

УДК 574.32

*С.В. Попов***ПАТТЕРНЫ СОВМЕСТНОЙ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ В СООБЩЕСТВАХ ПТИЦ НА ГРАНИЦЕ ТАЙГИ И ЛЕСОСТЕПИ ЗАУРАЛЬЯ**

Несмотря на десятилетия исследований, до сих пор нет согласия в вопросе о том, что же такое природное сообщество. Является ли сообщество группой экологически совместимых видов или же это случайное подмножество регионального пула видов? Цель работы: изучение паттернов совместной встречаемости видов птиц, населяющих основные биоценозы на границе тайги и лесостепи Зауралья. Одним из подходов, позволяющих определить принципы сборки природных сообществ, является изучение совместной встречаемости видов. Использование подходов, основанных на Байесовской статистике, позволяет выявлять неслучайности в распределении видов по местообитаниям. По результатам многолетних исследований строились матрицы присутствия-отсутствия для гнездящихся и возможно гнездящихся видов. Наблюдаемое распределение сравнивалось с ожидаемым при случайном распределении птиц по сайтам. По результатам расчетов выделялись пары, тройки и квартеты видов, образующих статистически значимые положительные ассоциации, а также таксоны, для которых характерна сегрегация близкородственных видов. Полученные данные свидетельствуют о том, что нет какого-либо одного процесса, определяющего распределение видов по сайтам. С одной стороны, большая группа видов распределена по сайтам случайно и независимо от других видов птиц, с другой – наблюдаются статистически значимые положительные ассоциации из нескольких видов, экологическая фильтрация, а также зафиксировано избегание близкородственных видов. Объединение видов в группы происходит за счет включения неродственных видов. Кроме того, трофическая специализация видов может оказывать влияние на распределение птиц по сайтам. Растительные виды и миофаги расселяются по сайтам независимо от родственных видов, тогда как для птиц, питающихся мелкими беспозвоночными, может отмечаться территориальная сегрегация.

*Ключевые слова:* co-occurrence, C-Score, Pairs, null models, сообщества птиц, ассоциации видов, лесостепь, Зауралье.

Совместная встречаемость видов (co-occurrence) является фундаментальным понятием экологии сообществ. Изучение ассоциаций видов позволяет определить принципы сборки природных сообществ и правильно организовать природоохранную деятельность [1]. В течение последних 30 лет анализ совместной встречаемости видов превратился в формализованный эколого-статистический подход, в рамках которого разработано множество показателей для количественной оценки неслучайности в распределении видов по сайтам [2].

Одной из задач исследований совместной встречаемости видов является оценка влияния присутствия данного вида на возможность заселения сайта близкородственными видами. Совместное присутствие видов может быть положительным, в результате чего появление одного вида способствует заселению сайта родственными видами, и отрицательным, при котором появление одного вида негативно сказывается на заселении сайта родственными видами [3]. Положительные или отрицательные паттерны совместной встречаемости видов, с одной стороны, могут свидетельствовать о влиянии на структуру сообществ биотических взаимодействий, с другой – отражать общие или однообразные ответы на градиенты факторов среды [4]. Статистически значимые положительные межвидовые ассоциации свидетельствуют об экологической фильтрации как основном механизме, обеспечивающем сборку сообществ. В этом случае межвидовым взаимоотношениям отводится второстепенная и вспомогательная роль [4].

Согласно правилам, сформулированным J.M. Diamond [5], конкуренция может приводить к неслучайным паттернам в распределении видов, вследствие чего некоторые таксоны встречаются совместно в пределах одного местообитания чаще, а другие реже, чем ожидается при случайном распределении. Паттерны совместной встречаемости видов могут быть выявлены за счет определения числа распределений, в которых некоторые группы видов никогда не встречаются совместно, тогда как другие образуют устойчивые многовидовые ассоциации или же распределены случайно и независимо друг от друга.

Цель работы: изучение паттернов совместной встречаемости видов птиц, населяющих основные биоценозы на границе тайги и лесостепи Зауралья.

### Материалы и методика исследований

Для изучения птиц на территории Каменского района Свердловской и Кунашакского района Челябинской областей была заложена сеть постоянных учетных площадок и маршрутов, а также сеть точечных учетов. Расположение ключевых участков представлено на рис. 1. Районирование региона принято согласно представлениям П.Л. Горчаковского [6], который выделял переходную подзону предлесостепных сосновых и березовых лесов, относящуюся к тайге. Рельеф местности – это слабо волнистая равнина (пенеплен), наклоненная к востоку. Отличительная особенность региона – обилие озер со значительными тростниковыми зарослями по берегам. Vegetационный период начинается с конца апреля и продолжается до начала октября. Зима длится 5–5,5 месяцев [7]. На зиму все реки и озера замерзают.

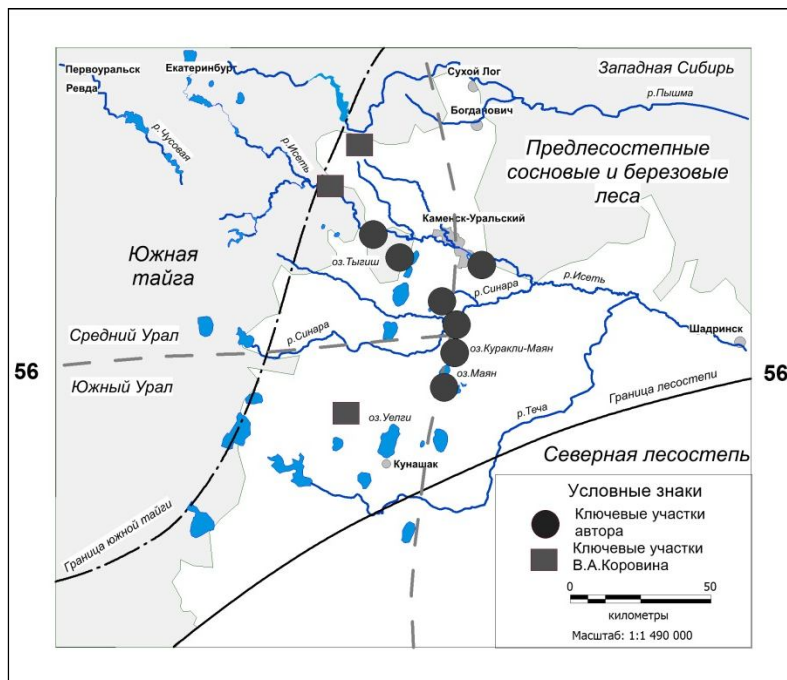


Рис. 1. Расположение ключевых участков на границе тайги и лесостепи Зауралья

Взаимодействие видов и их реакция на градиенты факторов среды может проявляться в различных пространственных масштабах [8]. В предлагаемой статье сообщества птиц рассматриваются в мезомасштабе – на уровне ландшафтных урочищ. За единицу рассмотрения приняты участки размером не менее 3-5 км<sup>2</sup>, в пределах которого заложен учетный маршрут или площадка. Протяженность учетных маршрутов составляет от 2 до 7 км. Размер учетных площадок: 1,7 км<sup>2</sup>, 9 км<sup>2</sup>, 10 км<sup>2</sup> и 40 км<sup>2</sup>. В пределах большой учетной площадки (40 км<sup>2</sup>) представлено несколько ландшафтных урочищ, которые рассматриваются раздельно. Высоко мозаичные участки, такие как луга с ивняками, лужами и мелкими колками, рассматриваются обобщенно как комплексные биоценозы. При описании распределения видов используется нейтральный и внемасштабный термин «сайт».

Все обследованные сайты можно объединить в 11 типов:

- 1) город;
- 2) поселки;
- 3) террасные березово-сосновые леса;
- 4) террасные березовые леса;
- 5) мозаичные осиново-березовые леса междуречий;
- 6) осиново-березовые перелески среди лугов и полей;
- 7) средние реки и ивово-ольховые заросли по их берегам;
- 8) малые реки и ивово-ольховые заросли по их берегам;
- 9) озера и тростниково-осоковые займища по их берегам;
- 10) приозерные луга с лужами, ивняками и мелкими колками;
- 11) луга-покосы (иногда с тростником).

