

Оригинальная статья

УДК [598.321:591.526](470.44-12)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-230-245>

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ (ALAUDIDAE, AVES) В ПОЛУПУСТЫНЕ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ ПРИКАСПИЙСКОЙ НИЗМЕННОСТИ

М. Л. Опарин ^{1✉}, А. Б. Мамаев ¹, О. С. Опарина ¹, Л. С. Трофимова ²

¹ Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 410028, г. Саратов, ул. Рабочая, д. 24

² Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В. Р. Вильямса
Россия, 141055, Московская обл., г. Лобня, Научный городок, корпус 1

Поступила в редакцию 22.02.2021 г., после доработки 18.03.2021 г., принята 19.03.2021 г.

Аннотация. Рассматривается динамика численности жаворонков, обитающих на различных участках, которые отличаются физико-географическими (ландшафтными) условиями и уровнем антропогенного (пастбищного) воздействия на природную среду. Четыре ключевых участка «Ахмат», «Жданов», «Байгужа», «Ветелки» расположены на Приузенской равнине в Александрово-Гайском районе Саратовской области. Для описываемой территории характерна высокая мозаичность фациальной структуры ландшафтов и, следовательно, растительных сообществ. Это разнообразие среды обитания формирует структуру сообществ, а также плотность населения отдельных видов жаворонков на обследованных ключевых участках. Изучение динамики численности видов, обитающих на названных ключевых участках, было выполнено нами с использованием расчетов логарифмических трендов плотности птиц по годам исследования. Всего в учеты представлены пять видов жаворонков (*Alauda arvensis*, *Calandrella rufescens*, *Melanocorypha calandra*, *M. leucoptera*, *M. yeltoniensis*). В результате статистической обработки полученных материалов обнаружены достоверные отличия в динамике численности отдельных видов жаворонков, гнездящихся на различных ключевых участках, отличающихся ландшафтно-экологическими условиями и уровнем антропогенной нагрузки на экосистемы. По всей вероятности, динамика плотности гнездового населения жаворонков в полупустыне Заволжья имеет связь как с изменением структуры местообитаний, так и с динамикой численности этих видов в основной части их ареалов, а также и с рядом других факторов.

Ключевые слова: Заволжье Прикаспийской низменности, комплексная полупустыня, фациальная структура ландшафтов, многолетняя динамика плотности жаворонков

Для цитирования. Опарин М. Л., Мамаев А. Б., Опарина О. С., Трофимова Л. С. Анализ многолетней динамики численности жаворонков (Alaudidae, Aves) в полупустыне на северо-западе Прикаспийской низменности // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 230 – 245. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-230-245>

✉ Для корреспонденции. Лаборатория экологии наземных позвоночных степной зоны Саратовского филиала Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Опарин Михаил Львович: <https://orcid.org/0000-0001-8575-5418>, oparinml@mail.ru; Мамаев Асхат Борисович: <https://orcid.org/0000-0002-3810-6324>; asxat_86@mail.ru; Опарина Ольга Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru; Трофимова Людмила Сергеевна: <https://orcid.org/0000-0001-8722-9315>, viktrof@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение динамики численности различных видов позвоночных является необходимым условием для создания научной основы сохранения биоразнообразия в целом. Часть работ по названной теме посвящена изучению влияния изменения интенсивности сельскохозяйственного производства на динамику численности степных видов птиц, в том числе и жаворонков. Пастбища умеренного пояса непропорционально пострадали от преобразования в пахотные земли, деградации и фрагментации. Большая часть оставшихся в мире почти естественных пастбищ расположена в Казахстане. Оценка существующих и возникающих угроз для степного и полупустынного биоразнообразия в Казахстане и на крайнем юго-востоке России, а также оценка приоритетов природоохранных исследований представляет значительный интерес (Kamp et al., 2015; Orpin et al., 2018). После распада Советского Союза в 1991 г. на численность и распространение многих степных птиц в Центральной Азии повлияли изменения в управлении сельскохозяйственными землями, такие как отказ от значительных площадей пахотных земель и изменение режима выпаса скота. Однако лежащие в основе динамики численности птиц популяционные процессы, определяющие закономерности их численности и распределения, плохо изучены (Lameris et al., 2016). Полуестественные открытые местообитания резко изменились за последние несколько десятилетий из-за интенсификации сельского хозяйства и сокращения населения сельских районов. Степным птицам и особенно птицам, адаптированным к первичным стадиям сукцессии растительности, угрожает увеличение кустарникового покрова, и для предотвращения вторжения кустарников и восстановления пригодности среды обитания в полуестественных открытых местообитаниях необходимо применить меры управления (Pérez-Granados et al., 2018). Концепция сельскохозяйственных угодий высокой природной ценности (HNVF) была введена в начале 1990-х годов, чтобы подчеркнуть решающую роль низкоинтенсивных сельскохозяйственных экосистем для сохранения биоразнообразия в Европе. HNVF является индикатором биоразнообразия, а поддержание или улучшение HNVF является целью политики Европейского Союза в области развития сельских районов. В настоящее время существуют несколько различных подходов к определению таких территорий, и ряд исследований показал, что результаты часто были неудовлетворительными, по крайней мере, в том, что касается сохранения биоразнообразия. Птиц часто используют в качестве индикаторов типов HNVF, важных для сохранения биоразнообразия (Campedelli et al., 2018). Интенсификация сельскохозяйственного производства и изменение режима осадков являются одними из самых важных факторов при выборе птицами местообитаний на сельскохозяйственных угодьях (Planloo et al., 2020; Orpin et al., 2020).

Физико-географический очерк. Обследованная территория расположена в соответствии с ландшафтным районированием (Макаров и др., 2008; Пичугина, 2012; Макаров, Пичугина, 2015) в пределах Северо-Волго-Уральской полупустынной провинции и находится в Приузенском ландшафтном районе, а также в интразональных ландшафтах Большого и Малого Узеней. В состав Приузенского ланд-

шафтного района входят Межузенский, Багырдайско-Большеузенский, Узенско-Дюринский и Узенско-Большелиманский ландшафты и интразональные ландшафты долин Большого и Малого Узеней (Пичугина, 2012, Макаров, Пичугина, 2015). В саратовской полупустыне находятся преимущественно Александрово-Гайский и в незначительной степени на северо-западе Новоузенский муниципальный район Саратовской области (Макаров, Пичугина, 2015).

На этой территории преобладают светло-каштановые мало- и среднemocные почвы, образующие двучленные и трехчленные комплексы с солонцами и лугово-каштановыми почвами.

