту обставину, що основними ординатами структурування угруповань птахів є природні фактори: рівень розвитку лісової або степової рослинності та рівень зволоження екотопів. В екологічному просторі вельми антропогенно трансформовані угруповання знаходяться в досить великій близькості до угруповань природних екосистем. Це можна розглядати як ознаку наявності механізмів відновлення різноманіття та підтримання екологічної стійкості природних комплексів. Безумовно, що реалізація потенціалу відновлення екосистем можлива за умов впровадження активних природоохоронних заходів. Наші результати розкривають два основних аспекти таких заходів: розширення

площ осередків біологічного різноманіття та збільшення ландшафтно-екологічного різноманіття природоохоронних територій. Залежність показників різноманіття від площі території є чітким маркером наявності механізмів стійкості екосистеми. Збільшення різноманіття зі зростанням площі є ознакою такої стійкості, у той час як антропогенно-трансформовані території, навпаки, мають тенденцію до збіднення різноманіття при їх поширенні. Тільки наявність рефугіумів, які знаходяться поруч, є умовою відновлення біологічного різноманіття територій, які зазнали значного антропогенного впливу.

Виявлені індикаторні плеяди мають два аспекти: практичний та теоретичний. Теоретичний аспект розкриває тенденції пристосування видів до певних умов існування, внаслідок чого виникає функціональний зв'язок з оселищами, що і є основою для формування індикаторних плеяд. Практичний аспект дозволяє розкривати за допомогою індикаторних видів зміст і тенденції динаміки реальних угруповань та є основою для наукового прогнозування майбутнього стану екосистем.

## Висновки

1. Середнє значення  $\alpha$ -різноманіття угруповань птахів природних та антропогенно трансформованих ландшафтів Півдня та Південного сходу України становить 11 видів,  $\gamma$ -різноманіття – 174 види;  $\beta$ -різноманіття має значення 15,8. Найбагатшими за кількістю видів є ліси, лісосмуги та зарості очерету. Найменшим видовим багатством характеризуються степи, солончаки та обриви. Між індексом Шеннона та індексом Писелу існує позитивна кореляція, а між кількістю видів та індексом Писелу статистично достовірної кореляції не встановлено.

2. Тип біотопу визначає 37% варіювання  $\beta$ -різноманіття угруповань птахів, а площа біотопу – лише 2% варіювання цього показника. Спільний вплив типу біотопу і площі встановлює 11% варіювання  $\beta$ -різноманіття. Основним джерелом мінливості  $\beta$ -різноманіття є диференціація угруповань у градієнті “відкритий біотоп (степ, ароценоз) – лісовий біотоп (лісові масиви, штучні лісові насадження)”. Важливим аспектом формування  $\beta$ -різноманіття вважається також градієнт вологості: від озерних екосистем, заростей очерету, гідроморфних солончаків і луків через транзитні позиції до угруповань автоморфних позицій (лісів, степів, сільськогосподарських угідь).

3. Індикаторами агроценозів та обривів є лише по одному виду птахів, індикаторами лісових масивів – 36 видів, штучних лісових смуг – 20 видів, острівних біотопів – 15 видів, озерних біотопів – 5 видів, лучних біотопів – 8 видів, індикаторами біотопів у кар'єрах виявили 6 видів птахів, біотопів у заростях очерету – 27 видів, селитебних територій – 12 видів, солончаків – 4 види, а індикаторами степових біотопів зареєстровано 3 види птахів.

У подальшому дослідження в цьому напрямку триватимуть, а саме – буде оцінено роль філогенетичного та екологічного різноманіття у визначенні патернів реагування угруповань птахів на вплив природних та антропогенних факторів.

