

ISSN 0084-5604  
ISBN 966-02-1326-3



# Вестник зоологии

*Vestnik  
zoologii*



Journal of  
Schmalhausen  
Institute of  
Zoology

ЗООЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
В УКРАИНЕ

ЧАСТЬ II

Экология. Морфология. Методика

Supplement

Отдельный выпуск № 14 2000

УДК 881.5+074.4+698.2

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПТИЦ В КОНСОРЦИИ ДУБА (*QUERCUS ROBUR*) В ЛИПО-ЯСЕНЕВЫХ ДУБРАВАХ СТЕПНОГО ПРИДНЕПРОВЬЯ В ГНЕЗДОВОЙ ПЕРИОД

А. Л. Пономаренко

НИИ биологии, Днепропетровский университет; пер. Научный 13, Днепропетровск, ГСП-10, Украина

Получено 25 января 1998

**Пространственное распределение птиц в консорции дуба (*Quercus robur*) в липо-ясеневых дубравах степного Приднепровья в гнездовой период.** Пономаренко А. Л. — Рассмотрен процесс формирования пространственных группировок птиц в консорции дуба. В результате исследований выявлено 16 видов птиц-консортов дуба. Даны оценка значения биогеогоризонтов дубрав в организации консортивных связей птиц. Выводы обоснованы с помощью информационно-логического анализа.

**Ключевые слова:** консорция, биогеогоризонты, птицы, пространственное распределение, экологическая ниша.

**Spatial Distribution of the Birds in Oak (*Quercus robur*) Consortia in the Lime-Ashen Oak-Forests of Steppe Dnieper Region in Nesting Period.** Ponomarenko A. L. — The article is devoted to formation process of spatial group of birds in oak consortia. As a result of studies was fixed 16 birds species in oak-consortia. Given evaluation of biogeohorizons in organizations of spatial distribution of birds. The conclusions was based on information logical analysis.

**Key words:** consortia, biogeohorizons, birds, spatial distribution, ecological nishe.

### Введение

Идея консортивных (симфизиологических) взаимоотношений была выдвинута в начале 50-х гг. В. Н. Беклемишевым и Л. Г. Раменским. Беклемишев выдвинул тезис о том, что «каждый организм обычно входит в состав биоценоза не сам по себе, а в составе какого-либо консорция, состоящего из одной особи вида-эдификатора консорция и целого ряда особей — эпифионтов и эндобионтов, поселяющихся на теле эдификатора» (Беклемишев, 1951, с. 4). А в 1952 г. Л. Г. Раменский сформулировал определение консорции как «... сочетания разнородных организмов, тесно связанных друг с другом в их жизнедеятельности известной общностью судьбы...» (Раменский, 1952, с. 196).

Первоначально понятие консорции трактовалось довольно узко. В понимании Л. В. Арнольди и Е. М. Лавренко (1960, с. 6): «... общим свойством всех вышеперечисленных компонентов консорций является их тесная связь с телом высшего растения — основы консорции (или «хозяина» для паразитических групп) или его выделениями в ризосфере и генеративных органах». Таким образом, птицы, несмотря на их активное взаимодействие с высшими растениями, не включались в состав консорций, поскольку индивидуальные связи птиц с автотрофными растениями носят, как правило, кратковременный характер.

В то же время, работая над своей системой симфизиологических (биоценотических) связей, В. Н. Беклемишев выделял кроме трофических и топических также такие виды связей, как фабрические и форические. Два последних типа взаимоотношений характеризуются тем, что зачастую именно позвоночные животные, и птицы в том числе, имеют высокий уровень долевого участия в данном компоненте биоценотического коннекса.

Поэтому, с нашей точки зрения, более правомерным можно считать широкое понимание консорции, сформулированное В. В. Мазингом (1966) на основе определения Л. Г. Раменского: «Консорцием называется совокупность всех организмов, связанных в их жизнедеятельности с определенным видом из автотрофных неэпифитных растений».

