

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.9+591.526+598.2
doi: 10.17223/19988591/41/6

А.В. Макаров¹, Е.А. Беликова², Е.Н. Бочкарёва¹

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия

² Алтайский колледж промышленных технологий и бизнеса, г. Бийск, Россия

Пространственно-типологическая структура и организация населения птиц Предалтайской равнины во второй половине лета

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00301

«Пространственная организация биоразнообразия Западно-Сибирской равнины (на примере населения земноводных, пресмыкающихся, птиц и мелких млекопитающих)».

Составлена классификация населения птиц Предалтайской равнины, выявлена пространственно-типологическая структура неоднородности орнитокомплексов и оценена сила связи изменчивости сообществ и факторов среды. Выполнено сравнение с результатами аналогичного анализа населения птиц по первой половине лета. Во второй половине лета в результате влияния послегнездовых кочевок снижается дифференциация орнитокомплексов застроенных местообитаний, и увеличивается в ряде лугово-степных и полевых сообществ. Основные направления изменений населения птиц связаны с облесённостью, увлажнённой, обводнённой, распахкой, сенокосением и застроенностью. Распределение птиц на водотоках зависит от их размеров, а на малых реках – от характера берегов. Среди факторов среды, влияющих на неоднородность населения птиц, наиболее значимы антропогенное воздействие (в первую очередь застроенность и распахка), а также кормность местообитаний.

Ключевые слова: орнитокомплексы; кластерный анализ; классификация; пространственная структура; неоднородность сообществ; факторы среды.

Введение

Под пространственной структурой животного населения понимают общий характер его территориальной неоднородности, т.е. основные направления изменений сообществ в факторном пространстве. Пространственно-типологической организацией населения считают факторы среды, определяющие территориальную структуру. Типологической её следует считать потому, что сбор материала для анализа проводят без учёта террито-

риальной смежности обследуемых участков [1]. Изучение пространственной неоднородности животного населения необходимо, поскольку для мониторинга и сохранения биоразнообразия требуется проведение инвентаризации сообществ и оценка их пространственно-временных изменений. Выявление и расчёт связей факторов среды с пространственной неоднородностью сообществ считают одной из важнейших задач современной экологии и биогеографии [2]. Эти сведения позволяют прогнозировать плотность и состав животного населения во времени и пространстве на необследованных участках и при изменении площадей местообитаний. Нарастающая с каждым годом антропогенная трансформация ландшафтов приводит к серьёзной перестройке биоценозов, поэтому сведения о современном облике животного населения имеют важное прогностическое значение [3].

Орнитофауне равнинной части Алтайского края посвящено значительное количество публикаций [4–10]. Не менее хорошо изучена территориальная неоднородность населения птиц горных провинций Алтая, по которым опубликован ряд статей и несколько монографий [11–16]. По неоднородности орнитокомплексов горных районов Алтая и Западно-Сибирской равнины в целом известна публикация Ю.С. Равкина и соавт. [17], по колючей степи Западной Сибири, включая Алтайский край, есть монография К.В. Торопова [18], а по г. Бийску – статья Е.А. Беликовой [19]. За рубежом подобные исследования проводят обычно в ограниченном числе местообитаний, т.е. не в географическом плане и, как правило, другими методами. На больших площадях работы ведут на растровой основе (площадках 5×5 или 10×10 км) без разделения на биотопы [20–26]. Это делает несравнимыми такие показатели обилия птиц с рассчитанными по использованным нами методам. Что касается населения птиц Предалтайской равнины, то подобные работы, касающиеся территориальной неоднородности орнитокомплексов, ранее на данной территории не проводились. Поэтому основная цель наших исследований в целом, и в частности данной статьи, заключена в выявлении пространственной неоднородности летнего населения птиц и основных факторов среды, определяющих эти изменения.

Материалы и методики исследования

Предалтайская равнина как самостоятельная физико-географическая провинция Алтайской горной области окаймляет горы Алтая с северо-запада и севера неширокой полосой общей площадью около 21 тыс. км². Она представляет собой пологонаклонную слаборасчленённую плоскую поверхность с абсолютными высотами на юге около 270–350 м и на севере 250–200 м. Большая часть территории равнины распаханна, а нераспаханные степные участки используют под пастбища. На песчаных террасах долины нижнего течения р. Бия распространены сосновые боры, а на открытых территориях – берёзовые и осиново-берёзовые колки [27].

Птиц учитывали на постоянных, но не строго фиксированных маршрутах, без ограничения дальности обнаружения с последующим раздельно-групповым пересчётом на площадь. В каждом местообитании за каждые полмесяца с учётом пройдено по пять км, а по берегам рек – по 10 км береговой линии [28]. На полностью просматриваемых малых реках птиц регистрировали без учёта дальности обнаружения, а для расчёта на 1 км² число особей каждого вида делили на площадь обследованного участка реки [2]. Птиц, встреченных летящими транзитом на большой высоте, пересчитывали с поправкой на скорость их перемещения [29]. Суммарная протяжённость основных учётных маршрутов составила 795 км. Результаты всех учётов птиц, в том числе на реках, приведены к числу особей на 1 км². По каждому местообитанию результаты пересчёта за двухнедельные отрезки времени усреднены за вторую половину лета (с 16 июля по 31 августа).

Учёты птиц проведены в 2003–2005 гг. и с 2014 по 2016 г. на территории четырёх ключевых участков. Первые два расположены в восточной части Предалтайской равнины в Нижнебийском физико-географическом районе в пределах умеренно влажных лугово-степных и лесостепных ландшафтов. Из них первый включает в себя селитебные местообитания г. Бийска, обследованные Е.А. Беликовой в 2003–2005 гг. (52°31' с. ш., 85°10' в. д.). На втором, расположенном в окрестностях пос. Усятское (52°32' с. ш., 85°42' в. д.) и Красногорское (52°17' с. ш., 86°11' в. д.), работы вели в 2014 г. в 11 местообитаниях (Бийский и Красногорский районы Алтайского края). По данному району за 1998 г. привлечены также опубликованные материалы К.В. Торопова и К.В. Граждана [15] по пяти предгорным ландшафтными урочищам окрестностей пос. Нижняя Ненинка. Третий и четвёртый ключевые участки заложены в центральной и западной частях Предалтайской равнины на территории Нижнеануйского и Верхнеалейского физико-географических районов. Эти участки располагались в пределах Петропавловского (52°05' с. ш., 84°01' в. д.) и Курьинского (51°30' с. ш., 82°15' в. д.) районов Алтайского края. Здесь распространены в основном засушливые и умеренно засушливые степные ландшафты, в которых в общей сложности обследовано 19 местообитаний. Таким образом, включая как наши, так и заимствованные материалы, проанализировано 42 варианта населения, при этом учтено 158 видов птиц.

Классификация населения птиц проведена с помощью одного из методов кластерного анализа [30], согласно которому все рассматриваемые варианты орнитокомплексов подразделяются на незаданное число групп по степени сходства каждой пробы со всеми остальными. В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара [31] для количественных признаков [32]. После первого разбиения наиболее представительную группу застроенных местообитаний доразбивали тем же методом. Результаты первого разбиения и доразбивки считали делением на подтипы населения. Кроме того, матрица межподтипового сходства послужила основой для вторичной агрегации, ре-

зультаты которой считались типами населения. На основе этого разбиения и вторичной агрегации составлена иерархическая классификация орнитокомплексов. Пространственно-типологическая структура построена по матрице средних коэффициентов сходства на уровне подтипа населения. При построении структурного графа порог значимых связей выбирали так, чтобы граф наилучшим образом иллюстрировал выявленные тренды и его можно было построить в двухмерном пространстве. Сила связи пространственной неоднородности населения птиц с факторами среды и их сочетаниями (природно-антропогенными режимами) рассчитана с помощью линейной качественной аппроксимации [33]. Математическая обработка выполнена с помощью пакета программ банка данных лаборатории зоологического мониторинга ИСиЭЖ СО РАН. Рисунок выполнен в программе Corel DRAW X6.

