МЕСТООБИТАНИЯ ХИЩНЫХ ПТИЦ И ЧЕРНОГО АИСТА В СВЯЗИ С ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРОЙ ЛЕСНОГО ПОКРОВА

М. С. Романов

Институт математических проблем биологии РАН, Институт прикладной математики М. В. Келдыша РАН,
Россия, 142290, Пущино, ул. Проф. Виткевича, 1
E-mail: michael_romanov@inbox.ru

О. И. Евстигнеев

Заповедник «Брянский лес», Россия, 242180, Брянская область, станция Нерусса
E-mail: quercus_eo@mail.ru

HABITATS OF DIURNAL RAPTORS AND THE BLACK STORK IN RELATION TO THE SPATIAL STRUCTURE OF FOREST COVER

M. S. Romanov

Institute of Mathematical Problems of Biology, Russian Academy of Sciences,
Keldysh Institute of Applied Mathematics, Russian Academy of Sciences,
1 Prof. Vitkevich street, Puschino, 142290, Russia
E-mail: michael_romanov@inbox.ru

O. I. Evstigneev

State Nature Reserve "Bryanskii Les", Nerussa Station, Bryansk Oblast, 242180, Russia
E-mail: quercus_eo@mail.ru

Аннотация. На основе современных представлений о структуре ненарушенных лесных сообществ и полевых исследований в заповеднике «Брянский лес» (Брянская область, Россия) выявлены предпочтения хищных птиц и черного аиста при выборе местообитаний в лесном покрове. Предпочтения анализировались на уровне гнездовой территории, гнездового участка и гнездового дерева. Гнездовую территорию птицы выбирают преимущественно среди пойменных и моренно-зандровых местностей, которые отличаются наибольшим разнообразием биотопов и наибольшей долей старых лесов. При выборе гнездовых участков птицы отдают предпочтение старым разновозрастным и полидоминантным лесам с развитой оконной (парцеллярной) мозаикой. Структура этих сообществ обеспечивает свободный подлет к гнезду и удобный обзор гнездового участка. Значительную долю гнезд хищные птицы и черный аист размещают на средневозрастных и старых генеративных деревьях. Деревья этих онтогенетических состояний обладают некоторыми преимуществами для устройства гнезд: максимальной мощностью ствола и ветвей, уплотненной, разреженной и раскидистой кроной. Многие из деревьев имеют изогнутый ствол, что придает дополнительную устойчивость гнезду. Вероятно, основная причина редкости большого подорлика и черного аиста – практически полное отсутствие в современном растительном покрове старовозрастных лесов, а также малая представленность в сообществах средневозрастных и старых генеративных деревьев, которые пригодны для гнездования. Меньшая редкость канюка и тетеревики определяется их большей пластичностью: при отсутствии старых лесов они способны осваивать сообщества меньшего возраста и строить гнезда на молодых генеративных деревьях. Однако в этих условиях плотность их гнезд значительно ниже, чем в старых лесах.

Ключевые слова: хищные птицы, черный аист, гнездовая территория, гнездовой участок, гнездовое дерево, старовозрастные леса, мозаичность растительного покрова, окна в пологом лесу.

Для цитирования: Романов, М. С. Местообитания хищных птиц и черного аиста в связи с пространственной структурой лесного покрова / М. С. Романов, О. И. Евстигнеев // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (3). – <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-3-5>

Abstract. Habitat preferences of three species of diurnal raptors (the Common Buzzard, the Goshawk, and the Greater Spotted Eagle) and the Black Stork have been studied in the Bryansk Les Nature Reserve (Bryansk region, Russia) from the perspective of modern concepts of the structure of undisturbed forest ecosystems. They were analysed using three spatial scales: nesting territory, nest site, and nest tree. The focal species prefer to establish their nesting territories in floodplains and moraine-sander terrains, which are characterized by the highest level of biotopic diversity and the greatest proportion of old-growth forests. On the nest site selection, the birds give preference to old-growth polydominant forests with a developed shifting-gap mosaic. The spatial structure of these stands provides easy access to the nest and good observation of the nest site. For their nests, birds of prey and the Black Stork primarily select mature generative and old generative trees that possess a number of advan-

tageous features for nest construction, such as maximum size trunk and branches, as well as a flattened, dispersed, spreading crown. Additionally, many of the nest trees have trunk bends, this enhances the steadiness of the nest structure. We suggest that the primary reasons for the rarity of the Greater Spotted Eagle and the Black Stork are almost complete absence of old-growth forests in the modern vegetation cover and the lack of suitable mature and old generative trees in forest stands. The relative commonness of the Common Buzzard and the Goshawk is due to their higher ecological plasticity: in the absence of old-growth forests, they are able to inhabit younger stands and build their nests in young generative trees. However, in these conditions, their nesting density is considerably lower compared to in old-growth forests.

Key words: birds of prey, Black Stork, nesting territory, nest site, nest tree, old-grown forest, mosaic structure of plant cover, gaps in the tree canopy.

For citation: Romanov M.S., Evstigneev O.I. Habitats of diurnal raptors and the black stork in relation to the spatial structure of forest cover. Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016;1(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2016-3-5>

Введение

Количественные исследования местообитаний дневных хищных птиц и черного аиста – основа для сохранения этих видов и выработки принципов оптимального природопользования [1–4]. В центре внимания этих исследований должны быть сообщества, которые предпочитают выбирать птицы для гнездования [5]. Это особенно актуально в настоящее время, когда растительный покров коренным образом изменен человеком и лесные птицы в большинстве случаев вынуждены жить в производных неоптимальных сообществах – в березняках, осинниках, сосняках, ельниках и т.д. Теоретической базой для решения этой задачи могут служить современные представления о структуре ненарушенных (климаксных, доагрикультурных) лесов и всего биогеоценотического покрова, которые сложились в отечественной геоботанике [6–11].

Цель работы: опираясь на современные представления о структуре ненарушенных сообществ, выявить и количественно охарактеризовать топические предпочтения лесных хищных птиц и черного аиста в растительном покрове.

Район, объекты и методы исследования

Район исследования. Исследования проводили на юго-востоке Брянской области (Россия) в Неруссо-Деснянском полесье, на территории которого расположен заповедник «Брянский лес». С зоогеографической точки зрения рассматриваемое полесье входит в центрально-русский район провинции смешанных лесов бореально-лесной подобласти Палеарктической области [12]. В ботанико-географическом плане район относится к Полесской подпровинции Восточноевропейской провинции Европейской широколиственно-лесной области [13]. Отличительная черта района исследования – значительная лесистость территории, а также высокий уровень ландшафтного и биотопического разнообразия [14–15].

Объекты исследования – гнездовые деревья, гнездовые участки и гнездовые территории дневных хищных птиц и черного аиста. По-

стройки черного аиста нередко используются пернатыми хищниками и составляют единую гнездовую базу. Гнезда искали применяя стандартные методы [16]. Дополнительная информация о местоположении гнезд была любезно предоставлена сотрудниками заповедника Е. Н. Коршуновым и В. Г. Чупаченко. В результате обнаружили 205 гнезд, которые принадлежат восьми видам птиц: канюку *Buteo buteo* ($n = 103$), тетеревику *Acipiter gentilis* ($n = 33$), большому подорлику *Aquila clanga* ($n = 13$), змееяду *Circaetus gallicus* ($n = 4$), перепелятнику *Acipiter nisus* ($n = 4$), осоеду *Pernis apivorus* ($n = 3$), черному коршуну *Milvus migrans* ($n = 1$), черному аисту *Ciconia nigra* ($n = 9$). Видовая принадлежность 35 гнезд осталась невыясненной (рис. 1).

Для выяснения топических предпочтений птиц детально описывали деревья, на которых размещались гнезда, а также гнездовые участки и гнездовые территории.

Описание гнездового дерева. Все гнездовые деревья привязывали к местности с помощью GPS-навигатора. Для каждого гнезда отмечали размеры, видовую принадлежность, состояние, статус занятости, а также особенности расположения на дереве (высота над землей, ориентация). Гнездовое дерево описывали по следующему плану: вид, онтогенетическое состояние, абсолютный возраст в годах, высота, диаметр ствола на высоте 1,3 м, дальность расположения от опушки. Онтогенетическое состояние дерева устанавливали опираясь на специально разработанные методы по выявлению биологического возраста растений [17–19]. Для выяснения предпочтений птиц при выборе тех или иных гнездовых деревьев делали выборку соседних деревьев на гнездовом участке. При этом пространство вокруг гнездового дерева делили на четыре сектора по сторонам света, в каждом секторе выбирали ближайшее дерево, входящее в ярус древостоя. Чаще всего таких деревьев было 4, иногда 3 или 2 (в случаях, когда гнездовое дерево располагалось на опушке). Эти деревья описывали по той же схеме, что и гнездовые.

Рис. 1. Район исследования – Неруссо-Деснянское полесье и заповедник «Брянский лес». Белые линии – границы между лесотаксационными выделами заповедника. Желтые точки – места расположения гнезд

Описание гнездового участка. На каждом гнездовом участке в радиусе 20 м вокруг гнезда описывали сообщества по следующему плану: название леса по доминантной классификации (дубрава, ельник, сосняк и т.п.), возраст, видовой состав, высота и сомкнутость древостоя, подлеска и подроста. На некоторых гнездовых участках картографировали пятна (парцеллы) лесного сообщества на площади от 1 до 2 га. Съемку парцелл осуществляли маршрутным методом по ходовым линиям. В качестве ходовых линий использовали таксационные визиры. Расстояние между ходовыми линиями 20 м. На карту наносили однородные контуры площадью от 100 до 1000 м². Для контуров составляли списки деревьев и кустарников по ярусам. На гнездовом участке дополнительно определяли возраст всех сообществ, которые находились в радиусе 20, 100 и 500 м от гнездового дерева. При этом использовали лесотаксационную карту заповедника.