Разностороннее изучение птиц в консорциях невозможно без изучения пространственных группировок консортов, представляющих собой реализацию всего многообразия консортивных связей в естественных и искусственных биогеоценозах (БГЦ). Особый интерес представляет изучение распределения птиц по вертикальным градациям. Такие исследования не являются редкими (Боголюбов, 1986; Боголюбов, Преображенская, 1990), но, как правило, исследователи изучают пространственные группировки животных без привязки к конкретным консорциям, хотя именно особенности отдельных видов растений, яв-

ляющихся ядрами консорций, могут влиять на пространственное распределение консортов, что подтверждается исследованиями М. П. Рудышкина и И. В. Царика (1982).

#### Материал и методы

Исследования проводились в мае–июне 1993–1996 гг. в Самарском лесу на базе Присамарского биосферного стационара. Объектом изучения была избрана консорция дуба черешчатого (*Quercus robur*) в зрелом и позднем генеративном возрастном состоянии (g2–g3). Возрастное состояние экземпляров дуба определяли по системе О. В. Смирновой (1976). Наблюдения проводились на 25 экз. дуба. В качестве основного метода исследования консорций была использована методика хронометрирования дневного бюджета времени (DTB) на один экземпляр дуба, предложенная В. Л. Булаховым на основе методики, разработанной В. В. Дольником (1982). Основное отличие используемой в данных исследованиях методики от метода В. В. Дольника в том, что визуальное наблюдение велось не за одним или несколькими экземплярами птиц, а на определенной площади в липо-ясеневой дубраве (25×25 м) с заранее определенными характеристиками экземпляров автотрофа. При этом фиксировались: видовая принадлежность каждого консорта, время его нахождения на дереве, вид функционального взаимодействия с автотрофом и биогеоризонт, на котором находился консорт.

Биогеоризонты (БГГ) определялись по системе Ю. П. Бялловича (1960). В своей работе данный автор предложил схему БГГ для древесно-кустарниковых фитоценозов, насчитывающую 9 биогеоризонтов. При этом автор предполагает, что БГГ – это понятие, характеризующее БГЦ в целом. Поэтому применение всей схемы при изучении индивидуальных орнитоконсорций нам кажется неправомерным. В данном случае, с нашей точки зрения, представляют интерес БГГ, на которых наблюдается наиболее высокий уровень участия дуба черешчатого в создании пространственной структуры фитоценоза. Учитывая, что дуб является породой первого древесного яруса, такими горизонтами являются:

1) ФА I – верхний («деятельный») БГГ фотосинтеза первого древесного яруса (мощность около 3 м), обозначен нами условно БГГ № 1;

2) ФА"І – нижний БГГ фотосинтеза первого древесного яруса (мощность около 6 м), условно обозначен № 2;

3) ФА I-II – первый стволовой или межпологовый БГГ (охватывает стволовую часть дерева), условно обозначен № 3;

4) ФА III-T – приземный подпологовый БГГ, выделяется нами для полного пространственного охвата всей орнитоконсорции и фиксации активности видов птиц, обитающих в нижнем ярусе фитоценоза. Условно обозначен № 4.

Таким образом, пространственное распределение орнитоконсортов изучалось по 4 вертикальным градациям: верх кроны, средняя и нижняя часть кроны, ствол, приземный слой и поверхность почвы.

Для определения зависимости пространственного распределения орнитоконсортов от особенностей БГГ использовался метод анализа неопределенности (информационный анализ) (Нешатаев, 1987). Преимуществами данного метода является то, что «... он приложим к любому, произвольно определенному множеству состояний. Его применение не требует ни линейности, ни непрерывности, ни метричности, ни даже упорядоченности» (Нешатаев, 1987, с. 124).

Для изучения зависимости между фактором и явлением используется понятие вероятности события, которое приближается по своему значению к частоте этого события и вычисляется по формуле:  $P(ai) = n_{ai}/N$ , где  $n_{ai}$  – количество встреч события  $a$  в  $i$ -том классе;  $N$  – общее число встреч во всей совокупности. В методе анализа неопределенности непосредственная величина вероятности переводится в единицы информации через индекс Шеннона и рассматривается как отрицательная энтропия:  $H(a) = -\sum P(a) \times \log_2 P(a)$ .