Фоновыми считали виды, доля которых в населении птиц по обилию составляла не менее одной особи на 1 км² [34]. Первые пять видов, наиболее значимые по какому-либо показателю, считали лидерами, независимо от их доли [2]. Названия видов даны по списку птиц Российской Федерации [35], а типов фауны – по Б.К. Штегману [36]. В связи с тем, что оба вида ласточек – береговушка (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) и бледная береговушка (*R. diluta* Sharpe et Wyatt, 1893) – во время учётов трудно различимы, их считали вместе под общим названием береговушка (*R. riparia*).

Результаты исследования и обсуждение

Приведённая ниже классификация отражает различия трёх надтипов населения птиц: незастроенной и застроенной суши и водно-околоводных сообществ. Незастроенные местообитания представлены двумя типами и шестью подтипами, застроенные – одним типом и двумя подтипами, а водно-околоводные – двумя типами и четырьмя подтипами населения. В классификации для каждого из выделенных таксонов приведены лидирующие по обилию виды с указанием их доли в сообществах, а также суммарное обилие, видовое богатство и число фоновых видов. Кроме того, в классификацию включены сведения о фаунистическом составе населения с указанием доминирующих типов фауны и их доли по количеству особей.

Классификация населения птиц

I. Надтип населения птиц незастроенной суши

1. *Лугово-лесной тип населения* (лесов и промзон среди них, мозаичных местообитаний, облесённых низинных болот, а также пойменных лугов с кустарниками, ивняками и старицами), лидируют по обилию, %: садовая камышёвка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849) – 16, большая синица (*Parus major* Linnaeus, 1758) – 8, пухляк (*Parus montanus* Conrad von Baldenstein,

1827) и серая славка (*Sylvia communis* Latham, 1787) – по 7, щегол (*Carduelis carduelis* Linnaeus, 1758) – 6; плотность населения – 804 особи/км²; всего встречено 125 видов/из них фоновых – 61; доля по количеству особей, %: европейского типа фауны – 46, транспалеарктов – 15, сибирского типа – 11.

Подтипы населения:

1.1 – светлохвойных, светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, а также промзон среди них: пухляк (*P. montanus*) – 19, большая синица (*P. major*) – 18, зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758) – 11, лесной конёк (*Anthus trivialis* Linnaeus, 1758) – 6, полевой воробей (*Passer montanus* Linnaeus, 1758) – 5; 505; 71/46; европейского и сибирского типов фауны – 56 и 26, транспалеарктов – 13;

1.2 – влажных внепойменных лугов с колками и ивняками, облесённых низинных болот и пойменных лугов с кустарниками, ивняками и старицами: садовая камышёвка (*A. dumetorum*) – 22, серая славка (*S. communis*) – 9, щегол (*C. carduelis*) – 8, обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758) – 6, азиатский черноголовый чекан (*Saxicola maurus* Pallas, 1773) – 5; 1103; 105/64; европейского типа фауны – 42, транспалеарктов – 16, китайского типа – 10.

2. **Лугово-степной тип населения** (полей, чёрных паров, степей и остепнённых лугов-выпасов): азиатский черноголовый чекан (*S. maurus*) – 28, северная бормотушка (*Iduna caligata* Lichtenstein, 1823) – 16, полевой жаворонок (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758) – 14, полевой воробей (*P. montanus*) – 7, грач (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) – 6; 508; 68/29; транспалеарктов – 56, европейского и средиземноморского типов фауны – 18 и 16.

Подтипы населения:

2.1 – полей, луговых степей и остепнённых лугов-выпасов: азиатский черноголовый чекан (*S. maurus*) – 34, северная бормотушка (*I. caligata*) – 19, полевой жаворонок (*A. arvensis*) – 8, полевой воробей (*P. montanus*) – 6, перепел (*Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758) – 5; 599; 55/29; транспалеарктов – 54, средиземноморского и европейского типов фауны – 20 и 16;

2.2 – скошенных полей кормовых трав и граничащих с ними лугов-выпасов: грач (*C. frugilegus*) – 30, полевой жаворонок (*A. arvensis*) – 20, степной конёк (*Anthus richardi* Vieillot, 1818) – 8, чёрный стриж (*Apus apus* Linnaeus, 1758) – 7, полевой воробей (*P. montanus*) – 6; 322; 34/24; европейского типа фауны – 46, транспалеарктов – 42, монгольского типа – 10;

2.3 – ковыльных степей: полевой жаворонок (*A. arvensis*) – 69, полевой воробей (*P. montanus*) – 17, азиатский черноголовый чекан (*S. maurus*) и жёлтая трясогузка (*Motacilla flava* Linnaeus, 1758) – по 3, скворец (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) – 1; 480; 19/15; транспалеарктов – 94;

2.4 – чёрных паров: полевой жаворонок (*A. arvensis*) – 44, береговушка (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) – 38, ворон (*Corvus corax* Linnaeus, 1758) – 7, пустельга (*Falco tinnunculus* Linnaeus, 1758) – 4, перепел (*C. coturnix*) – 2; 84; 9/7; транспалеарктов – 86, европейского типа фауны – 11.

II. Надтип населения птиц застроенной суши

3. **Селитебный тип населения:** домовый (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758) и полевой (*P. montanus*) воробьи – 38 и 24, сизый голубь (*Columba livia* J.F. Gmelin, 1789) – 17, грач (*C. frugilegus*) – 4, деревенская ласточка (*Hirundo rustica* Linnaeus, 1758) – 3; 1860; 72/32; транспалеарктов – 68, средиземноморского и европейского типов фауны – 17 и 13.

Подтипы населения:

3.1 – городских промзон, скверов, участков многоэтажной застройки и посёлков: домовый (*P. domesticus*) и полевой (*P. montanus*) воробьи – 43 и 18, сизый голубь (*C. livia*) – 18, грач (*C. frugilegus*) – 4, деревенская ласточка (*H. rustica*) – 3; 1873; 69/31; транспалеарктов – 67, средиземноморского и европейского типов фауны – 18 и 13;

3.2 – городских участков одноэтажной застройки и садов: полевой воробей (*P. montanus*) – 63, сизый голубь (*C. livia*) – 9, большая синица (*P. major*) – 7, домовый воробей (*P. domesticus*) – 6, белая трясогузка (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) – 4; 1793; 23/20; транспалеарктов – 75, европейского типа фауны – 14.

III. Надтип водно-околоводных сообществ птиц

Речные типы населения:

4 – **крупных и средних, а также малых рек с закустаренными обрывистыми берегами:** деревенская ласточка (*H. rustica*) – 24, маскированная трясогузка (*Motacilla personata* Gould, 1861) – 16, перевозчик (*Actitis hypoleucos* Linnaeus, 1758) – 14, сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758) и чёрный коршун (*Milvus migrans* Boddaert, 1783) – по 7; 207; 33/17; транспалеарктов – 63, европейского типа фауны – 12.

Подтипы населения:

4.1 – крупных и средних рек: маскированная трясогузка (*M. personata*) – 22, перевозчик (*A. hypoleucos*) – 17, чёрный коршун (*M. migrans*) – 12, береговушка (*R. riparia*) и серая ворона (*Corvus cornix* Linnaeus, 1758) – по 10; 140; 32/16; транспалеарктов – 57, европейского типа фауны – 12;

4.2 – малых рек с закустаренными обрывистыми берегами: деревенская ласточка (*H. rustica*) – 47, сорока (*P. pica*) – 12, перевозчик (*A. hypoleucos*) и маскированная трясогузка (*M. personata*) – по 10, белохвостый песочник (*Calidris temminckii* Leisler, 1812) – 8; 409; 10/9; транспалеарктов – 69, европейского типа фауны – 12.

5 – **малых рек с открытыми берегами:** жёлтая трясогузка (*M. flava*) – 35, кряква (*Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758) и скворец (*S. vulgaris*) – по 12, береговушка (*R. riparia*) – 11, золотистая шурка (*Merops apiaster* Linnaeus, 1758) – 6; 1446; 27/25; транспалеарктов – 75, европейского типа фауны – 12.