Двухчленный комплекс слагается из злаково-пыльничной формации, свойственной плакорам, и черно-пыльничной формации (с господством *Artemisia pauciflora* Weber ex Stechm, 1775), приуроченной к солонцам. В случае трехчленного комплекса злаково-пыльнично-ромашниковая и чернопыльничная формации дополняются группировками злаково-разнотравной степной растительности, развитыми по днищам западин. Следует отметить, что: 1) трехчленные почвенные комплексы занимают 60.9% от площади рассматриваемой территории; 2) двучленные почвенные комплексы охватывают 21.9% площади (Николаев и др., 1995; Макаров, Пичугина, 2015). Растительность Приузенской равнины отнесена к полупустынному типу, в котором степные дерновинные злаки сочетаются с полукустарничками и весенне-эфемеровой растительностью (Растительность..., 1936). Наличие микрокомплексной дифференциации поверхности в пределах исследуемой территории приводит к сочетанию различных типов растительности в двучленных и трехчленных почвенно-растительных комплексах. Например, микроповышения с солонцами осваивают чернопыльничные ассоциации, плоские и слабонаклонные поверхности равнин («микросклоны») со светло-каштановыми почвами характеризуют сизотипчакково-белопыльничные и сизотипчакково-ромашниково-белопыльничные сообщества, а в западинах с лугово-каштановыми почвами распространена разнотравно-злаковая растительность, в том числе с зарослями степных кустарников (Растительность..., 1936). На падины приходится 14.4% от площади междуречных ландшафтов, они заняты луговостепными сообществами на лугово-каштановых почвах. Меньшее распространение на междуречных равнинах получили лиманные урочища. На них приходится 7.9% от площади междуречных ландшафтов. Лиманы представляют собой избыточно увлажняемые бессточные неглубокие (до 1.5 – 2.5 м) понижения разных размеров и формы, часто ограниченные хорошо выраженными склонами. В них формируется луговая растительность на луговых оглеенных почвах. По периферии лиманов формируется галофитная растительность на луговых солонцах (Макаров, Пичугина, 2015).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа выполнена на четырех ключевых участках, заложенных в 2011 г. в полупустыне Прикаспийской низменности на территории Александрово-Гайского района Саратовской области, которые обследовались ежегодно с 2011 по 2019 г.

Ключевой участок «Ахмат» характеризуется преобладанием 2-членного комплекса и лиманов. К периферии лиманов с луговыми солонцами, занятыми гало-

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ

фитной растительностью, приурочено гнездование чёрного жаворонка, степной жаворонки гнездится в злаково-полюнных ассоциациях на светло-каштановых почвах, а белокрылый жаворонки – на солонцах с чернополюнными ассоциациями. Полевой жаворонки гнездится в луговой растительности лиманов, приуроченной к луговым оглееным почвам.

Ключевой участок «Байгужа» характеризуется преобладанием 3-членного комплекса и лиманов, но здесь практически отсутствуют падины, с которыми связаны места гнездования степного жаворонка. Западины с лугово-степной растительностью также пригодны для гнездования этого вида. Белокрылый и серый жаворонки гнездятся в чернополюнных ассоциациях микроповышений и в ромашниковых ассоциациях микросклонов. Полевой жаворонки на территории этого ключевого участка гнездится в луговой растительности лиманов. По периферии лиманов с луговыми солонцами, занятыми галофитной растительностью, гнездится чёрный жаворонки.

Ключевой участок «Ветлики» характеризуется распространением двучленного комплекса и лиманов. Степной жаворонки гнездится здесь в злаково-полюнных ассоциациях на светло-каштановых почвах, а белокрылый и серый жаворонки – на солонцах с чернополюнными ассоциациями. Полевой жаворонки гнездится в луговой растительности лиманов, приуроченной к луговым оглееным почвам, а к периферии лиманов с луговыми солонцами, занятыми галофитной растительностью, приурочено гнездование чёрного жаворонка.

Ключевой участок «Жданов» характеризуется распространением двучленного комплекса и палин. Гнездование степного жаворонка здесь приурочено к полюнно-злаковой растительности на светло-каштановых почвах, белокрылого и серого жаворонков – к чернополюнным ассоциациям на солонцах, а полевого жаворонка – к лугово-степным сообществам на лугово-каштановых почвах палин.

Изучение значений плотности жаворонков разных видов на отдельных ключевых участках, отличающихся структурой местообитаний, проведено, как указано выше, в период с 2011 по 2019 г. В это время с середины мая по начало июня были выполнены пешие учетные маршруты, на которых зафиксировано 5 видов жаворонков: *Alauda arvensis* (Linnaeus, 1758); *Melanocorypha calandra* (Linnaeus, 1766); *M. leucoptera* (Pallas, 1811); *M. yeltoniensis* (J. R. Forster, 1768); *Calandrella rufescens* (Vieillot, 1819). Учетные маршруты были фиксированы в пространстве при помощи GPS навигаторов, и ежегодно обследовались одни и те же трансекты. Плотность распределения поющих самцов жаворонков, а по ним и ориентировочное количество гнездящихся пар этих птиц, определяли маршрутным методом с переменной шириной учетной полосы (Равкин, Челинцев 1990; Bibby et al., 1998) в сезон гнездования воробьиных птиц. Учеты жаворонков на ключевых участках осуществлялись в утренние и предзакатные часы. Регистрировались поющие самцы, при этом учитывалась их видовая принадлежность. Длина каждого маршрута была около 1000 м, причем расстояние между параллельными маршрутами не было ближе 350 – 400 м. Учеты проводились постоянными учетчиками в разных направлениях, дабы избежать пересечения маршрутных путей. Расчеты плотности выполнялись по методу, предложенному Н. Г. Челинцевым (Равкин и др., 1985). Общая протяженность учетных маршрутов составила 496.2 км.

Графики динамики численности и их тренды получены в программе Excel 10. Анализ динамических рядов (Сепетлиев, 1968) выполнен в программе Excel 10 (Динамические ряды, 2011). Сравнение динамики численности жаворонков на отдельных участках выполнено в программе STATISTICA 10 с использованием U критерия Манна – Уитни (при уровне значимости $p < 0.05$) (Гублер, 1978; Зверев, Зефиров, 2013; Крохалев и др., 2018).