Принадлежность вида к тому или иному сайту определялась только по факту гнездования в нем. Виды, встречающиеся только в полете (стрижи и ласточки), а также явно транзитные особи исключены из анализа. На постоянных маршрутах исследования проводились обычно с апреля по конец августа, а также осенью и зимой. Картирование найденных гнезд и отдельных особей проводилось только в гнездовой период. Учеты птиц на площадках и маршрутах проводились как в светлое время суток, так и ночью. Для поиска редких видов закладывались дополнительные маршруты за пределами выделенных ключевых участков. Суммарная трудоемкость составляет более 330 дней, проведенных «в поле». Общая протяженность маршрутов (помимо учетов на площадках) более 1000 км.

На основании многолетних данных, позволивших достаточно полно определить видовой состав сообществ птиц в районе исследований (с 2000 по 2011 гг.), строились матрицы присутствия-отсутствия видов, в которых в строках располагались виды, а в столбцах – населенные этими видами сайты. Метасообщество, содержащее  $n$  видов, имеет  $n(n-1)/2$  возможных пар видов [9]. В работе рассматривается 142 гнездящихся и возможно гнездящихся вида птиц, таким образом, общее число возможных пар видов составляет 10011. Кроме того, для описания распределения птиц по сайтам использовались данные В.А.Коровина [10] по гнездящимся видам агроландшафта. Таким образом, общее число сайтов в матрице присутствия-отсутствия увеличилось до 29.

В ходе работы использовались несколько индексов для определения паттернов совместной встречаемости видов (co-occurrence):

1) **Checkerboard** (индекс шахматной доски) – число пар видов, которые никогда не встречаются совместно. Распределение, соответствующее «шахматной доске», является самым простым паттерном совместной встречаемости видов, которое характеризует роль конкуренции или различий в использовании среды обитания видами при формировании сообщества птиц. Рассчитанный для эмпирической матрицы присутствия-отсутствия индекс, сравнивался с ожидаемым при случайном распределении, полученном при использовании нулевых моделей (null models: FF).

2) **Combinations** – число уникальных комбинаций видов. Правила Даймонда [5] описывают «допустимые комбинации» и «запрещенные комбинации» видов. В конкурентно структурированных сообществах должно быть меньше уникальных пар видов, чем ожидается случайно. Сходные особенности распределения должны наблюдаться и в случае экологической фильтрации средой обитания.

3) **C-Score** – среднее число единиц шахматной доски между всеми возможными парами видов в матрице. Данный индекс оценивает степень сегрегации видов, но не требует совершенных распределений, соответствующих шахматной доске. C-Score рассчитывается как среднее число единиц шахматной доски на пару любых видов, указанных в матрице присутствия-отсутствия. В случае, если C-Score для экспериментальной матрицы больше аналогичного индекса, вычисленного для случайных матриц, сгенерированных с помощью нулевых моделей, то наблюдается сегрегация видов по местообитаниям. Если же C-Score статистически значимо ниже, чем ожидается при случайном распределении, то наблюдается агрегация видов.

Предполагается, что сообщества, сформированные на основе конкурентных взаимоотношений, будут характеризоваться высокой сегрегацией видов. Тогда как для сообществ, созданных на основе мутуалистических и трофических взаимоотношений, будут характерны низкие значения C-Score и отсутствие межвидовой сегрегации.

Для определения неслучайных ассоциаций между парами видов использовался Байесовский подход, реализованный в программе «Pairs. Version 1.1 от 27.01.2009». Для оценки совместной встречаемости и распределения видов по местообитаниям, первоначально вычислялось теоретическое распределение Байеса, с которым впоследствии сравнивалось эмпирическое. Для последующего анализа выбирались только те пары видов, для которых значение эмпирического распределения находится за границами доверительного интервала, рассчитанного для теоретически ожидаемого распределения при уровне значимости  $p=0,05$  и  $p=0,01$  [11].

Для сравнения наблюдаемых и ожидаемых значений все индексы стандартизованы в диапазоне от 0 до 1 и объединены в 22 группы: 0–0,0499; 0,05–0,0999; 0,1–0,1499...0,9–0,9499; 0,95–0,9999; 1. Для дальнейшего анализа выбираются только те показатели, для которых наблюдаемые значения индексов больше ожидаемых и выше 5 % или 1 % доверительного интервала. Для каждой пары проводилась Z-трансформация значений (наблюдаемое значение – ожидаемое)/стандартное отклонение. Для каждой из выделенных групп пар видов рассчитывалась вероятность = (наблюдаемое значение – ожидаемое)/наблюдаемое значение. Это значение рассчитывалось как 1-ошибка ложного обнаруже-

ния. Для всех классов с положительными вероятностями, выбираются те пары, для которых оценки наблюдаемых значений выше доверительного интервала для нулевых моделей, и вычисляется Z-Score. Следующий шаг отбора (критерий Байеса M) включает в себя нечетные коэффициенты. Выбираются только пары с высоким Z-Score. На следующем этапе анализа программа вычисляет все  $n(n-1)/2$  оценки пар видов и сравнивает их с ожидаемыми для нулевой модели [11].

Расчитанные индексы сравнивались с аналогичными для случайного распределения, построенного с помощью нулевых моделей. В данном случае использовалась наиболее консервативная фиксированная нулевая модель FF. С помощью методов Монте-Карло создаются случайные матрицы присутствия-отсутствия. Для расчета каждого индекса использовались не менее 5000 рандомизированных матриц. После этого проверялась нулевая гипотеза об отсутствии статистически значимых различий между значениями индексов, рассчитанных для эмпирической матрицы и случайного распределения. Уровень значимости  $p=0,05$ . Доверительный интервал 0,05–0,95 %.

В связи с тем, что при анализе матриц присутствия-отсутствия можно ожидать выявление «шахматных досок» между неродственными и не взаимодействующими в экологическом смысле видами птиц («эффект растворения») необходимо исследовать также и гильдии экологически сходных видов [12], а также использовать «таксономическое просеивание» – анализ матриц присутствия-отсутствия, построенных только для отрядов, семейств и родов. Таким образом, первоначально проводился анализ матрицы присутствия – отсутствия для всей орнитофауны, а затем отдельно для трофических и таксономических групп (гильдий). Уровень значимости при исследовании на уровне родов составляет 0,01, число итераций для создания нулевых моделей 1000.

Индексы Checkerboard, Combinations и C-Score позволяют анализировать «детали» распределения видов по сайтам, тогда как анализ ассоциаций направлен на выявление пересечения в диапазонах (Range) двух видов.

*Терминологические уточнения.* Ассоциация видов – статистически значимая комбинация из двух видов. Ассоциация может быть положительной – статистически значимая положительная ассоциация – распределение по сайтам двух видов является неслучайным и в значительной мере совпадает. Отрицательная ассоциация (диссоциация, сегрегация) – статистически значимое и неслучайное распределение двух видов по сайтам, при котором виды избегают друг друга.

## Результаты и их обсуждение

По результатам учетов птиц за 2000–2011 гг. составлена матрица присутствия-отсутствия, включающая сведения о 142 гнездящихся и возможно гнездящихся видах птиц, населяющих 29 ландшафтных урочищ (сайтов). Наибольшее число гнездящихся видов населяет лесолуговые ландшафты (до 88 видов). В пределах метасообщества птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья ожидается 10011 возможных пар видов. 708 пар видов являются неслучайными, что составляет 7 % от общего числа возможных ассоциаций. Статистически значимые ассоциации с одним или несколькими видами характерны для 104 видов птиц региона (73 % от общего числа видов). Статистически значимая положительная ассоциация отмечается для 447 пар видов птиц. Отрицательные ассоциации отмечены для 261 пары видов.

Исследование ассоциаций пар видов проводилось для всех видов одновременно и отдельно для близкородственных видов на уровне семейств и отрядов. Большинство выявленных положительных ассоциаций относятся к таксономически далеким и, скорее всего, не взаимодействующим в экологическом смысле видам. Положительные ассоциации среди таксономически и экологически близких видов относительно редки. Ожидается, что для близкородственных видов, скорее всего, будут преобладать отрицательные ассоциации или распределения, соответствующие «шахматной доске», складывающиеся за счет влияния межвидовой конкуренции. В случае, если таксономически не связанные пары видов с одинаковой вероятностью образуют отрицательные ассоциации, нет никаких оснований для привлечения конкуренции для обоснования реального распределения видов по сайтам [9].

### *Положительные и отрицательные ассоциации видов*

Все виды птиц в пределах метасообщества могут быть разделены на несколько групп:

- 1) виды, образующие статистически значимые ассоциации с близкородственными видами;
- 2) виды, образующие статистически значимые ассоциации с неродственными видами;
- 3) виды, не образующие статистически значимые ассоциации (независимое от других видов распределение).