Данная величина названа неопределенностью и выражает меру зависимости явления от фактора в битах (Нешатаев, 1987).

Величина информации о какой-либо группе событий  $A$  будет равна сумме неопределенностей этих событий:  $H(A) = -\sum P(a) \times \log_2 P(a)$ .

Поскольку в экологических системах какое-либо явление, как правило, не зависит от одного фактора, то основной задачей анализа является получение величины количества информации, передаваемой именно от этого фактора явлению. Величина информации  $T(A, B)$ , передаваемая от системы БГГ (условно назовем ее фактором) к схеме пространственного распределения орнитоконсортов (условно назовем ее явлением), будет выражаться через неопределенность явления  $H(A)$ , неопределенность фактора  $H(B)$  и их совместную неопределенность  $H(A, B)$ :

$$T(A, B) = H(A) + H(B) - H(A, B)$$

Отношение передаваемой информации  $T(A, B)$  к неопределенности фактора  $H(B)$  назовано Ю. Н. Нешатаевым информационным коэффициентом связи  $Ki(A, B)$ :  $Ki = T(A, B)/H(B)$ .

Данный коэффициент изменяется в пределах от 0 до 1 и при умножении на 100 дает процент вариабельности явления (пространственного распределения орнитоконсортов), обусловленный влиянием изучаемого фактора (системы БГГ).

Следующим важным параметром в информационном анализе является количество информации, передаваемое отдельной градацией фактора (каждым горизонтом) к явлению (системе распределения консортов). Эта величина представляет собой разницу между неопределенностью явления в целом и неопре-

деленностью данного горизонта, умноженную на вероятность появления этого же горизонта в системе распределения консортов:  $T(A, b_k) = H(A) \cdot H(b_k) \times P(b_k)$

Данный параметр измеряется в долях бита и свидетельствует о доле информации, передаваемой от градации фактора (определенного горизонта) к явлению.

То есть расчет вышеперечисленных величин способен продемонстрировать и общую связь системы распределения консортов и БГГ, а также связь отдельных горизонтов с той же системой распределения.

## Результаты

Обработка данных проводилась для 5 биоморфических размерных групп орнитоконсортов, выделенных на основе рабочей схемы биоморф М. П. Акимова (1955). Всего выявлено 16 видов птиц-консортов дуба. Поскольку все консорты принадлежат только к IV и V звену трофоморф III порядка, то возникла необходимость более дробной классификации в пределах этих 2 звеньев. В IV звене были выделены размерные подзвенья по массе птиц-консортов: а) до 10 г; б) 10,1–20 г; в) 20,1–30 г; г) 30,1–50 г; д) 50–100 г; е) более 100 г. В подзвенья IV (г) и IV (е) не вошел ни один из консортов. V звено осталось без изменений. Распределение видов по звеньям приведено в таблице 1.

Виды птиц, обнаруженные как орнитоконсорты дуба, проявили активность в 3 концентрах (рис. 1). Из них 3 вида участвовало в работе I концентрата, 12 видов — в работе II и 2 вида — в работе III.

В соответствии со схемой консорции, предложенной В. В. Мазингом (Мазинг, 1966), первый концентрат составляют организмы, потребляющие в пищу различные части автотрофного организма, который является ядром консорции. То есть данная групп-

Таблица 1. Распределение различных видов птиц по размерным биоморфическим звеньям (трофоморфам III порядка) по системе М. П. Акимова

Table 1. Distribution of different birds species by dimensioned biomorphical sections (III degree trophomorphes) accordingly M. P. Akimov system