С помощью интернет-платформы, представленной на сайте <https://math.semestr.ru>, с использованием ежегодных данных по плотности каждого вида жаворонков на отдельных ключевых участках были рассчитаны логарифмические тренды для каждого вида на всех ключевых участках за период наблюдений. Полученные результаты, в частности коэффициент детерминации (R^2), были использованы для нахождения коэффициента корреляции (r_{xy}) по каждому виду в отдельности на каждом из ключевых участков.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для описываемой территории характерна высокая мозаичность фаунальной структуры ландшафтов и, следовательно, растительных сообществ. Это разнообразие среды обитания формирует структуру сообществ, а также и плотность населения отдельных видов жаворонков на обследованных ключевых участках. Изучение динамики численности видов, обитающих на четырех ключевых участках, было выполнено с использованием расчетов логарифмических трендов плотностей птиц по годам исследования и представлено на рис. 1 – 4.

На рис. 1 представлены данные по динамике плотности на ключевом участке «Ахмат» четырех видов жаворонков, которые встречались здесь во все годы наблюдений.

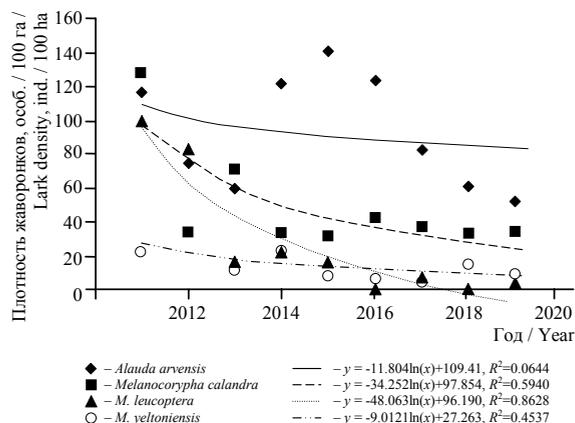


Рис. 1. Динамика плотности жаворонков и их логарифмические тренды на участке «Ахмат»

Fig. 1. Lark density dynamics and their logarithmic trends at the “Akhmat” site

Из представленных на рис. 1 данных следует, что здесь обитают четыре вида жаворонков, у трех из них обнаружена достоверная тенденция снижения плотности, о чем говорят высокие значения коэффициента детерминации R^2 , располагающиеся в диапазоне от 0.5 до 0.9. То же можно сказать относительно общей плотности всех жаворонков, обитающих на данном участке – R^2 составляет 0.9. Исключением является полевой жаворонек, для которого на этом участке не удалось обнаружить направленных изменений плотности.

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ

На рис. 2 представлены данные по динамике плотности на ключевом участке «Байгужа» пяти видов жаворонков, которые встречались здесь во все годы наблюдений. Этот участок расположен в Багырдайско-Большеузенском ландшафте.

Из представленных на рис. 2 данных следует, что на ключевом участке «Байгужа» обитают пять видов жаворонков, только у двух из них обнаружена достоверная тенденция снижения плотности, о чем говорят достаточно высокие значения коэффициента детерминации R^2 , составляющие 0.42 и 0.43. То же можно сказать относительно общей плотности всех жаворонков, обитающих на данном участке – R^2 составляет 0.57. У полевого, степного, серого жаворонков на этом участке не удалось обнаружить направленных изменений плотности.

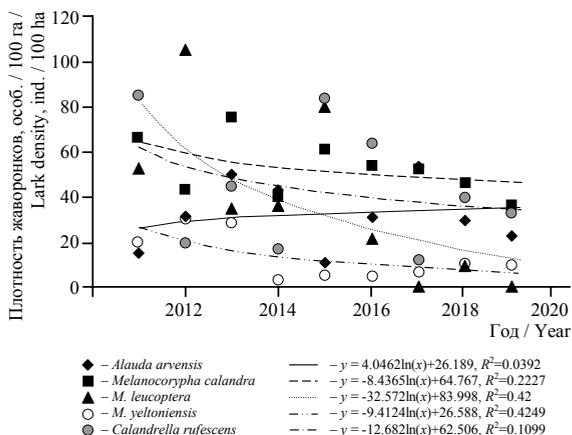


Рис. 2. Динамика плотности жаворонков и их логарифмические тренды на участке «Байгужа»

Fig. 2. Lark density dynamics and their logarithmic trends at the “Bayguzha” site

На рис. 3 представлены данные по динамике плотности на ключевом участке «Ветелки» пяти видов жаворонков, которые встречались здесь во все годы наблюдений. Этот участок расположен в Малоузенском долинном ландшафте.

Из представленных на рис. 3 данных следует, что на ключевом участке «Ветелки» обитают пять видов жаворонков, только у двух из них – белокрылого и серого – обнаружена достоверная тенденция снижения плотности, о чем говорят высокие значения коэффициента детерминации R^2 , составляющие 0.68 и 0.43 соответственно. У полевого, степного, чёрного жаворонков на этом участке не удалось обнаружить направленных изменений плотности. То же можно сказать относительно общей плотности обитающих здесь всех видов жаворонков.

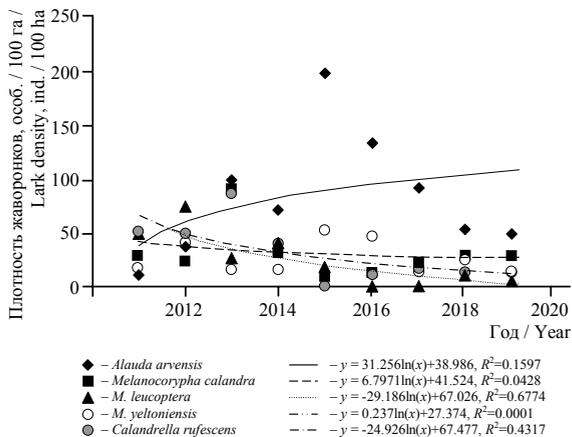


Рис. 3. Динамика плотности жаворонков и их логарифмические тренды на участке «Ветелки»

Fig. 3. Lark density dynamics and their logarithmic trends at the “Vetelki” site

На рис. 4 представлены данные по динамике плотности на ключевом участке «Жданов» четырех видов жаворонков, которые встречались здесь во все годы наблюдений. Этот участок расположен в Большеузенском долинном ландшафте.