Среди изученных видов наибольшее число статистически значимых ассоциаций характерно для *Vanellus vanellus* (51 ассоциация), *Alauda arvensis* (62 ассоциации), *Motacilla flava* (42 ассоциации). Большое число неслучайных ассоциаций отмечается для *Phylloscopus collybita* (29), *Carpodacus erythrinus* (27), *Cuculus canorus* (24), *Fringilla coelebs* (23), *Locustella fluviatilis* (21) и *Embriza citrinella* (22). Для всех этих видов свойственны эвритопность и заселение большого числа сайтов (до 40% от общего числа обследованных) в районе исследований.

Для определения возможной роли межвидовой конкуренции использовалось «таксономическое просеивание». Использование «таксономического просеивания» предполагает, что пары близкородственных видов будут более сходны морфологически и экологически, чем неродственные виды. Соответственно, между сходными в экологическом смысле видами, можно ожидать влияние конкуренции на распределение видов по сайтам. Доля статистически значимых отрицательных ассоциаций для всех видов птиц, входящих в метасообщество, составляет 2,6 % от общего числа возможных пар видов. На уровне отрядов доля статистически значимых отрицательных ассоциаций изменяется от 0 до 4,7 % от общего числа возможных ассоциаций пар видов. На уровне семейств в отряде *Passeriformes* статистически значимые отрицательные ассоциации составляют от 0 до 8,8 %. Таким образом, для некоторых таксонов наблюдается увеличение числа отрицательных ассоциаций с увеличением таксономической близости видов.

Рассчитанные индексы C-Score и Checkerboard одновременно для всех видов птиц, входящих в метасообщество, статистически значимо отличаются от случайных (табл. 1). Так, для всего метасообщества число пар, образующих «шахматные доски» (Checkerboard), составляет 3309, тогда как при случайном распределении  $2490,06 \pm 91,58$  ( $p = 0,05$ ). Индекс C-Score для эмпирической матрицы равен 0,028, а для рандомизированных матриц 0,026 ( $p = 0,05$ ). На уровне отрядов распределения, соответствующие «шахматным доскам», отмечаются для *Anseriformes*, *Charadriiformes*, *Piciformes* и *Passeriformes*. Для отряда *Charadriiformes* число «шахматных досок» составляет 59, при случайном распределении  $37,2 \pm 5,57$  ( $p = 0,05$ ). Для отряда *Passeriformes* число «шахматных досок» для тестируемой матрицы равно 479, для случайного распределения  $365,58 \pm 31,69$  ( $p = 0,05$ ). Среди семейств в отряде *Passeriformes* сегрегация видов характерна для *Motacillidae*, *Sylviidae*, *Muscicapidae*+*Turdidae* и *Fringillidae* (табл. 1). Для этих семейств индекс C-Score статистически значимо отличается от случайного, рассчитанного с помощью нулевой модели (FF).

Таблица 1

**Показатели совместной встречаемости видов птиц (co-occurrence) на границе тайги и лесостепи Зауралья**

Группы (гильдии) видов	Индекс	Эмпирическое значение	Ожидаемое значение при случайном распределении видов $\pm$ SD	Доверительный интервал (L95%–U95%)
Все виды*	C-score	0,028	0,026 $\pm$ 0,000	0,025–0,026
	Combinations	53	10,73 $\pm$ 4,48	4,00–23,00
	Checkerboard	3309	2490,06 $\pm$ 91,58	2310,00–2668,00
	BR	345	358,16 $\pm$ 4,46	350,00–367,00
<i>Anseriformes</i>	C-score	0,036	0,033 $\pm$ 0,002	0,030–0,038
	Combinations	3	0,41 $\pm$ 0,62	0,00–1,00
	Checkerboard	13	4,93 $\pm$ 2,02	2,00–10,00
	BR	9	11,59 $\pm$ 1,19	9,00–14,00
<i>Charadriiformes</i>	C-score	0,021	0,018 $\pm$ 0,001	0,017–0,020
	Combinations	2	0,24 $\pm$ 0,49	0,00–1,00
	Checkerboard	59	37,02 $\pm$ 5,57	27,00–49,00
	BR	32	35,54 $\pm$ 1,93	32,00–39,00
<i>Charadriinae</i>	C-score	0,028	0,026 $\pm$ 0,001	0,024–0,028
	Combinations	0	0,20 $\pm$ 0,13	0,00–0,00
	Checkerboard	31	24,82 $\pm$ 2,71	20,00–30,00
	BR	21	25,88 $\pm$ 1,70	23,00–29,00

Окончание табл. 1

<i>Lariinae</i>	C-score	0,017	0,017 ± 0,001	0,016–0,021
	Combinations	1	1,07 ± 0,25	1,00–2,00
	Checkerboard	0	0,00 ± 0,00	0,00–0,00
	BR	3	2,89 ± 0,61	2,00–4,00
<i>Falconiformes+</i> <i>Strigiformes</i>	C-score	0,031	0,030 ± 0,001	0,028–0,032
	Combinations	1	0,25 ± 0,53	0,00–1,00
	Checkerboard	35	26,69 ± 4,66	18,00–37,00
	BR	30	27,85 ± 1,66	25,00–31,00
<i>Falconiformes</i>	C-score	0,046	0,045 ± 0,002	0,042–0,049
	Combinations	1	0,17 ± 0,43	0,00–1,00
	Checkerboard	20	14,10 ± 2,99	9,00–21,00
	BR	16	16,99 ± 1,30	14,00–19,00
<i>Strigiformes</i>	C-score	0,113	0,119 ± 0,006	0,113–0,134
	Combinations	0	0,00 ± 0,00	0,00–0,00
	Checkerboard	3	2,54 ± 0,50	2,00–3,00
	BR	9	9,58 ± 0,59	9,00–11,00
<i>Piciformes</i>	<b>C-score</b>	<b>0,098</b>	<b>0,083 ± 0,005</b>	<b>0,076–0,098</b>
	<b>Combinations</b>	<b>1</b>	<b>0,03 ± 0,16</b>	<b>0,00–1,00</b>
	<b>Checkerboard</b>	<b>3</b>	<b>0,96 ± 0,65</b>	<b>0,00–2,00</b>
	BR	4	5,28 ± 0,72	4,00–7,00
<i>Passeriformes</i>	<b>C-score</b>	<b>0,030</b>	<b>0,026 ± 0,000</b>	<b>0,026–0,026</b>
	Combinations	2	2,43 ± 1,87	0,00–7,00
	<b>Checkerboard</b>	<b>479</b>	<b>365,58 ± 31,69</b>	<b>305,00–429,00</b>
	BR	159	162,71 ± 4,02	155,00–170,00
<i>Motacillidae</i>	<b>C-score</b>	<b>0,127</b>	<b>0,120 ± 0,003</b>	<b>0,114–0,129</b>
	Combinations	0	0,00 ± 0,00	0,00–0,00
	Checkerboard	1	0,70 ± 0,64	0,00–2,00
	BR	10	12,17 ± 1,06	10,00–14,00
<i>Corviidae</i>	C-score	0,065	0,063 ± 0,006	0,055–0,076
	Combinations	0	0,00 ± 0,00	0,00–0,00
	Checkerboard	2	1,50 ± 0,84	1,00–3,00
	BR	4	4,43 ± 0,79	3,00–6,00
<i>Sylviidae</i>	<b>C-score</b>	<b>0,042</b>	<b>0,037 ± 0,001</b>	<b>0,035–0,038</b>
	Combinations	1	0,16 ± 0,39	0,00–1,00
	<b>Checkerboard</b>	<b>34</b>	<b>20,49 ± 4,74</b>	<b>13,00–30,00</b>
	BR	39	39,04 ± 2,07	35,00–43,00
<i>Paridae</i>	C-score	0,122	0,125 ± 0,006	0,116–0,138
	Combinations	0	0,01 ± 0,10	0,00–0,00
	Checkerboard	2	3,09 ± 0,90	2,00–5,00
	BR	6	6,82 ± 0,66	6,00–8,00
<i>Muscicapidae+</i> <i>Turdidae</i>	<b>C-score</b>	<b>0,071</b>	<b>0,064 ± 0,001</b>	<b>0,062–0,066</b>
	Combinations	0	0,01 ± 0,09	0,00–0,00
	Checkerboard	8	6,51 ± 2,67	2,00–13,00
	BR	38	34,65 ± 1,75	31,00–38,00
<i>Fringillidae</i>	<b>C-score</b>	<b>0,056</b>	<b>0,047 ± 0,002</b>	<b>0,044–0,050</b>
	Combinations	0	0,00 ± 0,05	0,00–0,00
	Checkerboard	10	8,92 ± 1,61	6,00–13,00
	BR	17	15,77 ± 1,32	13,00–18,00

Примечание. Статистически значимые различия между наблюдаемым и ожидаемым значением индексов выделены жирным шрифтом. Для гильдий видов, представленных в Зауралье менее, чем 4 видами, расчеты не проводились. Уровень значимости  $p=0,05$ .