Звено	Вид
IV (а)	пеночка-тенековка ( <i>Phylloscopus collybita</i> , Vieillot, 1817)
IV (б)	зарянка ( <i>Erythacus rubecula</i> , L., 1758), мухоловка-белошайка ( <i>Ficedula albicollis</i> , Temminsky, 1815), большая синица ( <i>Parus major</i> , L., 1758), синица-лазоревка ( <i>Parus caeruleus</i> , L., 1758), черноголовая гаичка ( <i>Parus palustris</i> , L., 1758)
IV (в)	лесной конек ( <i>Anthus trivialis</i> , L., 1758), поползень ( <i>Sitta europaea</i> , L., 1758), зяблик ( <i>Fringilla coelebs</i> , L., 1758)
IV (г)	-----
IV (д)	большой пестрый дятел ( <i>Dendrocopos major</i> , L., 1758), певчий дрозд ( <i>Turdus philomelos</i> , Brichm., 1831), дубонос ( <i>Coccothraustes coccothraustes</i> , L., 1758), иволга ( <i>Oriolus oriolus</i> , L., 1758)
IV (е)	-----
V	канюк ( <i>Buteo buteo</i> , L., 1758), серая неясыть ( <i>Strix aluco</i> , L., 1758), сойка ( <i>Garrulus glandarius</i> , L., 1758)

Таблица 2. Показатели пространственного распределения трофоморф орнитоконсортов в консорции дуба и результаты информационно-логического анализа

Table 2. Parameters of spatial distribution of oak ornithoconsorts trophomorphes in consortia space and results of information logical analysis

БГГ	Звено IV (а)	Звено IV (б)	Звено IV (в)	Звено IV (д)	Звено V	Сумма	T (a, b)
БГГ п	361	182	10	37	26	616	
№ 1 С	2,35*	0,68	0,09	0,47	1,71*		0,1375
БГГ п	144	218	304	61	27	754	
№ 2 С	0,77	0,64	2,44*	0,67	1,39*		-0,0020
БГГ п	18	334	19	62	0	433	
№ 3 С	0,17	1,79*	0,25	1,17*	0		0,1843
БГГ п	0	179	17	100	0	296	
№ 3 С	0	1,41*	0,36	2,67*	0		0,1075
Сумма	523	913	350	260	53	2099	
					T (A, B)	0,4274	
					Ki (A, B)	0,2225	

Примечание. \* — изменения, внесенные автором статьи в рабочую схему биоморф М. П. Акимова.