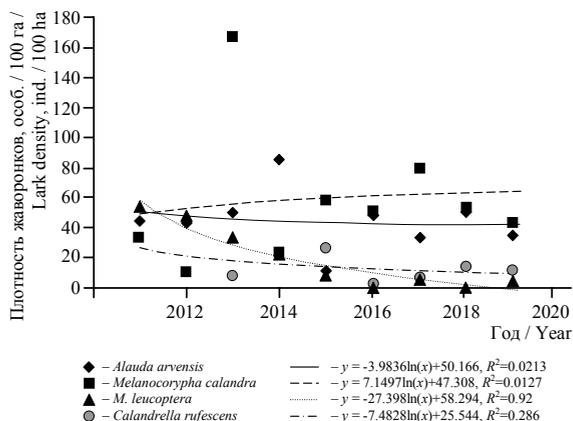


Рис. 4. Динамика плотности жаворонков и их логарифмические тренды на участке «Жданов»

Fig. 4. Lark density dynamics and their logarithmic trends at the “Zhdanov” site

ной плотности всех видов жаворонков, обитающих на каждом из четырех ключевых участков, расположенных в Александрово-Гайском районе Саратовской области и обследованных ежегодно в течение 9 лет – с 2011 по 2019 г.

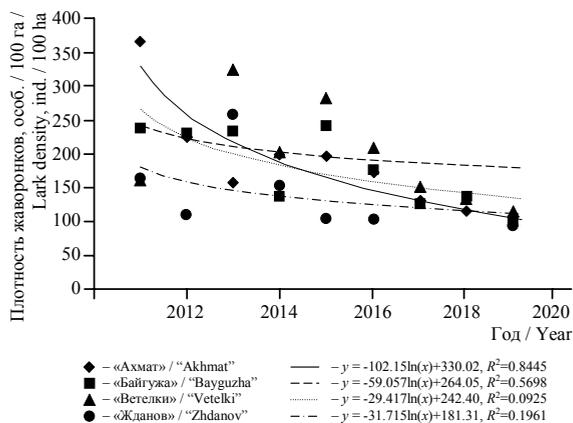


Рис. 5. Динамика суммарной плотности жаворонков всех видов и ее логарифмические тренды по каждому из ключевых участков в Александрово-Гайском районе

Fig. 5. Dynamics of the total density of all lark species and its logarithmic trends for each key site in Aleksandrovo-Gaysky district

Из представленных на рис. 4 данных следует, что на ключевом участке «Жданов» обитают четыре вида жаворонков, только у одного из них, белокрылого, обнаружена достоверная тенденция снижения плотности, о чем говорит высокое значение коэффициента детерминации R^2 , составляющее 0.92. У полевого, степного, серого жаворонков на этом участке не удалось обнаружить направленных изменений плотности. То же можно сказать относительно общей плотности всех жаворонков.

На рис. 5 представлены данные по динамике суммарной плотности всех видов жаворонков, обитающих на каждом из четырех ключевых участков, расположенных в Александрово-Гайском районе Саратовской области и обследованных ежегодно в течение 9 лет – с 2011 по 2019 г.

Из представленных на рис. 5 данных следует, что на ключевых участках «Ахмат» и «Байгужа» обнаружена достоверная тенденция снижения плотности жаворонков, о чем говорят высокие значения коэффициента детерминации R^2 , составляющие 0.85 и 0.57 соответственно. На участках «Ветелки» и «Жданов» не удалось обнаружить достоверных направленных изменений плотности.

Таким образом, авторами статьи были изучены динамические ряды плотности различных видов жаворонков,

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ

обитающих на четырех ключевых участках в северо-западной части полупустыни Прикаспийской низменности в Александрово-Гайском районе Саратовской области. Достоверные тенденции изменения численности обнаружены у различных видов жаворонков на разных ключевых участках. Причем, на одних из этих участков вид может иметь выраженную тенденцию изменения плотности, а на другом участке она у него может отсутствовать. Данное обстоятельство обусловлено тем, что ключевые участки были заложены в разных ландшафтах Приузенской равнины, которые имеют отличия в эдафических условиях, а также и в растительности, что может определять плотность кампофильных видов, гнездящихся на земле.

Кроме того, были исследованы различия в плотности населения отдельных видов жаворонков, обитающих на обследованных ключевых участках за весь период наблюдений с 2011 по 2019 г. Полученные в результате попарных сравнений данные представлены в таблице.

Значимость различий между плотностью отдельных видов жаворонков, обитающих на разных ключевых участках по *U* критерию Манна – Уитни

Table. Significance of the differences between the density of individual lark species inhabiting different key sites according to the Mann–Whitney *U* test

Сравниваемые участки / Compared sections		<i>Alauda arvensis</i>	<i>Melanocorypha calandria</i>	<i>Melanocorypha leucoptera</i>	<i>Melanocorypha yeltoniensis</i>	<i>Calandrella rufescens</i>	Все виды жаворонков / All species of larks
«Ахмат» / “Akmat”	«Байгужа» / “Bayguzha”	0.000574	0.077390	0.536500	0.658844	0.000412	0.658844
	«Ветелки» / “Vetelki”	0.426777	0.006194	0.894626	0.037978	0.000574	0.426777
	«Жданов» / “Zhdanov”	0.001998	0.536500	0.929637	0.000412	0.000574	0.111962
«Байгужа» / “Bayguzha”	«Ветелки» / “Vetelki”	0.015170	0.006194	0.596242	0.042261	0.377225	0.791082
	«Жданов» / “Zhdanov”	0.157705	0.658844	0.377225	0.000412	0.008072	0.093399
«Ветелки» / “Vetelki”	«Жданов» / “Zhdanov”	0.052060	0.111962	0.723932	0.000412	0.157705	0.034070

Примечание. Различия значимы при $p \leq 0.05$; жирным шрифтом выделены значения, где различия между участками значимы при попарном сравнении.

Notes. The differences are significant when $p \leq 0.05$; the values where the differences between the plots are significant in pairwise comparison are highlighted in bold.

В результате попарных сравнений плотности видов, обитающих на разных ключевых участках, установлено, что различия в плотности для полевого жаворонка обнаружены при сравнении ключевых участков «Ахмат» – «Байгужа», «Ахмат» – «Жданов», «Байгужа» – «Ветелки»; для степного жаворонка – «Ахмат» – Ветелки, «Байгужа» – «Ветелки»; для чёрного жаворонка – «Ахмат» – «Ветелки», «Ахмат» – «Жданов», «Байгужа» – «Ветелки», «Байгужа» – «Жданов»; для серого жаворонка – «Ахмат» – «Байгужа», «Ахмат» – «Ветелки», «Ахмат» – «Жданов», «Байгужа» – «Жданов». Для суммарной плотности всех видов жаворонков – «Ветелки» – «Жданов». Для белокрылого жаворонка, обитающего на исследованных ключевых участках, достоверных различий в плотности населения не обнаружено.