Подтипы населения:

5.1 – малых рек с илистыми берегами: жёлтая трясогузка (*M. flava*) – 47, береговушка (*R. riparia*) – 19, кряква (*A. platyrhynchos*) – 15, черныш (*Tringa ochropus* Linnaeus, 1758) – 7, чирок-свистунок (*Anas crecca* Linnaeus, 1758) – 3; 1607; 12/12; транспалеарктов – 98;

5.2 – малых рек с галечниково-илистыми берегами: скворец (*S. vulgaris*) – 26, жёлтая трясогузка (*M. flava*) – 19, золотистая щурка (*M. apiaster*) – 13, маскированная трясогузка (*M. personata*) – 8, кряква (*A. platyrhynchos*) – 7; 1284; 21/19; транспалеарктов – 45, европейского типа фауны – 28, средиземноморского типа – 13.

В классификации, по сравнению с I половиной лета, орнитокомплексы застроенных территорий выделены в отдельный надтип, что обусловлено их слабым сходством с орнитоценозами незастроенной суши. В I половине лета они, за счёт населения птиц промзон среди смешанных лесов, имели относительно высокое сходство с лесными, мозаичными и полевыми сообществами и объединялись с ними в один надтип. Но во II половине лета в результате влияния послегнездовых кочёвок птицы, населяющие промзоны, в значительном количестве откочёвывают в окружающие леса. Это и приводит к сближению и объединению этих орнитокомплексов с лесным подтипом населения. В то же время птицы остальных застроенных местообитаний за счёт низкого сходства с орнитоценозами природных сообществ обособляются от них в отдельный надтип. Дальнейшее деление по незастроенной суши, в сравнении с I половиной лета, имеет следующие различия. Кочующие садовые камышевки, чечевицы (*Carpodacus erythrinus* Pallas, 1770) и серые славки сближают сообщества птиц пойменных лугов-кустарников с населением внепойменных лугов с колками и низинных болот, тогда как в I половине лета они относились к разным подтипам. Для полевых и лугово-степных сообществ птиц во II половине лета характерна большая дифференциация населения. В отдельный подтип выделено население скошенных полей кормовых трав и граничащих с ними лугов-выпасов, что связано с резким ухудшением защитных условий для насекомых и мелких млекопитающих и, соответственно, с увеличением здесь численности грача и степного конька. Обособление орнитоценозов ковыльных степей от других полевых и степных сообществ, вызвано предлетним скоплением здесь полевого жаворонка и относительно низким обилием других видов птиц. В надтипе водно-околоводных сообществ изменений, по сравнению с I половиной лета, меньше. Орнитокомплексы малых рек разделены на подтипы в зависимости от степени закустаренности берегов и характера их литорали, а орнитоценозы крупных и средних рек объединены в один подтип, тогда как в I половине лета они относились к разным подтипам.

Как и в I половине лета, максимальное суммарное обилие птиц отмечено в застроенных местообитаниях (1 793–1 873 особей/км²), при этом в городских участках одноэтажной застройки и садах плотность населения, по

сравнению с гнездовым периодом, возросла в 1,7 раза и почти сравнялась с таковой по городским участкам многоэтажной застройки и посёлкам. Примерно в 1,7 раза птиц меньше в сообществах пойменных лугов-кустарников, а также влажных внепойменных лугов с колками и низинных болот (1 103), в 3–3,5 раза меньше в полевых, лугово-степных и лесных орнитоценозах (505–599). Более чем в пять раз птиц меньше в скошенных полях и лугах-выпасах, граничащих с ними (322), а минимум свойствен чёрным парам (84). На водотоках отмечены те же тенденции изменения суммарного обилия, что и в I половине лета. Больше всего птиц на малых реках с открытыми берегами (1 284–1 607) и значительно меньше – при увеличении закустаренности берегов и площади водотоков (140–409). В сравнении с гнездовым периодом на малых реках с чередованием открытых галечниковых и илистых береговых участков плотность населения птиц снизилась более чем в 2,5 раза, что обусловлено перераспределением кочующих стай скворца и отгнездившейся жёлтой трясогузки. Таким образом, плотность населения птиц максимальна при высоких показателях застроенности и антропогенной кормности. В пределах незастроенной суши птиц больше всего при высокой закустаренности, поемности, увлажнённости и мозаичности местообитаний, а при уменьшении этих показателей и одновременном увеличении облесённости, распашки и остепнённости их обилие сокращается. При сенокосении суммарное обилие птиц становится ещё меньше, а при крайнем обеднении продуктивности фитоценозов и кормности (на чёрных парах) снижается до минимума.

Изменение общего видового и фоновое богатства, за редким исключением, соответствует их динамике в I половине лета. Наибольшие показатели отмечены в подтипе населения пойменных лугов с кустарниками, влажных внепойменных лугов с колками и низинных болот (105 видов/из них фоновых 64), что связано с высокой мозаичностью местообитаний, увлажнённостью, закустаренностью и кормностью. Уменьшение общего числа встреченных и фоновых видов прослежено в лесных (71/46) и селитебных орнитокомплексах (72/32), причём в последних видовое богатство выше всего в городских участках многоэтажной застройки, промзонах и посёлках (69/31) и значительно меньше – в городских участках одноэтажной застройки и садах (23/20). В дальнейшем снижение этих показателей идёт от населения птиц полей, остепнённых лугов и луговых степей (55/29) через скошенные поля кормовых трав (34/24) к ковыльным степям (19/15) и чёрным парам (9/7), т.е. по градиенту увеличения распашки, выпаса, сенокосения и остепнённости. В I половине лета на увеличение числа видов, помимо мозаичности местообитаний и увлажнённости, влияла смена состава лесобразующих пород, что вызвано разделением при классификации лесных местообитаний на относительно сухие светлохвойные и влажные мелколиственные леса. В водно-околоводных сообществах, как и в I половине лета, видовое богатство птиц выше всего в подтипе населения крупных и средних рек (32/16), а так-

же на малых реках с открытыми галечниково-илистыми берегами (21/19). При увеличении закустаренности берегов и соответственно со снижением доступности пищи для птиц, кормящихся у уреза воды, количество видов уменьшается (10/9).

Наиболее важные различия в населении птиц второй половины лета связаны с наличием незастроенных и застроенных территорий и водно-околоводных сообществ, что отражено в выделении трёх надтипов. В пределах незастроенной суши деление на типы населения связано с различиями в облесённости, увлажнённости местообитаний и в антропогенном влиянии (распашке и выпасе). Первый тип состоит из двух подтипов населения птиц. В разделении на подтипы, помимо различий в облесённости и увлажнённости, выявлено влияние мозаичности местообитаний и кормности, но в отличие от I половины лета, здесь не прослежено воздействие различий в рельефе (поемности) и закустаренности. Дифференциация второго типа населения на четыре подтипа, как и в I половине лета, обусловлена отличиями в распашке, наличием или отсутствием посевов после неё, выпасе и кормности, а также в сенокосении и остепнённости. Тип населения птиц застроенных территорий подразделён на два подтипа. Их формирование связано с этажностью застройки, расстоянием зданий от центра города и площадью озеленения, но при этом не выявлено воздействия характера использования зданий (селитебное или промышленное), как это отмечено в гнездовой период. Надтип водно-околоводных сообществ птиц разделён на два типа в соответствии со степенью закустаренности берегов. В первом типе населения прослежено влияние размеров водотока, а во втором – характера литорали (илистая или галечниково-илистая). Кроме того, в I половине лета при формировании третьего типа населения отмечено влияние водности.

Указанные различия в территориальной дифференциации типов и подтипов населения птиц между I и II половинами лета обусловлены выравнивающим влиянием послегнездовых кочёвок, перераспределением птиц в связи с антропогенными изменениями ландшафтов (пастбищная дигрессия, сенокосение), предотлётным скоплением некоторых видов в тех или иных местообитаниях. Информативность классификации, выраженной величиной учтённой дисперсии коэффициентов сходства, составляет 69%, что несколько больше, чем в I половине лета (62%).

Пространственно-типологическая структура населения

Пространственно-типологическая структура населения птиц построена на уровне подтипа при пороге значимости связей 6 единиц (рис. 1). На ней чётко прослежены сгущения подтипов орнитокомплексов: незастроенной суши (1.1–2.4), застроенных территорий (3.1, 3.2) и водно-околоводных сообществ (4.1–5.2). Как и в I половине лета, основной вертикальный ряд схемы связан с облесённостью, увлажнённостью и распашкой.