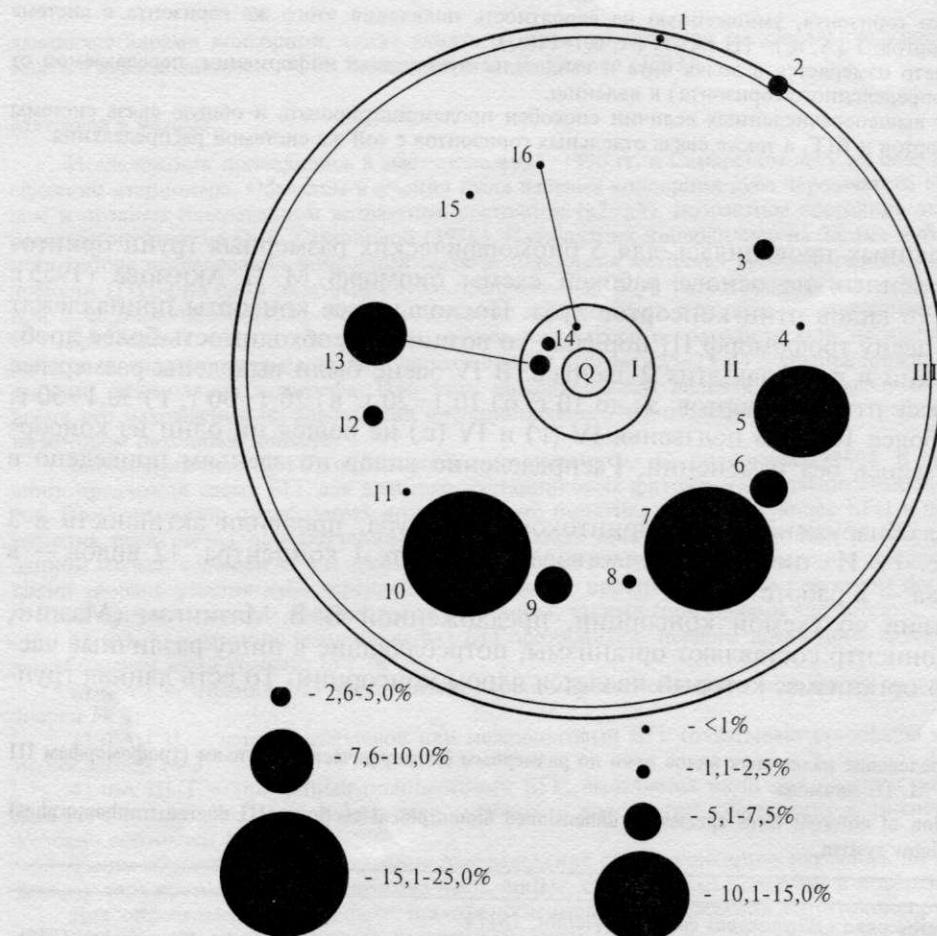


Рис. 1. Схема орнитоконсорции дуба липо-ясеневых дубрав Степного Приднепровья в гнездовой период. Список видов-консортов дуба черешчатого: 1 — канюк (*Buteo buteo*); 2 — серая неясыть (*Strix aluco*); 3 — большой пестрый дятел (*Dendrocopos major*); 4 — лесной конек (*Anthus trivialis*); 5 — зарянка (*Erithacus rubecula*); 6 — певчий дрозд (*Turdus philomelos*); 7 — пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*); 8 — мухоловка-белощейка (*Ficedula albicollis*); 9 — буроголовая гаичка (*Parus pallustris*); 10 — большая синица (*Parus major*); 11 — синица-лазоревка (*Parus caeruleus*); 12 — поползень (*Sitta europaea*); 13 — зяблик (*Fringilla coelebs*); 14 — дубонос (*Coccothraustes coccothraustes*); 15 — иволга (*Oriolus oriolus*); 16 — сойка (*Garrulus glandarius*).

Fig. 1. The scheme of oak ornithoconsortia in Steppe Pridneprov'e's lime-ashen oak-forests at nesting phase: 1 — *Buteo buteo*; 2 — *Strix aluco*; 3 — *Dendrocopos major*; 4 — *Anthus trivialis*; 5 — *Erithacus rubecula*; 6 — *Turdus philomelos*; 7 — *Phylloscopus collybita*; 8 — *Ficedula albicollis*; 9 — *Parus pallustris*; 10 — *Parus major*; 11 — *Parus caeruleus*; 12 — *Sitta europaea*; 13 — *Fringilla coelebs*; 14 — *Coccothraustes coccothraustes*; 15 — *Oriolus oriolus*; 16 — *Garrulus glandarius*.

па организмов является фитофагами. Во второй концентре входят организмы, потребляющие в пищу биомассу организмов первого концентра. Применительно к орнитофауне в данный концентре входят в основном виды-инсектофаги. Третий концентри объединяет виды, проявляющие трофическую активность в отношении организмов второго концентра. В данном случае эти виды — типичные хищники. Как правило, участие птиц в работе третьего концентра консорции дуба незначительно по видовому составу и участию в дневном бюджете времени, но наличие даже малого количества видов в данном концентре свидетельствует о полноценности консорции и ее нормальном функционировании.

Анализ распределения трофоморф орнитоконсортов проводился по числу регистраций на различных БГГ (табл. 2). Основными задачами были: определение количества информации, передаваемой от каждого БГГ в систему пространственного распределения орнитоконсортов, определение предпочтаемых биогеогоризонтов и широты

экологических ниш на дубе липо-ясеневых дубрав для различных трофоморф орнитоконсортов.