Был выполнен корреляционный анализ связи плотности жаворонков с условиями обитания на каждом из четырех ключевых участков. Расчеты были основаны на данных ежегодных учетов видов жаворонков, обитающих на ключевых участках «Ахмат», «Байгужа», «Ветелки», «Жданов», расположенных в полупустыне на территории Приузенской равнины Прикаспийской низменности в Александрово-Гайском районе саратовского Заволжья. Для данной территории характерна высокая мозаичность структуры ландшафтов и, следовательно, растительных сообществ. Это разнообразие среды обитания формирует структуру сообществ данных кампофильных птиц, а также и плотность отдельных видов жаворонков на названных ключевых участках.

Определенные в гнездовой период ежегодные значения плотности пяти видов жаворонков за срок наблюдений с 2011 по 2019 г. на четырех ключевых участках позволили дать оценку связи их плотности с условиями обитания. Были использованы ежегодные данные по плотности каждого вида на отдельных ключевых участках и рассчитаны их логарифмические тренды за весь период наблюдений с помощью интернет-платформы на сайте <https://math.sestru.ru>. Полученные результаты, в частности коэффициент детерминации (R^2), были использованы для нахождения коэффициента корреляции (r_{xy}) по каждому виду в отдельности на

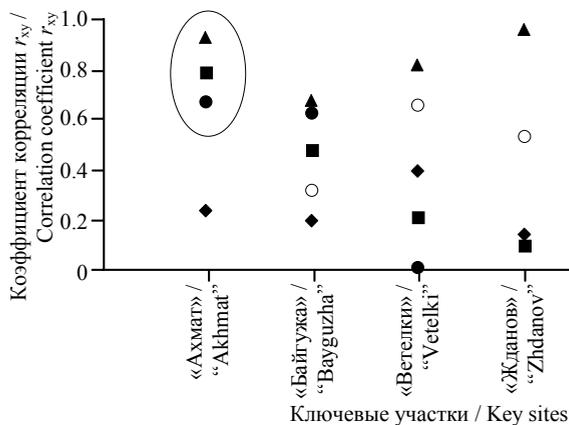


Рис. 6. Связь условий обитания жаворонков на каждом из ключевых участков с их плотностью: ♦ – *Alauda arvensis*, ■ – *Melanocorypha calandra*, ▲ – *M. leucoptera*, ● – *M. yeltoniensis*, ○ – *Calandrella rufescens*; овалом выделена группа жаворонков с высокой связью с условиями обитания

Fig. 6. Relationship between the habitat conditions of larks at each key site and their density: ♦ – *Alauda arvensis*, ■ – *Melanocorypha calandra*, ▲ – *M. leucoptera*, ● – *M. yeltoniensis*, ○ – *Calandrella rufescens*; the oval marks a group of larks with a high association with their habitat condition

каждом из ключевых участках. Это дало возможность определить величину связи плотности жаворонков с условиями их обитания, а также степень влияния этих условий на каждом из ключевых участков на формирование структуры населения и плотности жаворонков (рис. 6, 7).

Из данных, представленных на рис. 6, следует, что условия обитания жаворонков на ключевом участке «Ахмат» значительно влияют на плотность трех из четырех обитающих здесь видов: белокрылого, степного, чёрного. Исключение составляет полевой жаворонок, который не обнаруживает такой связи. На ключевом участке «Байгужа» представлено 5 видов жаворонков, корреляционная связь средних значений отмечена у трех из них: степного, чёрного и бело-

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ

крылого. Разные показатели связи с условиями обитания демонстрируют жаворонки на ключевом участке «Ветелки», из пяти отмеченных здесь видов высокие значения коэффициента корреляции зарегистрированы у белокрылого и серого, среднее – у полевого, степной и чёрный жаворонки такой связи не обнаруживают. На ключевом участке «Жданов» из четырех встреченных здесь видов высокое значение корреляции отмечено у белокрылого, среднее – у серого, а полевой и степной жаворонки такой связи не обнаруживают.

Корреляционное поле, представленное на рис. 7, позволяет сделать вывод, что плотность полевого жаворонка имеет очень слабую связь с условиями обитания на всех ключевых участках в Александрово-Гайском районе. Полученные в результате статистического анализа данные свидетельствуют о том, что плотность полевого жаворонка имеет очень слабую связь с

условиями обитания на всех ключевых участках в Александрово-Гайском районе. Из литературных источников и исследований авторов статьи известно, что полевой жаворонок обладает большой экологической пластичностью, он с середины 1970-х гг. стал доминирующим видом в Сыртовой равнине Заволжья, где в настоящее время заселяет целинные пастбища и поля севооборота (Голованова, 1975; Опарина, Опарин, 2007). В последние десятилетия этот жаворонок увеличил численность на территории полупустыни в саратовском Заволжье и вошел в число доминирующих видов (Опарин и др., 2015). Плотность белокрылого жаворонка в полупустыне Заволжья в значительной степени зависит от условий его обитания на конкретных ключевых участках. Степной и серый жаворонки демонстрируют различные связи плотности с условиями обитания на разных участках. Причем связь этих видов обратная по отношению друг к другу. Плотность степного жаворонка обнаруживает слабую связь с условиями обитания на ключевых участках «Жданов» и «Ветелки» и, наоборот, плотность серого жаворонка тесно связана с условиями обитания на этих ключевых участках. У чёрного жаворонка наблюдается тесная зависимость плотности от условий обитания на двух ключевых участках – «Ахмат» и «Байгуза», и такая связь отсутствует на ключевом участке «Ветелки». Можно предположить, что природные условия на ключевых участках «Ахмат» и

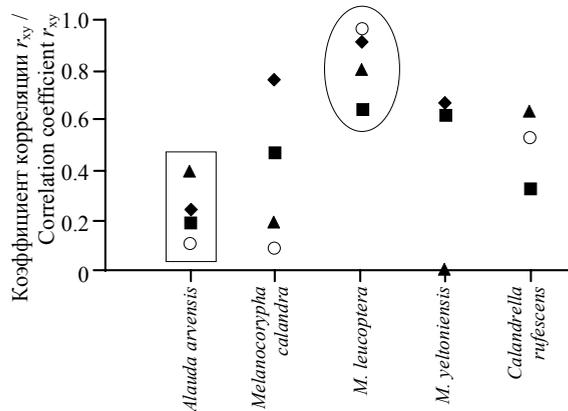


Рис. 7. Связь плотностей жаворонков с природными условиями участков: ◆ – «Ахмат», ■ – «Байгуза», ▲ – «Ветелки», ○ – «Жданов»; прямоугольником выделен вид с низкой связью, овалом – с высокой связью