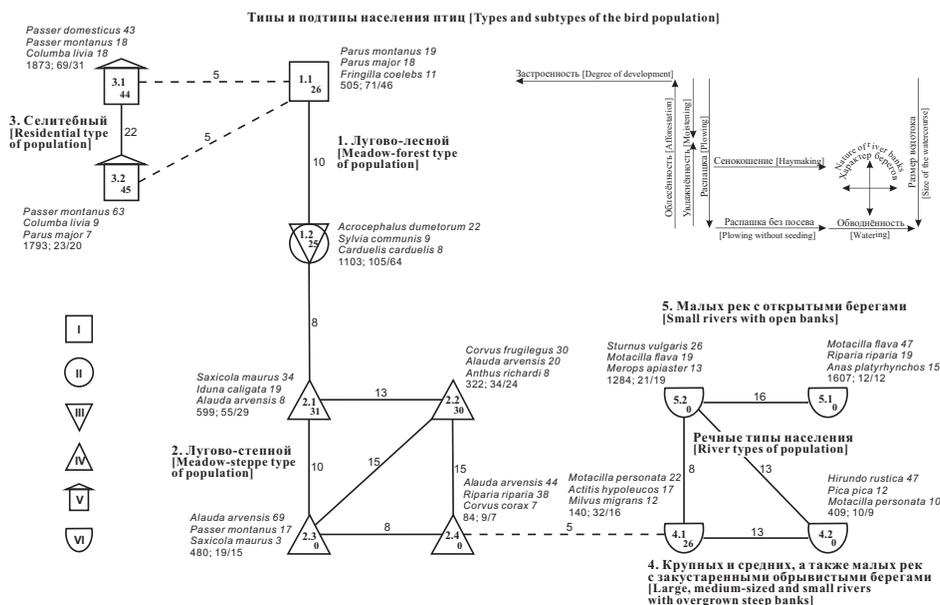


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура населения птиц Предалтайской равнины. Вторая половина лета (1998, 2003–2005, 2014–2016 гг.). Подтипы населения птиц: 1.1 – светлохвойных, светлохвойно-мелколиственных и мелколиственных лесов, а также промзон среди них; 1.2 – влажных внепойменных лугов с колками и ивняками, облесённых низинных болот и пойменных лугов с кустарниками, ивняками и старицами; 2.1 – полей, луговых степей и остепнённых лугов-выпасов; 2.2 – скошенных полей кормовых трав и граничащих с ними лугов-выпасов; 2.3 – ковыльных степей; 2.4 – чёрных паров; 3.1 – городских промзон, скверов, участков многоэтажной застройки и посёлков; 3.2 – городских участков одноэтажной застройки и садов; 4.1 – крупных и средних рек; 4.2 – малых рек с закустаренными обрывистыми берегами; 5.1 – малых рек с илистыми берегами; 5.2 – малых рек с галечниково-илистыми берегами. Население птиц: I – лесных ландшафтов; II – местообитаний, где чередуются участки лесов и открытых пространств; III – открытых пространств, богатых по продуктивности; IV – открытых пространств, обеднённых по продуктивности; V – застроенных территорий; VI – водотоков. Внутри значков приведены номера подтипов населения, в виде подстрочного индекса показана величина внутригруппового сходства. Сплошные линии между значками означают существенное сверхпороговое сходство; прерывистые – запороговые связи. Рядом с этими линиями обозначена величина межгруппового сходства. Стрелками обозначены направления основных структурообразующих факторов среды

[Fig. 1. Spatial-typological structure of the bird population of the Prealtai plain. The second half of the summer (1998, 2003-2005, 2014-2016)] Subtypes of the bird population: 1.1 - Pine, pine small-leaved and small-leaved forests, as well as industrial zones among them; 1.2 - Wet meadows outside the floodplain with copses, lowland bogs and floodplain meadows with shrubs, willows and oxbows; 2.1 - Fields, meadow steppes and steppe meadows; 2.2 - Stubble fields of forage grasses and adjoining meadows-pastures; 2.3 - Feather-grass steppes; 2.4 - Fallow lands; 3.1 - Urban industrial zones, squares, sections of multi-storey buildings and settlements; 3.2 - Urban sections of one-storey buildings and gardens; 4.1 - Large and medium-sized rivers; 4.2 - Small rivers with overgrown steep banks; 5.1 - Small rivers with muddy banks; 5.2 - Small rivers with pebble-silt banks. The population of birds: I - Forest landscapes; II - Copses with open spaces; III - Open spaces rich in productivity; IV - Open spaces with reduced productivity; V - Built-up territories; VI - Watercourses. Inside the icons, the numbers of the population subtypes are given; the subindex shows the value of intra-group similarity. The continuous lines between the icons are a significant suprathreshold similarity; the dashed lines are postthreshold connections. Next to these lines, the value of intergroup similarity is shown. The arrows indicate the direction of the main structure-forming factors of the environment

Он образован лесами, внепойменными лугами с колками и пойменными лугами с кустарниками, полевыми и лугово-степными сообществами, а также ковыльными степями. При уменьшении облесённости и увеличении мозаичности и закустаренности лидирующие лесные виды птиц (пухляк, большая синица и зяблик) меняются на кустарниковые и лесопольевые (садовая камышевка, серая славка и щегол), а по мере увеличения распашки и остепнённости – на обитателей открытых пространств (полевой жаворонок, азиатский черноголовый чекан и северная бормотушка). Боковое отклонение от вертикального ряда, связанное с сенокошением на полях кормовых трав и значительным обеднением продуктивности растительных сообществ на чёрных парах, совпадает с уменьшением плотности населения в них по сравнению с остальными полевыми сообществами в два и семь раз соответственно. В орнитокомплексах скошенных полей и граничащих с ними лугов-выпасов азиатского черноголового чекана и северную бормотушку в числе первых трёх лидеров по обилию сменяют грач и степной конёк, а в сообществах чёрных паров – береговушка и ворон. Отклонение на графе, связанное с застроенностью и антропогенным увеличением кормности, сопровождается существенным увеличением суммарного обилия птиц по сравнению с местообитаниями незастроенной суши. Рост суммарного обилия в орнитокомплексах застроенных территорий определяют в основном синантропные виды – домовый и полевой воробьи, сизый голубь, а также прикочёвывающая сюда большая синица.

Через население птиц чёрных паров основной ряд, объединяющий сообщества незастроенных территорий, связан с водно-околоводными подтипами (4.1–5.2). Как и в I половине лета, основные изменения населения в них обусловлены степенью закустаренности берегов, характером литорали и размерами водотоков. Для сообществ птиц крупных, средних и малых рек характерно высокое межклассовое сходство. Между орнитокомплексами малых рек с открытыми галечниково-илистыми и илистыми берегами сходство определяют жёлтая трясогузка и кряква, а между населением птиц крупных, средних и малых рек с закустаренными обрывистыми берегами – маскированная трясогузка и перевозчик. Широкое распространение во II половине лета маскированной трясогузки и перевозчика определяет появление и усиление значимой связи между орнитоценозами малых рек с закустаренными обрывистыми и открытыми галечниково-илистыми берегами, а также с крупными и средними водотоками.