По результатам анализа распределения трофоморф самый значимый для орнитоконсортов БГГ № 3, охватывающий всю стволовую часть дерева (величина передаваемой информации Т (А, В) равна 0,1843). Особенностью данного горизонта являются наибольшие запасы биомассы растения, накапливающиеся на данном горизонте (древесина ствола). Свою активность птицы на данном горизонте проявляют в отношении самой поверхности ствола (складки коры) и поверхностных слоев самого ствола (кора, камбий, внешние слои древесины). Основой кормовой базы птиц на данном горизонте являются насекомые-фитофаги-кормобионты. В соответствии с данной спецификой кормовых объектов добывать их могут в большей мере виды-общаршики (глубокие и поверхностные) (большой пестрый дятел, поползень, пипуха, синицы). Кроме того, очень специфической пространственной нишей данного БГГ становятся водяные побеги («волчки»), образующиеся на ствалах деревьев в позднем генеративном возрастном состоянии (g3) или на деревьях, находящихся в стрессовой ситуации. Основными особенностями данных побегов являются сравнительно крупные молодые листья и большой линейный прирост, создающие благоприятные условия для мелких форм насекомых-филлофагов, а также относительная удаленность от основной части кроны дуба. Данная пространственная ниша освоена только одним видом — большой синицей, затратившей около 1/3 своего DTB на дубе именно на данный тип побегов.

Вторым по значимости для распределения консортов является БГГ № 1 (верхний «деятельный» горизонт фотосинтеза, величина информации, передаваемой от данной ступени фактора Т (А, b) равна 0,1375). Данный горизонт характеризуется наибольшим показателем суммарной поверхности листьев и вторым по величине после БГГ № 2 показателем поверхности живых ветвей и представляет интерес прежде всего для видов птиц, питающихся насекомыми-филлобионтами, а также для видов, проявляющих активность в топических формах консортивных связей (обзор, отдых).

Третьим по значимости для распределения орнитоконсортов является приземный горизонт (БГГ № 4, величина передаваемой информации Т (А, В) равна 0,1075), представляющий собой специфическую среду обитания, которая благодаря высоким показателям суммарной поверхности листьев всех 3 ярусов обеспечивает высокую затененность (сомкнутость крон равна 0,8). Поэтому данный горизонт привлекает прежде всего скрытных и питающихся на поверхности почвы птиц.

Наименее значимым для орнитоконсортов является нижний горизонт фотосинтеза первого древесного яруса (горизонт № 2, величина информации, передаваемой этой ступенью фактора Т (А, b) равна 0,0020). Несмотря на то, что данный горизонт характеризуется как один из самых мощных по толщине, на нем аккумулируется основная часть фитомассы ветвей (Анализ, 1988), отличается наибольшими запасами фитомассы живых ветвей и фитомассы листьев, а также вторым по величине после БГГ № 1 показателем суммарной поверхности листьев и ветвей (Однак, 1983), информация, им передаваемая, очень мала. Кроме того, отрицательный знак величины свидетельствует о ложности данной информации. Такие показатели характеризуют данный БГГ как горизонт, практически не влияющий на распределение птиц в пределах консорции дуба. По-видимому, в период выкармливания птенцов жизненное пространство, предоставленное данным горизонтом, не способно компенсировать влияние лимитирующих факторов, влияющих на распределение птиц в консорции дуба.

Таким образом, можно сделать вывод, что распределение птиц на дубе определяется прежде всего особенностями строения стволовой и активной фотосинтезирующей частей данной породы.

Общая зависимость системы БГГ как фактора и распределение орнитоконсортов как явления характеризуются довольно низким коэффициентом информационной связи ( $K_i=0,2225$ ). То есть только 22% регистраций орнитоконсортов на определенных горизонтах объясняются особенностями данных БГГ. Несмотря на этот факт, стоит учитывать, что пространственное распределение птиц (в том числе и в консорции дуба)

ба) зависит от воздействия десятков факторов и внешних условий, влияние которых может суммироваться. С этой точки зрения полученная величина  $K_i$  может быть оценена как достаточно значительная, поскольку в данном случае исследовалось только одно из многих условий, влияющих на распределение птиц. Кроме того, по-видимому, наибольшее влияние на распределение птиц в лесных БГЦ оказывают особенности размещения крон деревьев разных возрастных групп в толще БГЦ. К сожалению, анализ зависимости распределения птиц от особенностей упаковки крон не представляется возможным из-за отсутствия удовлетворяющей требованиям анализа классификации типов упаковки.