Fig. 7. Relationship between the densities of larks and the natural conditions of the sites: ◆ – “Akhmat”, ■ – “Bayguzha”, ▲ – “Vetelki”, ○ – “Zhdanov”; the rectangle and oval mark the species with low and high linkage, respectively

«Байгужа» ежегодно меняются, в частности из-за уровня увлажнения территории, а на ключевом участке «Ветелки» эти условия относительно стабильны за-за подачи воды в понижения рельефа по Варфаломеевскому каналу из Малого Узенья.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, на территории одного района на ключевых участках, расположенных в разных ландшафтах, обнаруживаются различия в многолетней динамике плотности гнездового населения жаворонков. Комплексное изучение распространения пяти видов жаворонков, почв и растительности на ключевых участках, как контактными методами, так и с применением дистанционного зондирования Земли, и статистическая обработка данных по межгодовой динамике плотности этих видов в гнездовые периоды позволили выявить их связь с фациальной структурой ландшафтов (Oparin et al., 2018). Гнездовыми местообитаниями полевого жаворонка являются западины со степной растительностью, падины с лугово-степной растительностью и лиманы с луговой растительностью. Степной жаворонк гнездится в западинах трехчленных комплексов и полынно-злаковой растительности на светло-каштановых почвах двучленных комплексов. Белокрылый и серый жаворонки заселяют микроповышения с чернопопынными галофитно-степными ассоциациями на солонцах и микросклоны с полынно-ромашниковыми пустынно-степными ассоциациями на светло-каштановых почвах трехчленных комплексов и чернопопынные ассоциации на солонцовых почвах двучленных комплексов. Чёрный жаворонк выбирает в качестве гнездовых местообитаний периферию лиманов с луговыми солонцами, занятыми галофитной растительностью.

По всей вероятности, динамика плотности гнездового населения жаворонков в полупустыне Заволжья имеет связь как с изменением структуры местообитаний (Линдеман и др., 2005; Hanski, 2007), так и с динамикой численности этих видов в основной части их ареалов, а также и с другими факторами. По современным представлениям расположение ареалов определяется «климатическим пространством», которое потенциально пригодно для расселения конкретного вида, другие взаимодействующие с климатом факторы определяют фактическое освоение видом территории этого пространства (Harrison et al., 2001). Подобные факты изменения границ ареалов отдельных видов в результате изменения климата и взаимодействующих с ним факторов имеют широкое распространение в мире (Burton, 1995; Parmesan, Yohe, 2003; Root et al., 2003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голованова Э. Н. Птицы и сельское хозяйство. Л. : Лениздат, 1975. 168 с.
- Гублер Е. В. Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов. М. : Медицина, 1978. 294 с.
- Динамические ряды. Обработка динамических рядов и прогноз динамики в MS Excel : учеб.-метод. пособие для студентов. Казань : Казанский государственный медицинский университет, 2011. 14 с.
- Зверев А. А., Зефирова Т. Л. Статистические методы в биологии : учеб.-метод. пособие. Казань : Казанский федеральный университет, 2013. 42 с.

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ

Крохалев В. Я., Скопинов С. А., Телешев В. А. Статистика : учеб. пособие. Екатеринбург : Изд-во Урал. гос. мед. ун-та, 2018. 114 с.

Линдеман Г. В., Абатуров Б. Д., Быков А. В., Лопушков В. А. Динамика населения позвоночных животных Заволжской полупустыни. М. : Наука, 2005. 252 с.

Макаров В. З., Пичугина Н. В. Полупустынное Саратовское Приузенье : структура почвенного покрова, ландшафты и проблемы природопользования. Саратов : ИЦ «Наука», 2015. 193 с.

Макаров В. З., Пичугина Н. В., Павлова А. Н. Некоторые аспекты методики составления ландшафтных карт разного масштаба (на примере Саратовского Заволжья) // Поволжский экологический журнал. 2008. № 4. С. 293 – 303.

Николаев В. А., Копыт И. В., Пичугина Н. В. Фациальная структура полупустынного ландшафта в Северном Прикаспии // Вестник Московского университета. Сер. 5. География. 1995. № 2. С. 74 – 83.

Опарин М. Л., Кондратенков И. А., Конюшкова М. В., Опарина О. С., Мамаев А. Б., Трофимов И. А., Трофимова Л. С. Динамика структуры гнездового населения жаворонок (*Alaudidae*, Aves) в полупустыне саратовского Заволжья // Поволжский экологический журнал. 2015. № 3. С. 277 – 293.

Опарина О. С., Опарин М. Л. Роль природных и антропогенных факторов в динамике структуры населения наземногнездящихся птиц степного Заволжья в XX столетии // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах : материалы Российского научного совещания. М. : ИПЭЭ РАН, 2007. С. 165 – 173.

Пичугина Н. В. Геоэкологические аспекты природопользования в полупустынном Саратовском Приузенье : автореф дис. ... канд. геогр. наук. Астрахань, 2012. 18 с.

Равкин Е. С., Челинцев Н. Г. Методические рекомендации по комплексному маршрутному учету птиц / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т охраны природы и заповедного дела. М., 1990. 36 с.

Равкин Ю. С., Гуреев С. П., Покровская И. В., Цыбулин С. М., Фомин Б. Н., Вартапетов Л. Г., Бурский О. В., Вахрушев А. А., Преображенская Е. С., Малков Н. П., Равкин Е. С., Козлов Н. А., Торопов К. В., Блинов В. Н., Юдкин В. А., Жуков В. С., Стариков В. П., Богомолова И. Н., Челинцев Н. Г., Трофимов В. А., Шадрин В. И. Пространственно-временная динамика животного населения (птицы и мелкие млекопитающие). Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1985. 206 с.

Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом / под ред. Б. А. Келлера. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. Т. 1. 295 с.

Сенетлиев Д. А. Статистические методы в научных медицинских исследованиях. М. : Медицина, 1968. 422 с.

Bibby C., Jones M., Marsden S. Expedition Field Techniques: Bird Surveys. London : Royal Geographical Society, 1998. 168 p.