\* При расчетах учитывались все виды и все изученные в регионе биогеоценозы, включая агроландшафт.

В составе изучаемого метасообщества 85 родов, из которых только 30 представлены двумя и более видами (35 %). Среди этих 30 родов статистически значимые «шахматные доски» и сегрегация характерны для двух: *Acrocephalus* (5 видов) и *Motacilla* (3 вида). Подавляющая часть «шахматных досок», найденных в структуре метасообщества птиц, образована за счет сегрегации по сайтам неродственных видов. Для рода *Acrocephalus* индекс C-Score составляет 0,115 (для нулевой модели  $0,100 \pm 0,004$ ), для рода *Motacilla* - 0,135 (для нулевой модели  $0,118 \pm 0,007$ ).

В семействе *Sylviidae*, при данном грубом масштабе рассмотрения, статистически значимые отрицательные ассоциации (сегрегация), отмеченные для рода *Acrocephalus*, связаны с предпочтением видами существенно различающихся условий среды, и не могут быть связаны с влиянием конкуренции в районе гнездования. Например, *Acrocephalus dumetorum* населяет средне- и слабо лесистые сайты, а также ивняки среди лугов, тогда как *Acrocephalus agricola* и *Acrocephalus arundinaceus* являются стенотопными видами, заселяющими исключительно тростниковые заросли по берегам водоемов. Еще два вида *Acrocephalus schoenobaenus* и *Acrocephalus palustris* распределены по сайтам независимо от других видов рода.

Вместе с тем для родов *Motacilla* и *Acrocephalus* свойственны также и статистически значимые положительные ассоциации (*Motacilla flava*  $\cap$  *M. citreola*, *Acrocephalus agricola*  $\cap$  *A. arundinaceus*). Положительная ассоциация *Acrocephalus agricola*  $\cap$  *Acrocephalus arundinaceus* может быть объяснена с помощью экологической фильтрации. В этом случае для снижения конкуренции близкородственные виды различаются размером тела.

Таблица 2

## Число неслучайных положительных и отрицательных ассоциаций видов

Виды и группы видов*	Число гнездящихся и возможно гнездящихся видов	Число статистически значимых ассоциаций видов			
		Общее число возможных пар видов	Общее число неслучайных ассоциаций	Число положительных ассоциаций	Число отрицательных ассоциаций
Все виды	142	10011	708	447 (0,045)	261 (0,026)
<i>Anseriformes</i>	10	45	4	4 (0,089)	0
<i>Charadriiformes</i>	20	190	17	14 (0,074)	3 (0,016)
<i>Charadriinae</i>	13	78	6	3 (0,038)	3 (0,038)
<i>Lariinae</i>	7	21	7	7 (0,333)	0
<i>Falconiformes</i> + <i>Strigiformes</i>	16	120	2	2 (0,016)	0
<i>Falconiformes</i>	12	66	2	2 (0,030)	0
<i>Strigiformes</i>	4	6	0	0	0
<i>Piciformes</i>	4	6	1	1 (0,166)	0
<i>Passeriformes</i>	67	2211	239	156 (0,071)	83 (0,037)
<i>Motacillidae</i>	4	6	1	1 (0,166)	0
<i>Corviidae</i>	5	10	1	1 (0,100)	0
<i>Sylviidae</i>	19	171	21	19 (0,111)	2 (0,012)
<i>Paridae</i>	5	10	0	0	0
<i>Muscicapidae</i> + <i>Turdidae</i>	13	78	3	6 (0,077)	2 (0,026)
<i>Fringillidae</i>	9	36	3	3 (0,083)	0

\* В таблицу включены только таксоны с наибольшим числом видов.

В скобках указана доля статистически значимых ассоциаций от общего числа возможных пар видов.

Неслучайные положительные ассоциации (табл. 2) обнаружены у видов отрядов *Anseriformes*, *Falconiformes*, *Charadriiformes*, *Piciformes* и *Passeriformes*. Среди видов отряда *Passeriformes* положительные ассоциации характерны для семейств *Motacillidae*, *Corviidae*, *Sylviidae*, *Muscicapidae* вместе с *Turdidae* и *Fringillidae*. Неслучайные статистически значимые положительные ассоциации свойственны для *Larus canus*  $\cap$  *Tringa stagnatilis*, для *Larus minutes*  $\cap$  *Chlidonias leucopterus*, для *Dendrocopos major*  $\cap$  *Dryocopus martius*. Статистически значимые ассоциации видов отряда

*Passeriformes* представлены в табл. 3. Из 67 видов птиц отряда *Passeriformes* для 40 (59 %) характерны неслучайные межвидовые ассоциации пар видов. Положительные статистически значимые ассоциации отмечены для 36 видов (53,7 % от общего числа видов отряда), отрицательные – для 35 (52 %). Некоторые виды образуют как положительные, так и отрицательные ассоциации с другими видами отряда *Passeriformes*.

Таблица 3

**Показатели совместной встречаемости видов в отряде *Passeriformes***

Виды	Число статистически значимых ассоциаций видов		
	Общее число неслучайных ассоциаций	Число положительных ассоциаций	Число отрицательных ассоциаций
<i>Alauda arvensis</i>	31	0	31
<i>Motacilla flava</i>	28	0	28
<i>Phylloscopus collybita</i>	23	18	5
<i>Carpodacus erythrinus</i>	23	19	4
<i>Locustella fluviatilis</i>	20	17	3
<i>Fringilla coelebs</i>	21	17	4
<i>Sylvia borin</i>	19	17	2
<i>Lanius collurio</i>	18	16	2
<i>Embriza citrinella</i>	17	14	3
<i>Anthus trivialis</i>	17	15	2
<i>Turdus iliacus</i>	17	12	5
<i>Muscicapa striata</i>	16	13	3
<i>Phylloscopus trochilus</i>	16	14	2
<i>Carduelis carduelis</i>	16	14	2
<i>Motacilla citreola</i>	12	1	11
<i>Acrocephalus dumetorum</i>	13	9	4
<i>Turdus pilaris</i>	12	12	0
<i>Pica pica</i>	12	10	2
<i>Hippolais icterina</i>	11	9	2
<i>Sitta europaea</i>	11	3	8
<i>Oriolus oriolus</i>	11	9	2
<i>Luscinia luscinia</i>	9	8	1
<i>Corvus cornix</i>	8	6	2
<i>Sylvia curruca</i>	8	8	0
<i>Phoenicurus phoenicurus</i>	7	4	3
<i>Ficedula hypoleuca</i>	7	3	4
<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>	6	1	5
<i>Parus major</i>	6	4	2
<i>Phylloscopus trochiloides</i>	5	4	1
<i>Turdus philomelos</i>	5	3	2
<i>Sylvia communis</i>	4	3	1
<i>Saxicola torquata</i>	4	2	2
<i>Emberiza aureola</i>	4	0	4
<i>Acrocephalus agricola</i>	4	1	3
<i>Saxicola ruberta</i>	3	3	0
<i>Luscinia svecica</i>	3	2	1
<i>Corvus corax</i>	3	3	0
<i>Locustella naevia</i>	2	2	0
<i>Acrocephalus arundinaceus</i>	2	1	1
<i>Schoeniclus schoeniclus</i>	1	0	1



Еще один пример положительной ассоциации для неродственных видов: *Fringilla coelebs*  $\cap$  *Buteo buteo*. Оба этих вида для размножения используют лесистые ландшафты, поэтому и встречаются вместе. В этом случае, статистически значимая положительная ассоциация далеких в таксономическом отношении видов, относящихся к разным отрядам, по-видимому, связана с адаптациями к обитанию в определенных ландшафтах и экосистемах.