Кроме анализа неопределенности был проведен расчет коэффициентов коллигации (коэффициентов наибольшего правдоподобия,  $C$ ), представляющих собой соотношение апостериорной (частной) и априорной (общей) вероятностей (Нешатаев, 1987) и дающих информацию о предпочтении различными трофоморфами тех или иных БГГ.

$$C = P(a_i/b_i)/P(a_i)$$

Если  $C > 1$ , то данная ступень фактора (БГГ) является "критической" (термин предложен Ю. Н. Нешатаевым) для явления и свидетельствует о значительной зависимости явления от фактора, т. е. БГГ, на котором  $C > 1$ , является предпочтительным для данной трофоморфы птиц, и появление ее представителей на этом БГГ достоверно с вероятностной точки зрения.

По результатам расчета коэффициентов коллигации (табл. 2) самые мелкие формы (звено IV (а)) достоверно предпочитают БГГ деятельного фотосинтеза. Ввиду высокого показателя филломассы на этом горизонте, по-видимому, кормовая база птиц представлена в большей мере очень мелкими насекомыми-филлобионтами, что обуславливает привлечение к данному горизонту самых мелких морф птиц, способных поедать столь мелкую добычу. Для видов звена IV (б) критическими являются стволовой и приземный БГГ. Звено IV (в) имеет пики активности на нижнем горизонте фотосинтеза (БГГ № 2), что свидетельствует о том, что виды данного размерного звена проявляют свою трофическую активность в основном на веточных вредителях. Звено IV (д) имеет достоверные пики активности на стволовом и приземном БГГ. В данном случае крупные формы IV звена либо специализированно питаются на стволе (большой пестрый лягушка), либо проявляют трофическую активность в отношении герпетобионтов (дрозды), затрачивая на это около 85% бюджета времени трофических связей. Кроме того представители данной трофоморфы затрачивают около 60% бюджета топических связей именно на этих горизонтах. Представители трофоморфы V звена представляют собой крупные виды с большими кормовыми и гнездовыми участками, зачастую выходящими за пределы лилю-ясеневых дубрав. Поэтому они не проявляют всего спектра консортивных связей на дубе, используя его в основном для топических взаимодействий (обзор местности, отдых). Об этом свидетельствуют показатели DTB данной трофоморфы на дубе (95% DTB принадлежат топическим связям). При этом пики их активности достоверны для деятельного горизонта фотосинтеза (БГГ № 1) и нижнего горизонта фотосинтеза (БГГ № 2).

Таким образом, наблюдается полный пространственный охват всего жизненного пространства консорции дуба его орнитоконсортами. Данное распределение пики активности различных трофоморф свидетельствует о достаточно хорошо выраженной пространственной дифференциации экологических ниш, на что указывал в своей работе А. С. Боголюбов (1990). При этом трофоморфы, близкие по размерам, имеют пики активности в различных горизонтах, снижая тем самым возможность конкуренции за одноразмерные трофические ресурсы.

Расчет относительной ширины пространственных ниш трофоморф проводился по «индексу полидоминантности» Симисона, нормированному по числу степеней свободы ( $B_s$ ), а также по энтропийному индексу Шеннона ( $B_h$ ) (табл. 3):

$$B_s = [(\sum_i^M P_i^2 a_i)^{-1} - 1]/(M - 1), \text{ где } M \text{ — число градаций фактора; } B_h = \sum_i^M P_i \times \log_2 P_i.$$

**Таблица 3. Величины вероятностей пространственного распределения и ширина пространственных ниш трофоморф с системе БГГ Ю. П. Бялловича**

**Table 3. Values of spatial distribution probabilities and ecological niches of trophomorphes in BGH Yu. P. Byallovitch system**

