

К ВОПРОСУ ИЗУЧЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ ЖИВОТНЫХ МОЗАИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ (НА ПРИМЕРЕ ПТИЦ)

Для определения структурного разнообразия территориальных выделов разработана балльная шкала, оценивающая особенности рельефа и растительности. Для апробации шкалы был обследован 41 выдел, после их описания и оценки по шкале вычислялся индекс структурного разнообразия по Бриуэну. Показано наличие связи между данным индексом и некоторыми параметрами населения птиц.

В результате хозяйственной деятельности человека большая часть территории России подверглась значительным изменениям. В результате некогда однородные ландшафты были фрагментированы на малые по площади участки, различающиеся друг от друга, как рельефом, так и составом растительности. Характер изменений и происходящая в их результате фрагментация территорий на отдельные выделы могут быть очень разными. Например, зачастую после рубок сохраняются небольшие участки, покрытые древесной растительностью, расположенные в труднодоступных местах: оврагах, болотистых участках или на склонах. Порой незначительные по площади охраняемые территории также становятся «островами», окруженными сельскохозяйственными или промышленными районами. Собственно, примеров фрагментации ландшафтов можно привести множество.

Описание таких территорий и выявление закономерностей формирования здешнего населения животных оказывается достаточно сложной задачей. В данной работе предлагается балльная шкала оценки территориальных выделов по некоторым признакам, легко оцениваемым в полевых условиях. Апробация этой шкалы позволила выявить зависимость параметров птичьего населения от структурного разнообразия местообитаний.

Описание района исследования. Описание территориальных выделов производилось на выбранном ключевом участке в районе Государственного природного комплексного заказника «Свияжский», который включает ландшафтный природный комплекс левобережной заливной поймы дельты р. Свияга, междуречья р. Свияга и р. Волга. Также был обследован расположенный не-

подалеку памятник природы «Зоостанция КГУ». Это широколиственные леса правобережья р. Волги – «нагорные дубравы» и остепненные склоны [4]. Фрагментация данных районов явилась результатом в первую очередь образования в 1955-57 гг. Куйбышевского водохранилища [1], немалое значение имели также аграрное освоение района и рубки лесов.

После образования водохранилищ поймы рек претерпевают значительные изменения. При этом меняются не только ландшафт, но также флора и фауна прилегающих территорий: затопляются территории с разными условиями существования и обеспеченностью кормом [1]. Район водохранилища зачастую представляет собой пеструю мозаику, составленную как природными, так и измененными участками, зачастую небольшими по площади. На акватории водохранилища перемежаются широкие открытые плесы и участки с большим количеством островов и мелководий. Береговая линия, как правило, занята сельскохозяйственными угодьями, но некоторые участки берега непригодны для сельского хозяйства ввиду заболоченности или особенностей рельефа. В результате сохранившиеся фрагменты пойменных лугов, урем и т. п. разделены полями, выпасами или населенными пунктами. Наличие малых рек и стариц еще более разнообразит общую картину: их берега, как правило, бывают покрыты деревьями и кустарником, а водоразделы заняты возделываемыми полями. Поэтому малые реки и старицы вместе со своими берегами значительно отличаются от окружающих их ландшафтов.

Описанная выше картина вполне соответствует ситуации, сложившейся в настоящее время в районе Свияжского залива Куй-

бышевского водохранилища. В этот залив впадают малые реки (Сулица, Секерка, Бува, Аря и Кубня), по его берегам есть множество стариц и небольших лесов (большинство из них вторичные). Перечисленные участки окружены остатками пойменных лугов, возделываемыми полями и населенными пунктами. Максимальная площадь, представленная относительно однородным рельефом и растительностью, составляет около 300 га. Но даже в пределах этого участка могут перемежаться различные стадии. Например, на реке Кубня на протяжении 5 км выше ее устья чередуются небольшие (площадью до 1 га) открытые участки, рощи и кустарниковые заросли. Несмотря на такое пестрое сочетание стадий, неизменная долина реки представляет собой единую территориальную единицу, окруженную разительно отличающимися от нее возделываемыми полями.

Для определения таких относительно однородных и незначительных по площади участков, окруженных территориями с сильно отличающимися условиями обитания животных (возделываемыми полями, населенными пунктами, акваторией Свяжского залива, береговой линией и т. д.), нами был введен специальный термин – **территориальный выдел**. Фактически выдел аналогичен урочищу [3], но, поскольку последний термин чаще употребляется в ботанике и почвоведении, то мы сочли вполне уместным использование нового термина.