В некоторых случаях распределение видов по сайтам может объясняться особенностями поведения особей. Так, для *Ficedula hypoleuca* характерны статистически значимые отрицательные ассоциации с *Vanellus vanellus*, *Alauda arvensis*, *Motacilla flava*, *Crex crex*, *Saxicola torquata*, *Cuculus canorus*, *Motacilla citreola*, *Tringa totanus*, *Oriolus oriolus* и положительные ассоциации с *Locustella fluviatilis*, *Muscicapa striata* и *Cuculus saturatus*. Необычно выглядит отсутствие *Ficedula hypoleuca* в островных осиново-березовых перелесках среди лугов. Вместе с тем *Ficedula hypoleuca* заселяет лесополосы вдоль железных дорог. По-видимому, при выборе гнездовых местообитаний *Ficedula hypoleuca* ориентируются, в том числе на экологические коридоры, соединяющие друг с другом лесные массивы и колки, тогда как даже крупные перелески, отделенные от других лесных массивов и друг от друга открытыми пространствами, являются непривлекательными и не подходящими для этого вида.

Очень интересным является распределение по сайтам *Cuculus canorus*. Распространение кукушки *Cuculus canorus* может коррелировать с видовым богатством птиц, отражая число потенциальных хозяев. В районе исследований выявлены статистически значимые положительные ассоциации обыкновенной кукушки с *Sylvia communis*, *Carpodacus erythrinus*, *Phylloscopus collybita*, *Fringilla coelebs*, *Locustella fluviatilis*, *Emberiza citrinella*, *Sylvia borin*, *Muscicapa striata*, *Lanius collurio*, *Luscinia luscinia*, *Anthus trivialis*, *Phylloscopus trochilus*, *Corvus cornix*, *Carduelis carduelis*, *Sylvia curruca*, *Columbus palumbus*, *Pica pica*, *Dendrocopos leucotos*, *Turdus pilaris*, *Oriolus oriolus*, *Uragus sibiricus* и *Ficedula hypoleuca*. Высокое видовое разнообразие в данном случае является значимым фактором для поселения кукушки. В районах с низким видовым богатством птиц кукушки почти отсутствуют. Точность модели варьирует от 0,68 для большого пространственного масштаба до 0,86 для локального масштаба. Подобную ассоциацию связывают с коэволюцией кукушки и видов-хозяев. Предпочтение кукушками богатых видами птиц сайтов (за счет высокого разнообразия среды обитания и обилия пищевых ресурсов) позволяет использовать кукушек как вид-индикатор биоразнообразия [13].

*Пары, тройки, квартеты и т. д.?*

Существует много факторов, способствующих положительным ассоциациям видов. Функционально сходные или родственные таксоны могут быть адаптированы к сходным условиям среды или получать взаимную выгоду за счет совместного поиска корма, за счет совместного предупреждения о хищнике, за счет поиска подходящих для гнездования условий, ориентируясь на присутствие родственных или сходных видов [14]. Вместе с тем виды-универсалы, населяющие большое число сайтов, и виды-специалисты, населяющие небольшое число сайтов, не будут демонстрировать высокий уровень ассоциации [15]. Скорее всего, статистически значимые положительные ассоциации из нескольких видов можно ожидать для видов, имеющих средние значения ширины ниши.

После попарного сравнения совместной встречаемости видов проводился анализ совместной встречаемости видов в объеме рода, семейства и отряда. В этом случае анализировалось распределение видов как группы. Критерии для объединения видов в группы:

1) пара видов объединяется в группу, если их ассоциация является положительной и статистически значимой;

2) вид добавляется в группу других видов, образующих статистически значимую положительную ассоциацию, если данный вид, в свою очередь, образует статистически значимую положительную ассоциацию с каждым из уже содержащихся в группе видов.

**Поганки.** В составе авифауны региона 4 вида из отряда *Podicipediformes*, три из которых образуют положительную статистически значимую ассоциацию (*Podiceps auritus*, *P. nigricollis*, *P. cristatus*). Четвертый вид – *P. grissegana* – возможно, из-за низкой численности не образует ассоциаций с родственными видами.

Среди видов **Гусеобразных** зарегистрировано только три статистически значимых положительных ассоциации: *Anas platyrhynchos*  $\cap$  *A. strepera*, *A. strepera*  $\cap$  *A. clypeata* и *A. clypeata*  $\cap$  *A. querquedula*. Троек и квартетов не выявлено.

**Ржанкообразные.** Кулики. В подотряде *Charadriinae* из 13 видов только 3 (*Gallinago gallinago*  $\cap$  *Tringa stagnatilis*  $\cap$  *Limosa limosa*) образуют статистически значимую ассоциацию. Остальные кулики распределены по сайтам независимо от других видов.

Чайки. В составе подотряда *Lariinae* 7 гнездящихся видов, 4 из которых образуют статистически значимую положительную ассоциацию (*Chlidonias leucopterus*  $\cap$  *Ch.nigra*  $\cap$  *Larus ridibundus*  $\cap$  *L.minutus*). Виды *L.barabensis* и *Sterna hyrundo* распределены по сайтам независимо от других видов подотряда. *L.canus* образует статистически значимую положительную ассоциацию с *Ch.nigra*.

Если рассматривать весь отряд Ржанкообразных в целом, то можно выделить два квартета видов: 1) *Chlidonias leucopterus*  $\cap$  *Ch.nigra*  $\cap$  *Larus ridibundus*  $\cap$  *L.minutus*; 2) *Gallinago gallinago*  $\cap$  *Tringa stagnatilis*  $\cap$  *Limosa limosa*  $\cap$  *L.canus*. Первый квартет связан, преимущественно, с заболоченными тростниково-осоковыми займищами озер, второй – с приозерными лугами.

Большая часть видов **Соколообразных** и **Совообразных** распределены по сайтам независимо от других видов. Пары видов отмечены только для *Buteo buteo*  $\cap$  *Accipiter gentilis* и *Circus pygargus*  $\cap$  *C.macrourus*.

В отряде **Журавлеобразных** отмечена только одна положительная ассоциация *Porzana pusilla*  $\cap$  *Rallus aquaticus*.

Среди **Дятлообразных** только два вида *Dendrocopos major* и *Dryocopus martius* образуют статистически значимую положительную ассоциацию. Троек и квартетов нет.

В отряде **Воробьинообразные** обнаружено 116 статистически значимых положительных ассоциаций из трех видов. Большая часть троек образована видами из разных семейств и родов. Троек, состоящих из видов одного рода, нет. Виды семейства *Sylviidae* образуют шесть троек: *Sylvia borin*  $\cap$  *Phylloscopus trochilus*  $\cap$  *Acrocephalus dumetorum*; *Hippolais icterina*  $\cap$  *P.trochilus*  $\cap$  *A. dumetorum*; *Sylvia curruca*  $\cap$  *Locustella fluviatilis*  $\cap$  *Phylloscopus collybita*; *S. borin*  $\cap$  *P. trochilus*  $\cap$  *P. collybita*; *S. curruca*  $\cap$  *S. borin*  $\cap$  *P. collybita*; *P. trochilus*  $\cap$  *P. collybita*  $\cap$  *L. fluviatilis*. Четыре вида образуют статистически значимый квартет: *P.trochilus*  $\cap$  *A.dumetorum*  $\cap$  *H. icterina*  $\cap$  *S. borin*. В семействе *Fringillidae* можно выделить тройку видов: *Carpodacus erythrinus*  $\cap$  *Carduelis carduelis*  $\cap$  *Fringilla coelebs*. Виды из других семейств статистически значимых положительных ассоциаций троек и квартетов не образуют.

Недавние исследования показали, что свободно живущие организмы часто формируют вложенные сети, то есть виды с малым числом межвидовых взаимодействий предпочтительно связаны с видами, имеющими большое число межвидовых взаимодействий. Вложенность характеризуется асимметричными взаимодействиями, то есть виды-специалисты взаимодействуют преимущественно с видами-универсалами, а виды-универсалы взаимодействуют с другими видами-универсалами [15].

Попарные сравнения распределения по сайтам видов птиц позволяют выделить несколько типов положительных ассоциаций:

1) статистически значимые положительные ассоциации, состоящие только из двух видов птиц. С другими видами птиц, виды из этой пары не образуют статистически значимые положительные ассоциации. Примерами такого типа ассоциаций являются: *A.arvensis*  $\cap$  *V.vanellus*, *Lagopus lagopus*  $\cap$  *F.columbarius*, *Tringa ochropus*  $\cap$  *Erithacus rubecula*, *Remiz pendulinus*  $\cap$  *Asio otus*.