Биогеогоризонты	Звено IV (а)	Звено IV (б)	Звено IV (в)	Звено IV (д)	Звено V
P (a <sub>1</sub> )	0, 69	0,21	0,03	0,14	0,50
P (a <sub>2</sub> )	0,28	0,23	<b>0,87</b>	0,24	<b>0,50</b>
P (a <sub>3</sub> )	0,03	0,37	<b>0,05</b>	0,25	0,00
P (a <sub>4</sub> )	0,00	0,22	<b>0,05</b>	0,37	0,00
Bh	1,049	1,947	0,747	1,914	1,000
Bs	0,269	0,902	0,101	0,859	0,333

По результатам расчетов самую широкую пространственную нишу в пределах консорции дуба липо-ясеневых дубрав имеют виды звена IV (б) (зарянка, мухоловка-белощекая, большая синица, синица-лазоревка, черноголовая гаичка), а самую узкую по обоим индексам — виды звена IV (в) (лесной конек, поползень, зяблик). Вторую по ширине пространственную нишу имеют виды звена IV (д) (большой пестрый дятел, певчий дрозд, дубонос, иволга). Третью по индексу Симпсона — звено V (канюк, серая нясять, сойка), а по индексу Шеннона — звено IV (а) (пеночка-теньковка). Четвертую по индексу Симпсона — звено IV (а), а по индексу Шеннона — звено V. В данном случае различия в ширине ниши между звеньями IV (а) и V очень незначительны и такие изменения в “табеле о рангах” стоит относить за счет особенностей самих индексов. Стоит отметить, что размерные звенья, имеющие наибольшую ширину пространственной ниши, являются единственными имеющими достоверные пики активности сразу на двух горизонтах и при этом их активность проявляется на всем пространстве консорции. Таким образом, наибольшее участие в работе консорции дуба липо-ясеневых дубрав принимают виды, находящиеся в весовом диапазоне 10,1—20 г и 50,1—100 г.

- Акимов М. И. Биоценотическая рабочая система жизненных форм — биоморф // Науч. зап. ДГУ. — Харьков, 1955. — 51. — С. 5—24.
- Анализ продукционной структуры древостоев / Под ред. С. Э. Вомперского, А. И. Уткина. — М. : Наука, 1988. — 240 с.
- Арнолди Л. В., Лавренко Е. М. Краткая программная записка по изучению консортивных связей животных и наземных растений с доминантными видами высших растений в растительных сообществах // В. Е. Сукачев. Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. — М.; Л. : Изд-во АН СССР. — 1960. — С. 5—8.
- Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. — 1951. — 56, вып. 5. — С. 3—30.
- Боголюбов А. С. Структура и компоновка пространственных ниш видов, входящих в синички стаи в лесах Подмосковья // Зоол. журн. — 1986. — 65, № 11. — С. 1664—1674.
- Боголюбов А. С., Преображенская Е. С. Временная динамика численности и компоновки пространственных ниш видов, входящих в синички стаи // Лугуский Г. М. Экологическая ординация и сообщества: Сб. МОИП. — 1990. — С. 64—78.
- Бяллович Ю. П. Биогеоценотические горизонты // Тр. МОИП : Сб. работ по геоботанике, ботанич. географии, систематике растений и палеогеографии. — 1960. — 3. — С. 43—60.
- Дольник В. В. Связь между бюджетами времени и энергии // Тр. ЗИН. — 1982. — 113. — С. 3—33.
- Мазинг В. В. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценоза // Тр. МОИП : Естественные кормовые угодья СССР. — 1966. — Вып. 27. — С. 52—64.
- Нешатаев Ю. Н. Методы анализа геоботанических материалов. — Л. : Изд-во ЛГУ, 1987. — 188 с.
- Одинак Я. П. Вертикальная структура лесовых биогеоценозов // Укр. ботан. журн. — 1983. — 60, № 6. — С. 34—38.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. — 1952. — 37, № 2. — С. 181—201.
- Рудышин М. П., Царик И. В. Структура возрастных консорций шавеля альпийского // Экология. — 1982. — № 5. — С. 15—22.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Таронова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Уранов А. А., Серебрякова Т. И. Ценопопуляции растений. — М. : Наука, 1976. — Ч. 1. — С. 14—43.