Шкала структурного разнообразия. Каждый территориальный выдел был описан по составленной нами балльной шкале, которая включала перечисленные ниже признаки. Поскольку при расчете коэффициента структурного разнообразия используется факториал, то минимальное значение по каждому признаку равно единице.

1. Близость воды. Данный признак был включен в шкалу, поскольку любой ландшафт, граничащий с водой, становится экотонном, тем самым повышается его структурное разнообразие. Нахождение внутри территории участков, покрытых водой, еще более увеличивает структурное разнообразие. Соответственно, в случае, когда выдел граничил с водными участками (находился на берегу

Свяжского залива), данному пункту присваивалось значение 2 балла. Если на территории выдела были участки, покрытые водой (малые реки, озера, старицы) – 3 балла.

2. Процент второстепенной стадии. Под второстепенной стадией понимали воду, если большая часть территориального выдела была сушей, или, напротив, островную часть, если рассматривалась акватория, в данном случае, Свяжского залива. Соответственно, максимальное значение в обоих случаях было 50%. Максимальное количество баллов – 4.

3. Особенности рельефа. В данном пункте баллы начислялись следующим образом. Если выдел располагался на склоне (это многие выделы правобережья Свяжского залива), начислялось 2 балла, если на территории выдела были овраги – 3 или 4 балла в зависимости от числа оврагов. Введение данного признака обусловлено тем, что зачастую овраги, даже находящиеся в открытой местности, значительно повышают структурное разнообразие ландшафта, поскольку создаются тенистые участки с хорошо развитой растительностью. Нахождение выдела на склоне также приводит к усложнению его структуры.

4. Близость лесного массива. Данный признак был включен в шкалу, поскольку любой ландшафт, граничащий с лесом, становится экотонном, тем самым повышается его структурное разнообразие. Нахождение внутри территории участков, занятых деревьями, еще более увеличивает структурное разнообразие. Соответственно, в случае, когда выдел граничил с лесом, данному пункту присваивалось значение 2 балла. Если на территории выдела были отдельно стоящие деревья или рощи – 3 балла. Если выдел являлся лесом – 4 балла.

5. Площадь, занятая деревьями (в % от площади территориального выдела). Древесная растительность, конечно же, значительно усложняет структуру любого ландшафта. Данная площадь определяется визуально. Поскольку в ходе большинства орнитологических работ (и нашей в частности) каждый выдел посещается неоднократно, то точность оценки предполагается достаточно высокой.

6. Площадь, занятая подростом и подростом (в % от площади территориального выдела). Как и деревья, кустарники значительно усложняют структуру выдела.

7. Число деревьев на пробной площадке (10 м²). Усложнение структурного разнообразия выдела достигается не только за счет наличия в нем деревьев, но и за счет высокой плотности древостоя. Площадки закладывались по принципу случайных квадратов. Минимальное число площадок – 10. Но, если на территории выдела было много древесной растительности, то площадок, конечно же, было больше. Значение в 2 балла присваивалось в случае, когда на территории располагались отдельно стоящие деревья, более высокие баллы – в зависимости от плотности древостоя.

8. Число стволов подроста и кустарника на 1 м². Поскольку кустарниковой растительности и подроста многих видов деревьев в большинстве выделов намного больше, чем деревьев, то пробных площадок закладывалось больше. Немаловажно отметить и тот факт, что если плотность древостоя в пределах одного выдела, как правило, варьирует незначительно, то плотность подроста и кустарника может сильно отличаться. Это также является причиной для того, чтобы число пробных площадок было большим, нежели в предыдущем пункте. При подсчете учитывались только те стволы кустарника и подроста, диаметр которых превышал 1 см.

9. Количество видов деревьев. Чем больше видов деревьев располагается в данном выделе, тем выше его структурное разнообразие. Особенно ярко это проявляется в тех случаях, когда на одной территории присутствуют как лиственные, так и хвойные деревья.

10. Количество видов древесной растительности в подросте и в подросте. Включение данного элемента структурного разнообразия мотивировалось теми же причинами, что и в пункте 9. Поскольку древесная растительность (как деревья, так и подрост с подростом) – важный элемент структурного разнообразия, то максимальная оценка в 5-10 пунктах равнялась 6 баллам.

