

УДК 574.524:636

## ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ СООБЩЕСТВ СТЕПНЫХ ПТИЦ

**В.В. Пискунов**

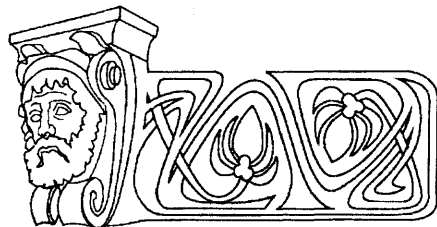
Саратовский государственный университет,  
кафедра ботаники и экологии  
E-mail: biofac@sgu.ru

Проанализированы основные направления сопряженного изучения характеристик местообитаний и особенностей сообществ степных птиц. Отражена видовая структура сообществ птиц в различных вариантах степей. Показано, что для выявления причин изменения плотности популяций и структурных особенностей сообществ необходима количественная характеристика местообитаний видов. Подчеркнута важность флористических исследований, показывающих, что птицы могут реагировать на присутствие определенного вида растений сильнее, чем на структурные особенности местообитаний. Обсуждаются возможности применения математического аппарата для обработки данных.

### **Habitat descriptions in steppe birds communities investigations**

**V.V. Piskunov**

Some principal directions connected study habitats characteristics and peculiarity bird species community had been revealed. The typical birds communities species structure features in different steppe types had



been reflected. It had been shown that to reveal the population density change cause habitat quantitative characteristics may be very important. Floristic component seemed to be more important to bird community composition than vegetation structure. Some possibility of mathematics analyses had been considered.

Распространение видов птиц ограничено определенным набором местообитаний, которые они могут занимать. Считается, что необходимость выбора местообитаний связана с различной их пригодностью (обычно измеряемой успехом размножения); особи, занимающие оптимальные местообитания, получают больше возможностей для сохранения потомства. В связи с этим важен вопрос о механизме осуществления такого выбора разными видами и о том, какие характерис-



тики окружающей среды являются при этом определяющими.

Исследования связей птиц с местообитанием проводятся в основном с постановкой трех взаимосвязанных вопросов [1]:

1. Разделяются ли виды на группы по градиентам местообитания независимо от географического распределения?

2. Распределяются ли по местообитаниям экологически или таксономически близкие виды?

3. Связаны ли изменения в распределении или обилии видов с характеристиками местообитаний?

На начальном этапе изучения экологичес-

ких особенностей степных видов птиц наиболее часто используется описательный подход [2–28]. Основным анализируемым моментом в этом случае является факт присутствия или отсутствия определенного вида птиц в фаунистическом списке какого-либо местообитания, а также его популяционная плотность, или биомасса. При этом все имеющиеся количественные данные характеризуют только орнитофауну и используются для получения таблиц “количество видов — местообитание”, “численность—местообитание” или для построения гистограмм видовой структуры в различных типах местообитаний (рис.1).

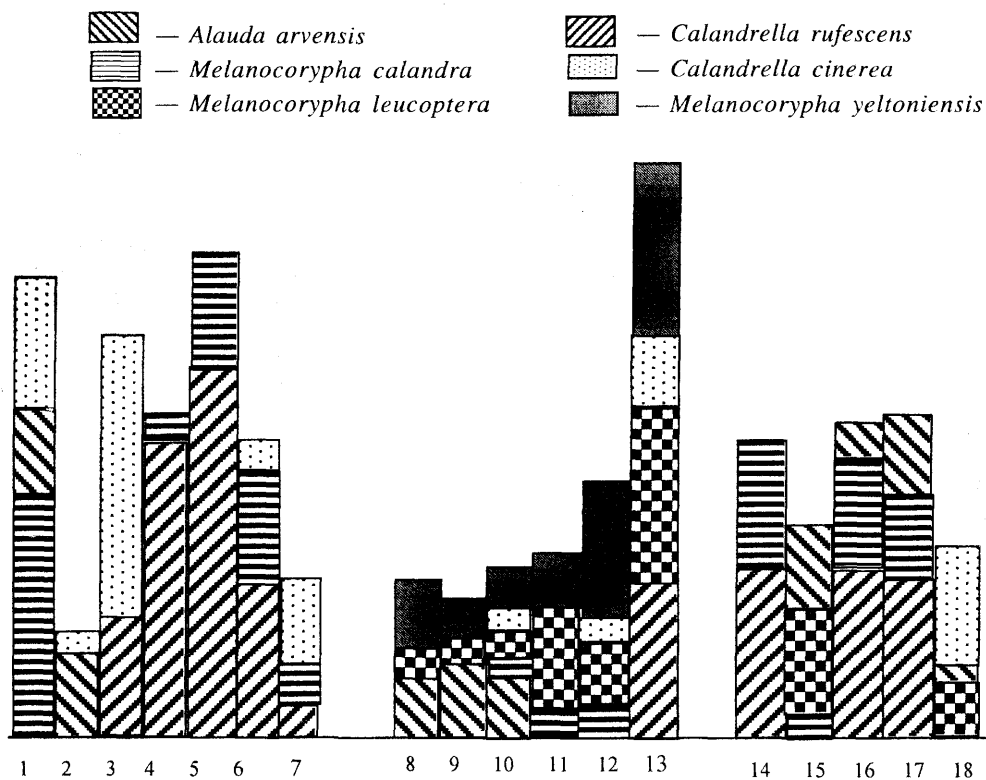


Рис. 1. Обилие и видовая структура населения жаворонков в различных биотопах: ландшафты степного Придонья (по Белику [21], с изменениями): 1 – сильнообитые полынные степи, 2 – очень сильнообитые однолетниковые степи, 3 – каменистые степи, 4 – песчаные степи, 5 – сухие луга, 6 – посевы зерновых, 7 – пропашные культуры; варианты степей Саратовского Заволжья (гистограммы построены автором по данным Лебедевой [3] и Лебедевой, Мозгового [4]): 8 – тырсовые степи, 9 – разнотравно-ковылково-типчаковые степи, 10 – сизотипчаково-ковылковые бедноразнотравные степи, 11 – типчаково-белополынные и типчаково-ромашниковые степи, 12 – белополынно-ромашниковые степи в комплексе с чернополынными, 13 – микрокомплексная растительность; фитоценозы комплексной полупустыни Волгоградской области (по данным автора 2003–2004 гг.): 14 – житняковый, 15 – чернополынный, 16 – острцовый, 17 – кокпековый, 18 – белополынный

Характеристика самого местообитания основана на кратких сообщениях качественно-описательного характера: указываются доминанты растений в составе фитоценозов, степень нарушенности сообществ (стадия пастбищной дигрессии), однородность или мозаичность растительного покрова, а также