2) небольшая группа видов, образующих статистически значимые положительные ассоциации. К данному типу можно отнести группу видов *Saxicola torquata*, *S.ruberta*, *H.caligata*, *Locustella naevia*, *L.svecica*, *Asio flammeus*, *Falco tinnunculus*. Данные виды образуют статистически значимые положительные ассоциации с 1-4 видами, входящими в эту группу, и не образуют положительных ассоциаций с видами вне группы. В данной группе видов можно выделить три вида, каждый из которых образует статистически значимую положительную ассоциацию с другими видами тройки (*S.ruberta*  $\cap$  *H.caligata*  $\cap$  *L.naevia*).

3) большая группа видов, образующих статистически значимые положительные ассоциации с видами, входящими в данную группу и не образующих положительные ассоциации с видами вне этой группы. К этому типу относятся две группы видов: первая – это виды, связанные преимущественно с заболоченными сайтами (всего 33 вида), вторая – преимущественно с древесной и кустарниковой растительностью (всего 56 видов). Виды, входящие в эти две группы, образуют до полутора десятков статистически значимых положительных ассоциаций с видами внутри группы и ни одной с видами вне группы.

Таким образом, 104 гнездящихся и возможно гнездящихся видов (73 %) образуют статистически значимые положительные ассоциации с 1 или несколькими видами птиц.

Согласно правилам Даймонда [5], в конкурентно структурированных сообществах наблюдается сегрегация видов. Вместе с тем сегрегация видов может свидетельствовать и о сегрегации среды обитания, а также о роли исторического развития видов в формировании природных сообществ [16]. По-

видимому, все три эффекта – конкуренция, сегрегация среды обитания и филогенез – не являются взаимоисключающими. Кроме того, нейтральные процессы могут также приводить к формированию неслучайных паттернов совместной встречаемости видов [16].

Рассчитанные индексы совместной встречаемости видов в сообществах птиц свидетельствуют о двух разнонаправленных процессах, определяющих распределение птиц по сайтам. С одной стороны, наблюдаются процессы сегрегации видов, с другой – ассоциации. Согласно полученным результатам, число единиц «шахматной доски» для всех гнездящихся и возможно гнездящихся видов, а также индекс C-Score для эмпирической матрицы превышают значения, рассчитанные для нулевой модели (FF). Вместе с тем индекс Combinations также статистически значимо отличается от случайного (табл.1). Такое распределение соответствует целому ряду гипотез. Прежде всего, это конкурентное исключение, мутуализм, сходное предпочтение среды обитания для нескольких видов, а также аллопатрическое видообразование [12].

Рассматривая паттерны совместной встречаемости видов на уровне отдельных семейств и отрядов, можно отметить, что статистически значимая сегрегация (отрицательная ассоциация) может быть связана с особенностями диеты видов. Пространственная сегрегация свойственна, прежде всего, видам, питающимся мелкими беспозвоночными, в том числе насекомыми, тогда как для растительноядных и хищных птиц сегрегация не характерна, а виды распределены по сайтам независимо друг от друга. Так для отряда *Charadriiformes* C-Score равен 0,021, для *Piciformes*-0,098, для *Passeriformes*-0,030. Для отрядов *Anseriformes*, *Falconiformes* и *Strigiformes* индекс C-Score не отличается от случайного. Кроме того, внутри отрядов на уровне подотрядов и семейств также сохраняется данная тенденция. Например, для видов *Charadriinae* характерна сегрегация, а C-Score составляет 0,028, тогда как для видов *Lariinae* сегрегация не свойственна. В отряде *Passeriformes* наибольшие различия между наблюдаемыми значениями и случайными отмечаются для семейств *Motacillidae*, *Sylviidae*, *Muscicapidae*+*Turdidae* и *Fringillidae*. В качестве исключения из этой закономерности можно отметить отсутствие статистически значимой сегрегации для видов семейства *Paridae*.

Сходные явления описаны для птиц, населяющих острова Карибского моря [17]. Недостоверные значения C-Score могут свидетельствовать, с одной стороны, о слабых межвидовых взаимодействиях (в пределах семейств и отрядов) и слабых механизмах сегрегации видов, не связанных с прямым взаимодействием, но связанных с историческими событиями или обилием ресурса [18]. С другой стороны, можно предполагать, что отсутствие сегрегации видов на данном уровне исследований может реализовываться за счет морфологических различий, особенностей кормового поведения или в другом масштабе.

Для изучаемого метасообщества справедливо классическое правило: виды, имеющие высокую численность в регионе, населяют большее количество сайтов, по сравнению с редкими и малочисленными видами, которые заселяют только оптимальные сайты [19]. Высказано предположение, что богатые видами сайты будут иметь более низкую совместную встречаемость видов по сравнению с бедными видами сайтами [20].

В рассматриваемом метасообществе сайты, содержащие большое число видов, включают виды с узкой шириной ниши, населяющие небольшое число сайтов. Уменьшение числа видов птиц в составе сайта, сопровождается выпадением видов с узкой экологической нишей. В составе самых бедных видами сайтов – в агроценозах – встречаются только виды, заселяющие большое число сайтов, то есть имеющие широкую экологическую нишу (рис. 2).

На паттерны совместной встречаемости видов может оказывать влияние и динамика пространственной структуры популяций, более заметная у редких видов. Так, например, *Turdus viscivorus*, *Falco columbarius*, *Garrulus glandarius*, *Dryocopus martius*, *Scolopax rusticola* и некоторые другие виды иногда заселяют сайты, в пределах которых ранее не гнездились. Так *Dryocopus martius*, *Garrulus glandarius* и *Scolopax rusticola* один раз за 10 лет наблюдений заселили осиново-березовые перелески среди лугов, где не отмечались ранее. Подобные случайные заселения сайтов, по-видимому, связаны с тем, что редкие виды перед началом гнездового сезона находятся в условиях свободного выбора мест для гнездования, тогда как многочисленные вынуждены заселять регулярно все более-менее подходящие участки.

Совместная встречаемость видов может иметь ряд особенностей в нескольких пространственных масштабах. Кроме того, паттерны совместной встречаемости видов могут быть связаны с филогенезом, а также с особенностями питания и размерами тела видов [21]. Так виды тропического про-

исхождения имеют «рассеянные ареалы» (мало перекрывающиеся), тогда как для видов умеренных широт характерно перекрывание ареалов и образование кластеров из ареалов близкородственных видов. Крупные виды имеют сгруппированные ареалы, тогда как мелкие – рассеянные [21].

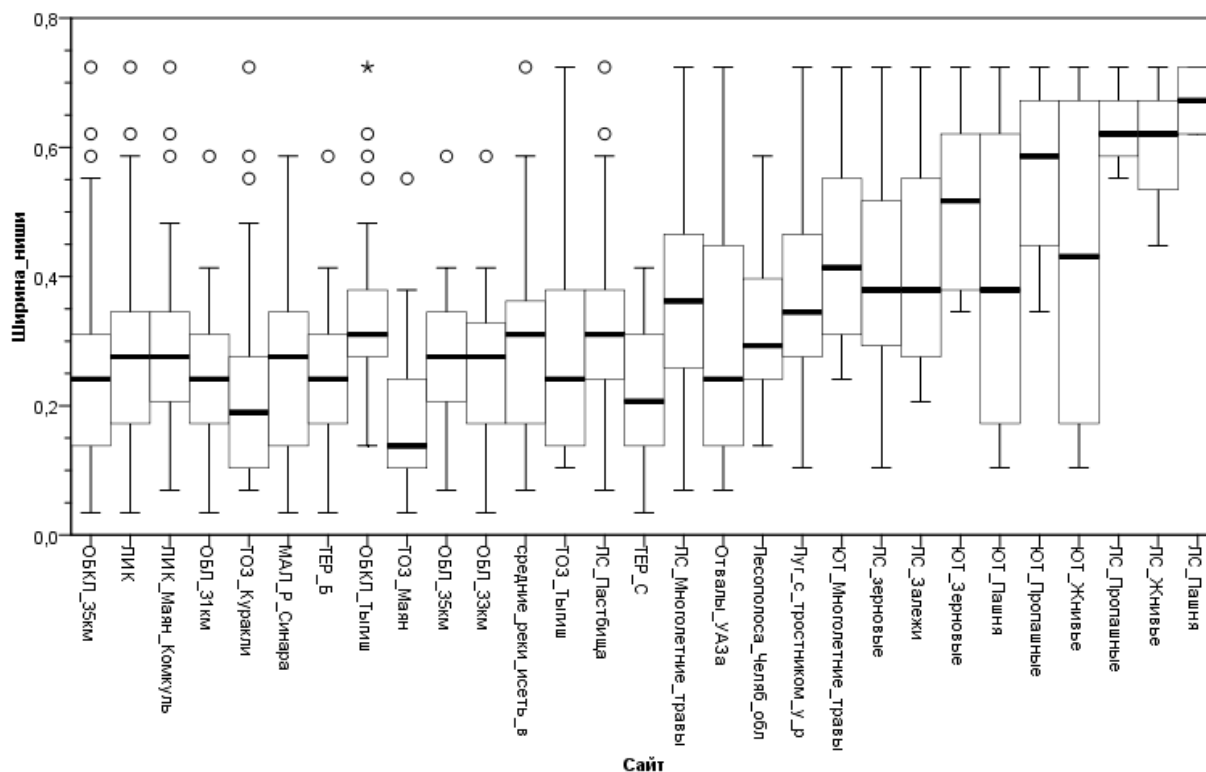


Рис. 2. Связь между числом видов в составе сайта и шириной ниши видов. Сайты ранжированы от самых богатых видами (слева) до самых бедных (справа)