В итоге можно констатировать, что основные структурные изменения в населении птиц Предалтайской равнины во II половине лета обусловлены облесённостью, увлажнённостью, распашкой, застроенностью, сенокошением, обводнённостью, характером берегов малых рек и размерами водотоков. По сравнению с гнездовым периодом, в связи с объединением сообществ птиц пойменных лугов-кустарников с орнитоценозами внепойменных лугов и колок, больше не выражены тренды, связанные с закустаренностью и

поемностью. На схемах пространственной неоднородности населения птиц колючей степи Обь-Иртышского междуречья, Тоболо-Иртышской лесостепи и степи, а также лесостепи Средней Сибири основные тренды также связаны с облесённостью, увлажнённой, застроенностью, распашкой и обводнённой [18, 30, 31]. Помимо этого, в Тоболо-Иртышской лесостепи и степи на население птиц влияют заболоченность, рудеральность и фактор, связанный с величиной городов. В колючей степи Обь-Иртышского междуречья изменения орнитокомплексов вызваны степенью развития тростниковых зарослей, засоленностью водоёмов и площадью акваторий, а в лесостепи Средней Сибири – выпасом и влиянием открытой разработки месторождений бурого угля. На всех рассмотренных территориях наибольшая плотность населения птиц отмечена в наиболее кормных селитебных местообитаниях, а в пределах незастроенной суши увеличение суммарного обилия птиц коррелирует в основном с нарастанием увлажнённости, заболоченности и степенью развития тростниковых или кустарниковых зарослей. Сходство пространственно-типологических структур населения птиц Предалтайской равнины и рассмотренных лесостепных и степных территорий заключается в преобладании трендов, связанных с деятельностью человека (застроенность, распашка, выпас и др.), что говорит о значительной антропогенной трансформации ландшафтов. В то же время зависимость плотности населения птиц от степени увлажнённости и мозаичности местообитаний связана с засушливостью климата и уменьшением облесённости лесостепных и степных областей.

Пространственная организация населения

Неоднородность населения птиц, как и в I половине лета, в наибольшей степени коррелирует с факторами антропогенного происхождения (64%), в первую очередь, с застроенностью (60%) и распашкой (18%). При этом оценка силы их влияния примерно соответствует таковой в гнездовой период. Во II половине лета, в результате влияния послегнездовых кочёвок и скопления птиц в наиболее кормных местообитаниях, заметно увеличилась значимость кормности (34%), но в свою очередь в 1,4–1,2 раза снизилось влияние рельефа, увлажнённости, закустаренности, заболоченности и обводнённости. Сила влияния состава лесообразующих пород и облесённости в I и II половинах лета почти не отличается, но при этом в иерархии факторов среды их значимость теперь выше, чем значимость увлажнённости (таблица). Снижение воздействия увлажнённости на пространственную неоднородность населения птиц во II половине лета, видимо, вызвано пересыщением мелководных участков малых рек с открытыми илистыми и закустаренными берегами и откочёвкой с них некоторых видов птиц. Наибольший прирост учтённой дисперсии дают наиболее взаимосвязанные между собой состав лесообразующих пород и облесённость (5%). Кормность определя-

ет лишь 2% прироста учтённой дисперсии, что обусловлено её скоррелированностью с антропогенными факторами. Так, увеличение застроенности приводит к росту антропогенной кормности для птиц, а распашка, выпас и сенокошение, как правило, к её уменьшению. Доля прироста учтённой дисперсии по остальным факторам не превышает 1–2%, что обусловлено их комплексностью и взаимной сопряжённостью.

Оценка силы и общности связи факторов среды и неоднородности населения птиц Предалтайской равнины (1998, 2003–2005, 2014–2016 гг.)
[Assessment of the strength and generality of the connection between environmental factors and bird population heterogeneity of the Prealtai plain (1998, 2003-2005, 2014-2016)]

Фактор, режим [Environmental factor, mode]	Учтённая дисперсия [Explained dispersion], %	
	индивидуально [individual]	нарастающим итогом [cumulative total]
Антропогенное влияние, в том числе: [Anthropogenic influence, including:]	64	64
застроенность [degree of development]	60	64
распашка [plowing]	18	64
выпас [grazing]	10	64
сенокошение [haymaking]	9	64
Кормность [Food capacity]	34	66
Состав лесообразующих пород [Forest-forming species composition]	20	71
Облесённость [Afforestation]	17	72
Увлажнённость [Moistening]	16	73
Закустаренность [Bushiness]	12	75
Рельеф (заливание в половодье) [Relief (flooding)]	10	75
Обводнённость [Watering]	10	76
Заболоченность [Swampiness]	10	76
Зональность [Zonality]	1	76
Размер водотоков [Size of watercourses]	0,8	77
Характер берегов [Nature of river banks]	0,6	77
Все факторы [All environmental factors]	77	77
Режимы по классификации [Modes by classification]	78	86
по структуре [Modes by structure]	82	87
Все режимы [All natural modes]	82	87
Все факторы и режимы [All environmental factors and modes]	87	87
Множественный коэффициент корреляции [Multiple correlation coefficient]	0,93	

Всей совокупностью перечисленных факторов учитывается 77% дисперсии, а природными режимами по классификации и структуре – 78 и 82%. Вместе все факторы и режимы объясняют 87% дисперсии населения птиц во II половине лета, что соответствует коэффициенту корреляции, равному 0,93%.

Помимо Предалтайской равнины, преобладание антропогенных факторов над естественными отмечено также в Тоболо-Иртышской лесостепи и

степи и в лесостепи Средней Сибири [37, 38]. В первой из них наиболее значимы застроенность и макроурбанизация, включающая антропогенно-повышенную кормность и озеленённость местообитаний, а во второй – застроенность, значимость которой в 2,5 раза выше показателей развитости травяного яруса, облесённости и состава лесообразующих пород. В то же время в степной зоне Обь-Иртышского междуречья [18] неоднородность населения птиц больше зависит от факторов, связанных с водностью территории: развитости тростниковых зарослей, засоленности водоёма и размера акватории, а не от антропогенного влияния, доля которого невелика. В менее трансформированных ландшафтах лесной зоны Западной и Средней Сибири и горных провинций Алтая ведущую роль в пространственной неоднородности населения птиц играют облесённость, состав лесообразующих пород, продуктивность и кормность [1, 11–16].

Итак, в отличие от менее нарушенных лесных ландшафтов на Предалтайской равнине, как и в лесостепи и степи Тоболо-Иртышского междуречья Западной Сибири и лесостепи Средней Сибири, на территориальную неоднородность населения птиц антропогенные факторы влияют в большей степени, чем естественные. Это вызвано значительно меньшей площадью лесов, засушливостью климата и повсеместной сельскохозяйственно-сели-тебной деградацией ландшафтов лесостепных и степных районов. Однако при увеличении количества и площади водоёмов, а также тростниковых займищ на первое место в распределении степных орнитокомплексов переходят факторы, связанные с водностью территории.

Заключение

При классификации населения птиц Предалтайской равнины во II половине лета выявлено три слабо связанных друг с другом надтипа: орнитокомплексов незастроенной и застроенной суши и водно-околоводных сообществ. По сравнению с гнездовым периодом меньшая дифференциация населения птиц отмечена в группах сообществ застроенных местообитаний и водотоков, а большая – в полевых и лугово-степных орнитокомплексах. Основные тренды территориальных изменений населения птиц обусловлены облесённостью, увлажнённостью, распашкой, застроенностью, сенокосением, обводнённостью, а также размерами водотоков и характером берегов малых рек. Возрастание суммарного обилия птиц прослежено при увеличении застроенности и антропогенной кормности, а также при росте увлажнённости и мозаичности местообитаний. Снижение плотности населения отмечено при сенокосении, распашке без посевов и при увеличении закустаренности берегов малых рек. Наибольшую значимость в пространственной неоднородности населения птиц Предалтайской равнины имеют антропогенные факторы (застроенность, распашка, выпас скота и сенокосение) и кормность. Менее значимы в определении облика орнитокомплексов

факторы естественного происхождения – состав лесообразующих пород, облесённость, увлажнённость, закустаренность, различия в рельефе, обводнённость и заболоченность.

Авторы выражают искреннюю благодарность д-ру биол. наук Ю.С. Равкину за замечания и редактирование рукописи, а также И.Н. Богомоловой и М.И. Лялиной (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск) за помощь в проведении расчётов. Особую благодарность мы выражаем канд. биол. наук А.А. Одиной (ИСиЭЖ СО РАН, г. Новосибирск) за помощь в проведении учётов птиц в 2014 г.