11. Протяженность маршрута, проходившего через территориальный выдел. В случае,

когда есть возможность точно оценить площадь выдела, лучше использовать именно это значение. В нашем случае определение площади было невозможно из-за недостаточности картографического материала по исследуемому району. Поэтому мы использовали доступную нам меру, тем более что все выделы проходились нами насквозь. Включение данного пункта обусловлено следующими соображениями. Чем большую площадь занимает выдел (соответственно тем длиннее проходящий через него маршрут), тем больше в нем присутствует элементов структурного разнообразия, не нашедших отражения в нашей шкале.

Числовые значения признаков, соответствующие определенным баллам, в данной работе не приводятся. Это обусловлено тем, что минимумы и максимумы по всем пунктам, имеющим численное выражение, соответствовали значениям, найденным в пределах исследованной нами территории. Следовательно, при изучении другой территории числа будут иными. Но определение количества баллов и варьирование численного значения признака в пределах одного балла по каждому пункту производилось по общим закономерностям. Поэтому, исследуя новую территорию, необходимо составить новую шкалу, оперируя приведенными ниже правилами.

Количество баллов, оценивающих каждый пункт шкалы, выбирают самостоятельно в зависимости от рельефа и обилия древесной растительности в каждом конкретном районе. В случае, когда на исследуемой территории преобладают открытые пространства, целесообразно включить в шкалу и пункты, оценивающие площадь, занятую травяным покровом, и число видов наиболее распространенных травянистых растений. В зимний период количество баллов в данных пунктах следует уменьшить или же вообще отказаться от них. Пункт №2 зимой также следует изменить. Большинство водоемов замерзает, и говорить о присутствии второстепенной стадии уже нецелесообразно. Следует оценивать площадь незамерзающих участков водоемов (если таковые имеются).

В пунктах шкалы 2, 5-8 и 11 возрастание значений происходит по принципу геомет-

рической прогрессии. Такой подход обусловлен тем, что в случае применения арифметической прогрессии возрастание признака в пределах меньших баллов (2-3 балла) происходит в несколько раз, а в пределах более высоких баллов (4-6 балла) – лишь в одну целую и несколько десятых (в зависимости от балла). Структурное разнообразие подразумевает наличие различных стаций (как открытых пространств, так и лесистых). Если же вся площадь будет покрыта только деревьями, а открытых и водных пространств не будет, то разнообразие, конечно же, уменьшается. Именно поэтому 6 баллами в нашем случае оценивалась площадь, занятая деревьями, от 25,4 до 100%. Коэффициент (q) геометрической прогрессии рассчитывается следующим образом: $q = \log_{x-1} \frac{m_{\max}}{m_{\min}}$, где x – максимальное количество баллов, начисляемых по данному признаку, m_{\max} – максимальное значение признака, m_{\min} – минимальное значение признака. В основании логарифма x-1, поскольку, как уже упоминалось, коэффициент структурного разнообразия рассчитывается с применением факториала. Один балл начислялся в случае отсутствия в выделе древесной растительности.

При оценке видового состава древесной растительности возрастание признака шло по принципу арифметической прогрессии, поскольку каждый новый вид деревьев или кустарников вносит значительный вклад в структурное разнообразие.

После оценки территориального выдела по шкале вычислялся индекс структурного разнообразия по Брийуэну: $H_{str} = -1/M \times \ln \frac{m_1! \times m_2! \times \dots \times m_s!}{M!}$, где m – численное значение признака i, M – общее численное значение, s – число признаков [5]. Так как пришлось отказаться от оценки в 0 баллов, то даже если какой-то территориальный выдел получал по всем пунктам шкалы оценку в 1 балл, коэффициент структурного разнообразия не был равен нулю. Например, в случае со шкалой, состоящей из 11 пунктов, минимальный коэффициент структурного разнообразия равен 1,59. Именно так может быть оценено поле, расположенное на равнине и окруженное лугами, выпасами, полями, засеваемыми другими злаками, и т. п.

Следует отметить, что индекс Брийуэна зависит не только от наличия в выделе различных элементов структурного разнообразия, но и от того, насколько равномерно они сочетаются. То есть выдел, характеризующийся высокими показателями лишь по некоторым пунктам шкалы, будет иметь меньшее структурное разнообразие, нежели выдел, оцененный средними баллами, но по всем пунктам. При этом сумма баллов, полученная при оценке первого выдела, может совпадать (или даже быть выше) таковой для второго выдела.