Выявленное для многих видов птиц случайное и независимое от родственных видов распределение по сайтам, в свою очередь, также нуждается в объяснении. С одной стороны, независимое от других видов распределение может быть следствием аллопатрического видообразования, в результате которого виды оказались адаптированы к различным условиям среды. С другой стороны, независимое распределение видов по сайтам может быть артефактом, связанным с расположением района исследований относительно района – центра видообразования для данного таксона. В этом случае, по мере удаления от центра видообразования, может наблюдаться «выпадение» отдельных видов из состава региональной орнитофауны и местных сообществ птиц, что, в свою очередь, отражается на результатах расчетов.

С учетом имеющихся сведений ставшее классическим представление о том, что родственные виды заселяют разные местообитания, а в пределах одного местообитания имеют различную численность, кроме того, оптимум ареалов родственных видов находится в разных регионах [22], нуждается в уточнении.

Подходы, основанные на роли экологической ниши и нейтральных процессах, представляют собой крайние точки континуума. Скорее всего, не существует природных сообществ, структурированных только за счет различий в экологической нише или только за счет нейтральных процессов [24].

## Выводы

Гнездящиеся виды птиц на границе тайги и лесостепи Зауралья можно разделить на несколько групп: 1) виды, образующие положительные ассоциации с близкородственными видами; 2) виды, образующие отрицательные ассоциации с близкородственными видами; 3) виды, образующие положительные ассоциации с неродственными видами; 4) виды, распределение которых не связано с другими видами птиц и, по-видимому, может быть случайным (независимым).

Паттерны совместной встречаемости видов свидетельствуют о влиянии двух групп процессов, определяющих распределение птиц. Распределение птиц определяется, с одной стороны, случайными процессами, с другой – детерминированными процессами. Случайное и независимое распределение характерно для растительноядных и хищных видов, а также для видов, имеющих невысокую численность. Для видов, питающихся мелкими беспозвоночными, характерна сегрегация близкородственных видов.

Найденные в пределах родов *Acrocephalus* и *Motacilla* статистически значимые «шахматные доски» и ассоциации являются, скорее всего, следствием аллопатрического видообразования и никак не могут быть свидетельством гипотезы о роли межвидовой конкуренции при формировании сообществ птиц. Вместе с тем для некоторых родов будет справедлива классическая гипотеза о различии плотности населения родственных видов в разных сайтах [22]. Но для статистической проверки этой гипотезы, даже при наличии сведений о плотности населения видов, нужны корректные методы, позволяющие сравнить наблюдаемую плотность с теоретически ожидаемой при случайном распределении особей.

Межвидовая конкуренция и сегрегация среды обитания, по-видимому, способствуют стратификации близкородственных видов вдоль экологических градиентов. Вместе с тем, сообщество птиц конкретного сайта формируется за счет включения неродственных видов и соответствует групповому распределению (over dispersion), в результате которого функционально сходные виды исключают друг друга. Выделенные тройки и квартеты видов состоят: из видов разных семейств; из видов одного семейства, но относящихся к разным родам. В составе статистически значимых троек и квартетов не более двух видов одного рода. Противоположный вариант – объединение в кластеры родственных и экологически сходных видов – интерпретируется как экологическая фильтрация, при которой определенные условия позволяют существовать только видам с определенным набором экологических черт [23], на границе тайги и лесостепи встречается очень редко. Экологическая фильтрация, по-видимому, определяет распределение по сайтам поганок, частично Гусеобразных рода *Anas*, возможно, некоторых Соколообразных и Журавлеобразных.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Tulloch A.I.T., Chadès I., Dujardin I., Westgate M.J., Lane P.W., Lindenmayer D. Dynamic species co-occurrence networks require dynamic biodiversity surrogates // *Ecography*. 2016. Accepted manuscript online: 14 JAN 2016.
2. Veech J.A. Beyond randomization: A probabilistic model for analyzing species co-occurrence // 96th ESA Annual Convention. 2011.
3. Lindenmayer D.B., Welsh A.H., Blanchard W., Tennant P., Donnelly C.F. Exploring co-occurrence of closely-related guild members in a fragmented landscape subject to rapid transformation // *Ecography*. 2014. Vol. 38, N 3. P. 251-260.
4. Royan A., Reynolds S.J., Hannah D.M., Prudhomme C., Noble D., Sadler J.P. Shared environmental responses drive co-occurrence patterns in river bird communities // *Ecography*. 2015. Article first published online: 25 Oct 2015. DOI: 10.1111/ecog.01703.
5. Diamond J.M. Assembly of species communities // *Ecology and evolution of communities*. 1975. P. 342-444.
6. Горчаковский П.Л. Растительность // Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 211-261.
7. Орлова В.В. Западная Сибирь. Л.: Гидромет. изд-во, 1962. 360 с.
8. Wiens J.A. Spatial scaling in ecology // *Functional Ecology*. 1989. Vol. 3, № 4. P. 385-397.
9. Sanderson J.G., Diamond J.M., Pimm S.L. Pairwise co-existence of Bismarck and Solomon landbird species // *Evolutionary Ecology Research*. 2009. Vol. 11. P. 1-16.
10. Коровин В.А. Птицы в агроландшафтах Урала, 2004. 504 с.
11. Gotelli N.J., Ulrich W. The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations // *Community Ecology*. 2009. Vol. 162. P. 463-477.
12. Collins M.D., Simberloff D., Connor E.F. Binary matrices and checkerboard distributions of birds in the Bismarck Archipelago // *J. of Biogeography*. 2011. Vol. 38, № 12. P. 2373-2383.
13. Morelli F., Jiguet F., Reif J., Plexida S., Valli A.S., Indykiewicz P., Šímová P., Tichit M., Moretti M., Tryjanowski P. Cuckoo and biodiversity: Testing the correlation between species occurrence and bird species richness in Europe // *Biological Conservation*. 2015. Vol. 190. P. 123-132.
14. Lane P.W., Lindenmayer D.B., Barton P.S., Blanchard W., Westgate M.J. Visualization of species pairwise associations: a case study of surrogacy in bird assemblages // *Ecology and Evolution*. 2014. Vol. 4, N 16. P. 3279-3289.

15. Krishna A., Guimaraes Jr P.R., Jordano P., Bascompte J. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks // *Oikos*. 2008. Vol. 117. Iss. 11. P. 1609-1618.
16. Horner-Devine M.C., Silver J.M., Leibold M.A., Bohannan B.J., Colwell R.K., Fuhrman J.A., Green J.L., Kuske C.R., Martiny J.B., Muzer G., Ovreås L., Reysenbach A.L., Smith V.H. A comparison of taxon co-occurrence patterns for macro- and microorganisms // *Ecology*. 2007. Vol. 88, N 6. P. 1345-1353.
17. Mancina C. A., Batista D. R., Rojas E. R. Spatial distribution patterns of terrestrial bird assemblages on islands of the Sabana-Camaguey Archipelago, Cuba: evaluating nestedness and co-occurrence patterns // *Animal Biodiversity and Conservation*. 2013. Vol. 36.2. P. 195-207.
18. Presley S.J., Higgins C.L., Willig M.R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure // *Oikos*. 2010. Vol. 119 (Iss. 6). P. 908-917.
19. Ulrich W., Almeida-Neto M., Gotelli N.J. A consumer's guide to nestedness analysis // *Oikos*. 2009. Vol. 118 (Iss. 1). P. 3-17.
20. Brand L.A., White G.C., Noon B.R. Factors Influencing Species Richness and Community Composition of Breeding Birds in a Desert Riparian Corridor // *The Condor*. Vol. 110 (2). P. 199–210.
21. Barnagaud J-Y., Kissling W.D., Sandel B., Eiserhardt W.L., Sekercioglu C.H., Enquist B.J., Tsirogiannis C., Svenning J-C. Ecological traits influence the phylogenetic structure of bird species co-occurrences worldwide // *Ecology Letters*. 2014. Vol. 17. Iss. 7. P. 811–820.
22. Головатин М.Г. Принципы организации населения птиц северных широт: динамический аспект: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2011, 41 с.
23. Dehling D.M., Fritz S.A., Topfer T., Packert M., Estler P., Bohning-Gaese K., Schleuning M. Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes // *Ecography*. 2014. Vol. 37, N 11. P. 1047–1055.
24. Leibold M., McPeck M. Coexistence of the Niche and neutral perspective in Community Ecology // *Ecology*. Vol. 87. Iss. 6. 2006. P. 1399-1410.