Описание гнездовой территории. Тип местности и лесистость – это параметры, с помощью которых дана характеристика гнездовой территории птиц. Для привязки гнездовой территории к тому или иному типу местности использовали ландшафтную карту заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского поле-

ся [20]. Лесистость на гнездовой территории устанавливали в радиусе 500 м от гнезда с помощью лесотаксационной карты заповедника. Дополнительно по картам определяли расстояние от гнездового дерева до опушки. Пространственный анализ проводили с использованием ГИС заповедника в среде Topol 5.

Математическая обработка. Избирательность в отношении различных характеристик растительного покрова оценивали, сравнивая особенности местообитаний птиц с параметрами окружающей среды. Для этого применяли индекс избирательности В. С. Ивлева [21], модифицированный Дж. Джекобсом [22]:

$$E = \frac{r - p}{r + p - 2rp},$$

где E – индекс избирательности в отношении рассматриваемого ресурса, r – доля ресурса среди используемых видом ресурсов, p – доля этого же ресурса среди доступных ресурсов в окружающей среде. Индекс может принимать значения от -1 (избегание) до $+1$ (предпочтение); нулевое значение соответствует отсутствию избирательности. Изначально этот индекс был предложен для оценки избирательности в отношении кормовых ресурсов, но в

настоящее время с успехом применяется и для оценки любых других ресурсов, в том числе местообитаний [23–24].

Для выявления предпочтений птиц при выборе гнездовых местообитаний биотопический состав и тип местности в районе гнезда сравнивали со случайными точками в окружающей среде. Для этого в радиусе 100 и 500 м от гнезда сгенерировали 200 точек с произвольными координатами. Статистическую значимость различий между выборками определяли с помощью критерия Вилкоксона, который основан на сравнении центров распределения выборок [25]. Дополнительно разность средних сравнивали с помощью простого рандомизационного теста [26]. Различия между выборками считали достоверными на уровне значимости 0,05.

Результаты исследования

Местообитания хищных и аистообразных птиц имеют иерархическую структуру, в которой можно выделить три пространственных уровня: гнездовая территория, гнездовой участок и гнездовое дерево [27]. Этой иерархии местообитаний хищных птиц соответствуют три уровня организации растительного покрова: ландшафтный, ценотический и организмен-

ный [5, 28]. На ландшафтном уровне изучали выбор птицами гнездовых территорий, на ценотическом – гнездовых участков, а на организменном – гнездовых деревьев.

Выбор хищными и аистообразными птицами гнездовых территорий

Гнездовая территория – пространство, в пределах которого локализована основная активность пары птиц в гнездовой период [16]. Гнездовая территория имеет сложную структуру и включает все необходимые для жизнедеятельности птиц местообитания, основные из которых – гнездовой участок и охотничьи угодья. Ранее показано, что на особенность выбора птицами гнездовой территории влияют тип местности, лесистость, а также расстояние до опушки [5, 28].

Тип местности. Это территория с определенным соотношением одних и тех же урочищ [29]. К урочищам относятся, например, лесные, луговые, болотные и водные биотопы. От соотношения этих биотопов зависит объем ресурсов (пищи, мест гнездования, укрытий и т.п.), который доступен для птиц. В заповеднике «Брянский лес» выделяют девять типов местностей [20]. Рассмотрим предпочтения птиц в выборе этих местностей (табл. 1).

Таблица 1

Приуроченность гнезд хищных и аистообразных птиц к ландшафтам и местностям заповедника «Брянский лес»

Ландшафты	Пойменный					Надпойменно-террасный				Полесский		
Местности	ЦП	ГП	ПП	ПМР	Всего	1Т	2Т	3Т	Всего	З	МЗ	Всего
Доля площади, %	10,2	1,1	8,1	7,1	26,5	6,1	10,4	5,6	22,1	24,1	27,3	51,4
<i>Плотность размещения гнезд, число гнезд на 10 км²</i>												
Канюк	8,36	32,69	8,76	6,04	8,88	1,17	4,13	6,43	4,59	0,59	8,12	3,89
Тетеревятник	0,00	13,08	2,63	0,00	1,35	0,00	1,38	2,57	1,39	0,30	2,36	1,30
Большой подорлик	0,70	6,54	0,00	2,01	1,08	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,26	0,14
Черный аист	1,40	0,00	0,00	0,00	0,54	1,17	0,00	0,00	0,56	0,00	1,05	0,32
Змееяд	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,38	0,00	0,28	0,00	0,52	0,65
Осоед	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,29	0,28	0,00	0,52	0,32
Перепелятник	0,00	0,00	0,00	1,01	0,27	0,00	0,00	1,29	0,28	0,00	0,52	0,32
Вид не определен	7,69	6,54	9,64	1,01	6,46	0,00	5,51	0,00	3,61	1,48	5,50	2,59
Все гнезда	18,18	65,38	21,91	10,07	19,10	2,34	12,40	11,58	11,11	2,37	18,86	9,40

Обозначения местностей: ЦП – центральная пойма, ГП – гривистая пойма, ПП – пойменно-притеррасная местность, ПМР – поймы малых рек, 1Т – I терраса, 2Т – II терраса, 3Т – III терраса, З – зандровая местность, МЗ – моренно-зандровая местность. Цветовая кодировка: предпочтение (индекс Ивлева–Джекобса $E > 0$; $p < 0,05$, рандомизационный тест), тенденция к предпочтению ($E > 0$; $0,05 < p < 0,10$), отсутствие избирательности, тенденция к избеганию ($E < 0$; $0,05 < p < 0,10$), избегание ($E < 0$; $0,05 < p < 0,10$).

Канюк при выборе гнездовых территорий предпочитает местности пойменного ландшафта и моренно-зандровые местности, избегает

I террасы и зандровые местности, демонстрирует отсутствие избирательности в отношении других местностей (см. табл. 1). Тетеревятник чаще вы-

бирает гривистую пойму средней реки и моренно-зандровую местность, избегает зандровой местности. Большой подорлик отдает предпочтение гривистой пойме средней реки и поймам малых рек на водоразделах, избегает зандровых местностей. Гнезда черного аиста обнаружены в центрально-пойменной местности, на I террасе и в пределах моренно-зандровой местности. Змееяд чаще выбирает для гнездовой территории II террасу. Гнездование осоеда обнаружено на III террасе и в моренно-зандровой местности, а перепелятника – в поймах малых рек, на III террасе и в моренно-зандровой местности.

Птицы при выборе гнездовых территорий наибольшее предпочтение отдают пойменному ландшафту, а на водоразделах выбирают моренно-зандровую местность. Это, видимо, связано с тем, что на территории этих местностей сохранились старые елово-широколиственные леса. Кроме того, в пойме благодаря особенностям рельефа формируется большое разнообразие экотопов – от переувлажненных в межгивных понижениях до сухих на вершинах грив. В результате образуются контрастные биотопы: водные, травяно-болотные, луговые и лесные, которые создают разнообразные ресурсы для птиц, в том числе кормовые. Недаром в этих местностях плотность размещения гнезд самая высокая – от 10 до 65 на 10 км² (см. табл. 1). Наименее привлекательными для птиц оказались террасы и зандровые местности. Это определяется тем, что эти местности отличаются малым разнообразием сообществ. Они представлены в основном монодоминантными сосняками среднего возраста, которые, как известно, характеризуются крайне бедным составом ресурсов, необходимых для птиц [30, 31]. Не случайно плотность гнезд здесь минимальна – от 2 до 12 на 10 км². Ранее было показано, что сосняки заповедника – это монокультуры, которые сформировал человек на месте вырубленных елово-широколиственных лесов [14, 15, 32].

Сходные закономерности обнаружены и в других регионах. Пойменные ландшафты предпочитают многие виды птиц, например канюк и тетеревиатник в Нижегородской области [33], большой подорлик в Ивановской области [34].

В то же время змееяд в Заволжье чаще селится на территории зандровой местности, где господствуют сосновые леса [35]. Производные сообщества (сосняки) змееяд выбирает только потому, что они окружены его охотничьими угодьями – верховыми и переходными болотами, а также вырубками и гарями.

Лесистость ландшафта. Этот показатель отражает отношение площади, покрытой лесом, к общей площади. Территория обитания хищных птиц и черного аиста имеет сложную функциональную и пространственную структуру, которая включает разные типы местообитаний. Для размещения гнезда и гнездового участка птицам нужны участки лесной растительности, для охоты большинству из них требуются открытые местообитания – луга, болота, редколесья, водоемы и др. В период послегнездовой дисперсии молодых особей важное значение приобретает лесная растительность, которая обладает защитными свойствами. В заповеднике абсолютно доминируют леса. Они занимают 96,6 % площади, а на долю всех открытых биотопов приходится только 3,4 %.

Сравнение лесистости гнездовых территорий в радиусе 500 м от гнезда с лесистостью заповедника показало, что канюк и большой подорлик выбирают в растительном покрове менее облесенные участки (табл. 2). При этом подорлик сильнее тяготеет к открытым ландшафтам, чем канюк. Различия со случайно выбранными площадками статистически достоверны. Можно предположить, что канюк и большой подорлик, гнездящиеся на территории заповедника, испытывают недостаток охотничьих местообитаний (открытых пространств) и фактор, лимитирующий их гнездование, – это кормовая база. Об этом свидетельствуют два обстоятельства: 1) относительно низкая продуктивность гнездования канюка, в 1995–1997 гг. канюки вырастили в среднем 1,6 слетков на одну попытку гнездования (В. Г. Чупаченко, устн. сообщ.); 2) невысокий процент занятости гнезд, составляющий только 20 %. Исследователи на других территориях также отмечают, что канюк и подорлик селятся поближе к открытым пространствам [36–37].