Формирование населения птиц в зависимости от структурного разнообразия. Описанная шкала может применяться как для описания сложных мозаичных территорий и для выявления на ней наиболее сложно структурированных участков, так и для определения закономерностей формирования животного населения (прежде всего птиц и крупных млекопитающих) этих территорий. В нашем случае она была разработана для подтверждения связи структурного разнообразия местообитаний и параметров населения птиц с использованием статистических методов.

Сбор материала, как уже упоминалось, произведен в районе ГПКЗ «Свяжский». Учеты птиц проводились два раза в месяц (в тексте и диаграммах первая и вторая половина месяца обозначены соответственно I и II) на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах с мая по сентябрь 2004 года в 41 территориальном выделе. Маршрутные учеты птиц проводили без ограничения ширины трансекты. За время учета в каждом территориальном выделе регистрировались все птицы, независимо от расстояния до них, с последующим пересчетом полученных данных на площадь по среднегрупповым дальностям обнаружения [7]. Для птиц, отмеченных летящими, вносились поправки на среднюю скорость их перемещения [8]. По материалам учетов вычислялась плотность населения птиц.

Для оценки видового разнообразия птиц использован индекс Шеннона – Уивера: $H' = -\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$, где $p_i = \frac{n_i}{N}$, где n_i – плотность населения i-го вида ($i = 1, 2, \dots, S$), N – суммарная плотность населения всех видов, S – число

видов в сообществе [2]. Для оценки выравненности структуры доминирования использован индекс доминирования Бергера – Паркера: $d = \frac{N_{\max}}{N}$, где N_{\max} – плотность населения наиболее часто встречающегося вида, а N – общая плотность населения всех видов [5].

Для оценки характера и степени влияния структурного разнообразия выдела на структуру птичьего сообщества вычисляли коэффициент корреляции рангов, предложенный К. Спирменом: $r_s = 1 - \frac{6 \sum d^2}{n(n^2 - 1)}$, где $d = R_x - R_y$ – разность между рангами сопряженных значений признаков X и Y ; n – число парных членов ряда, или объем выборки. Значимость коэффициента корреляции оценивалась с помощью t -критерия Стьюдента, то есть по отношению этого показателя к своей статистической ошибке $t_{\phi} = r_s \sqrt{\frac{n-2}{1-r_s^2}} \geq t_{st}$ для $n-2$ и принятого уровня значимости (α), где r_s – коэффициент корреляции, n – объем выборки [6]. Все приведенные ниже величины коррелированы с уровнем значимости $\alpha = 1\%$ или 5% .

Как видно из рисунка 1, в выделах с наибольшим структурным разнообразием складываются орнитокомплексы с высоким видовым разнообразием и богатством (в некоторых выделах встречали до 50 видов птиц за один учет). То есть между названными двумя показателями и индексом Брайуэна на протяжении всего периода исследований существует средняя (а иногда и высокая) положительная связь.

Присутствие данной связи легко объяснимо и отмечено в большом количестве работ. Однако связи, показанные прежними исследователями, редко подтверждались статистически. Именно возможность достоверно утверждать о наличии данной связи подтверждает необходимость составления подобных шкал. Чем разнообразнее выдел, тем большее число видов птиц может найти в нем приемлемые для себя условия. Видовое разнообразие сообщества птиц зависит не только от количества составляющих его видов, но и от выравненности плотностей населения этих видов. Такие выравненные сообщества складываются в случаях, когда опти-

мальные для разных видов птиц условия сочетаются равновесно. Именно поэтому видовое разнообразие населения птиц лесных участков зачастую оказывалось равным разнообразию сообществ малых рек или стариц, на берегах которых растут небольшие рощи и кустарник.

Наиболее интересным результатом применения шкалы структурного разнообразия является возможность проследить изменения значений коэффициента корреляции на протяжении всего периода исследований. Динамика связи между видовым разнообразием птиц и структурным разнообразием ландшафта определяется сезонными явлениями в жизни птиц: пролет, гнездование, послегнездовые кочевки и отлет.

В мае I значение коэффициента корреляции между индексом Шеннона и коэффициентом структурного разнообразия одно из самых низких за весь период исследования (рис. 1). Это связано с тем, что в начале мая через исследуемую территорию идет пролет. Именно в период пролета для сообществ птиц лугов и полей характерны достаточно высокие значения видового разнообразия, поскольку многие виды птиц летят через открытые ландшафты. Но мозаичные местообитания (с наибольшим структурным разнообразием) также весьма привлекательны. Поскольку в слабо структурированных ландшафтах отмечается сравнительно высокое видовое разнообразие птиц, то это, естественно, снижает рассматриваемую связь.