Burton J. F. Birds and Climate Change. London : A. & C. Black, 1995. 376 p.

Campedelli T., Calvi G., Rossi P., Trisorio A., Florenzano G. T. The role of biodiversity data in High Nature Value Farmland areas identification process : A case study in Mediterranean agro-systems // Journal for Nature Conservation. 2018. Vol. 46. P. 66 – 78. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.09.002>

Hanski I. The Shrinking World : Ecological Consequences of Habitat Loss. Helsinki : Gaudeamus, 2007. 308 p.

Harrison P. A., Berry P. M., Dawson T. E. Climate Change and Nature Conservation in Britain and Ireland. Oxford : UK Climate Impacts Programme, 2001. 272 p.

Ilanloo S. S., Ashrafi S., Shabani A. A. Identifying effective environmental variables on distribution of Clandra Lark (*Melanocorypha calandra*) in Iran-Anatolian biodiversity hotspot //

Journal of Animal Environment. 2020. Vol. 12, iss. 3. P. 77 – 84. <https://doi.org/10.22034/AEJ.2020.110514>

Kamp J., Urazaliev R., Balmford A., Donald P. F., Green R. E., Anthony J., Lamb A. J., Phalan B. Agricultural development and the conservation of avian biodiversity on the Eurasian steppes : A comparison of land-sparing and land-sharing approaches // *Journal of Applied Ecology*. 2015. Vol. 52, iss. 6. P. 1578 – 1587. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12527>

Lameris T. K., Fijen T. P. M., Urazaliev R., Pulikova G., Paul F., Donald P. F., Kamp J. Breeding ecology of the endemic Black Lark (*Melanocorypha yeltoniensis*) on natural steppe and abandoned croplands in post-Soviet Kazakhstan // *Biodiversity and Conservation*. 2016. Vol. 25, iss. 12. P. 2381 – 2400. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1041-2>

Oparin M. L., Nukhimovskaya Yu. D., Konyushkova M. V., Trofimova L. S., Oparina O. S., Mamaev A. B., Trofimov I. A. Analysis of soil and vegetation cover from satellite imagery to assess its relation to Lark habitats (Alaudidae, Aves) in the Trans-Volga semi-desert // *Biology Bulletin*. 2018. Vol. 45, iss. 10. P. 1284 – 1292.

Oparin M. L., Mamaev A. B., Oparina O. S. The density of Larks (Alaudidae, Aves) in the Semi-Desert of the Trans-Volga region in connection with landscape wetting dynamics // *Biology Bulletin*. 2020. Vol. 47, iss. 10. P. 1347 – 1350.

Parmesan C., Yohe G. A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts Across Natural Systems // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 37 – 42.

Pérez-Granados C., Serrano-Davies E., Noguerales V. Returning home after fire : How fire may help us manage the persistence of scrub-steppe specialist bird populations // *Biodiversity and Conservation*. 2018. Vol. 27, iss. 12. P. 3087 – 3102. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1586-y>

Root T. L., Price J. T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C., Pounds J. A. Fingerprints of Global Warming on Wild Animals and Plants // *Nature*. 2003. Vol. 421. P. 57 – 60.

Analysis of the long-term lark population dynamics (Alaudidae, Aves) in the semi-desert in the Northwestern Caspian lowland

M. L. Oparin ^{1✉}, **A. B. Mamaev** ¹, **O. S. Oparina** ¹, **L. S. Trofimova** ²

¹ *Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
24 Rabochaya St., Saratov 410028, Russia*

² *Federal Williams Research Center of Forage Production & Agroecology
1 Scientific campus, Lobnya, Moscow region 141055, Russia*

Received: 22 February 2021 / revised: 18 March 2021 / accepted: 19 March 2021

Abstract. The dynamics of the numbers of larks inhabiting several areas differing in physical and geographical (landscape) conditions and the level of anthropogenic impact (pasture) on the natural environment is considered. Four key sites (“Akhmat”, “Zhdanov”, “Baiguzha”, and “Vetelki”) are located on the Priuzenskaya plain in the Aleksandrovo-Gaysky district of the Saratov region. The described territory is characterized by a high mosaicity of the facial structure of landscapes and, consequently, plant communities. This habitat diversity forms the structure of the communities as well as the population density of the individual lark species at the key sites surveyed. Our study of the dynamics of the numbers of species inhabiting the named key areas was carried out using calculations of logarithmic trends in the bird densities by the years of our study. In total, there were five species of larks (*Alauda arvensis*, *Calandrella rufescens*, *Melanocorypha calandra*, *M. leucoptera*, and *M. yeltoniensis*). As a result of our statistical processing of the obtained materials, significant differences were found in the dynamics of the numbers of individual lark species nesting in the key areas differing in landscape-ecological conditions and the level of anthropogenic load on ecosystems. In all likelihood, the dynamics of the density of the nesting lark population in the semi-desert of the Trans-Volga region is associated with both changes in the structure of habitats and, apparently, with the dynamics of the abundance of these species in the main part of their habitats, and with a number of other factors.

Keywords: Trans-Volga region of the Caspian lowland, complex semidesert, facial structure of landscapes, long-term dynamics of the lark density

For citation: Oparin M. L., Mamaev A. B., Oparina O. S., Trofimova L. S. Analysis of the long-term lark population dynamics (Alaudidae, Aves) in the semi-desert in the Northwestern Caspian lowland. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 2, pp. 230–245. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-230-245>

REFERENCES

Golovanova E. N. *Ptitsy i sel'skoe khoziaistvo* [Birds and Agriculture]. Leningrad, Lenizdat Publ., 1975. 168 p. (in Russian).

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Terrestrial Vertebrates of the Steppe Zone, Saratov branch of A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Mikhail L. Oparin: <https://orcid.org/0000-0001-8575-5418>, oparinml@mail.ru; Askhat B. Mamaev: <https://orcid.org/0000-0002-3810-6324>, acxat_86@mail.ru; Olga S. Oparina: <https://orcid.org/0000-0001-5581-4122>, otis07@mail.ru; Liudmila S. Trofimova: <https://orcid.org/0000-0001-8722-9315>, viktrof@mail.ru.

Gubler E. V. *Vychislitel'nye metody analiza i raspoznavaniia patologicheskikh protsessov* [Computational Methods of Analysis and Recognition of Pathological Processes]. Moscow, Meditsina Publ., 1978. 294 p. (in Russian).