Таблица 2

Избирательность хищных птиц и черного аиста в отношении лесистости ландшафта

Вид	Число гнезд	Лесистость на гнездовой территории, %	Индекс Ивлева–Джекобса, <i>E</i>
Большой подорлик	13	86,0	–0,65*
Канюк	96	95,1	–0,19*
Тетеревиатник	29	96,9	+0,05
Черный аист	9	98,5	+0,40

Примечание. * Индекс Ивлева–Джекобса достоверно отличается от нуля (критерий Вилкоксона, $p < 0,05$).

В окрестности гнезд тетереvyтника и черного аиста лесистость, наоборот, несколько выше, чем по заповеднику. На эту особенность гнездовой территории черного аиста обращали внимание и другие орнитологи. Так, средняя лесистость Эстонии составляет 50 %, а доля лесопокрывтой площади в трехкилометровой окрестности гнезд черного аиста на треть больше. Не случайно зоологи подчеркивают осторожность черного аиста. Эта птица предпочитает селиться в глухих удаленных местах [38–42]. В подобных местах строит гнездо и

тетереvyтник [43]. Черный аист и тетереvyтник в отличие от канюка и подорлика, видимо, не нуждаются в присутствии открытых пространств рядом с гнездом. Оба вида, обладая большими индивидуальными участками, могут использовать для охоты открытые территории, расположенные на удалении [44–46]. Одновременно тетереvyтник способен охотиться под пологом леса [47], а черный аист – добывать корм на относительно небольших полянках и болотцах внутри лесного массива (рис. 2).

Рис. 2. Черный аист охотится на небольшом болотце внутри леса [48]

Расстояние до опушек. Экологические условия внутри леса и на его периферии существенно различаются. Это дает основание для выделения экотонov в самостоятельный тип местообитаний [49]. Наиболее значимый экотон для хищных птиц – граница между лесом и открытым пространством, или опушка. Согласно методике А. Б. Костина и Н. Б. Большакова [50] значимость опушек в гнездовании рассматриваемой группы птиц оценивали по плотности размещения гнезд на разном удалении от опушки: 50, 100, 150 м и так до 1600 м.

Анализ показал, что плотность гнездования птиц неодинакова на различном удалении от опушки. Можно выделить зоны с минимальной и максимальной плотностью гнезд (рис. 3). Максимальная плотность гнездования канюка

отмечена на расстоянии 100–200 м от опушки. Здесь сосредоточена треть всех гнезд, плотность их размещения ($16 \text{ гнезд}/10 \text{ км}^2$) значительно выше ожидаемой ($p = 0,0001$, рандомизационный тест) и вдвое превышает среднюю ($8 \text{ гнезд}/10 \text{ км}^2$). В зонах 400–1000 м и более плотность размещения гнезд, напротив, небольшая ($p = 0,04$ и $p = 0,009$ соответственно). Еще в большей степени привязан к опушкам большой подорлик: полоса максимальной плотности размещения гнезд этого вида находится в интервале 0–100 м ($p = 0,004$). Здесь сконцентрирована половина всех гнезд, а плотность их размещения ($3,5 \text{ гнезд}/10 \text{ км}^2$) в три с половиной раза выше средней. В то же время плотность гнезд в зоне 500–1000 м ниже ожидаемой ($p = 0,034$) (табл. 3).

Рис. 3. Плотность размещения гнезд хищных птиц и черного аиста в заповеднике на различном удалении от опушки

Таблица 3

Размещение гнезд пернатых хищников и черного аиста по отношению к опушке

Вид	Полоса максимальной плотности расположения гнезд			Средняя плотность гнезд в заповеднике, на 10 км ²
	Расстояние до опушки, м	Доля гнезд, %	Плотность на 10 км ²	
Канюк	100–200	29	16,1*	7,7
Большой подорлик	0–100	53	3,5*	1,0
Тетеревятник	600 и более	46	4,5	2,2
Черный аист	600 и более	33	1,0	0,7

Примечание. * Значения плотности гнезд, достоверно отличающиеся от ожидаемых ($p < 0,05$, рандомизационный тест).

Близость размещения гнезд канюка и большого подорлика к опушкам отмечали также в Окском заповеднике [42] и в Нижегородской области [51]. Это связано с тем, что большой подорлик предпочитает охотиться на открытых низинных болотах и влажных лугах, где живет главный объект его охоты – водяная полевка (*Arvicola terrestris*). Подобным образом ведет себя и малый подорлик, который использует для охоты преимущественно открытые местообитания и располагает гнезда не далее 150 м от опушки [52]. Канюк охотится на лесных полянах, сенокосах и пастбищах. Охотничьи угодья канюка, как правило, суше, чем у подорлика [44, 53]. Такая видовая дифференциация охотничьего поведения, видимо, позволяет птицам наиболее полно использовать топические и пищевые ресурсы леса, а также снижать остроту конкуренции между видами за эти ресурсы в случае их недостатка.

Плотность гнезд тетеревятника и черного аиста не зависит от расстояния до опушки

(см. рис. 3). Рандомизационный тест также не выявил значимых отличий фактической плотности гнезд от ожидаемой (см. табл. 3). Это, видимо, связано с тем, что в условиях абсолютной заповедности, когда нет беспокойства со стороны человека, птицы безразлично относятся к опушкам. Однако при отсутствии заповедного режима тетеревятник и черный аист ведут себя, как правило, по-другому: они предпочитают строить гнезда подальше от опушки [41, 53]. Например, черный аист в Литве в условиях беспокойства гнездится поглубже в лесу, преимущественно на расстоянии 600–700 м от опушки [54]. Избегание аистом беспокойных опушек отмечено и в Эстонии [55].

Выбор хищными и аистообразными птицами гнездовых участков

Гнездовой участок – область пространства вокруг гнезда, которая защищается парой взрослых птиц в период размножения от втор-

жения особей своего вида, а также различных врагов [16, 56]. Как правило, это непосредственные окрестности гнезда в прямой видимости от него (50–250 м). На гнездовом участке реализуются такие важные виды активности гнездящейся пары, как ухаживание и брачное поведение, охрана участка от нарушителей, подлет и слет с гнезда, насиживание кладки и выкармливание птенцов. Гнездо на участке должно быть укрыто от хищников и от неблагоприятных погодных условий. Однако это контрастирует с потребностью свободного подлета к гнезду и обзора гнездового участка. Исследователи показали, что наиболее значимы для птиц следующие характеристики гнездового участка: возраст лесных сообществ, их биотопический состав и пространственная структура леса [5, 57].

Возраст лесных сообществ. Известно, что большинство пернатых хищников для гнездования выбирают старые леса [58, 59]. Однако точных количественных данных в литературе приводится мало. Наше исследование показыва-

ет, что у всех изученных видов доля старого леса в окрестностях гнезд (радиусы 500, 100 и 20 м) больше, чем по заповеднику, и возрастает по мере уменьшения радиуса (рис. 4). Несмотря на то, что старые леса в заповеднике занимают менее 24 % площади, их доля в окрестности гнезд в несколько раз больше и составляет для разных видов от 40 до 80 %. В наибольшей степени старые леса представлены на гнездовых участках большого подорлика и черного аиста. Они избегают селиться в сообществах младше 70 лет. Тетеревятник и канюк также предпочитают выбирать старые леса. Однако при отсутствии старых участков они могут построить гнездо и в относительно молодых сообществах, менее 70 лет [5, 60]. Крайний пример экологической пластичности канюка описывают в Керженском заповеднике. На этой территории господствуют молодые сосновые леса, сформированные после пожара 1972 г. Здесь канюк вынужден селиться в сообществах младше 37 лет. Эти местообитания неоптимальны для канюка. Об этом свидетельствует чрезвычайно низкая плотность его гнезд [33].

Рис. 4. Возрастной состав лесных сообществ заповедника и на гнездовом участке хищных птиц и черного аиста на расстоянии 20, 100 и 500 м от гнезда

Предпочтения старых лесов хищными птицами и черным аистом отмечают и другие орнитологи. Например, в Прибалтике средний возраст сообществ на гнездовых участках черного аиста составляет 97 лет [55]. При этом в лесах моложе 80 лет аист гнездится только при условии, если в сообществе сохранились более старые деревья [54]. По этой причине молодые одновозрастные лесные культуры без примеси старых деревьев заведомо неблагоприятны для

черного аиста. Это наблюдение, предпочтение старых лесов и избегание молодых, относится и к другим птицам: большому подорлику, тетеревятнику, канюку и др. [33, 53, 60].

Таким образом, изученные виды птиц при выборе гнездовых участков отдают предпочтение старым лесам. Известно, что с возрастом леса становятся многовидовыми, а их вертикальная и горизонтальная структура усложняется [7, 8, 15]. В результате увеличивается емкость местооби-

тания сообществ: видовое разнообразие и численность мелких птиц, которыми питаются хищники, в старых лесах возрастают в два-три раза по сравнению с более молодыми [31, 61]. Это привлекает хищных птиц при выборе гнездового участка. Видимо, небольшое число старых лесов в современном растительном покрове существенно ограничивает численность крупных птиц. Недаром большинство хищных птиц относятся к редким и занесены в Красные книги [62, 63].

Биотопический состав лесных сообществ.

Биотоп – относительно однородное по абиоти-

ческим факторам среды пространство, которое занято биоценозом [64]. Биотопические предпочтения изученных птиц имеют как общие, так и видоспецифичные черты. Большинство видов при выборе гнездового участка отдают предпочтение дубравам и смешанным лесам. Все виды избегают селиться в сосняках и березняках (рис. 5). Известно, что первая группа сообществ находится на поздних стадиях сукцессии и отличается, как правило, полидоминантным составом древостоя, а вторая – на начальных стадиях сукцессии и характеризуется моно- и олигодоминантным составом [7, 8].