В гнездовой период (с мая II по июль) рассматриваемая связь максимальна. Для гнездования разным видам птиц нужны са-

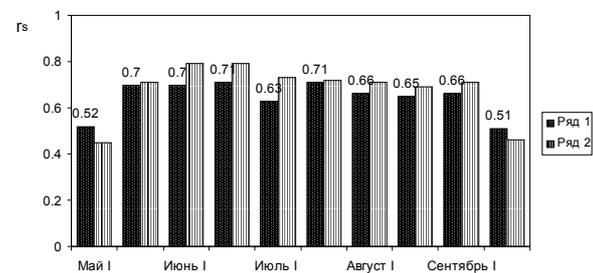


Рисунок 1. Изменения значений коэффициента корреляции рангов Спирмена (r_s) между видовым разнообразием (значения индекса Шеннона) и коэффициентом структурного разнообразия (ряд 1); количеством видов птиц и коэффициентом структурного разнообразия (ряд 2).

мые разнообразные условия: чем более мозаично местообитание, тем большее количество видов (и в более равновесном соотношении) могут найти здесь благоприятные условия для размножения. Поэтому в этот период структурное разнообразие ландшафта является лимитирующим фактором, определяющим структуру птичьего сообщества.

В июле II также отмечались высокие значения коэффициента корреляции между индексом Шеннона и коэффициентом Брайуэна. Конец июля – период послегнездовой дисперсии птиц. При этом, согласно нашим наблюдениям, некоторые птицы покидают район исследования, другие же особи отлетают недалеко от гнездовых биотопов, отдавая предпочтение опушечным и мозаичным выделам. Таким образом, в районах с максимальным структурным разнообразием отмечались наибольшие значения видового разнообразия, а в биотопах с минимальным (именно из них в первую очередь и откочевывают птицы) – наименьшие.

В августе начинается осенний пролет птиц. При этом связь между видовым разнообразием птиц и структурным разнообразием местообитаний ослабевает. Причины, по которым в период пролета отмечается средняя связь, изложены выше, в описании весеннего пролета. Хотя осенью все же значения коэффициента корреляции больше, поскольку привлекательность мозаичных биотопов и для пролетных видов птиц по-прежнему высока. Этим отличаются весенний и осенний пролеты. Если в первом случае птицы летят транзитом, останавливаясь ненадолго, то во втором случае остановки птиц для кор-

межки более длительны. Соответственно, если весной птицы не удаляются от путей пролета (открытых мест), то осенью пролетные стаи встречаются намного шире. Кроме того, в августе продолжают и послегнездовые кочевки. Отгнездившиеся птицы разлетаются в мозаичные местообитания, сюда же прикочевывают птицы из-за пределов исследуемой территории, в частности из людских поселений.

Ослабление связи между видовым разнообразием птиц и структурным разнообразием местообитаний во второй половине сентября объясняется тем, что пролет в это время идет на спад. Уже нигде не отмечается большого количества видов. То есть значения индекса Шеннона в сообществах птиц разных территориальных выделов разнятся незначительно. И даже при условии высокого структурного разнообразия ландшафта в нем не может поселиться большого количества птиц, так как многие виды уже улетели.

Поскольку видовое разнообразие отчасти является производной от количества видов, то при рассмотрении динамики связи видового богатства сообщества птиц и структурного разнообразия местообитания складывается ситуация, сходная с изложенной выше.

Как видно из рисунка 2, чем выше структурное разнообразие ландшафта, тем более выравненная структура доминирования складывается в заселяющем его сообществе птиц.

Как уже упоминалось, наибольшее количество видов птиц и максимальные значения видового разнообразия отмечаются в сложно структурированных местообитаниях. Орнитокомплексы района ГПКЗ «Свяжский» отличаются и высокой выравненностью, поскольку в многовидовом сообществе большинство видов имеют, как правило, примерно равные доли участия. В силу ограниченной площади каждой конкретной станции никакой вид не может стать абсолютным доминантом. Следовательно, орнитокомплексы сложно структурированных участков всегда характеризуются невысокими значениями индекса Бергера – Паркера.