характер землепользования, расстояние до лесополос или населенных пунктов. Особенности растительного покрова выявляются, как правило, из литературных источников; реже по описаниям, проведенным геоботаниками или автором самостоятельно. На основании анализа собранного материала мно-



гие из вышеуказанных исследователей выявили, что сообщества птиц, приуроченные к различным вариантам степей, отличаются видовым составом и особенностями структуры. Эту закономерность нам удалось подтвердить на примере сообществ гнездящихся птиц различных степных местообитаний Нижнего Поволжья (рис.2). Также было установлено, что видовое богатство, обилие типичных степных видов птиц, суммарная плотность их населения возрастают от северных вариантов степей к более южным [3, 22]. При сопоставлении этих данных с описаниями местообитаний констатируется увеличение в этом направлении структурированности растительных сообществ, изменение их продуктивности и соотношения определенных видов растений. Подчеркивается положительное влияние комплексности растительного покрова на видовое разнообразие сообществ птиц [7]. Утверждается также, что для степных видов птиц значение имеет соотношение площадей, занятых тем или иным вариантом растительности в каждой местности [3], а также тот факт, что численность некоторых видов (луговой чекан, полевой конек) зависит от наличия в зональном биотопе интразональных местообитаний [4].

В дальнейшем предпринимаются попытки объяснить предпочтение определенными видами птиц тех или иных территорий, в связи с чем обращается внимание на отдельные характеристики местообитаний. Наиболее часто исследуются параметры, определяющие защитные свойства [6, 11, 13, 15, 18, 25, 29] или кормовые условия [16, 21, 23]. При характеристике защитных особенностей указывают степень развития травяного покрова, его высоту и густоту, общее проективное покрытие, флористическое разнообразие. Некоторые авторы отмечают важность темпов развития растений относительно сроков гнездования птиц [14, 17], выраженность мозаичности растительного покрова, наличие отдельно стоящих деревьев или кустарников [13].

Различие кормовых условий также определяет предпочтительное использование одних местообитаний и избегание других. В ряде работ [11, 17] содержится детальный анализ обилия и состава насекомых в разных местообитаниях, и эти данные сопоставляются с данными по плотности и видовому составу птиц. Следует также учитывать наличие и мощность степного войлока, создающего особые условия увлажнения и задерживающего созревшие семена [11].

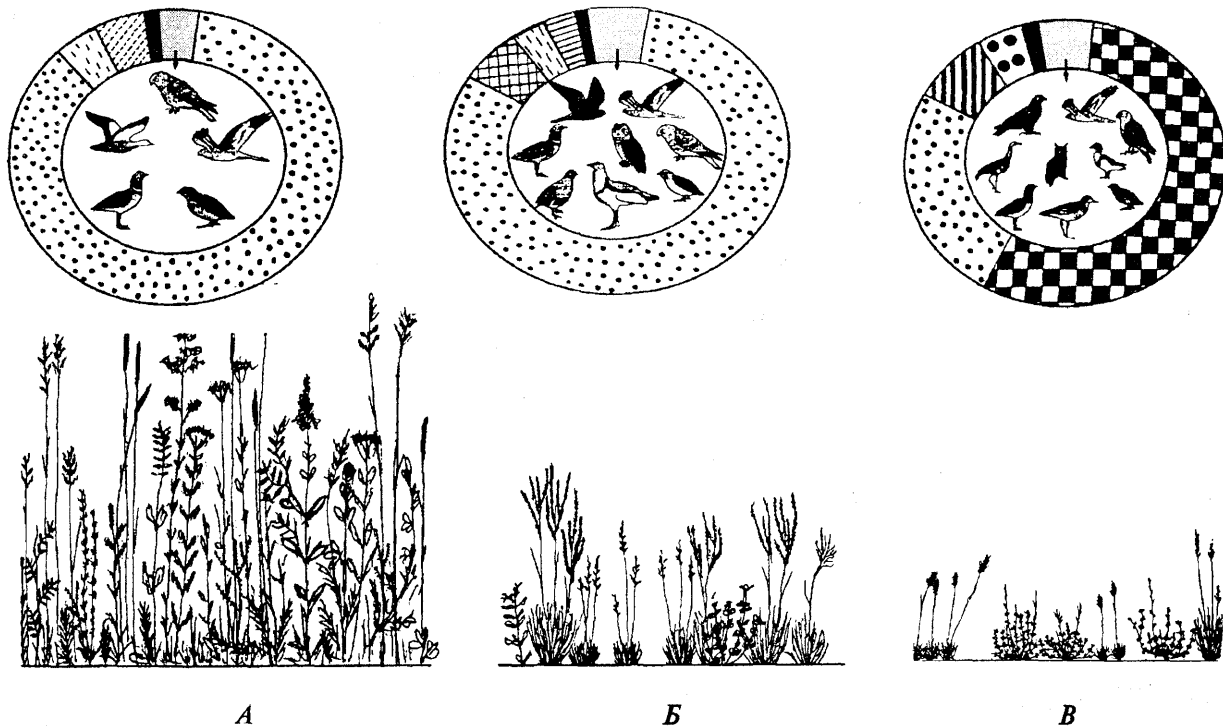
На основании полученных результатов констатируется, что умеренный выпас домашних животных имеет для многих степных видов

птиц положительное значение [13], но по мере усиления пастбищной дигрессии степей обилие птиц значительно снижается. В частности, резкое сокращение численности жаворонков на сботах напрямую связано с обеднением флористического и энтомологического разнообразия, т.е. с ухудшением защитных и кормовых условий [22].










В целом можно отметить, что этот подход наиболее применим для анализа пространственной структуры населения птиц обширных регионов (напр., см. [30]). Однако его объяснительные и предсказательные возможности, несмотря на всё разнообразие вариантов описания местообитаний, ограничены. Как правило, метод только позволяет сформулировать гипотезу о причинах изменения видового разнообразия, плотности популяций или структурных особенностей сообществ, проверка которой проводится другими методами.


Развитие популяционных и биогеоэкологических подходов в экологии способствовало интенсивному внедрению не только количественных методов оценки обилия организмов, но и совершенствованию техник описания местообитаний видов. В основе количественного подхода к изучению связей птиц с местообитаниями лежит анализ сопряженности характеристик популяций или сообществ птиц с определенными параметрами растительности, каждый из которых рассматривается как потенциальный фактор, влияющий на состав, плотность популяций и другие характеристики населения птиц, а также на выбор мест для питания, строительства гнезда и т.д. Целью этого подхода является обнаружение математических зависимостей между этими двумя группами данных, что вызывает необходимость количественного представления не только параметров орнитоценоза, но и измерение характеристик местообитания. При этом необходимо учитывать, где и когда осуществляется выборка, какие переменные и как должны быть измерены.