## References

- Ammon, E. M., & Stacey, P. B. (1997). Avian nest success in relation to past grazing regimes in a montane riparian system. *Condor*, 99(1), 7–13. doi: [10.2307/1370219](https://doi.org/10.2307/1370219)
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of beta diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14, 19–28. doi: [10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x)
- Andriushchenko, Y. A., Katysh, S., Popenko, V., Siokhin, V., & Chernichko, Y. (2010). Methods of the birds recording for assessment of the resources of hunting species of wetland bird within hunting farms in the Azov-Black Sea region of Ukraine. Lahuna press, Melitopol (in Ukrainian).
- Andrushenko, A. Y., & Zhukov, A. V. (2016). Scale-dependent effects in structure of the wintering ecological niche of the mute swan during wintering in the gulf of Sivash. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 6(3), 234–247 (in Russian). doi: [10.15421/201691](https://doi.org/10.15421/201691)
- Angeler, D. G. (2013). Revealing a conservation challenge through partitioned long-term beta diversity: increasing turnover and decreasing nestedness of boreal lake metacommunities. *Diversity and Distributions*, 19, 772–781. doi: [10.1111/ddi.12029](https://doi.org/10.1111/ddi.12029)
- Ayubova, E. M., & Koshelev, V. A. (2019). The effect of pyrogenic succession on breeding birds of shelter belts in the north-western part of the Azov Sea Region. *Vestnik Zoologii*, 53(2), 149–154. doi: [10.2478/vzoo-2019-0015](https://doi.org/10.2478/vzoo-2019-0015)
- Baselga, A. (2007). Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Sojininen et al. *Ecography*, 30, 838–841. doi: [10.1111/j.2007.0906-7590.05191.x](https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05191.x)
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 134–143. doi: [10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x)
- Baselga, A., Gomez-Rodriguez, C., & Lobo, J. M. (2012). Historical legacies in world Amphibian diversity revealed by the turnover and nestedness components of beta diversity. *PLoS One* 7. doi: [10.1371/journal.pone.0032341](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032341)
- Blake, J. G., & Loiselle, B. A. (2000). Diversity of birds along an elevational gradient in the Cordillera Central, Costa Rica. *The Auk*, 117(3), 663–686. doi: [10.1642/0004-8038\(2000\)117](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2000)117)
- Chernichko, I. I., Siokhin, V. D., Dyadicheva, E. A., Kirikova, T. A., & Koshelev, A. I. (2000). Milk estuary. Number and placement of nesting near-water birds of the Azov-Black Sea region. Branta, Melitopol (in Russian).
- Coops, N. C., & Catling, P. C. (2000). Estimating forest complexity in relation to time since fire. *Austral Ecology*, 25, 344–351. doi: [10.1046/j.1442-9993.2000.01045.x](https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2000.01045.x)
- Cousin, J. A., & Phillips, R. D. (2008). Habitat complexity explains species-specific occupancy but not species richness in a Western Australian woodland. *Australian Journal of Zoology*, 56(2), 95–102. doi: [10.1071/ZO07065](https://doi.org/10.1071/ZO07065)
- Dapporto, L., Fattorini, S., Voda, R., Dinca, V., & Vila, R. (2014). Biogeography of western Mediterranean butterflies: combining turnover and nestedness components of faunal dissimilarity. *Journal of Biogeography*, 41, 1639–1650. doi: [10.1111/jbi.12315](https://doi.org/10.1111/jbi.12315)
- de Caceres, M., & Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology*, 90, 3566–3574. doi: [10.1890/08-1823.1](https://doi.org/10.1890/08-1823.1)
- Dobrovolski, R., Melo, A. S., Cassemiro, F. A. S., & Diniz, J. A. F. (2012). Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness components of beta diversity. *Ecology and Biogeography*, 21, 191–197. doi: [10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x](https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x)