Литература

1. Равкин Ю.С. Пространственная организация населения птиц лесной зоны (Западная и Средняя Сибирь). Новосибирск : Наука, 1984. 264 с.
2. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы, методы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
3. Вознийчук О.П. Пространственная структура и организация населения наземных позвоночных Центрального Алтая : дис. ... канд. биол. наук . Новосибирск : Институт систематики и экологии животных СО РАН, 2014. 161 с.
4. Сушкин П.П. Птицы Советского Алтая. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1. 320 с.; Т. 2. 435 с.
5. Ирисов Э.А. Птицы // Энциклопедия Алтайского края / ред. В.Т. Мищенко. Барнаул, 1995. Т. 1. С. 74–77.
6. Ирисова Н.Л., Гармс О.Я., Вотинов А.Г., Чупин И.И., Иноземцев А.Г., Рыжков Д.В. Птицы Верхнего Приобья (Алтайский край) // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири / ред. В.К. Рябицев. Екатеринбург, 1999. С. 96–108.
7. Кучин А.П. Птицы Алтая. 2-е изд., доп. Горно-Алтайск, 2004. 778 с.
8. Кучин А.П. Птицы Алтая. Воробьиные. 2-е изд., доп. и переработ. Горно-Алтайск, 2007. 356 с.
9. Петров В.Ю. Фауна птиц ленточных боров Обь-Иртышского междуречья // Алтайский зоологический журнал. 2008. Вып. 2. С. 161–172.
10. Петров В.Ю. К распространению птиц в сосновых лесах ленточных боров Обь-Иртышского междуречья // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2009. С. 33–35.
11. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск : Наука, 1973. 375 с.
12. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск : Наука. Сибирское предприятие РАН, 1999. 519 с.
13. Бочкарёва Е.Н., Ирисова Н.Л. Птицы Тигирекского заповедника. Барнаул, 2009. 209 с.
14. Цыбулин С.М. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Наука, 2009. 234 с.
15. Торопов К.В., Граждан К.В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2010. 394 с.
16. Бочкарёва Е.Н., Ливанов С.Г. Птицы Центрального Алтая: численность, распределение и пространственно-временная дифференциация населения. Новосибирск : Наука-Центр, 2013. 544 с.
17. Равкин Ю.С., Цыбулин С.М., Вартапетов Л.Г., Ливанов С.Г., Торопов К.В., Жуков В.С., Юдкин В.А. Пространственная структура и организация населения птиц Алтая и

- Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2007. № 6. С. 877–884.
18. Торопов К.В. Птицы колючей степи Западной Сибири. Новосибирск : Наука, 2008. 356 с.
 19. Беликова Е.А. Пространственно-временная структура населения птиц города Бийска Алтайского края // Естественные и технические науки. 2007. № 6. С. 62–64.
 20. Pabellon T. Winter birds census in Spain: organization and results // Bird census and atlas studies: Proceedings of the VIII International Conference on Bird Census and Atlas work / K. Taylor, R.J. Fuller, P.C. Lack (eds.). Newland Park : British Trust for Ornithology, 1985. PP. 117–122.
 21. Bogucki Z., Bednorz J. Bird communities and populations in various types of forest // Bird census and atlas studies: Proceedings of the VIII International Conference on Bird Census and Atlas work / K. Taylor, R.J. Fuller, P.C. Lack (eds.). Newland Park : British Trust for Ornithology, 1985. PP. 304.
 22. Kurlavichus P. Biotopical distribution of birds in Lithuanian forest islands surrounded by fields // Bird census and atlas studies: Proceedings of the VIII International Conference on Bird Census and Atlas work / K. Taylor, R.J. Fuller, P.C. Lack (eds.). Newland Park : British Trust for Ornithology, 1985. PP. 309.
 23. Gintaras M. Influence of recreation on forest ornithofauna in the west Lithuanian spruce woods // Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects: Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC / E.J.M. 24. Hagemeyer, T.J. Verstrael (eds.). Noordwijkerhout : Voorburg/Heerlen, 1992. PP. 67.
 24. Stastny K., Bejcek V., Janda J., Flousek J. Monitoring bird populations in Czechoslovakia // Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects: Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC / E.J.M. Hagemeyer, T.J. Verstrael (eds.). Noordwijkerhout : Voorburg/Heerlen, 1992. PP. 161.
 25. Rabaca J. E. Bird communities of olive tree (*Olea Europaea*) plantations in Portugal: a preliminary approach // Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects: Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC / E.J.M. Hagemeyer, T.J. Verstrael (eds.). Noordwijkerhout : Voorburg/Heerlen, 1994. PP. 97–100.
 26. Vogrin M. Composition and structure of bird communities in traditional orchards on Mt. Pohorje (Slovenia) // Bird Numbers 1998 where Monitoring and Ecological Research meet: Proceedings of the 14th International Conference of the European Bird Census Council (EBCC). Cottbus, 1998. PP. 80.
 27. Алтайский край: Атлас. Т. 1 / гл. ред. И.С. Процюк. Москва ; Барнаул : Гос. управл. геодезии и картографии СССР, 1978. 222 с.
 28. Равкин Ю.С. К методике учёта птиц лесных ландшафтов // Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае. 1967в. С. 175–191.
 29. Равкин Ю.С., Доброхотов Б.П. К методике учёта птиц лесных ландшафтов во внегнездовое время // Организация и методы учёта птиц и вредных грызунов. 1963. С. 130–136.
 30. Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 135–138.
 31. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine // Bull. Soc. Vaund. Sci. Nat. 1902. Vol. 38. P. 69–130.
 32. Наумов Р.Л. Птицы в очагах клещевого энцефалита Красноярского края : дис. ... канд. биол. наук. М. : Ин-т медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского, 1964. 149 с.
 33. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья / Ю.С. Равкин. Новосибирск : Наука, 1978. С. 253–269.

34. Кузякин А.П. Зоогеография СССР // Учён. зап. Моск. пед. ин-та им. Крупской. 1962. Т. 109. С. 3–182.
35. Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской федерации. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
37. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. 157 с.
37. Жуков В.С. Птицы лесостепи Средней Сибири. Новосибирск : Наука, 2006. 492 с.
38. Соловьёв С.А. Птицы Тоболо-Иртышской лесостепи и степи: Западная Сибирь и Северный Казахстан. Т. 1: Пространственная структура и организация населения. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2012. 294 с.

*Поступила в редакцию 15.11.2017 г.; повторно 25.02.2018 г.;
принята 27.02.2018 г.; опубликована 30.03.2018 г.*

Авторский коллектив:

Макаров Александр Владимирович – ведущий инженер лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, Россия, ул. Фрунзе, 11).
E-mail: al_micromammals@mail.ru

Беликова Елена Анатольевна – преподаватель Алтайского колледжа промышленных технологий и бизнеса (659321, г. Бийск, Россия, ул. Советская, 210/1).
E-mail: e.a.belikova@mail.ru

Бочкарёва Елена Николаевна – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН (630091, г. Новосибирск, Россия, ул. Фрунзе, 11).
E-mail: benbirds@mail.ru

For citation: Makarov AV, Belikova EA, Bochkareva EN. Spatial-typological structure and organization of the bird population of the Prealtai plain in the second half of the summer. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;41:96-117. doi: 10.17223/19988591/41/6 In Russian, English Summary

Aleksandr V. Makarov¹, Elena A. Belikova², Elena N. Bochkareva¹

¹ *Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation*

² *Altai College of Industrial Technology and Business, Bysk, Russian Federation*

Spatial-typological structure and organization of the bird population of the Prealtai plain in the second half of the summer

The paper presents information on the spatial heterogeneity of the bird population of the Prealtai plain in the second half of the summer. We compiled the classification and the spatial-typological structure of the ornithocomplexe heterogeneity and assessed the strength of the connection between environmental factors and heterogeneity of communities. We conducted bird counting in 2003-2005 and from 2014 to 2016 at four key sections of the Prealtai plain. The first section was located in the eastern part of the Prealtai plain within moderately moist meadow-steppe and forest-steppe landscapes, and the second site included the residential habitats of Biysk (Biysk and Krasnogorsk districts of Altai Krai). The third and fourth key sections were located in the central and western part of the Prealtai plain within arid and the moderately arid steppe landscapes (Petropavlovsk and Kur'inskiy districts of Altai Krai). 42 variants of bird population were analyzed and 158 species were counted for all years. Birds were counted on

permanent routes, without limitation of the transect width. The recalculation for the area was conducted over average detection distances (Ravkin, 1967). The total length of the main registration routes was 795 km. The results of all bird counts are given as the number of individuals per 1 km². We classified the bird population using one of the methods of cluster analysis (factor classification) (Trofimov, Ravkin, 1980). All the considered variants of ornithocomplexes were divided into an unspecified number of groups according to the degree of similarity of each sample with all the others. The Jacquard coefficient was used as a measure of similarity (Jaccard, 1902; Naumov, 1964). The spatial-typological structure was constructed on the matrix of average coefficients of similarity at the level of the bird community subtype.