Часть исследователей для выяснения вопроса, как влияют условия местообитания на популяционную плотность птиц, проводили измерения переменных местообитаний в случайных точках в пределах пробных площадей, предназначенных для оценки плотности популяций птиц. Кроме того, они использовали случайно выбранные точки, расположенные в пределах гнездовых участков птиц, чтобы охарактеризовать параметры на индивидуальных территориях, анализируя различия между занимаемыми и незанятыми участками [31—34]. Другие исследователи, изучая связи птиц с местообитаниями, сна-



Воробьиные птицы:

- |  |  |  |
|--|--|--|
|  полевой жаворонок;    |  серый жаворонок; |  обыкновенная каменка;    |
|  степной жаворонок;    |  луговой чекан;   |  каменка-плясунья;        |
|  белокрылый жаворонок; |  садовая овсянка; |  прочие воробьиные птицы. |

Неворобьиные птицы  :

- |  |   |  |   |
|--|---|--|---|
|  красавка        |  болотная сова |  могильник              |  степной орел |
|  стрелет         |  филин         |  луговой лунь           |  курганник    |
|  серая куропатка |  пеганка       |  кобчик                 |  дрофа        |
|  перепел         |  огарь         |  обыкновенная пустельга |  авдотка      |

Рис. 2. Структура сообществ гнездящихся птиц различных степных местообитаний Нижнего Поволжья: А – луговая степь, В – бедноразнотравная типчаково-ковыльная степь, В – пустынная типчаково-попынная степь



чала определяли контуры гнездовых территорий и затем систематически проводили измерения характеристик местообитаний в пределах этих границ [35—38]. В ряде работ характеристики местообитаний измерялись вокруг мест специфической активности особей, например, у присад для пения, в местах сбора корма или возле гнезд [39—43]. Анализ данных показал, что каждый из этих методов выявляет различные закономерности в связях птиц с местообитаниями; следовательно, выборки, взятые с использованием различных процедур, не могут сочетаться в анализе или прямо сравниваться.

Поскольку местообитания и выбор местообитаний птицами изменяются во времени, то сбор данных, не чувствительный к этим изменениям, может породить ошибочные суждения. Было установлено, что характеристики растительных сообществ на территории некоторых воробьиных птиц в злаковниках изменялись в течение гнездового сезона [44]. Как следствие, местообитания в начале сезона размножения значительно отличались от таковых во время вылета молодых через два месяца. С другой стороны, доминирующие виды птиц отдавали предпочтение определенным типам растительности. Однако степень и направление этих предпочтений изменялись за гнездовой период [1]. Это означает, что исследователи, измеряющие местообитания видов в разные периоды, могут получить заметно отличающиеся результаты. И если такие данные объединять в анализе, выводы могут быть ошибочны. Выбор периода для проведения измерений параметров местообитаний зависит от точного определения целей и задач исследования, он должен быть стандартизирован в пределах каждого конкретного исследования.

Для того чтобы утвердить программу сбора данных, необходимо решить, какие переменные местообитаний измерять. Традиционно основное внимание при изучении сообществ птиц уделялось особенностям, связанным со структурной конфигурацией (“физиогномией”, Whittaker [45]) местообитаний. R. MacArthur, J. MacArthur [46] обнаружили сильную положительную корреляцию между видовым разнообразием гнездящихся птиц (bird species diversity – BSD) и разнообразием высотного распределения листвы (foliage height diversity – FHD). Следуя этому подходу, многие авторы показали сильную зависимость между физиогномией и особенностями распределения видов птиц [46—50 и др.], однако большинство из них работали в лесных местообитаниях. Применение этого ин-

декса для анализа сообществ птиц открытых пространств дало неоднозначные результаты.

M. Willson [49] обнаружила причинную взаимосвязь между BSD и FHD при исследовании целого ряда местообитаний от злаковников с отдельными деревьями до лесов с сомкнутым пологом, но в пределах любого подразделения этого ряда взаимосвязь не выдерживалась. Выяснилось, что травянистые сообщества имеют незначительные отличия в вертикальных профилях растительности между участками, однако видовое разнообразие птиц между участками отличается. Поэтому на основе сходства вертикальных профилей растительности нельзя судить о сходстве сообществ птиц. Другие исследователи, изучавшие разнообразие сообществ птиц открытых местообитаний, в том числе и более стратифицированных, чем травянистые фитоценозы [51—54], также выявили недостаточную связь BSD и FHD. Это связано со значительной структурной однородностью этих растительных сообществ. Хотя суммарная плотность листвы увеличивается по градиенту усложнения структурных особенностей местообитаний, относительно постоянной остается вертикальная плотность листвы на основных высотных уровнях (т.е. тех уровнях, прибавление которых приводит к дополнительному насыщению сообщества новыми видами птиц).

Не включаясь в дискуссию о методической состоятельности FHD [1, 55, 56], следует заключить, что FHD/BSD корреляция выдерживается очень строго, если включать в анализ не только открытые, но и лесные местообитания. Этот индекс (или подобные ему показатели, оценивающие вертикальную неоднородность фитоценозов) применим для изучения связей птиц с распределением профилей листвы при рассмотрении местообитаний по градиенту усложнения структурной организации растительных сообществ.

В дальнейшем было показано, что для выявления особенностей сообществ птиц открытых местообитаний горизонтальная неоднородность может быть более важна, чем вертикальное подразделение растительности. Для оценки горизонтальной неоднородности используется расстояние до ближайшего растения определенной жизненной формы, которая отличается от “фоновой”. Коэффициент вариации этого показателя чувствителен к типу распределения растений на участке. По мнению R. Roth [57], определенные варианты этого индекса гетерогенности предсказывают BSD лучше (особенно в серии сходных местообитаний), чем ранее используемые индексы (например, FHD, PCVC\*).

\* Percent vegetation cover (англ.) – процент покрытия растительности [49].



Подробная система описания структуры растительности, учитывающая важность как вертикального, так и горизонтального ее компонентов, была предложена американскими исследователями [31, 33, 58]. Все измеряемые характеристики местообитания были подразделены на три категории: покрытие (отдельными видами, жизненными формами); вертикальная структура (характеризуется количеством касаний растений с вертикально стоящим прутом диаметром 5 мм и высотой расположения дощечки шириной 3 см, при которой она максимально скрыта от наблюдателя); горизонтальная структура (оценивается числом касаний растений с прутом в первых 10 см и по мощности степного войлока). На основе этих данных дополнительно вычисляются коэффициенты вариации, а также индексы горизонтальной и вертикальной неоднородности (таблица). Значимость данных параметров при изучении связей “птицы—местообитание” была показана во многих работах [58—63]. Важно, что эти характеристики структурных особенностей растительного покрова могут быть использованы как при крупномасштабных исследованиях связей птиц с различными типами местообитаний, так и при описаниях растительности в пределах их гнездовых территорий [64].