Поступила в редакцию 13.05.16

**S.V. Popov**

**THE PATTERNS OF CO-OCCURRENCE OF SPECIES IN THE COMMUNITY ON BIRDS ON THE BORDER OF TAIGA AND STEPPE OF TRANS-URALS**

Despite decades of research, there is still no agreement on the question of what is a natural community. Is the community a group of environmentally compatible species, or a random subset of the regional species pool? Objective: To study the patterns of co-occurrence of bird species inhabiting the main biocenoses on the border of taiga and steppe of Trans-Urals. One of the approaches that define the principles of the assembly of natural communities, is to study the co-occurrence of species. Using approaches based on Bayesian statistics, one can detect non-randomness in the distribution of species habitats. As a result of years of research, matrices for the lack/presence of breeding and possible breeding species have been generated. The observed distribution was compared with the expected one for a random distribution of birds at sites. According to the results of calculations, it was possible to allocate pairs, triplets and quartets of species forming a statistically significant positive associations, as well as taxa that are characterized by segregation of closely related species. The data indicate that there is no single process which determines the distribution of species sites. On the one hand, a large group of types of sites is distributed randomly and independently from other species, on the other – there are statistically significant positive associations of several species, environmental filtration and avoidance of closely related species. Combining species in a group is due to the inclusion of unrelated species. In addition, trophic specialization of species may have an impact on the distribution of birds at sites. Herbivorous species and miophags settle for sites regardless of related species, while for birds that feed on small invertebrates, there may be a territorial segregation.

*Keywords:* co-occurrence, C-Score, Pairs, null models, community of birds, species associations, forest-steppe, Trans-Urals.

REFERENCE

1. Tulloch A.I.T., Chadès I., Dujardin I., Westgate M.J., Lane P.W. and Lindenmayer D. Dynamic species co-occurrence networks require dynamic biodiversity surrogates, in *Ecography*, 2016, Accepted manuscript online: 14 JAN 2016.
2. Veech J.A. Beyond randomization: A probabilistic model for analyzing species co-occurrence, in *96th ESA Annual Convention*, 2011.
3. Lindenmayer D.B., Welsh A.H., Blanchard W., Tennant P. and Donnelly C.F. Exploring co-occurrence of closely-related guild members in a fragmented landscape subject to rapid transformation, in *Ecography*, 2014, vol. 38 (3), pp. 251-260.

4. Royan A., Reynolds S.J., Hannah D.M., Prudhomme C., Noble D. and Sadler J.P. Shared environmental responses drive co-occurrence patterns in river bird communities in *Ecography*, 2015, Article first published online: 25 Oct 2015. DOI: 10.1111/ecog.01703.
5. Diamond J.M. Assembly of species communities, in *Ecology and evolution of communities*, 1975, pp. 342-444.
6. Gorchakovskij P.L. [Vegetation], in *Ural i Priural'e*, M.: Nauka, 1968, pp. 211-261 (in Russ.).
7. Orlova V. V. *Zapadnaja Sibirj* [West Siberia], L.: Gidromet. izd-vo, 1962, 360 p. (in Russ.).
8. Wiens J.A. Spatial scaling in ecology, in *Functional Ecology*, 1989, vol. 3, no. 4, pp. 385-397.
9. Sanderson J.G., Diamond J.M. and Pimm S.L. Pairwise co-existence of Bismarck and Solomon landbird species, in *Evolutionary Ecology Research*, 2009, vol. 11, pp. 1-16.
10. Korovin V. A. *Pticy v agrolandshaftah Urala* [Birds in agricultural landscapes of the Urals], 2004, 504 p. (in Russ.).
11. Gotelli N.J. and Ulrich W. The empirical Bayes approach as a tool to identify non-random species associations, in *Community Ecology*, 2009, vol. 162, pp. 463-477.
12. Collins M.D., Simberloff D. and Connor E.F. Binary matrices and checkerboard distributions of birds in the Bismarck Archipelago, in *Journal of Biogeography*, 2011, vol. 38 (12), pp. 2373-2383.
13. Morelli F., Jiguet F., Reif J., Plexida S., Valli A.S., Indykiewicz P., Šimová P., Tichit M., Moretti M. and Tryjanowski P. Cuckoo and biodiversity: Testing the correlation between species occurrence and bird species richness in Europe, in *Biological Conservation*, 2015, vol. 190, pp. 123-132.
14. Lane P.W., Lindenmayer D.B., Barton P.S., Blanchard W. and Westgate M.J. Visualization of species pairwise associations: a case study of surrogacy in bird assemblages, in *Ecology and Evolution*, 2014, vol. 4 (16), pp. 3279-3289.
15. Krishna A., Guimaraes Jr P.R., Jordano P. and Bascompte J. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks, in *Oikos*, 2008, vol. 117, iss. 11, pp. 1609-1618.
16. Horner-Devine M.C., Silver J.M., Leibold M.A., Bohannon B.J., Colwell R.K., Fuhrman J.A., Green J.L., Kuske C.R., Martiny J.B., Muzer G., Ovreås L., Reysenbach A.L. and Smith V.H. A comparison of taxon co-occurrence patterns for macro- and microorganisms, in *Ecology*, 2007, vol. 88(6), pp. 1345-1353.
17. Mancina C. A., Batista D. R. and Rojas E. R. Spatial distribution patterns of terrestrial bird assemblages on islands of the Sabana-Camaguey Archipelago, Cuba: evaluating nestedness and co-occurrence patterns, in *Animal Biodiversity and Conservation*, 2013, vol. 36.2, pp. 195-207.
18. Presley S.J., Higgins C.L., Willig M.R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure, in *Oikos*, 2010, vol. 119, pp. 908-917.
19. Ulrich W., Almeida-Neto M. and Gotelli N.J. A consumer's guide to nestedness analysis, in *Oikos*, 2009, vol. 118 (1), pp. 3-17.
20. Brand L.A., White G.C., Noon B.R. Factors Influencing Species Richness and Community Composition of Breeding Birds in a Desert Riparian Corridor, in *The Condor*, vol. 110 (2), pp. 199-210.
21. Barnagaud J.-Y., Kissling W.D., Sandel B., Eiserhardt W.L., Sekercioglu C.H., Enquist B.J., Tsirogianis C. and Svenning J.-C. Ecological traits influence the phylogenetic structure of bird species co-occurrences worldwide, in *Ecology Letters*, 2014, vol. 17, iss. 7, pp. 811-820.
22. Golovatin M. G. [Principles of organization of the population of birds in northern latitudes: the dynamic aspect], Abstract of diss. Dr. biol. sci., Ekaterinburg, 2011, 41 p. (in Russ.).
23. Dehling D.M., Fritz S.A., Topfer T., Packert M., Estler P., Bohning-Gaese K. and Schleuning M. Functional and phylogenetic diversity and assemblage structure of frugivorous birds along an elevational gradient in the tropical Andes, in *Ecography*, 2014, vol. 37 (11), pp. 1047-1055.
24. Leibold M. and McPeck M. Coexistence of the Niche and neutral perspective in Community Ecology, in *Ecology*, vol. 87, iss. 6, 2006, pp. 1399-1410.

Попов Сергей Владимирович, соискатель  
ФГБУ ВО «Уральский государственный педагогический университет»  
620017, Россия, Екатеринбург, пр. Космонавтов, 26  
E-mail: sergey.vlad.popov@gmail.com

Popov S.V., applicant  
Ural State Pedagogical University  
Prospect Kosmonavtov, 26, Ekaterinburg, Russia,  
620017  
E-mail: sergey.vlad.popov@gmail.com