В мае отмечается максимальная связь между выравненностью структуры домини-

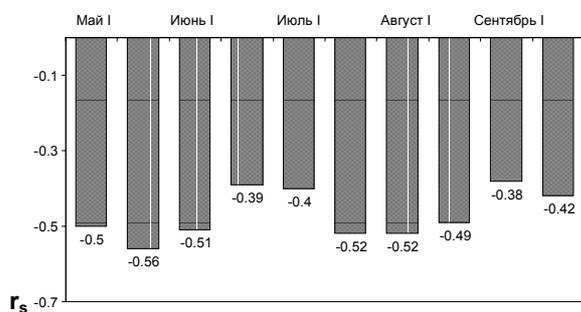


Рисунок 2. Изменения значений коэффициента корреляции рангов Спирмена (r_s) между выравненностью структуры доминирования (значения индекса Бергера – Паркера) и коэффициентом структурного разнообразия.

рования сообществ птиц и структурным разнообразием ландшафта (рис. 2). В это время заканчивается весенний пролет. Наибольшие скопления птиц и, соответственно, максимальные значения индекса Бергера – Паркера отмечались в сообществах, образовавшихся на путях пролета: в открытых, водных и некоторых околородных местообитаниях, отличающихся невысоким структурным разнообразием. В мозаичных же биотопах, напротив, складываются выравненные сообщества: здесь практически сложилось гнездовое население. Аналогичная ситуация складывается и в начале гнездового периода. В слабо структурированных участках преобладают 1-2 вида, тогда как в мозаичных участках сообщества по-прежнему выравнены.

В июне II – июле I значения рассматриваемого коэффициента корреляции минимальны (рис. 2). Возможно, это связано с вылетом птенцов, когда и в сложно структурированных местообитаниях появляются явные доминанты. То есть значения индекса Бергера – Паркера, рассчитанные для разных орнитокомплексов, выравниваются, и это приводит к снижению связи между данным индексом и коэффициентом Брайуэна.

В периоды послегнездовой дисперсии (июль II) и наиболее интенсивного пролета (август) влияние структурного разнообразия на выравненность структуры доминирования вновь возрастает (в отличие от влияния на видовое разнообразие). Это объясняется тем, что стаи большинства видов птиц скапливаются в полях, лугах и на акватории Свяжского залива. В сложно мозаичных выделах и в лесах хоть и снижается видовое разнообра-

зие и количество видов, но явных доминантов нет (даже сравнительно маловидовое сообщество может характеризоваться невысокими значениями индекса Бергера – Паркера).

В сентябре рассматриваемая связь вновь ослабевает. Как уже упоминалось, повсеместно снижается количество видов, а пролетные стаи птиц появляются и в сложно структурированных участках. Это приводит к выравниванию значений индекса Бергера – Паркера, рассчитанных для орнитокомплексов разных выделов и, как следствие, к уменьшению показателя связи. Все вышеизложенное указывает на то, что структурное разнообразие местообитаний в период завершения осеннего пролета не является значимым фактором для формирования выравненной структуры доминирования.

Использование предложенной шкалы, конечно же, не ограничивается рассмотрением только трех приведенных примеров зависимостей параметров населения птиц от структурного разнообразия местообитаний. При наличии достаточного объема выборки можно определить влияние данного фактора на плотность населения и доли участия разных видов птиц, а также на многие другие параметры населения птиц. Но даже на вышеприведенных примерах становится ясно, что использование шкалы структурного разнообразия помогает пониманию многих процессов, идущих в сообществах птиц различных участков в пределах фрагментированной территории. Кроме того, именно статистическими методами максимально наглядно можно доказать важность сохранения структурного разнообразия территорий.

Список использованной литературы:

1. Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М., Мысль, 1987. – 325 с.
2. Бигон М., Харпер Дж. Таунсенд К., Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 2. М., Мир, 1989. – 477 с.
3. Видина А.А. Типологическая классификация морфологических частей ландшафтов на равнинах // Ландшафтный сборник. М.: Изд-во МГУ, 1973. – С. 50-101.
4. Государственный реестр особо охраняемых природных территорий республики Татарстан. – Казань: Изд-во «Магариф», 1998. – 324 с.
5. Клаустницер Б. Экология городской фауны. М., Мир, 1990. – 246 с.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
7. Равкин Ю.С. К методике учета птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. Новосибирск, 1967. – С. 66-75.
8. Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. К методике учета птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. М., 1963. – С. 130-136.