Для анализа результатов при изучении связей птиц со структурными особенностями местообитаний наиболее часто используется корреляционный анализ [31, 65]. Но так как птицы, вероятно, отвечают не на изолированную переменную местообитания, а на взаимосвязанный комплекс особенностей, то целесообразно применять множественные статистические методы: кластерный анализ [66, 67], анализ главных компонент [33, 58], канонический анализ соответствий [68, 69], дискриминантный анализ [40, 70]. Наиболее часто применяются первые два метода.

Кластерный анализ обычно используется для обобщения фактического материала, он также дает хорошее представление данных, когда сравниваются местообитания нескольких видов птиц. Он начинается с составления матрицы сходства для каждой пары сравниваемых объектов. Затем проводится последовательное объединение объектов по ступеням их сходства. На дендрите выделяются местообитания, объединенные в кластеры все большей общности по критерию минимального расстояния между объектами. Обычно удается выявить несколько явных групп сходства, но иногда почти все участки очень сильно отличаются друг от друга, и невозможно выделить группы даже из трех переменных. В качестве примера показаны клас-

терные диаграммы, построенные автором по данным измерений параметров растительности на индивидуальных участках жаворонков Приэльтонской степи в 2003—2004 гг. (рис.3).

Характерные особенности занимаемых видом местообитаний могут быть установлены также методом главных компонент. Так, при изучении распределения шести видов жаворонков в Приэльтонской степи по градиенту местообитаний нами было установлено, что каждый вид занимает определенное положение в пространстве, отображаемом качественными и количественными характеристиками фитоценозов (рис.4), и наблюдаются изменения обилия жаворонков при упрощении или усложнении структурных особенностей местообитаний (рис.5).

Все эти данные убедительно свидетельствуют о том, что аспекты структуры местообитаний чрезвычайно важны для птиц, но существуют также доказательства, что присутствие или обилие определенного вида растений может быть важной особенностью местообитаний. R. MacArthur и J. MacArthur [46] включили измерение флористического разнообразия (plant species diversity — PSD) в изначальное рассмотрение взаимосвязей разнообразия видов птиц и характеристик местообитаний. Связь BSD с флористическим разнообразием была более слабой, чем со структурными особенностями местообитаний и определялась корреляцией последнего показателя с FHD (фактически PSD являлся хорошим предсказателем BSD, но не таким хорошим, как FHD; поскольку PSD было связано с FHD, то этот показатель вносил небольшой дополнительный объяснительный вклад в регрессию, вытекающую из BSD—FHD корреляции). Последующие работы игнорировали видовое разнообразие растений как хоть сколько-нибудь значимый для птиц параметр местообитаний, обычно ссылаясь на эту, ставшую классической, публикацию. Реже предпринимались попытки нахождения связей птиц с отдельными флористическими компонентами (через присутствие—отсутствие или проективное покрытие видов). В отношении гнездового поведения птиц открытых пространств появились сведения о его связи с определенными видами растений, но механизм остался не выясненным [60].

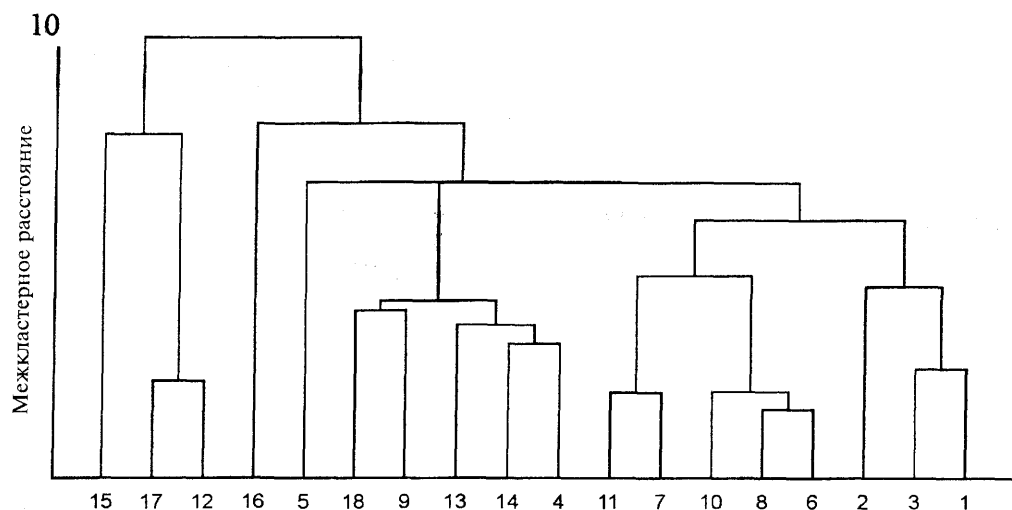
Только в 1980-х гг. заметно увеличилось количество статей, которые на локальном популяционном уровне показывают сильную зависимость между видами птиц и одним или несколькими видами растений [58, 71—74]. Было сделано предположение, что такие связи существуют в большинстве экосистем, но остаются не выявленными из-за потери инфор-



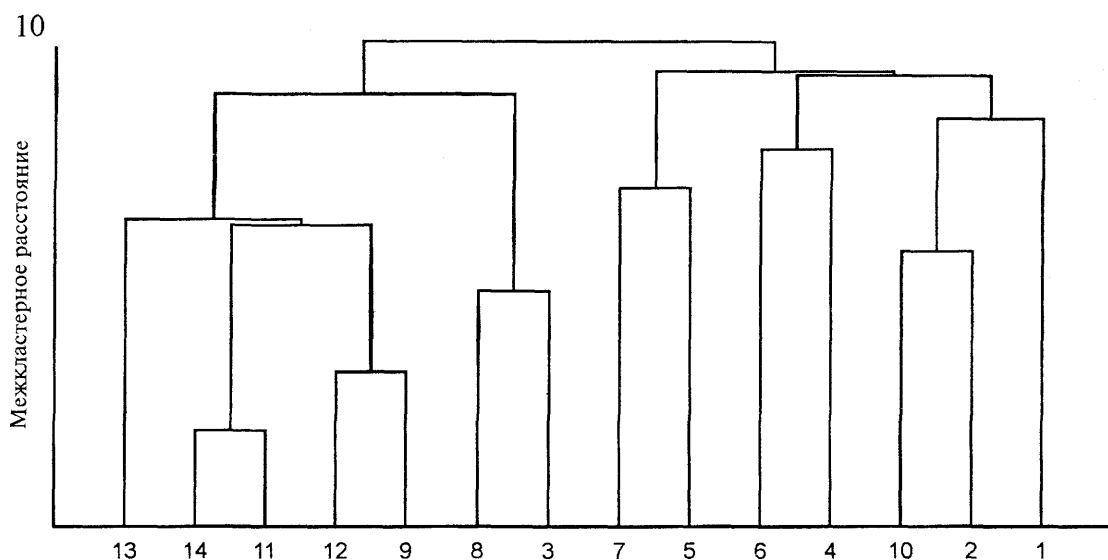
Структурные параметры, используемые при описании степных растительных сообществ