- Edenius, L., & Sjöberg, K. (1997). Distribution of birds in natural landscape mosaics of oldgrowth forests in northern Sweden: relations to habitat area and landscape context. *Ecography*, 20, 425–431. doi: [10.1111/j.1600-0587.1997.tb00410.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1997.tb00410.x)
- Ford, H. A., Barrett, G. W., Saunders, D. A., & Recher, H. F. (2001). Why have birds in the woodlands of Southern Australia declined? *Biological Conservation*, 97, 71–88. doi: [10.1016/S0006-3207\(00\)00101-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00101-4)
- Hansson, L. (1994). Vertebrate distributions relative to clear-cut edges in a boreal forest landscape. *Landscape Ecology*, 9, 105–115. doi: [10.1007/BF00124377](https://doi.org/10.1007/BF00124377)
- Heaney, L. R. (2001). Small mammal diversity along elevational gradients in the Philippines: an assessment of patterns and hypotheses. *Global Change Biology*, 10, 15–39. doi: [10.1046/j.1466-822x.2001.00227.x](https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00227.x)
- Herrera, J. M., Salgueiro, P. A., Medinas, D., Costa, P., Encarnacao, C., & Mira, A. (2016). Generalities of vertebrate responses to landscape composition and configuration gradients in a highly heterogeneous Mediterranean region. *Journal of Biogeography*, 43, 1203–1214. doi: [10.1111/jbi.12720](https://doi.org/10.1111/jbi.12720)
- Hildén, O. (1965). Habitat selection in birds: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 2, 54–75.
- Holt, B., Lessard, J. P., Borregaard, M. K., Fritz, S. A., Araujo, M. B., Dimitrov, D., Fabre, P. H., Graham, C. H., Graves, G. R., Jonsson, K. A., Nogues-Bravo, D., Wang, Z. H., Whittaker, R. J., Fjeldsa, J., & Rahbek, C. (2013). An update of wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339, 74–78. doi: [10.1126/science.1228282](https://doi.org/10.1126/science.1228282)
- Hulbert, A. H. (2004). Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecology Letters*, 7, 714–720. doi: [10.1111/j.1461-0248.2004.00630.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00630.x)
- Jamoneau, A., Passy, S. I., Sojininen, J., Leboucher, T., & Tison-Rosebery, J. (2018). Beta diversity of diatom species and ecological guilds: response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology*, 63, 62–73. doi: [10.1111/fwb.12980](https://doi.org/10.1111/fwb.12980)
- Jankowski, J. E., Ciecka, A. L., Meyer, N. Y., & Rabenold, K. N. (2009). Beta diversity along environmental gradients: implications of habitat specialization in tropical montane landscapes. *Journal of Animal Ecology*, 78, 315–327. doi: [10.1111/j.1365-2656.2008.01487.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01487.x)
- Karp, D. S., Frishkoff, L. O., Echeverri, A., Zook, J., Juarez, P., & Chan, K. M. A. (2018). Agriculture erases climate-driven diversity in Neotropical bird communities. *Global Change Biology*, 24, 338–349. doi: [10.1111/gcb.13821](https://doi.org/10.1111/gcb.13821)
- Koshelev, V. (2018). Nest Ornitocomplexes and the Functional Role of Birds in Sandy and Clay Careers in the South of Zaporozhia Region. *Biological Bulletin of Bogdan Khmelnytskyi Melitopol State Pedagogical University*, 2, 20–31 (in Ukrainian).
- Koshelev, V. A. (2017). Ornithocomplexes reeds: the structure, dynamics, problems of protection. *Biology and valeology*, 19, 16–27 (in Russian). doi: [10.5281/zenodo.1107832](https://doi.org/10.5281/zenodo.1107832)
- Kreft, H., & Jetz, W. (2010). A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography*, 37, 2029–2053. doi: [10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02375.x)
- Kricher, J. C. (1972). Bird Species Diversity: The Effect of Species Richness and Equitability on the Diversity Index *Ecology*, 53(2), 278–282. doi: [10.2307/1934082](https://doi.org/10.2307/1934082)
- Legendre, P., Borcard, D., & Peres-Neto, P. R. (2005). Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community