	Д	Е	См	Ч	С	Б	О	Обозначения
Канюк	+0.42	+0.65	+0.40		-0.58		+0.34	Достоверное предпочтение
Тетеревятник	-0.39	+0.95	+0.52	-0.53	-0.49	-1.00	+0.22	Тенденция к предпочтению
Большой подорлик	+0.69	-1.00		+0.40	-1.00	-1.00	+0.66	Слабое предпочтение
Черный аист	+0.78	-1.00	+0.42		-1.00	-1.00	-1.00	Нет избирательности

Рис. 5. Избирательность хищных птиц и черного аиста в отношении биотопического состава на гнездовых участках (значения индекса Ивлева–Джекобса). Биотопы (биоценозы, сообщества): Д – дубравы, Е – ельники, См – смешанные леса, Ч – черноольшаники, С – сосняки, Б – березняки, О – осинники

Выбор птицами биотопов видоспецифичен. Так, наибольший диапазон биотопов для устройства гнезд характерен для канюка, средний – для большого подорлика и тетеревиатника, а наименьший – для черного аиста. Эври-топность канюка отмечают многие исследователи [65–67]. В заповеднике «Брянский лес» канюк селится в дубравах, ельниках, смешанных лесах и осинниках (см. рис. 5). Тетеревиатник выбирает преимущественно смешанные леса, осинники и ельники. Ельники, выбираемые тетеревиатником, часто представлены небольшими «островками» внутри сосновых выделов. В других сообществах доля ели в непосредственной окрестности гнезд тетеревиатника (в радиусе 20 м) также велика и составляет более 20 %, несмотря на малую площадь, которую занимают ельники в заповеднике (менее 1 %). Большой подорлик для гнездования обычно выбирает дубравы, черноольшаники и осинники. Черный аист устраивает гнезда только в дубравах и смешанных лесах. Несомненно, что одна из причин редкости черного аиста – его стено-топность. Он выбирает узкий круг биотопов, которые относятся к поздне-сукцессионным сообществам. Видимо, в монодоминантных и одно-возрастных сосняках, березняках, осинниках и ельниках, сформированных из культур, чрезвычайно ограничен набор ресурсов, который необходим для жизни черного аиста и других

крупных птиц. Полидоминантные дубравы и смешанные леса, напротив, предоставляют широкий спектр ресурсов: здесь чаще встречаются удобные деревья для строительства гнезд и деревья с подходящими присадами (рис. 6, 7); эти поздне-сукцессионные сообщества имеют, как правило, сложную горизонтальную и вертикальную структуру, которая создает благоприятные условия для жизни птиц на гнездовом участке.

Пространственная структура лесных сообществ. Картографирование растительности показало, что мозаичность лесов на гнездовых участках хищных птиц отличается сложной пространственной структурой (см. рис. 6, 7). В этой структуре выделяются разные типы парцелл: 1) ветровальные окна, находящиеся на разных стадиях зарастания; 2) биогруппы взрослых деревьев, состоящие из разных видов. В заповеднике парцеллярная структура леса обычно усложнена зоогенной мозаикой, которая формируется бобрами: «лесосеки», пруды и травяные болота (рис. 6–8). Известно, что в лесах с развитой оконной структурой активно плодоносят многие виды растений, а также интенсивно размножаются беспозвоночные. Это привлекает мелких птиц [68]. Одновременно лесные сообщества с выраженной оконной мозаикой, как правило, характеризуются значительным запасом валежника разного возраста [6, 69], в котором находят убежище и ак-

тивно размножаются многие виды мелких мышевидных грызунов [70, 71]. Мелкие птицы и грызуны – это пищевой ресурс для хищных

птиц, а пруды и травяные болота, созданные бобрами, – охотничьи угодья для черного аиста (см. рис. 8).

Рис. 6. Парцеллярная структура лесного сообщества на гнездовом участке большого подорлика. Заповедник «Брянский лес»: кв. 21, выд. 21. 1997 г. Площадь 1,2 га

Рис. 7. Особенности размещения гнезд хищных птиц и черного аиста в лесном сообществе. Обозначения: Ольха – *Alnus glutinosa*, Дуб – *Quercus robur*, Сосна – *Pinus sylvestris*, Ель – *Picea abies*. Онтогенетические состояния деревьев: g_1 – молодое генеративное, g_2 – средневозрастное генеративное, g_3 – старое генеративное. Гнезда птиц: 1 – большой подорлик, 2 – черный аист, канюк, 3 – орлан-белохвост, беркут, 4 – скопа, орлан-белохвост, 5 – черный коршун, змееяд, 6 – канюк, черный коршун, 7 – тетеревятник, 8 – перепелятник. Окно 1 – прогалина на месте бобрового затона, Окно 2 – прогалина на месте вывала деревьев. Стрелками показаны направления подлета к гнезду и слета с гнезда

Рис. 8. Черный аист охотится на бобровой плотине. Кадр фотоловушки. Заповедник «Брянский лес»

Гнезда хищных птиц и черного аиста обычно располагаются рядом с окнами в верхнем пологом леса (см. рис. 6, 7). Прогалины (окна в древесном пологом) возникают на месте вывалов одного или нескольких деревьев. Окна обеспечивают птицам хороший обзор, подлет и маневры на гнездовом участке. О степени выраженности оконной структуры на гнездовом участке можно судить по сомкнутости древостоя. В заповеднике средняя сомкнутость верхнего полога в районе гнезд тетеревиатника составляет $0,7 \pm 0,06$, канюка – $0,6 \pm 0,03$, черного аиста – $0,6 \pm 0,09$, большого подорлика – $0,5 \pm 0,06$, а змеяда – всего $0,4 \pm 0,07$. Это достоверно ниже средней сомкнутости окружающих лесных сообществ ($0,8 \pm 0,02$). Данные А. И. Шепеля [72] свидетельствуют о том, что даже перепелятник, который предпочитает сомкнутые леса, выбирает для размещения гнезд участки с разреженным лесным пологом. Орнитологи Керженского заповедника (Нижегородская область) отмечают, что 80 % гнезд тетеревиатника и 85 % гнезд канюка размещены рядом с окнами [33, 60]. В Литве и Эстонии черный аист выбирает гнездовые участки с сомкнутостью древостоя около 0,7 [54, 55]. Приведенные факты свидетельствуют о том, что

хищные птицы и черный аист для гнездовых участков выбирают лес со сложной пространственной структурой, в которой развита оконная (парцеллярная) мозаика (см. рис. 7). Такая структура позволяет всем видам наиболее полно реализовать свои экологические потребности при выборе гнездовых участков.

Выбор хищными и аистообразными птицами гнездовых деревьев

Важные свойства гнездового дерева: долговечность, наличие ветвей, пригодных для размещения гнезда, по возможности максимальная защищенность гнезда от хищников и неблагоприятных погодных условий, свободный подлет к гнезду. Эти свойства определяются особенностями архитектоники, которая, в свою очередь, связана с видовой принадлежностью дерева, его размерами и возрастом [73, 74].

Вид гнездового дерева. Избирательность хищных птиц в отношении видов гнездовых деревьев изучали, сравнивая видовой спектр деревьев, заселенных птицами, с видовым составом окружающих деревьев. Канюк, черный аист и осоед предпочитают дуб и ель, большой подорлик – дуб, ель и ольху, тетеревиатник и

перепелятник – ель, змееяд – сосну (табл. 4). Однако змееяд, по утверждению И. В. Карякина [53], в зоне широколиственных лесов чаще выбирает дуб. Данные табл. 4 однозначно свидетельствуют о том, что хищные птицы и черный аист устраивают гнезда в основном на позднесукцессионных деревьях – видах заключительных стадий формирования лесных сообществ. Особое предпочтение они отдают долгоживущим дубу и ели. Птицы стараются не выбирать относительно недолговечные деревья (березу и осину), которые принадлежат к раннесукцессионным видам. Эти деревья в каче-

стве гнездовых используются только в том случае, если в сообществе других деревьев мало. Полученные результаты согласуются с литературными данными. Например, в Окском заповеднике более 80 % гнезд черного коршуна размещаются на дубах [42]. В Литве черный аист чаще строит гнезда на дубе и намного реже гнездится на других деревьях [54]. Этот выбор авторы объясняют тем, что дуб – один из немногих видов, у которого мощные боковые ветви расположены почти горизонтально. Такой наклон ветви удобен для строительства гнезда (рис. 9).

Таблица 4

Избирательность хищных птиц и черного аиста в отношении разных видов гнездовых деревьев (значения индекса Ивлева–Джекобса)

Виды птиц	Виды деревьев						
	Дуб	Ель	Ольха	Сосна	Береза	Осина	Другие
Канюк	+0,66	+0,80		-0,59			
Большой подорлик	+0,79	+0,67	+0,78	-1,00	-1,00	-1,00	-1,00
Тетеревятник		+0,98	-1,00	-0,52	-0,81		-1,00
Черный аист	+0,93	+0,77		-1,00	-1,00	-1,00	+0,68
Змееяд				+1,00			
Перепелятник		+1,00					
Осоед	+0,86	+0,97					

Примечание. В число других видов входят липа, клен, вяз, ясень. Цветовая кодировка избирательности: предпочтение, избегание.

Рис. 9. Гнездо черного аиста на старом генеративном дубе. Заповедник «Брянский лес». Стрелкой отмечена мощная боковая ветка дуба, которая расположена почти горизонтально. Фотография Е. Ф. Ситниковой

Размер гнездового дерева. Параметры, которыми были охарактеризованы гнездовые деревья, – высота и диаметр ствола на уровне 1,3 м. Ранее показано, что основной вклад в гнездопригодность дерева вносит диаметр ствола, который скоррелирован с мощностью кроны, в то время как высота имеет меньшее значение [5, 75]. Исследование выявило, что птицы для строительства гнезд предпочитают выбирать наиболее толстые деревья (табл. 5), ствол которых создает устойчивую опору для

сооружения. Так, средний диаметр ствола гнездовых деревьев тетеревиатника составил $49 \pm 2,6$ см, канюка – $53 \pm 1,3$ см, большого подорлика – $54 \pm 1,8$ см, черного аиста – $63 \pm 4,3$ см, а змеяда – $66 \pm 1,2$ см. При этом преобладающий диаметр стволов на гнездовом участке этих птиц находился в пределах 34–38 см. Исключение – перепелятник. Средний диаметр его гнездовых деревьев всего $21 \pm 1,3$ см. Средняя высота гнездовых деревьев у всех видов птиц была только немного выше окружающих.