Категория	Параметр	Способ измерения/вычисления	Примечание
Вертикальная структура	Вертикальная плотность травостоя	Количество касаний растений с вертикально поставленным прутом по всей его высоте и окружности	Отражает вертикальную плотность растений без учета общего проективного покрытия
	Максимальный высотный интервал	Максимальный высотный интервал прута, содержащий касания с растениями	-
	Профильное разнообразие	$PD=1/\sum P_i$ , где $P_i$ – количество касаний растений с прутом в каждых 10 см его высоты	Max значение принимает, если все контакты с прутом равномерно распределены по высотным уровням, min значение – если все касания приходятся только на один высотный уровень
	Высота растения F группы	Высота ближайшего от пробной точки растения, относящегося к группе (жизненной форме), которая по внешнему виду значительно отличается от фоновых растений	Оценивает вклад определенных жизненных форм в структурный облик местообитания
Горизонтальная структура	Эффективная высота	Высота расположения дощечки определенной ширины, при которой она максимально скрыта растениями от наблюдателя, смотрящего сверху	Отражает защитные характеристики местообитания для наземногнездящихся видов птиц
	Вертикальная плотность растений первого высотного интервала	Число касаний растений с вертикально поставленным прутом в первых 10 см его высоты	
	Индекс неоднородности	$H_i = \sum (\text{Max} - \text{Min}) / \sum x$ , где Max, Min и x – соответствующие значения общего числа касаний	Зависит от перепада количества касаний на участке и от величины средней
	Мощность опада	-	-
Покрытие	Покрытие определенных групп или видов растений	Сумма пробных точек, в которых были отмечены контакты соответствующих растений с прутом	Выражается в процентах от общего числа точек
	Покрытие земли	Сумма пробных точек, в которых с прутом не соприкасалось ни одно растение	
	Разнообразие физиогномии покрытий	$PCD=1/\sum P_i^2$ , где $P_i$ – покрытие i-м физиогномическим классом	Max значение принимает при равнозначном вкладе всех физиогномических классов растений в формирование структуры местообитания, min – при наличии растений лишь одного класса

Примечание. Сост. по: Rotenberry, Wiens [33], Wiens, Rotenberry [58].



*a*



*б*

Рис. 3. Кластерные диаграммы, построенные по данным измерений фитоценологических параметров на участках гнездования разных видов жаворонков: *a* — рогатый жаворонок (1—3), малый жаворонок (4—12), полевой жаворонок (13—18); *б* — полевой жаворонок (1—7), степной жаворонок (8—14)

мации при объединении данных структурных измерений и флористических описаний [75].

Весьма вероятно, что на выбор птицами определенного типа местообитаний (в широком географическом масштабе) наибольшее влияние оказывают структурные характеристики растительности, а в пределах конкретного участка место для гнезда или для питания выбирается, исходя из флористического состава

[33, 58, 75]. Поэтому необходимо рассматривать не только структурные параметры местообитаний, но и их флористические особенности. Во всяком случае, в североамериканских прериях вероятностные математические модели, основанные на флористическом составе местообитаний, предсказывали обилие птиц лучше, чем модели, основанные на структурных особенностях местообитаний [1].





В злаковниках при совместном анализе всех трех переменных больше половины изменений в составе птичьих сообществ были связаны с флористическими компонентами и только треть — со структурой (рис.6) Когда частичным корреляционным анализом проверялось влияние флористических изменений на состав сообществ птиц, то вклад структурных переменных сокращался наполовину [75].

J. Rotenberg [75] предположил, что изменения распределения и плотности популяций некоторых степных птиц в зависимости от флористического состава местообитаний могут быть связаны с распределением специфических пищевых ресурсов. При изучении экологических особенностей двух видов американских овсянок (*Amphispiza belli*, *Spizella breweri*) была обнаружена зависимость их кормовой активности от наличия определенных видов кустарников и установлены качественные различия в составе существующих в их пределах насекомых [61].

В настоящее время очевидно, что существует множество факторов, влияющих на выбор птицами определенных местообитаний; в некоторых случаях важными могут быть микроклиматические переменные (например, для полевого жаворонка в пустынных сте-

пях) или наличие небольших водоемов возле гнездового участка (для кречётки и черного жаворонка). Исключительно сложно учесть влияние всех факторов как при сборе материала, так и при его анализе. Для решения этой проблемы возможно использовать многомерное масштабирование — процедуру, которая позволяет определить, какие переменные из серии ресурсных измерений непосредственно влияют на выбор животными местообитаний [76, 77].

В целом количественная характеристика растительных сообществ на участках обитания птиц является основой детальных представлений об экологических механизмах взаимодействий в системе «птицы — местообитания». На основе таких исследований возможно успешное прогнозирование изменений в составе и структуре сообществ птиц степных экосистем под влиянием антропогенной трансформации местообитаний. Для сохранения видового разнообразия сообществ птиц следует подчеркнуть важность исследований, показывающих, что птицы могут реагировать на присутствие определенного вида растений сильнее, чем на структурные особенности местообитаний.