- composition data. *Ecological Monographs*, 75, 435–450. doi: [10.1890/05-0549](https://doi.org/10.1890/05-0549)
- Lennon, J. J., Koleff, P., Greenwood, J. J. D., & Gaston, K. J. (2001). The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70, 966–979. doi: [10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x](https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x)
- Li, T., Chu, H., Qi, Y., Li, C., Ping, X., Sun, Y., & Jiang, Z. (2019). Alpha and beta diversity of birds along elevational vegetation zones on the southern slope of Altai Mountains: Implication for conservation. *Global Ecology and Conservation*, 19, e00643. doi: [10.1016/j.gecco.2019.e00643](https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00643)
- Liggins, L., Booth, D. J., Figueira, W. F., Trembl, E. A., Tonk, L., Ridgway, T., Harris, D. A., & Riginos, C. (2015). Latitude-wide genetic patterns reveal historical effects and contrasting patterns of turnover and nestedness at the range peripheries of a tropical marinefish. *Ecography*, 38, 1212–1224. doi: [10.1111/ecog.01398](https://doi.org/10.1111/ecog.01398)
- Ludwig, J. A., Eager, R. W., Liedloff, A. C., McCosker, J. C., Hannah, D., Thurgate, N. Y., Woinarski, J. C. Z., & Catterall, C. P. (2000). Clearing and grazing impacts on vegetation patch structures and fauna counts in eucalypt woodland, central Queensland. *Pacific Conservation Biology*, 6, 254–272. doi: [10.1071/PC000254](https://doi.org/10.1071/PC000254)
- Maamar, B., Nouar, B., Soudani, L., Maatoug, M., Azzaoui, M., Kharytonov, M., Wiche, O. & Zhukov, O. (2018). Biodiversity and dynamics of plant groups of Chebket El Melhassa region (Algeria). *Biosystems Diversity*, 26(1), 62–70. doi: [10.15421/011810](https://doi.org/10.15421/011810)
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, 42, 594–598. doi: [10.2307/1932254](https://doi.org/10.2307/1932254)
- MacArthur, R. H., MacArthur, J. W., & Preer J. (1962). On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. *The American Naturalist*, 96, 167–174.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring biological diversity*. Oxford, UK, Blackwell Publishing.
- Marcon, E., & Herault, B. (2015). Entropart: An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, 67(8), 1–26. doi: [10.18637/jss.v067.i08](https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08)
- McCain, C. M. (2004). The mid-domain effect applied to elevational gradients: species richness of small mammals in Costa Rica. *Journal of Biogeography*, 31(1), 19–31. doi: [10.1046/j.0305-0270.2003.00992.x](https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00992.x)
- Morante-Filho, J. C., Arroyo-Rodriguez, V., & Faria, D. (2016). Patterns and predictors of beta-diversity in the fragmented Brazilian Atlantic forest: a multiscale analysis of forest specialist and generalist birds. *Journal of Animal Ecology*, 85, 240–250. doi: [10.1111/1365-2656.12448](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12448)
- Negadi, M., Hassani, A., Ait Hammou, M., Dahmani, W., Miara, M. D., Kharytonov, M., & Zhukov, O. (2018). Diversity of Diatom epilithons and quality of water from the subbasin of Oued Mina (district of Tiaret, Algeria). *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 103–117. doi: [10.15421/2017\\_194](https://doi.org/10.15421/2017_194)
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2018). *Community Ecology Package*. R package version 2.5-2. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Penone, C., Weinstein, B. G., Graham, C. H., Brooks, T. M., Rondinini, C., Hedges, S. B., Davidson, A. D., Costa, G. C. (2016). Global mammal beta diversity shows parallel assemblage structure in similar but isolated environments. *Proceedings of the Royal Society B. Biological sciences*, 283(1837). doi: [10.1098/rspb.2016.1028](https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1028)
- Pielou, E. C. (1975). *Ecological Diversity*. Wiley, New York.
- Potapenko, O., Kunah, O. M., & Fedushko, M. P. (2019). The effect of technological oil spill in soil within electrical generation substations, analysed by ecological regime in the context of relief properties. *Biosystems Diversity*, 27(1), 43–50. doi: [10.15421/011907](https://doi.org/10.15421/011907)
- Roth, R. R. (1976). Spatial Heterogeneity and Bird Species Diversity. *Ecology*, 57(4), 773–782. doi: [10.2307/1936190](https://doi.org/10.2307/1936190)