Таблица 5

Размеры гнездовых деревьев канюка и тетеревиатника, а также соседних деревьев на гнездовом участке

Вид	Выборка деревьев	<i>n</i>	<i>H</i> , м		<i>D</i> _{1,3} , см	
			$\bar{x}$	<i>p</i>	$\bar{x}$	<i>p</i>
Канюк	Гнездовые	26	28,4	0,053 (<i>W</i>)	53,1	< 0,001 (<i>W</i>)
	Соседние	104	27,0		38,2	
Тетеревиатник	Гнездовые	7	28,9	0,100 (<i>W</i>)	49,3	< 0,001 (<i>W</i>)
	Соседние	27	27,1		34,4	

П р и м е ч а н и е. *H* – высота дерева, *D*_{1,3} – диаметр ствола на уровне груди (1,3 м), *n* – объем выборки, $\bar{x}$ – среднее арифметическое значение, *W* – критерий Викокосона (это проверка на различия центров распределений), *p* – вероятность ошибки при отклонении от нулевой гипотезы. Статистически значимые различия выделены жирным шрифтом.

Возраст гнездового дерева. При оценке возраста гнездового дерева вместо абсолютного (календарного) возраста использовали биологический, т.е. определяли онтогенетическое состояние дерева. При этом применяли специальные методические разработки по определению биологического возраста деревьев [17–19]. В отличие от календарного возраста онтогенетические состояния в большей мере отражают особенности архитектоники дерева, которые благоприятны для гнездования птиц.

На территории заповедника абсолютное доминирование принадлежит лесным сообществам, которые состоят в основном из виргинильных и молодых генеративных деревьев. Однако крупные хищные птицы и черный аист значительную долю гнезд размещают на средневозрастных и старых генеративных деревьях (табл. 6). Деревья этих онтогенетических состояний обладают некоторыми преимуществами для устройства больших гнезд: максимальной мощностью ствола и ветвей, уплощенной, разреженной и раскидистой кроной (рис. 10). К таким кронам удобно подлетать, а из гнезда открывается хороший обзор участка. Ствол большей части старых деревьев изогнут, что обеспечивает дополнительную

устойчивость гнезду. Виргинильные и молодые генеративные деревья с конической кроной, с выпрямленным стволом и с неразвитыми боковыми сучьями меньше привлекают хищных птиц. На этих деревьях строят гнезда в основном небольшие птицы, например перепелятник (см. табл. 6, рис. 7). Выбор средневозрастных и старых деревьев отмечали в гнездовом поведении белоплечего орлана на Дальнем Востоке [75], орлана-белохвоста на Кольском полуострове [76], скопы в Вологодской области [77], змеяда и курганника на Украине [78, 79], могильника в Татарстане [80], черного аиста в Прибалтике [54, 55] и др. Приведенные данные свидетельствуют о том, что для поддержания всего видового разнообразия лесных хищных птиц и черного аиста необходимо, чтобы в сообществах были представлены все онтогенетические состояния деревьев от виргинильных, пригодных для гнездования небольших птиц, до старых генеративных, которые удобны для устройства гнезд крупными птицами. При этом орнитологи однозначно утверждают, что отсутствие в сообществе старых генеративных деревьев – серьезный лимитирующий фактор гнездования крупных лесных птиц, даже при благоприятных кормовых условиях [54, 75, 76].

Таблица 6

Распределение числа гнезд по деревьям разных онтогенетических состояний

Вид	Онтогенетические состояния деревьев							
	ν		g_1		g_2		g_3	
	N	%	N	%	N	%	N	%
Канюк	1	1,0	18	17,4	52	50,5	32	31,1
Большой подорлик	—	—	—	—	10	76,9	3	23,1
Тетеревятник	—	—	6	18,2	13	39,4	14	42,4
Черный аист	—	—	—	—	5	55,6	4	44,4
Змееяд	—	—	—	—	3	75,0	1	25,0
Осоед	1	33,3	—	—	1	33,3	1	33,4
Перепелятник	3	100,0	—	—	—	—	—	—
Вид не определен	2	5,7	10	28,6	10	28,6	13	37,1
Все гнезда	7	3,4	34	16,8	94	46,3	68	33,5

П р и м е ч а н и е. Онтогенетические состояния: ν – виргинильное, g_1 – молодое генеративное, g_2 – средневозрастное генеративное, g_3 – старое генеративное. N – число гнезд.

Рис. 10. Гнездовые деревья хищных птиц:

А – гнездо белоплечего орлана на старой генеративной лиственнице Даурской [75];
Б – гнездо черного аиста на старом генеративном дубе черешчатом (заповедник «Брянский лес», фото Е. Ф. Ситниковой), В – гнездо могильника на старой генеративной сосне обыкновенной [80],
Г – гнездо курганника на средневозрастном генеративном тополе [78]

Заключение

При выборе гнездовых местообитаний хищные птицы и черный аист демонстрируют избирательность, которая реализуется на нескольких уровнях организации растительного покрова: ландшафтном (выбор гнездовых территорий), ценогическом (выбор гнездовых участков) и организменном (выбор гнездовых деревьев).

При выборе птицами гнездовых территорий важны целостные свойства ландшафта (тип местности), соотношение площади лесных и открытых пространств. Для птиц наиболее благоприятны местности пойменного, а также моренно-зандровые местности полесского ландшафтов. Эти местности отличаются большим разнообразием биотопов, а также значительной долей старых лесов. Наименее привлекательны террасные и зандровые местности, которые характеризуются меньшим разнообразием биотопов и полным отсутствием старовозрастных лесов. Для видов, которые предпочитают опушки (например, канюк, большой подорлик), благоприятна ландшафтная мозаика с меньшей лесистостью, чем для видов, которые в меньшей степени зависят от опушек (например, тетеревиатник и черный аист).

Хищные птицы и черный аист в качестве гнездовых участков предпочитают выбирать старые, разновозрастные и полидоминантные леса с развитой оконной (парцеллярной) структурой. Сомкнутость лесного полога на гнездовых участках существенно ниже сомкнутости окружающих древостоев. Такая структура леса формировалась в течение сотен лет и была характерна для климаксных сообществ в доагри-

культурное время. В современном растительном покрове ненарушенные ценозы редки. Это связано с вырубкой старых лесов и заменой их молодыми, разновозрастными и мономерными древостоями с выровненной пространственной структурой. Видимо, одна из причин чрезвычайной малочисленности большого подорлика и черного аиста – это исключительное предпочтение ими старовозрастных лесов. Канюк и тетеревиатник более пластичны: если отсутствуют старые леса, то они могут выбрать гнездовой участок в антропогенно преобразованных сообществах.

Хищные птицы и черный аист предпочитают выбирать для устройства гнезда позднесукцессионные виды деревьев, которые характерны для заключительных стадий формирования лесных сообществ. При этом особое предпочтение они отдают долгоживущим деревьям – дубу и ели. Раннесукцессионные сообщества: береза и осина – в качестве гнездовых деревьев используются только в том случае, если в лесу отсутствуют другие виды деревьев. Одновременно птицы отдают предпочтение средневозрастным и старым генеративным деревьям, которые отличаются большим диаметром ствола и ветвей, уплощенной, разреженной и раскидистой кроной. На этих деревьях удобно строить гнезда, к ним легко подлетать, а также с этих деревьев удобно наблюдать за гнездовым участком. Однако в современном растительном покрове при коротких оборотах рубок деревья редко доживают до старого генеративного состояния. Кроме того, при санитарных рубках старые деревья целенаправленно вырубались. Отсутствие старых деревьев – одна из причин редкости многих хищных птиц и черного аиста.

Список литературы

1. Симкин, Г. Н. На пути к разработке новых стратегий охраны и экологической оптимизации природной среды / Г. Н. Симкин // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1988. – Т. 93, № 1. – С. 11–23.
2. Tucker, G. M. Habitats for Birds in Europe : A Conservation Strategy for the Wider Environment / G. M. Tucker, M. I. Evans. – Cambridge : BirdLife International, 1997. – 464 p.
3. Väli, Ü. Geographical variation in macrohabitat use and preferences of the Lesser Spotted Eagle *Aquila pomarina* / Ü. Väli, R. Treinys, A. Lõhmus // Ibis. – 2004. – Vol. 146. – P. 661–671.
4. Lõhmus, A. Raptor habitat studies – the state of the art / A. Lõhmus // Raptors Worldwide. – 2004. – P. 279–296.
5. Романов, М. С. Хищные птицы и черный аист в растительном покрове Неруссо-Деснянского полесья / М. С. Романов // Изучение и охрана биологического разнообразия Брянской области. – Трубчевск : Кириллица, 2005. – Вып. 1. – С. 190–210.
6. Коротков, В. Н. Новая парадигма в лесной экологии / В. Н. Коротков // Биологические науки. – 1991. – № 8. – С. 7–20.
7. Восточноевропейские широколиственные леса / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 1994. – 364 с.
8. Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Наука, 2004. – Кн. 1. – 479 с.
9. Смирнова, О. В. Теоретические основы оптимизации функции биоразнообразия лесного покрова (синтез современных представлений) / О. В. Смирнова, Л. Б. Заугольнова, В. Н. Коротков // Лесоведение. – 2015. – № 5. – С. 367–378.