In the second half of the summer, the maximum total abundance of birds was recorded in built-up habitats (1793-1873 individuals per km²). The number of birds was 1.7 times less in floodplain meadows with bushes, and also in wet meadows outside the floodplain with coppices and in lowland swamps (1103). There were 3-3.5 times fewer birds in field, meadow-steppe and forest ornithocomplexes (505-599). More than five times fewer birds were in stubble fields of forage grasses and meadow-pastures adjoining them (322), and the minimum was observed in fallow lands (84). In the group of aquatic communities, the greatest number of birds was on small rivers with open banks (1284-1607), and significantly fewer were with increasing bushiness of banks and watercourse areas (140-409). The greatest number of species was noted in the subtype of floodplain meadows with shrubs, wet meadows outside the floodplain with coppices and lowland swamps (105/64), which is due to high patchiness of habitats, moistening, bushiness and food capacity. A decrease in the total number of encountered and background species was observed in forest and residential ornithocomplexes (71/46 and 72/32). In residential ornithocomplexes, the total number of species is the highest in the areas of urban multi-storey buildings, industrial zones and settlements (69/31) and much less in urban one-storey buildings and gardens (23/20). Then, the species richness decreases in the ornithocomplexes of fields, steppe meadows and meadow steppes (55/29), in stubble fields of forage grasses (34/24), in feather-grass steppes (19/15) and in fallow lands (9/7), that is, as plowing, grazing, haymaking and steppification increase. In aquatic communities, the species richness of birds is the highest in the population subtype of large and medium-sized rivers (32/16), and also on small rivers with open pebble-silt banks (21/19). With an increase in bank bushiness and, correspondingly, with a decrease in the food availability for birds, the number of species reduces (10/9). In the spatial-typological structure of the bird population, we examined subtype groups: undeveloped and build-up areas and aquatic communities. On the structural graph, the main trends in the change in the bird population are associated with afforestation, moistening, plowing, degree of development, haymaking, watering, watercourse size and the nature of small river banks (See Fig.). In forest habitats, the willow tit (*Parus montanus* Conrad von Baldenstein, 1827), the great tit (*Parus major* Linnaeus, 1758) and the chaffinch (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758) prevail. With a decrease in afforestation and an increase in habitat patchiness and bushiness, the blyth's reed-warbler (*Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849), the common whitethroat (*Sylvia communis* Latham, 1787) and the black-crowned goldfinch (*Carduelis carduelis* Linnaeus, 1758) appear among the dominants, and as plowing and steppification increase, inhabitants of open spaces (the Eurasian skylark (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758), the Siberian stonechat (*Saxicola maurus* Pallas, 1773) and the booted warbler (*Iduna caligata* Lichtenstein, 1823)) begin to dominate. Under the influence of haymaking on fields of forage grasses and reduction in productivity in fallow lands, the population density of birds decreases two and seven times, respectively, in comparison with other field communities.

Besides the Eurasian skylark, in the ornithocomplexes of stubble fields of forage grasses, the rook (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) and the Richard's pipit (*Anthus richardi* Vieillot, 1818) prevail, and in fallow lands it is the collared sand martin (*Riparia riparia* Linnaeus, 1758) and the common raven (*Corvus corax* Linnaeus, 1758). An increase in the total abundance of birds with the expansion of built-up areas and anthropogenic food capacity is mainly determined by synanthropic species, i.e. the house sparrow (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758), the Eurasian tree sparrow (*Passer montanus* Linnaeus, 1758) and the rock pigeon (*Columba livia* J.F. Gmelin, 1789). Thus, the highest bird population density on the Prealtay plain was recorded mainly in residential habitats.

Within undeveloped territories, an increase in the total abundance of birds correlates mainly with the growth of moistening and habitat patchiness and bushiness. The heterogeneity of bird population in the second half of the summer mostly depends on anthropogenic factors (64%), primarily on the degree of development (60%) and plowing (18%) (See Table). To a lesser extent, the heterogeneity of bird distribution depends on food capacity of the habitats (34%). The impact of forest-forming species composition, afforestation, moistening and bushiness is much less significant (12-20%). Thus, on the Prealtay plain the territorial heterogeneity of the bird population depends more on anthropogenic factors than on natural ones. This is due to a much smaller area of forests, arid climate and widespread agricultural and residential landscape degradation.

The paper contains 1 Figure, 1 Table and 38 References.

Key words: ornithocomplexes; cluster analysis; classification; spatial structure; heterogeneity of communities; environmental factors.

Funding: This work was partially supported by “Spatial organization of biodiversity of the West Siberian Plain (the example of the population of amphibians, reptiles, birds and small mammals)” (Grant No 16-04-00301).

Acknowledgments: We are sincerely grateful to Professor YuS Ravkin, Dr. Sci. (Biol.) (Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) for comments and editing of the manuscript, as well IN Bogomolova and MI Lyalina (Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) for help with calculations. We express our special gratitude to AA Odintseva, Cand. Sci. (Biol.) (Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk) for assistance in conducting bird counts in 2014.

References

1. Ravkin YuS. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits lesnoy zony (Zapadnaya i Srednyaya Sibir') [Spatial organization of avian population in forest: Western and Central Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1984. 264 p. In Russian
2. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: Principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
3. Vozniyuchuk OP. Prostranstvennaya struktura i organizatsiya naseleniya nazemnykh pozvonochnykh Tsentral'nogo Altaya [Spatial structure and organization of the terrestrial vertebrate population in the Central Altai. CandSci. Dissertation, Zoology]. Novosibirsk: Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS; 2014. 161 p. In Russian
4. Sushkin PP. Ptitsy Sovetskogo Altaya [Birds of the Soviet Altai]. Moscow-Leningrad: The Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1938. 320 p. In Russian