- Saniga, M. (1995). Breeding bird communities of the fir-beech to the dwarfed-pines vegetation tiers in the Veľká Fatra and Malá Fatra mountains. *Biologia*, Bratislava, 50, 185–193.
- Si, X. F., Baselga, A., & Ding, P. (2015). Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS One*, 10. doi: [10.1371/journal.pone.0127692](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127692)
- Socolar, J. B., Gilroy, J. J., Kunin, W. E., & Edwards, D. P. (2016). How should beta-diversity inform biodiversity conservation? Trends in Ecology and Evolution, 31, 67–80. doi: [10.1016/j.tree.2015.11.005](https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005)
- Sokolov, S. G. & Zhukov, A. V. (2017). Functional Diversity of a Parasite Assemblages of the Chinese Sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Odontobutidae) and Habitat Structure of the Host. *Biology Bulletin*, 44(3), 331–336. doi: [10.1134/S1062359017020182](https://doi.org/10.1134/S1062359017020182)
- Sokolov, S. G., & Zhukov, A. V. (2014). Variation trends in the parasite assemblages of the Chinese sleeper *Percottus glenii* (Actinopterygii: Odontobutidae) in its native habitat. *Biology Bulletin*, 41(5), 468–477. doi: [10.1134/S1062359014050100](https://doi.org/10.1134/S1062359014050100)
- Sokolov, S. G., & Zhukov, A. V. (2016). The Diversity of Parasites in the Chinese Sleeper *Percottus glenii* Dybowski, 1877 (Actinopterygii: Perciformes) under the Conditions of Large-Scale Range Expansion. *Biology Bulletin*, 43(4), 374–383. doi: [10.1134/s1062359016040129](https://doi.org/10.1134/s1062359016040129)
- Volchanetsky, I. B. (1940). The main features of the fauna development in agromelioration planted forests of the steppe zone of Ukraine. *Transactions of Zoobiological Institute*, 8–9, 26–33 (in Russian).
- Watson, J. E. M., Whittaker, R. J., & Dawson, T. P. (2004). Habitat structure and proximity to forest edge affect the abundance and distribution of forest-dependent birds in tropical coastal forests of southern Madagascar. *Biological Conservation*, 120, 311–327. doi: [10.1016/j.biocon.2004.03.004](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.004)
- Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338. doi: [10.2307/1943563](https://doi.org/10.2307/1943563)
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxonomy*, 21, 213–251. doi: [10.2307/1218190](https://doi.org/10.2307/1218190)
- Willett, T. R. (2001). Spiders and other arthropods as indicators in old-growth versus logged redwood stands. *Restoration Ecology*, 9, 410–420. doi: [10.1046/j.1526-100X.2001.94010.x](https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2001.94010.x)
- Williams, R. J. (1990). Cattle grazing within subalpine heathland and grassland communities in the Bogong High Plains: disturbance, regeneration and the shrub-grass balance. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 16, 255–265.
- Willson, M. F. (1974). Avian community organization and habitat structure. *Ecology*, 55, 1017–1029. doi: [10.2307/1940352](https://doi.org/10.2307/1940352)
- Zellweger, F., Roth, T., Bugmann, H., & Bollmann, K. (2017). Beta diversity of plants, birds and butterflies is closely associated with climate and habitat structure. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 898–906. doi: [10.1111/geb.12598](https://doi.org/10.1111/geb.12598)
- Zhukov, A. V., & Shatalin, D. B. (2016). Hygrotope and trophotope of the steppe prdniprovie biogeocoenosis as determinants of the earthworms (Lumbricidae) communities  $\beta$ -diversity. *Biological Bulletin of Bogdan Chmelniitskiy Melitopol State Pedagogical University*, 6(2), 129–157 (in Russian). doi: [10.15421/201651](https://doi.org/10.15421/201651)
- Zhukov, O. V., & Potapenko, O. V. (2017). Environmental impact assessment of distribution substations: the case of phytoindication. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(1), 5–21.
- Zhukov, O. V., Kunah, O. M., & Dubinina, Y. Y. (2017). Sensitivity and resistance of communities: evaluation on the example of the influence of edaphic, vegetation and spatial factors on soil macrofauna. *Biosystems Diversity*, 25(4), 328–341 (in Ukrainian). doi: [10.15421/011750](https://doi.org/10.15421/011750)
- Zhukov, O. V., Kunah, O. M., Dubinina, Y. Y., & Ganzha, D. S. (2017). Diversity and phytoindication ability of plant community. *Ukrainian Journal of Ecology*, 7(4), 81–99.