10. Kharitononkov, M. A. Model reconstruction of the vegetation cover of the south of the West Siberian plain from the late paleolithic period until the late XIX century / M. A. Kharitononkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – URL: <http://www.rjee.ru/rjee-1-2-2016-2/>
11. Smirnova, O. V. Potential ecosystem cover – a new approach to conservation biology / O. V. Smirnova, N. A. Toporova // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (1). – URL: <http://www.rjee.ru/rjee-1-1-2016-1>
12. Кузнецов, Б. А. Очерк зоогеографического районирования СССР / Б. А. Кузнецов. – М. : Изд-во МГУ, 1950. – 176 с.
13. Растительность Европейской части СССР. – Л. : Наука, 1980. – 431 с.
14. Евстигнеев, О. И. Неруссо-Деснянское полесье: история природопользования / О. И. Евстигнеев. – Брянск : Десяточка, 2009. – 139 с.
15. Евстигнеев, О. И. Механизмы поддержания биологического разнообразия лесных биогеоценозов : дис. ... д-ра биол. наук / Евстигнеев О. И. – Н. Новгород : НГУ им. Н. И. Лобачевского, 2010. – 513 с.
16. Галушин, В. М. Численность и территориальное распределение хищных птиц Европейского центра СССР / В. М. Галушин // Труды Окского государственного заповедника. – 1971. – Вып. 8. – С. 5–132.
17. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники / под ред. О. В. Смирновой. – М. : Прометей, 1989. – 102 с.
18. Евстигнеев, О. И. Поливариантность сосны обыкновенной в Брянском полесье / О. И. Евстигнеев // Лесоведение. – 2014. – № 2. – С. 69–77.
19. Evstigneev, O. I. Ontogenetic stages of trees : an overview / O. I. Evstigneev, V. N. Korotkov // Russian Journal of Ecosystem Ecology. – 2016. – Vol. 1 (2). – URL: <http://www.rjee.ru/rjee-1-2-2016-1/>
20. Евстигнеев, О. И. Ландшафты заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Деснянского полесья / О. И. Евстигнеев, Ю. П. Федотов // Летопись природы заповедника «Брянский лес». – 2011. – Кн. 23, ч. 2. – С. 46–65. – URL: <http://www.bryansky-les.ru/science-activities/>
21. Ивлев, В. С. Экспериментальная экология питания рыб / В. С. Ивлев. – М. : Пищепромиздат, 1955. – 252 с.
22. Jacobs, J. Quantitative measurement of food selection : a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index / J. Jacobs // Oecologia. – 1974. – Vol. 14 (4). – P. 413–417.
23. Kauhala, K. Estimating habitat selection of badgers – a test between different methods / K. Kauhala, M. Auttila. – Folia Zool. – 2010. – Vol. 59 (1). – P. 16–25.
24. Tsiompanoudis, A. Ch. Habitat selection of the Shelduck Tadorna tadorna (Aves: Anseriformes) in Evros Delta, Greece / A. Ch. Tsiompanoudis, V. J. Kotsiotis, D. E. Bakaloudis // Ecologia Balkanica. – 2010. – Vol. 2. – P. 57–60.
25. Sokal, R. R. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research / R. R. Sokal, F. J. Pohl. – New York : W. H. Freeman & Co., 2000. – 887 p.
26. Manly, B. F. J. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology / B. F. J. Manly. – New York : Chapman & Hall/CRC, 2007. – 455 p.
27. Newton, I. Population ecology of raptors / I. Newton. – Vermillion : Buteo Books, 1979. – 399 p.
28. Романов, М. С. Топические связи лесных хищных птиц в мозаике растительного покрова : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Романов М. С. – М. : МПГУ, 2001. – 21 с.
29. Географический энциклопедический словарь. – М. : Сов. энцикл., 1988. – 432 с.
30. Мальчевский, А. С. Орнитологические экскурсии / А. С. Мальчевский – Л. : Изд-во ЛГУ, 1981 – 296 с.
31. Евстигнеев, О. И. Популяционная организация лесных биоценозов в разных ландшафтных подразделениях Неруссо-Деснянского полесья / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков, Т. В. Беляева, С. М. Косенко // Экология популяций: структура и динамика. – М. : Ин-т проблем экологии и эволюции, 1995. – С. 350–369.
32. Евстигнеев, О. И. Сукцессии сосновых лесов задровой местности Неруссо-Деснянского полесья / О. И. Евстигнеев, В. Н. Коротков // Бюллетень Брянского отделения Российского ботанического общества. – 2013. – № 1. – С. 31–41.
33. Новикова, Л. М. Численность и распределение канюка в Керженском заповеднике, Россия / Л. М. Новикова // Пернатые хищники и их охрана. – 2009. – № 16. – С. 139–150.
34. Мельников, В. Н. Крупные пернатые хищники Ивановской области / В. Н. Мельников // Пернатые хищники и их охрана. – 2013. – № 27. – С. 208–214.
35. Бакка, С. В. Распространение и численность змееяда в Нижегородской области, Россия / С. В. Бакка, Н. Ю. Киселева // Пернатые хищники и их охрана. – 2009. – № 17. – С. 121–124.
36. Шепель, А. И. Характер пребывания, территориальное распределение и особенности гнездования хищных птиц и сов юга Пермской области / А. И. Шепель // Гнездовая жизнь птиц. – Пермь : Изд-во Перм. ун-та, 1981. – С. 66–71.
37. Ивановский, В. В. Хищные птицы Белорусского Поозерья / В. В. Ивановский. – Витебск : ВГУ им. П. М. Машерова, 2012. – 209 с.
38. Мензбир, М. А. Птицы России / М. А. Мензбир. – М. : Изд-во Сабашниковых, 1918. – Вып. 1. – 224 с.
39. Приклонский, С. Г. Материалы по экологии черного аиста в Окском заповеднике / С. Г. Приклонский // Труды Окского государственного заповедника. – Вологда : Вологодское кн. изд-во, 1958. – Вып. 2. – С. 102–107.
40. Шпиленок, И. П. Черный аист в Неруссо-Деснянском полесье / И. П. Шпиленок // Редкие и уязвимые виды растений и животных Неруссо-Деснянского физико-географического района. – Брянск : Грани, 1997. – С. 215–220.

41. Птицы Окского заповедника и сопредельных территорий (биология, численность, охрана) / И. М. Сапетина, Я. В. Сапетина, В. П. Иванчев, Т. А. Кашенцева, В. В. Лавровский, С. Г. Приклонский. – М. : Центрохот-контроль, 2005. – Т. 1. – 320 с.
42. Ивановский, В. В. Современное состояние черного аиста *Ciconia nigra* в Белорусском Поозерье / В. В. Ивановский // Русский орнитологический журнал. – 2015. – Т. 24. – С. 3673–3683.
43. Галушин, В. М. Хищные птицы леса / В. М. Галушин. – М. : Лесная промышленность, 1980. – 158 с.
44. Kenward, R. Do Goshawks (*Accipiter gentilis*) need forests? Some conservation lessons from radio tracking / R. Kenward, P. Widen // Reports in the Modern World. – Berlin, 1989. – P. 561–567.
45. Шкаран, В. И. Распределение и некоторые особенности экологии черного аиста на севере и северо-востоке Вольинской области / В. И. Шкаран // Аисты: распределение, экология и охрана. – Минск : Навука і тэхніка, 1992. – С. 204–206.
46. Jiguet, F. Satellite tracking of breeding black storks *Ciconia nigra* : new incomes for spatial conservation issues / F. Jiguet, S. Villarubias // Biological Conservation. – 2004. – Vol. 120. – P. 157–164.
47. Мельников, Ю. И. О способах охоты дневных хищных птиц / Ю. И. Мельников // Русский орнитологический журнал. – 1999. – Т. 63. – С. 10–16.
48. Гащак, С. П. Редкие птицы Украины в объективе чернобыльских фотоловушек / С. П. Гащак // Чернобыль, Припять, Чернобыльская АЭС и зона отчуждения. – 2015. – 22 мая. – URL: <http://chornobyl.in.ua/redkipticity-ukrainy.html>
49. Проблемы изучения краевых структур биоценозов. – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1997. – 65 с.
50. Костин, А. Б. Основные закономерности размещения гнезд лесных видов хищных птиц в Центрально-Черноземном заповеднике / А. Б. Костин, Н. М. Большаков // Животный мир Европейской части России, его изучение, использование и охрана. – М. : МОПИ, 1991. – С. 125–132.
51. Бакка, С. В. Большой подорлик в Нижегородской области / С. В. Бакка // Пернатые хищники и их охрана. – 2008. – № 11. – С. 70–72.
52. Meyburg, B.-U. Home range size, habitat utilization, hunting and time budgets of lesser spotted eagles *Aquila pomarina* with regard to disturbance and landscape fragmentation / B.-U. Meyburg, W. Scheller, U. Bergmanis // Raptors Worldwide. – 2004. – P. 615–635.
53. Карякин, И. В. Пернатые хищники (методические рекомендации по изучению соколообразных и совообразных) / И. В. Карякин. – Н. Новгород : Поволжье, 2004. – 351 с.
54. At the border of ecological change: status and nest sites of the Lithuanian Black Stork *Ciconia nigra* population 2000–2006 versus 1976–1992 / R. Treinys, A. Lõhmus, D. Stončius, S. Skuja, E. Drobėlis, B. Šablevičius, S. Rumbutis, D. Dementavičius, V. Naruševičius, A. Petraška, D. Augutis // Journal of Ornithology. – 2008. – Vol. 149. – P. 75–81.
55. Lõhmus, A. Have recent changes in forest structure reduced the Estonian black stork *Ciconia nigra* population? / A. Lõhmus, U. Sellis, R. Rosenthal // Biodiversity & Conservation. – 2005. – Vol. 14 (6). – P. 1421–1432.
56. Панов, Е. Н. Поведение животных и экологическая структура популяций / Е. Н. Панов. – М. : Наука, 1983. – 424 с.
57. Владышевский, Д. В. Экология лесных птиц и зверей (кормодобывание и его биоценотическое значение) / Д. В. Владышевский. – Новосибирск : Наука, 1980. – 264 с.
58. Дементьев, Г. П. Хищные птицы / Г. П. Дементьев // Птицы Советского Союза. – М. : Сов. наука, 1951. – Т. 1. – С. 70–341.
59. Лихачев, Г. Н. Очерки гнездования дневных хищных птиц в тульских засеках // Труды Второй прибалтийской орнитологической конференции / Г. Н. Лихачев. – М. : Изд-во АН СССР, 1957. – С. 308–336.
60. Новикова, Л. М. Размещение местообитаний ястреба-тетеревятника в растительном покрове Керженского заповедника, Россия / Л. М. Новикова // Пернатые хищники и их охрана. – 2008. – № 14. – С. 96–107.
61. Косенко, С. М. Структура и организация лесных сообществ гнездящихся птиц заповедника «Брянский лес» / С. М. Косенко, Е. Ю. Кайгородова // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 2000. – Т. 105, № 1. – С. 21–25.
62. Красная книга Российской Федерации. Животные. – М. : Астрель, 2001. – 860 с.
63. Красная книга Брянской области. Животные. – Брянск : Читай-город, 2004. – 256 с.
64. Реймерс, Н. Ф. Природопользование : словарь-справочник / Н. Ф. Реймерс. – М. : Мысль, 1990. – 637 с.
65. Del Hoyo, J. New World Vultures to Guinea-fowl / J. del Hoyo, A. Elliott, J. Sargatal // Handbook of the Birds of the World. – Barcelona : Lynx Edicions, 1994. – Vol. 2. – 638 p.
66. Ивановский, В. В. Гнездовая экология канюка *Buteo buteo* в условиях северной Белоруссии / В. В. Ивановский, И. В. Башкиров // Русский орнитологический журнал. – 2003. – Vol. 271. – P. 879–881.
67. Попов, С. В. Топические связи и пространственная структура организации населения Соколообразных (Falconiformes) на границе тайги и лесостепи Зауралья / С. В. Попов // Вестник Удмуртского университета. – 2015. – Т. 25. – P. 51–60.
68. Levey, D. J. Tropical wet forest treefall gaps and distributions of understory birds and plants / D. J. Levey // Ecology. – 1988. – Vol. 69 (4). – P. 1076–1089.
69. Shorohova, E. Stand and landscape scale variability in the amount and diversity of coarse woody debris in primeval European boreal forests / E. Shorohova, E. Kapitsa // Forest Ecology and Management. – 2015. – Vol. 356. – P. 273–284.