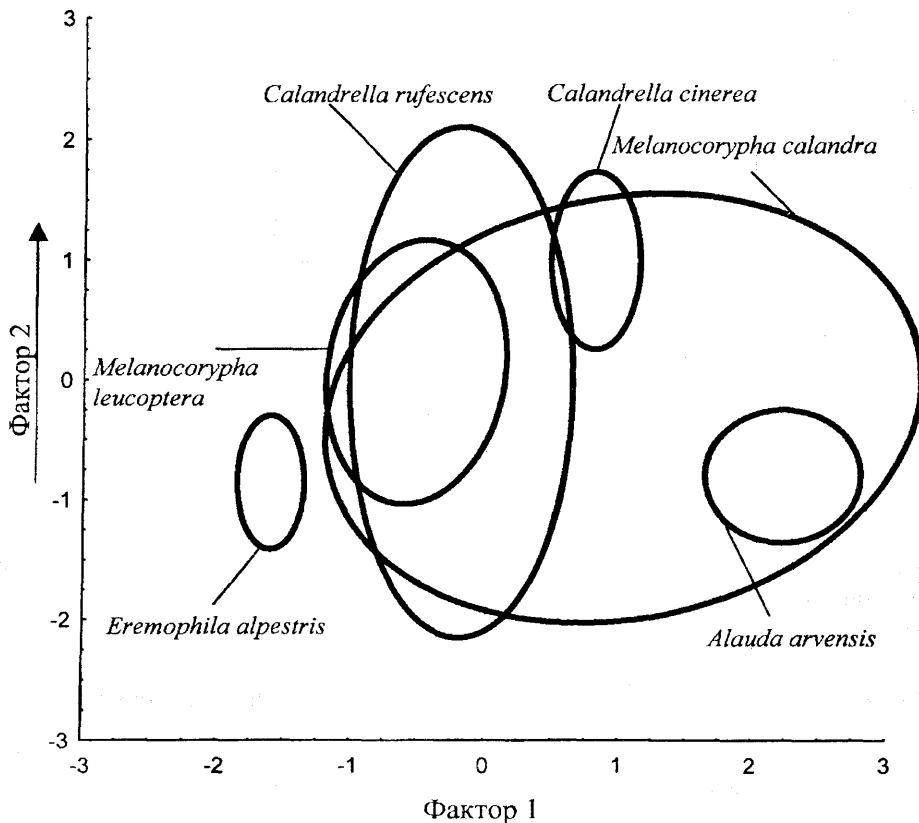


Рис. 4. Области, занимаемые шестью видами жаворонков в пространстве двух ведущих факторов структуры растительных сообществ: фактор 1 — увеличение вертикальной плотности травостоя; фактор 2 — снижение горизонтальной неоднородности, увеличение высоты и общего проективного покрытия травостоя

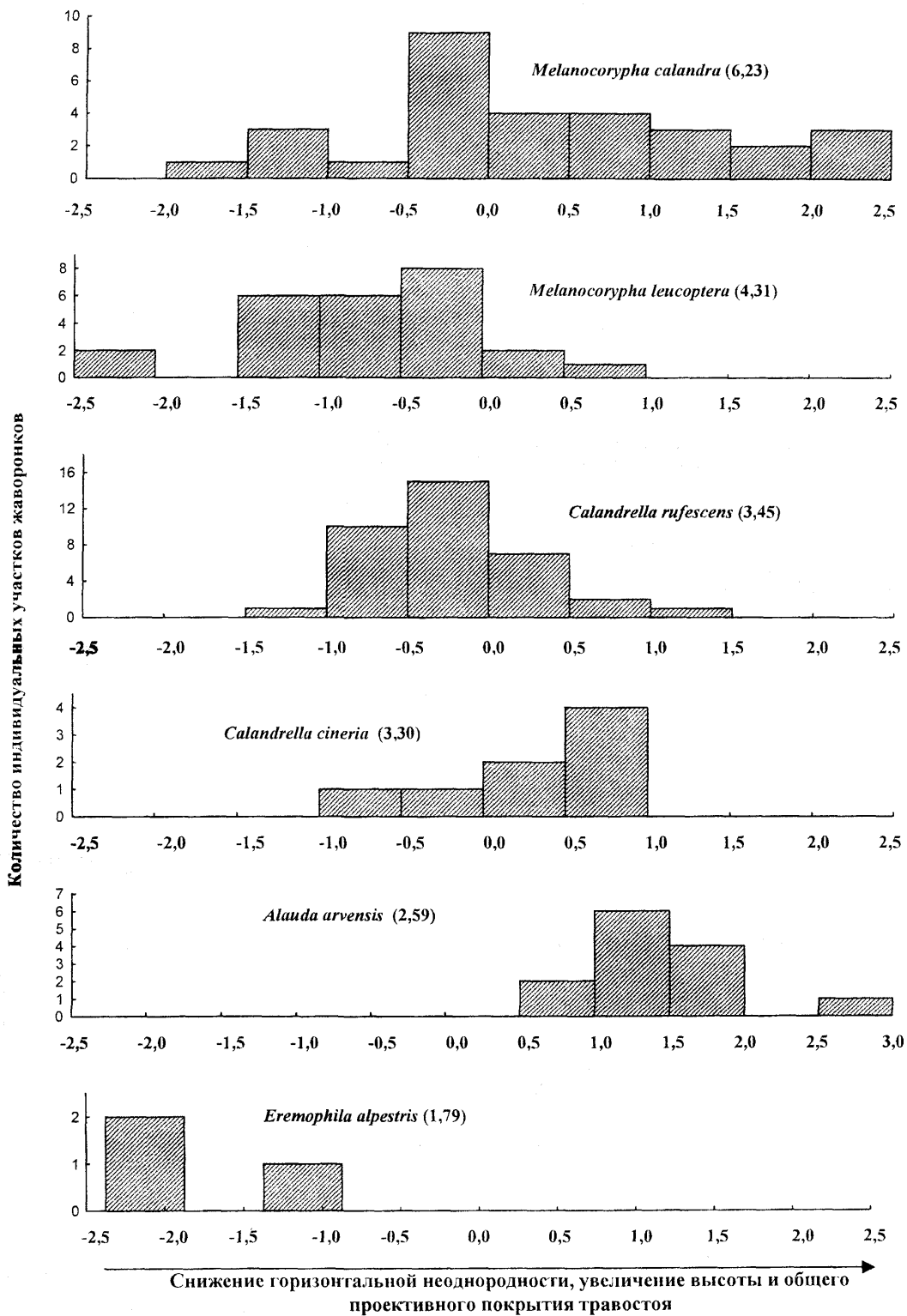


Рис. 5. Распределение участков шести видов жаворонков вдоль оси, показывающей изменение структурных особенностей местообитаний; в скобках указана ширина топической ниши

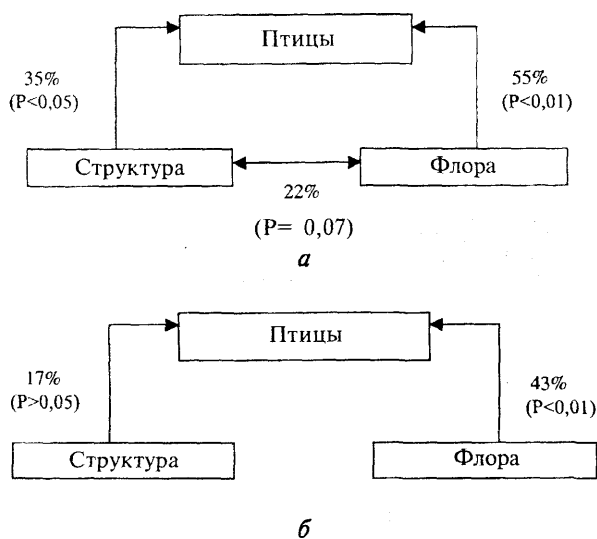


Рис. 6. Значение коэффициента детерминации ( $r^2 \times 100$ ) на основе сходства параметров восьми степных участков (по Rotenberry [75], с изменениями): а – корреляция между составом сообществ птиц, флористическими и структурными характеристиками; б – корреляция между структурой и флорой исключена из анализа