5. Irisov EA. Ptitsy [Birds]. In: *Entsiklopediya Altayskogo kraya* [Encyclopedia of Altai Krai]. Mishchenko VT, editor. Barnaul: Altay Publ.; 1995. pp. 74-77. In Russian
6. Irisova NL, Garms OYa, Votinov AG, Chupin II, Inozemtsev AG, Ryzhkov DV. Ptitsy Verkhnego Priob'ya (Altayskiy kray) [Birds of the Upper Ob region (Altai Krai)]. *Materialy k rasprostraneniyu ptits na Urale, v Priural'e i Zapadnoy Sibiri = Materials for bird distribution in the Urals, Cisurals and Western Siberia*. 1999;4:96-108. In Russian
7. Kuchin AP. Ptitsy Altaya [Birds of the Altai]. 2nd ed. Gorno-Altaysk: Gorno-Altaysk State University Publ.; 2004. 778 p.
8. Kuchin AP. Ptitsy Altaya. Vorob'inye [Birds of the Altai. Passerines]. 2nd ed. Gorno-Altaysk: Gorno-Altaysk State University Publ.; 2007. 356 p.
9. Petrov VYu. Bird fauna of ribbon woods in the area between the Ob and Irtysh Rivers. *Altayskiy zoologicheskiy zhurnal*. 2008;2:161-172. In Russian
10. Petrov VYu. K rasprostraneniyu ptits v sosnovykh lesakh lentochnykh borov Ob'-Irtyskogo mezhdurech'ya [On bird distribution in pine forests of ribbon pine forests of the Ob-Irtys interfluve]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of Altay State Agricultural University*. 2009;3(53):33-35. In Russian
11. Ravkin YuS. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya [Birds of the North-Eastern Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. 375 p. In Russian
12. Tsybulin SM. Ptitsy Severnogo Altaya [Birds of the Northern Altai]. Novosibirsk: Nauka. The Siberian Enterprise of the Russian Academy of Sciences Publ.; 1999. 519 p. In Russian
13. Bochkareva EN, Irisova NL. Ptitsy Tigirekского zapovednika [Birds of the Tigirekskiy Reserve]. Barnaul: Proceedings of the Tigirekskiy State Nature Reserve Publ.; 2009. 209 p. In Russian
14. Tsybulin SM. Ptitsy Altaya: prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya, struktura i organizatsiya naseleniya [Birds of the Altai: The spatial-temporal differentiation and the population structure and organization]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2009. 234 p. In Russian
15. Toropov KV, Grazhdan KV. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya: 40 let spustya [Birds of the Northeastern Altai: 40 years later]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ.; 2010. 394 p. In Russian
16. Bochkareva EN, Livanov SG. Ptitsy Tsentral'nogo Altaya: chislennost', raspredelenie i prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya naseleniya [Birds of the Central Altai: Abundance, distribution and spatial-temporal differentiation of the population]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ.; 2013. 544 p. In Russian
17. Ravkin YuS, Tsybulin SM, Vartapetov LG, Livanov SG, Toropov KV, Zhukov VS, Yudkin VA. Spatial structure and organization of the bird communities in the Altai and West-Siberian Plain. *Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2007;6:877-884 p. In Russian
18. Toropov KV. Ptitsy kolochnoy stepi Zapadnoy Sibiri [Birds of the birch-aspen steppe with groves in West Siberia]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 356 p. In Russian
19. Belikova EA. Prostranstvenno-vremennaya struktura naseleniya ptits goroda Biyska Altayskogo kraya [Spatial-temporal structure of bird communities in Biysk, Altai Krai]. *Estestvennye i tekhnicheskie nauki = Natural and Technical Sciences*. 2007;6(32):62-64. In Russian
20. Pabellon T. Winter birds census in Spain: organization and results. In: *Bird census and atlas studies: Proceedings of the VIII International Conference on Bird Census and Atlas work*. Taylor K, Fuller RJ and Lack PC, editors. Newland Park: British Trust for Ornithology Publ.; 1985. pp. 117-122.
21. Bogucki Z, Bednorz J. Bird communities and populations in various types of forest. In: *Bird census and atlas studies: Proceedings of the VIII International Conference on Bird Census*

- and Atlas work. Taylor K, Fuller RJ, Lack PC, editors. Newland Park: British Trust for Ornithology Publ.; 1985. pp. 304.
22. Kurlavichus P. Biotopical distribution of birds in Lithuanian forest islands surrounded by fields. In: *Bird census and atlas studies: Proceedings of the VIII International Conference on Bird Census and Atlas work*. Taylor K, Fuller RJ, Lack PC, editors. Newland Park: British Trust for Ornithology Publ.; 1985. pp. 309.
 23. Gintaras M. Influence of recreation on forest ornithofauna in the west Lithuanian spruce woods. In: *Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects: Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC*. Hagemeyer EJM, Verstrael TJ, editors. Noordwijkerhout: Voorburg/Heerlen Publ.; 1992. pp. 67.
 24. Stastny K, Bejcek V, Janda J, Flousek J. Monitoring bird populations in Czechoslovakia. In: *Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects: Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC*. Hagemeyer EJM, Verstrael TJ, editors. Noordwijkerhout: Voorburg/Heerlen Publ.; 1992. pp. 161.
 25. Rabaca JE. Bird communities of olive tree (*Olea Europaea*) plantations in Portugal: a preliminary approach. In: *Bird Numbers 1992. Distribution, monitoring and ecological aspects: Proceedings of the 12th International Conference of IBCC and EOAC*. Hagemeyer EJM, Verstrael TJ, editors. Noordwijkerhout: Voorburg/Heerlen Publ.; 1994. pp. 97-100.
 26. Vogrin M. Composition and structure of bird communities in traditional orchards on Mt. Pohorje (Slovenia). In: *Bird Numbers 1998 where Monitoring and Ecological Research meet: Proceedings of the 14th International Conference of the European Bird Census Council (EBCC)*. Helbig A, Flade M, editors. Cottbus: AULU-Verlag Publ.; 1998. pp. 80.
 27. *Altayskiy kray: Atlas*. T. 1. [Altai Region: Atlas. Vol. 1.]. Protsyuk IS, editor. Moscow-Barnaul: The Main Organization of geodesy and cartography of the USSR Publ.; 1978. 222 p. In Russian
 28. Ravkin YuS. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov [Method of describing forest landscape birds]. In: *Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altae* [The nature of encephalitis outbreaks in the Altai]. Maksimov AA, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1967. pp. 175-191. In Russian
 29. Ravkin YuS, Dobrochotov BP. K metodike ucheta ptits lesnykh landshaftov vo vne gnezdovoe vremya [Method of describing forest landscape birds outside the breeding season]. In: *Organizatsiya i metody ucheta ptits i vrednykh gryzunov* [Organization and methods of bird and harmful rodent registration]. Moscow: The Academy of Sciences of the USSR Publ.; 1963. pp. 130-136. In Russian
 30. Trofimov VA, Ravkin YuS. Ekspres-metod otsenki svyazi prostranstvennoy neodnorodnosti zhivotnogo naseleniya i faktorov sredy [Express method for assessing the relationship between the spatial heterogeneity of animal population and environmental factors]. In: *Kolichestvennye metody v ekologii zhivotnykh* [Quantitative methods in the ecology of animals]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 135-138. In Russian
 31. Jaccard P. Lois de distribution florale dans la zone alpine. *Bulletin de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles*. 1902;144(38):69-130. In France
 32. Naumov RL. Ptitsy v ochagakh kleshchevogo entsefalita Krasnoyarskogo kraya [Birds in tick-borne encephalitis foci in Krasnoyarsk region. Cand. Sci. Dissertation, Biology]. Moscow: EI Marcinovskiy Institute of Medical Parasitology and Tropical Medicine; 1964. 149 p. In Russian
 33. Ravkin YuS, Kupershtokh VL, Trofimov VA. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits [Spatial organization of bird communities]. In: *Ptitsy lesnoy zony Priob'ya* [Birds of the forest zone of the Ob river region]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 253-269. In Russian
 34. Kuz'yakin AP. Zoogeografiya SSSR [Zoogeography of the USSR]. In: *Uchenye zapiski Moskovskogo pedagogicheskogo instituta imeni Krupskoy* [Proceedings of Moscow

- Pedagogical Institute named after NK Krupskaya]. Moscow: MOIP Publ.; 1962;109(1):3-182. In Russian
35. Koblik EA, Red'kin, YaA, Arkhipov VYu. Spisok ptits Rossiyskoy federatsii [Checklist of birds of the Russian Federation]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd; 2006. 256 p. In Russian
 36. Shtegman BK. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki [Basics of the ornithogeographical division of the Palaearctic]. In: *Fauna SSSR. Pticy* [The Fauna of the USSR. Birds.] Vol. 1. Iss. 2. Moscow-Leningrad: Izdatel'stvo akademii nauk SSSR Publ.; 1938. 157 p. In Russian
 37. Zhukov VS. Ptitsy lesostepi Sredney Sibiri [Birds of the Middle Siberia forest-steppe]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2006. 492 p. In Russian
 38. Solov'ev SA. Ptitsy Tobolo-Irtyshskoy lesostepi i stepi: Zapadnaya Sibir' i Severnyy Kazakhstan. T. 1: Prostranstvennaya struktura i organizatsiya naseleniya [Birds of the Tobol-Irtysh forest-steppe and steppe: Western Siberia and Northern Kazakhstan. Vol. 1: Spatial structure and organization of the population]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2012. 294 p. In Russian

Received 15 November 2017; Revised 25 February 2018;

Accepted 27 February 2018; Published 30 March 2018

Author info:

Makarov Aleksandr V, Leading Engineer, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: al_micromammals@mail.ru

Belikova Elena A, Teacher, Altai College of Industrial Technologies and Business, 210/1 Sovetskaya str., Biysk 659321, Russian Federation.

E-mail: e.a.belikova@mail.ru

Bochkareva Elena N, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Animal Systematics and Ecology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: benbirds@mail.ru