70. Fauteux, D. Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales in managed and unmanaged boreal forests / D. Fauteux, L. Imbeau, P. Drapeau, M. J. Mazerolle // *Forest Ecology and Management*. – 2012. – Vol. 266. – P. 194–205.
71. Лукьянова, Л. Е. Посткатастрофические сукцессии населения грызунов / Л. Е. Лукьянова // *Сибирский экологический журнал*. – 2015. – № 6. – С. 832–841.
72. Шепель, А. И. Хищные птицы и совы Пермского Прикамья / А. И. Шепель. – Иркутск : Изд-во Иркут. ун-та, 1992. – 296 с.
73. Доппельмайр, Г. Г. Значение архитектоники деревьев и кустарников для гнездования птиц / Г. Г. Доппельмайр // *Природа*. – 1939. – № 12. – С. 44–51.
74. Мальчевский, А. С. Об экологических закономерностях распределения птичьих гнезд в лесу / А. С. Мальчевский, И. В. Покровский, Н. П. Овчинникова, Т. Н. Геранова // *Ученые записки Ленинградского государственного университета*. – 1954. – Вып. 181. – С. 77–101.
75. Мастеров, В. Б. Тихоокеанский орлан *Haliaeetus pelaginus* : экология, эволюция, охрана / В. Б. Мастеров, М. С. Романов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2014. – 384 с.
76. Ганусевич, С. А. Некоторые хищные птицы Кольского полуострова / С. А. Ганусевич // *Редкие, исчезающие и малоизученные птицы СССР*. – М. : ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1986. – С. 88–94.
77. Белко, Н. Г. Характеристика гнезд скопы и орлана-белохвоста / Н. Г. Белко // *Научные основы охраны и рационального использования птиц*. – Рязань : Русское слово, 1995. – Вып. 19. – С. 124–139.
78. Домашевский, С. В. О гнездовании курганника в Украинском полесье / С. В. Домашевский, К. А. Письменный, В. А. Костюшин // *Украинский центр исследования хищных птиц*. – 2008. – 24 окт. – URL: <http://www.raptors.org.ua/ru/26>
79. Письменный, К. А. Практика установки защиты от куниц на гнездовых деревьях хищных птиц / К. А. Письменный, С. В. Домашевский, Р. Ватрасевич // *Украинский центр исследования хищных птиц*. – 2010. – 22 февр. – URL: <http://www.raptors.org.ua/ru/168/>
80. Бекмансуров, Р. Х. Завершается проект «Сохранение популяций орлана-белохвоста, солнечного орла и большого подорлика на территории Республики Татарстан» – пора подводить итоги / Р. Х. Бекмансуров // *Российская сеть изучения и охраны пернатых хищников*. – 2012. – 24 нояб. – URL: <http://www.rrcn.ru/ru/archives/15425>

References

1. Simkin G. N. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskii* [Proceedings of the Moscow Society of Naturalists. Biology Branch]. 1988, vol. 93, no. 1, pp. 11–23.
2. Tucker G. M., Evans M. I. *Habitats for Birds in Europe : A Conservation Strategy for the Wider Environment*. Cambridge: BirdLife International, 1997, 464 p.
3. Väli Ü., Treinys R., Lõhmus A. *Ibis*. 2004, vol. 146, pp. 661–671.
4. Lõhmus A. *Raptors Worldwide*. 2004, pp. 279–296.
5. Romanov M. S. *Izuchenie i okhrana biologicheskogo raznoobraziya Bryanskoy oblasti* [Study and Preservation of Biodiversity in Bryansk Region]. Trubchevsk: Kirillitsa, 2005, iss. 1, pp. 190–210.
6. Korotkov V. N. *Biologicheskie nauki* [Biological Sciences]. 1991, no. 8, pp. 7–20.
7. *Vostochnoevropeyskie shirokolistvennye lesa* [East-European Broad-Leaf Forests]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 1994, 364 p.
8. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European Broad-Leaf Forests: History in the Holocene and the Present.]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Nauka, 2004, bk. 1, 479 p.
9. Smirnova O. V., Zaugol'nova L. B., Korotkov V. N. *Lesovedenie* [Forest Studies]. 2015, no. 5, pp. 367–378.
10. Kharitononkov M. A. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (2). Available at: <http://www.rjee.ru/rjee-1-2-2016-2/>
11. Smirnova O. V., Toropova N. A. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (1). Available at: <http://www.rjee.ru/rjee-1-1-2016-1>
12. Kuznetsov B. A. *Ocherk zoogeograficheskogo rayonirovaniya SSSR* [Zoogeographical Zoning Studies in the USSR]. Moscow: Izd-vo MGU, 1950, 176 p.
13. *Rastitel'nost' Evropeyskoy chasti SSSR* [Plants of the European USSR]. Leningrad: Nauka, 1980, 431 p.
14. Evstigneev O. I. *Nerusso-Desnyanskoe poles'e: istoriya prirodopol'zovaniya* [Nerussa-Desna Polesye: History of Nature Use]. Bryansk: Desyatchka, 2009, 139 p.
15. Evstigneev O. I. *Mekhanizmy podderzhaniya biologicheskogo raznoobraziya lesnykh biogeotsenozov: dis. d-ra biol. nauk* [Mechanisms of supporting biodiversity of forest biogeocenoses: thesis]. Nizhniy Novgorod: NGU im. N. I. Lobachevskogo, 2010, 513 p.
16. Galushin V. M. *Trudy Okskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Studies in Oka Nature Reserve]. 1971, iss. 8, pp. 5–132.
17. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki* [Age Diagnostics and Markders of Forest Plants. Trees and Shrubs]. Ed. by O. V. Smirnova. Moscow: Prometei, 1989, 102 p.
18. Evstigneev O. I. *Lesovedenie* [Forest Studies]. 2014, no. 2, pp. 69–77.

19. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016, vol. 1 (2). Available at: <http://www.rjee.ru/rjee-1-2-2016-1/>
20. Evstigneev O. I., Fedotov Yu. P. *Letopis' prirody zapovednika «Bryanskiy les»* [Nature Studies of 'Bryansk Forest' Nature Reserve]. 2011, bk. 23, part 2, pp. 46–65. Available at: <http://www.bryansky-les.ru/science-activities/>
21. Ivlev V. S. *Eksperimental'naya ekologiya pitaniya ryb* [Experimental Ecology of Fish Feeding]. Moscow: Pishchepromizdat, 1955, 252 p.
22. Jacobs J. *Oecologia*. 1974, vol. 14 (4), pp. 413–417.
23. Kauhala K., Auttila M. *Folia Zool.* 2010, vol. 59 (1), pp. 16–25.
24. Tsiompanoudis A. Ch., Kontsiotis V. J., Bakaloudis D. E. *Ecologia Balkanica*. 2010, vol. 2, pp. 57–60.
25. Sokal R. R., Rohlf F. J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W. H. Freeman & Co., 2000, 887 p.
26. Manly B. F. J. *Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology*. New York: Chapman & Hall/CRC, 2007, 455 p.
27. Newton I. *Population ecology of raptors*. Vermillion: Buteo Books, 1979, 399 p.
28. Romanov M. S. *Topicheskie svyazi lesnykh khishchnykh ptits v mozaike rastitel'nogo pokrova: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Birds of Prey Interaction in the Variety of Plant Cover: Thesis abstract]. Moscow: MPGU, 2001, 21 p.
29. *Geograficheskiy entsiklopedicheskiy slovar'* [Geography Encyclopedic Dictionary]. Moscow: Sov. entsikl., 1988, 432 p.
30. Mal'chevskiy A. S. *Ornitologicheskie ekskursii* [Ornithological Journeys]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1981, 296 p.
31. Evstigneev O. I., Korotkov V. N., Belyaeva T. V., Kosenko S. M. *Ekologiya populyatsiy: struktura i dinamika* [Population Ecology: Structure and Dynamics]. Moscow: In-t problem ekologii i evolyutsii, 1995, pp. 350–369.
32. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. *Byulleten' Bryanskogo otdeleniya Rossiyskogo botanicheskogo obshchestva* [Proceedings of Bryansk Branch of Russia's Botanical Society]. 2013, no. 1, pp. 31–41.
33. Novikova L. M. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Birds of Prey and Their Protection]. 2009, no. 16, pp. 139–150.
34. Mel'nikov V. N. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Birds of Prey and Their Protection]. 2013, no. 27, pp. 208–214.
35. Bakka S. V., Kiseleva N. Yu. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Birds of Prey and Their Protection]. 2009, no. 17, pp. 121–124.
36. Shepel' A. I. *Gnezdvaya zhizn' ptits* [Nest Life of Birds]. Perm: Izd-vo Perm. un-ta, 1981, pp. 66–71.
37. Ivanovskiy V. V. *Khishchnye ptitsy Belorusskogo Poozer'ya* [Birds of Prey in Belarus Lake Region]. Vitebsk: VGU im. P. M. Masherova, 2012, 209 p.
38. Menz'bir M. A. *Ptitsy Rossii* [Russia's Birds]. Moscow: Izd-vo Sabashnikovykh, 1918, iss. 1, 224 p.
39. Priklonskiy S. G. *Trudy Okskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Studies in Oka Nature Reserve]. Vologda: Vologodskoe kn. izd-vo, 1958, iss. 2, pp. 102–107.
40. Shpil'nik I. P. *Redkie i uyazvimye vidy rasteniy i zhivotnykh Nerusso-Desnyanskogo fiziko-geograficheskogo rayona* [Rare and Vulnerable Species of Plants and Animals in Nerussa-Desna Region]. Bryansk: Grani, 1997, pp. 215–220.
41. Sapetina I. M., Sapetina Ya. V., Ivanchev V. P., Kashentseva T. A., Lavrovskiy V. V., Priklonskiy S. G. *Ptitsy Okskogo zapovednika i sopredel'nykh territoriy (biologiya, chislennost', okhrana)* [Birds of Oka Nature Reserve and Nearby Areas]. Moscow: Tsentrkhontrol', 2005, vol. 1, 320 p.
42. Ivanovskiy V. V. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal* [Russian Ornithology Journal]. 2015, vol. 24, pp. 3673–3683.
43. Galushin V. M. *Khishchnye ptitsy lesa* [Forest Birds of Prey]. Moscow: Lesnaya promyshlennost', 1980, 158 p.
44. Kenward R., Widen P. *Rapports in the Modern World*. Berlin, 1989, pp. 561–567.
45. Shkaran V. I. *Aisty: raspredelenie, ekologiya i okhrana* [Storks: Distribution, Ecology and Protection]. Minsk: Navuka i tekhnika, 1992, pp. 204–206.
46. Jiguet F., Villarubias S. *Biological Conservation*. 2004, vol. 120, pp. 157–164.
47. Mel'nikov Yu. I. *Russkiy ornitologicheskiy zhurnal* [Russian Ornithology Journal]. 1999, vol. 63, pp. 10–16.
48. Gashchak S. P. *Chernobyl', Pripyat', Chernobyl'skaya AES i zona otchuzhdeniya* [Chernobyl, Pripyat, Chernobyl Nuclear Power Plant, and Chernobyl Exclusion Zone]. 2015, 22 May. Available at: <http://chernobyl.in.ua/redkiy-ptycy-ukrainy.html>
49. *Problemy izucheniya kraevykh struktur biotsenozov* [Studying Border Structures in Biocenoses]. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 1997, 65 p.
50. Kostin A. B., Bol'shakov N. M. *Zhivotnyy mir Evropeyskoy chasti Rossii, ego izuchenie, ispol'zovanie i okhrana* [Animals of European Russia. Studying, Management and Protection]. Moscow: MOPI, 1991, pp. 125–132.
51. Bakka S. V. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Birds of Prey and Their Protection]. 2008, no. 11, pp. 70–72.
52. Meyburg B.-U., Scheller W., Bergmanis U. *Raptors Worldwide*. 2004, pp. 615–635.
53. Karyakin I. V. *Pernatye khishchniki (metodicheskie rekomendatsii po izucheniyu sokoloobraznykh i sovoobraznykh)* [Birds of Prey (Advice on Studying the Falconiformes and Strigiformes)]. Nizhniy Novgorod: Povolzh'e, 2004, 351 p.
54. Treinys R., Lõhmus A., Stončius D., Skuja S., Drobelis E., Šablevičius B., Rumbutis S., Dementavičius D., Naruševičius V., Petraška A., Augutis D. *Journal of Ornithology*. 2008, vol. 149, pp. 75–81.

55. Lõhmus A., Sellis U., Rosenvald R. *Biodiversity & Conservation*. 2005, vol. 14 (6), pp. 1421–1432.
56. Panov E. N. *Povedenie zhivotnykh i ekologicheskaya struktura populyatsiy* [Animal Behaviour and Ecological Structure of Populations]. Moscow: Nauka, 1983, 424 p.
57. Vladyshevskiy D. V. *Ekologiya lesnykh ptits i zverey (kormodobyvanie i ego biotsenoticheskoe znachenie)* [Ecology of forest birds and animals (foraging and its biocenotic meaning)]. Novosibirsk: Nauka, 1980, 264 p.
58. Dement'ev G. P. *Ptitsy Sovetskogo Soyuza* [Birds of the USSR]. Moscow: Sov. nauka, 1951, vol. 1, pp. 70–341.
59. Likhachev G. N. *Trudy Vtoroy pribaltiyskoy ornitologicheskoy konferentsii* [Proceedings of Baltic Ornithology Conference]. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1957, pp. 308–336.
60. Novikova L. M. *Pernaty khishchniki i ikh okhrana* [Birds of Prey and Their Protection]. 2008, no. 14, pp. 96–107.
61. Kosenko S. M., Kaygorodova E. Yu. *Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskoy* [Proceedings of the Moscow Society of Naturalists. Biology Branch]. 2000, vol. 105, no. 1, pp. 21–25.
62. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii. Zhivotnye* [The Red Data Book of the Russian Federation. Animals]. Moscow: Astrel', 2001, 860 p.
63. *Krasnaya kniga Bryanskoy oblasti. Zhivotnye* [The Red Data Book of the Bryansk Region. Animals]. Bryansk: Chitay-gorod, 2004, 256 p.
64. Reymers N. F. *Prirodopol'zovanie: slovar'-spravochnik* [Nature Management: Reference Dictionary]. Moscow: Mysl', 1990, 637 p.
65. Del Hoyo J., Elliott A, Sargatal J. *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona: Lynx Edicions, 1994, vol. 2, 638 p.
66. Ivanovskiy V. V., Bashkirov I. V. *Russkiy ornitologicheskij zhurnal* [Russia Ornithology Journal]. 2003, vol. 271, pp. 879–881.
67. Popov S. V. *Vestnik Udmurtskogo universiteta* [Proceedings of the Udmurt University]. 2015, vol. 25, pp. 51–60.
68. Levey D. J. *Ecology*. 1988, vol. 69 (4), pp. 1076–1089
69. Shorohova E., Kapitsa E. *Forest Ecology and Management*. 2015, vol. 356, pp. 273–284.
70. Fauteux D., Imbeau L., Drapeau P., Mazerolle M. J. *Forest Ecology and Management*. 2012, vol. 266, pp. 194–205.
71. Luk'yanova L. E. *Sibirskiy ekologicheskij zhurnal* [Siberian Journal of Ecology]. 2015, no. 6, pp. 832–841.
72. Shepel' A. I. *Khishchnye ptitsy i sovy Permskogo Priam'ya* [Birds of Prey and Owls of the Kama Region]. Irkutsk: Izd-vo Irkut. un-ta, 1992, 296 p.
73. Doppel'mayr G. G. *Priroda* [Nature]. 1939, no. 12, pp. 44–51.
74. Mal'chevskiy A. S., Pokrovskiy I. V., Ovchinnikova N. P., Geranova T. N. *Uchenye zapiski Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of Leningrad State University]. 1954, iss. 181, pp. 77–101.
75. Masterov V. B., Romanov M. S. *Tikhookeanskiy orlan Haliaeetus pelaginus: ekologiya, evolyutsiya, okhrana* [Steller's Sea Eagle *Haliaeetus pelaginus*: Ecology, Evolution and Protection]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2014, 384 p.
76. Ganusevich S. A. *Redkie, ischezayushchie i maloizuchennyye ptitsy SSSR* [Rare, Disappearing and Little-Studied Birds of the USSR]. Moscow: TsNIL Glavokhoty RSFSR, 1986, pp. 88–94.
77. Belko N. G. *Nauchnye osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya ptits* [Scientific Basis of Bird Protection and Use]. Ryazan: Russkoe slovo, 1995, iss. 19, pp. 124–139.
78. Domashevskiy S. V., Pis'mennyy K. A., Kostyushin V. A. *Ukrainskiy tsentr issledovaniya khishchnykh ptits* [Ukrainian Centre for Raptor Studies]. 2008, 24 Oct. Available at: <http://www.raptors.org.ua/ru/26>
79. Pis'mennyy K. A., Domashevskiy S. V., Vatrsevich R. *Ukrainskiy tsentr issledovaniya khishchnykh ptits* [Ukrainian Centre for Raptor Studies]. 2010, 22 Febr. Available at: <http://www.raptors.org.ua/ru/168/>
80. Bekmansurov R. Kh. *Rossiyskaya set' izucheniya i okhrany pernatykh khishchnikov* [Russian Network of Birds of Prey Study and Protection]. 2012, 24 Nov. Available at: <http://www.rrcn.ru/ru/archives/15425>