### Библиографический список

1. Wiens J.A. Habitat distributions of species // The ecology of bird communities. Foundation and process. Cambridge, 1989. P. 282–316.
2. Банников А.Г. К количественной характеристике авифауны пустынных степей Калмыкии // Учён. зап. МГПИ им. Потемкина. 1959. № 104. С. 107–121.
3. Лебедева Л.А. Птицы Саратовского Заволжья (эколого-фаунистические особенности орнитофауны): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1967. 19 с.
4. Лебедева Л.А., Мозговой Д.П. Эколого-фаунистические комплексы птиц // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 160–168.
5. Пославский А.Н. К орнитологической характеристике Северного Прикаспия // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 238–252.
6. Рябов В.Ф. Изменение авифауны степей Северного Казахстана под влиянием антропогенных факторов // Орнитология. 1974. Вып. 11. С. 279–297.
7. Рябов В. Ф. Авифауна степей Северного Казахстана. М., 1982.
8. Козлова Е.В. Птицы зональных степей и пустынь Центральной Азии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 59. 250 с.
9. Шишкин В.С. Годовые и сезонные колебания численности жаворонков в северо-западном Казахстане // Зоол. журн. 1976. Т. LV, вып. 3. С. 402–407.
10. Шишкин В.С. Особенности размножения жаворонков в подпустыне Северного Прикаспия // Орнитология. 1982. Вып. 17. С. 83–91.
11. Попенко В.М. Особенности распределения жаворонков (*Aves*, *Alaudidae*) в основных биотопах левобережной степи Украины // Вестн. зоол. 1979. № 2. С. 40–44.

12. Пославский А.Н., Лебедева Л.А., Неручев В.В. Географические изменения населения птиц от степи к южной пустыне // Экология. 1979. № 1. С. 61–68.
13. Елисеева В.И., Федотов М.П. Антропогенные изменения структуры птичьего населения в травяных экосистемах центральной лесостепи // Тез. докл. VIII Всесоюз. зоогеогр. конф. М., 1984. С. 51–52.
14. Коровин В.А. Опыт учета птиц в агроценозах // Фауна позвоночных Урала и сопредельных территорий. Свердловск, 1986. С. 42–55.
15. Коровин В.А. Динамика населения птиц степного агроландшафта в связи с изменениями в характере землепользования // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань, 2001. С. 469–478.
16. Бутьев В.Т., Ежова С.А. Пространственно-временные связи птиц сельскохозяйственных угодий на европейском севере СССР // Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных: Тез. Всесоюз. совещ. М., 1987. Ч. 2. С. 162–163.
17. Васильев И.Е., Кубанцев Б.С. Птицы полей с/х культур в северных районах Нижнего Поволжья // Фауна и экология птиц в антропогенных условиях. Волгоград, 1990. С. 83–99.
18. Симонов С.Б. Сравнительный анализ птиц травяных группировок Южного Приморья // Экологическая продуктивность и генезис травяных экосистем. Владивосток, 1990. С. 116–128.
19. Хохлов А.Н. Особенности размещения, численности и экологии жаворонковых в антропогенных ландшафтах Центрального Предкавказья // Малоизученные птицы Северного Кавказа: Материалы науч.-практ. конф. Ставрополь, 1990. С. 196–222.
20. Доржиев Ц.З., Хертыев В.Н. Взаимоотношения и экологические механизмы сосуществования трех видов каменок в Забайкалье // Экология и фауна птиц Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1991. С. 36–44.
21. Белик В.П. Некоторые особенности формирования летнего населения жаворонков в лугово-степных ландшафтах юго-восточной Европы // Экология. 2000. № 9, вып. 1–2. С. 86–101.
22. Белик В.П. Птицы степного Придонья: Формирование фауны, ее антропогенная трансформация и вопросы охраны. Ростов н/Д, 2000.
23. Аськеев И.В., Аськеев О.В. Население птиц в полевых местообитаниях Республики Татарстан: настоящее и будущее // Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань, 2001. С. 270–286.
24. Loman J., Schantz T. Birds in a farmland - more species in small then in large habitat island // Conserv. Biol. 1991. V. 5, №2. P. 176–188.
25. Volkert W.K. Response of grassland birds to a large-scale prairie planting project // Passenger Pigeon. 1992. V. 54, №3. P. 191–196.
26. Green C.M., Stamps J.A. Habitat selection at low population densities // Ecology. 2001. V. 82, №8. P. 2091–2100.
27. Bay M.D. Breeding birds in early successional oldfields: the effect of area on community structure // Proc. Okla. Acad. Sci. 1996. V. 76. P. 67–73.
28. Soderstrom B., Svensson B., Vessby K. Plant, insect and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat



- and landscape factors // Biodiversity and conservation. 2001. V. 10. P. 1839–1866.
29. Green R.E. Use of preferred nesting habitat by Stone curlews in relation to vegetation structure // J. Zool. 1994. V. 233, №3. P. 457–471.
30. Равкин Е.С. Особенности летнего распределения птиц равнин северной Евразии // Усп. совр. биол. 2003. Т. 123, №4. С. 421–429.
31. Wiens J.A. An approach to the study of ecological relationships among grassland birds // Ornithol. monographs. 1969. V. 8. P. 1–93.
32. Wiens J.A. Patterns and process in grassland bird communities // Ecol. monographs. 1973. V. 43. P. 237–270.
33. Rotenberry J.T., Wiens J.A. Habitat structure, patchiness and avian communities in North American steppe vegetation: a multivariate analysis // Ecology. 1980. V. 61, №5. P. 1228–1250.
34. Wiens J.A., Rotenberry J.T., Van Horne B. Habitat occupancy patterns of North American shrubsteppe birds: the effects of spatial scale // Oikos. 1987. V. 48. P. 132–147.
35. Cody M.L. Habitat selection and interspecific territoriality among the sylvid warblers of England and Sweden // Ecol. monographs. 1978. V. 48. P. 351–396.
36. Crawford H.S., Hooper R.G., Titterton R.W. Songbird population response to silvicultural practices in central Appalachian hardwoods // J. of Wildlife Management. 1981. V. 45. P. 680–692.
37. Ambuel B., Temple S.A. Area-dependent changes in the bird communities and vegetation of southern Wisconsin forests // Ecology. 1983. V. 64. P. 1057–1068.
38. Shy E. Habitat shift and geographical variation in North American tanagers (Thraupinae: Piranga) // Oecologia. 1984. V. 63. P. 281–285.
39. Smith K.G. Distribution of summer birds along a forest moisture gradient in an Ozark watershed // Ecology. 1977. V. 58. P. 810–819.
40. Noon B.R. The distribution of an avian guild along a temperate elevational gradient: the importance and expression of competition // Ecol. monographs. 1981. V. 51. P. 104–124.
41. Collins S.L. Geographic variation in habitat structure of the Black-throated Green Warbler (*Dendroica virens*) // The Auk. 1983. V. 100. P. 382–389.
42. Collins S.L. Geographic variation in habitat structure for the wood warblers in Maine and Minnesota // Oecologia. 1983. V. 59. P. 246–252.
43. Morrison M., Meslow E.C. Bird community structure on early-growth clearcuts in western Oregon // The American Midland Naturalist. 1983. V. 110. P. 129–137.
44. Whitmore R.C. Temporal variation in the selected habitats of a guild of grassland sparrows // The Wilson Bull. 1979. V. 91. P. 592–598.
45. Whittaker R.H. Communities and ecosystems. N. Y., 1975.
46. MacArthur R.H., MacArthur J.W. On birds species diversity // Ecology. 1961. V. 42. P. 594–598.
47. MacArthur R.H., Recher H.F., Cody M.L. On the relation between habitat selection and species diversity // Am. Nat. 1966. V. 100. P. 319–332.
48. Recher H.F. Birds species diversity and habitat diversity in Australia and North America // Am. Nat. 1969. V. 103. P. 75–80.
49. Willson M. F. Avian community organization and habitat structure // Ecology. 1974. V. 55. P. 1017–1029.
50. James F.C., Wamer N.D. Relationships between temperate forest bird communities and vegetation structure // Ecology. 1982. V. 63. P. 159–171.
51. Karr J.R. Habitat and avian diversity on strip-mined land in east-central Illinois // Condor. 1968. V. 70. P. 348–357.
52. Karr J.R., Roth R.R. Vegetation structure and avian diversity in several New World areas // Am. Nat. 1971. V. 105. P. 423–435.
53. Howell T.R. An ecological study of the birds of the lowland pine savanna and the adjacent rain forest in northeastern Nicaragua // The Living Bird. 1971. V. 10. P. 185–242.
54. Tomoff C.W. Avian species diversity in desert shrub // Ecology. 1974. Vol. 55. P. 396–403.
55. Erdelen M. Bird communities and vegetation structure: I. Correlations and comparisons of simple and diversity indices // Oecologia. 1984. V. 61. P. 277–284.
56. Морозов Н.С. Методология и методы учета в исследованиях структуры сообществ птиц: некоторые критические замечания // Усп. совр. биол. 1992. Т. 112, вып. 1. С. 139–153.
57. Roth R.R. Spatial heterogeneity and bird species diversity // Ecology. 1976. V. 57. P. 773–782.
58. Wiens J.A., Rotenberry J.T. Habitat association and community structure of birds in shrubsteppe environments // Ecol. monographs. 1981. V. 51, №1. P. 21–41.
59. Wiens J.A. Interterritorial habitat variation in Grasshopper and Savannah Sparrows // Ecology. 1973. V. 54, №4. P. 877–884.
60. Rotenberry J.T., Wiens J.A. Temporal variation in habitat structure and shrubsteppe bird dynamics // Oecologia 1980. V. 47. P. 1–9.
61. Rotenberry J.T., Wiens J.A. Foraging patch selection by shrubsteppe sparrows // Ecology. 1998. V. 79, №4. P. 1160–1173.
62. Zamora R. Avian-habitat relationships in a Mediterranean high mountain // Rev. Ecol. 1991. V. 46. P. 231–243.
63. Misenhelter M.D., Rotenberry J.T. Choices and consequences of habitat occupancy and nest site selection in Sage Sparrows // Ecology. 2000. V. 81, №10. P. 2892–2901.
64. Van Horne B. Spatial configuration of avian habitats // Acta 20 th Congr. inf. ornithol. Christchurch. Wellington, 1991. V. 4. P. 2313–2319.
65. Mills S.G., Dunning J.B., Bates J.M. The relationship between breeding birds density and vegetation volumes // Willson Bull. 1991. V. 103. P. 468–479.
66. Rotenberry J.T., Wiens J.A. Nongame bird communities in northwestern rangeland // Proceedings of the workshop on nongame bird habitat management in the coniferous forests of the western United States. N.Y., 1978. P. 32–46.
67. Collins S.L., James F.C., Risser P.G. Habitat relationship of wood warblers in northern central Minnesota // Oikos. 1982. V. 39. P. 50–58.
68. Ter Braak C.J.F. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis // Ecology. 1986. V. 67. P. 1167–1179.
69. Moreira F., Ferreira P. Landscape changes and breeding birds assemblages in northwestern Portugal: the role of fire // Landscape Ecology. 2001. V. 16. P. 175–187.
70. Kouki J., Niemi J. Habitat association of breeding peatland passerine species in eastern Finland // Ornis. fenn. 1992. V. 69, №3. P. 126–140.



71. Maurer B.A., Whitmore R.C. Foraging of five bird species in two forests with different vegetation structure // Willson Bull. 1981. V. 93. P. 478–490.
72. Holmes R.T., Robinson S.K. Tree species preference of foraging insectivorous birds in a northern hardwoods forest // Oecologia. 1981. V. 48. P. 31–35.
73. Rice J.C., Ohmart R.D., Anderson B.S. Habitat selection attributes of an avian community: a discriminant analysis investigation // Ornithol. monographs. 1983. V. 53. P. 263–290.
74. Robinson S.K., Holmes R.T. Effect of plant species and foliage structure on the foraging behavior of forest birds // Auk. 1984. V. 101. P. 672–684.
75. Rotenberry J.T. The role of habitat in avian community composition: physiognomy or floristics? // Oecologia. 1985. V. 67. P. 213–217.
76. Gray L., King J.A. The use of multidimensional scaling to determine principal resource axes // Amer. Nat. 1986. V. 127. P. 577–592.
77. Kenkel N.C., Orloci L. Applying metric and nonmetric multidimensional scaling to ecological studies: some new results // Ecology. 1986. V. 67. P. 910–928.