Dinamicheskie riady. Obrabotka dinamicheskikh riadov i prognoz dinamiki v MS Excel. Ucheb.-metod. posobie dlia studentov [Dynamic Series. Dynamic Series Processing and Dynamics Forecast in MS Excel. Educational and methodological guide for students]. Kazan, Kazanskii gosudarstvennyi meditsinskii universitet Publ., 2011. 14 p. (in Russian).

Zverev A. A., Zefirov T. L. *Statisticheskie metody v biologii: uchebno-metodicheskoe posobie* [Statistical Methods in Biology: Teaching manual]. Kazan, Kazanskii federal'nyi universitet Publ., 2013. 42 p. (in Russian).

Krokhalev V. Ya., Skopinov S. A., Teleshev V. A. *Statistika: uchebnoe posobie*. [Statistics: A Textbook]. Ekaterinburg, Izdatel'stvo Ural'skogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta, 2018. 114 p. (in Russian).

Lindeman G. V., Abaturov B. D., Bykov A. V., Lopushkov V. A. *Dinamika naseleniya pozvonochnykh zhivotnykh Zavolzhskoi polupustyni* [Dynamics of the Vertebrate Animal Population in Semidesert of the East of the Volga River]. Moscow, Nauka Publ., 2005. 252 p. (in Russian).

Makarov V. Z., Pichugina N. V. *Polupustynnoye Saratovskoye Priuzenye: struktura pochvennogo pokrova. landshafty i problemy prirodopolzovaniya* [Semi-desert Saratov Priuzenye: Soil Structure, Landscapes and Nature Management Problems]. Saratov, ITs "Nauka" Publ., 2015. 193 p. (in Russian).

Makarov V. Z., Pichugina N. V., Pavlova A. N. Some aspects of scaled landscape mapping (with the Saratov Trans-Volga region as an example). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2008, no. 4, pp. 293–303 (in Russian).

Nikolaev V. A., Kopyl I. V., Pichugina N. V. Facial Structure-opustenog landscape in the North Caspian region. *Moscow University Bulletin, Ser. 5. Geography*, 1995, no. 2, pp. 74–83 (in Russian).

Oparin M. L., Kondratenkov I. A., Konyushkova M. V., Oparina O. S., Mamayev A. B., Trofimov I. A., Trofimova L. S. Structure dynamics of the breeding population of larks (Alaudidae, Aves) in a semi-desert of the Saratov Trans-Volga region. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2015, no. 3, pp. 277–293 (in Russian).

Oparina O. S., Oparin M. L. Role of natural and anthropogenic factors in population structure dynamics of the ground nesting birds in steppe Zavolzhye in XX century. In: *Dynamics of the Birds Density in Terrestrial Landscapes. Proceedings of the Russian Scientific Conference*. Moscow, Institut problem ekologii i evoliutsii RAN Publ., 2007, pp. 165–173 (in Russian).

Pichugina N. V. *Geoekologicheskiye aspekty prirodopolzovaniya v polupustynnom saratovskom Priuzenye* [Geoenvironmental Aspects of Nature Use in the Semi-arid Cis-Uzen' Region of Saratov Oblast]. Thesis Diss. Cand. Sci. (Geogr.). Astrakhan, 2012. 18 p. (in Russian).

Ravkin E. S., Chelintsev N. G. *Metodicheskiye rekomendatsii po kompleksnomu marshrutnomu uchetu ptits* [Guidelines for Integrated Route Counts of Birds]. Moscow, VNII okhrany prirody i zapovednogo dela Publ., 1990. 36 p. (in Russian).

Ravkin Yu. S., Gureev S. P., Pokrovskaya I. V., Tsybulin S. M., Fomin B. N., Vartapetov L. G., Bursky O. V., Vakhruhev A. A., Preobrazhenskaya E. S., Malkov N. P., Ravkin E. S., Kozlov N. A., Toropov K. V., Blinov V. N., Yudkin V. A., Zhukov V. S., Starikov V. P., Bogomolova I. N., Chelintsev N. G., Trofimov V. A., Shadrina V. I. *Prostranstvenno-vremennaya dinamika zhivotnogo naseleniya (ptitsy i melkie mlekopitayushchie)* [Spatial and Temporal Dynamics of Animal Population (Birds and Small Mammals)]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1985. 206 p. (in Russian).

Rastitel'nost' Kaspiiskoi nizmennosti mezhdru rekami Volgoi i Uralom. Pod red. B. A. Kellera [B. A. Keller, ed. Vegetation of the Caspian Lowland Between the Volga and the Urals]. Moscow, Leningrad, Izdatel'stvo AN SSSR, 1936, vol. 1, 295 p. (in Russian).

Sepetliev D. A. *Statisticheskie metody v nauchnykh meditsinskikh issledovaniyakh* [Statistical Methods in Scientific Medical Researches]. Moscow, Meditsina Publ., 1968. 422 p. (in Russian).

АНАЛИЗ МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЖАВОРОНКОВ

Bibby C., Jones M., Marsden S. *Expedition Field Techniques: Bird Surveys*. London, Royal Geographical Society, 1998. 168 p.

Burton J. F. *Birds and Climate Change*. London, A. & C. Black, 1995. 376 p.

Campedelli T., Calvi G., Rossi P., Trisorio A., Florenzano G. T. The role of biodiversity data in High Nature Value Farmland areas identification process: A case study in Mediterranean agro-systems. *Journal for Nature Conservation*, 2018, vol. 46, pp. 66–78. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2018.09.002>

Hanski I. *The Shrinking World: Ecological Consequences of Habitat Loss*. Helsinki, Gaudeamus, 2007. 308 p.

Harrison P. A., Berry P. M., Dawson T. E. *Climate Change and Nature Conservation in Britain and Ireland*. Oxford, UK Climate Impacts Programme, 2001. 272 p.

Ilanloo S. S., Ashrafi S., Shabani A. A. Identifying effective environmental variables on distribution of Clandra Lark (*Melanocorypha calandra*) in Iran-Anatolian biodiversity hotspot. *Journal of Animal Environment*, 2020, vol. 12, iss. 3, pp. 77–84. <https://doi.org/10.22034/AEJ.2020.110514>

Kamp J., Urazaliev R., Balmford A., Donald P. F., Green R. E., Anthony J., Lamb A. J., Phalan B. Agricultural development and the conservation of avian biodiversity on the Eurasian steppes: A comparison of land-sparing and land-sharing approaches. *Journal of Applied Ecology*, 2015, vol. 52, iss. 6, pp. 1578–1587. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12527>

Lameris T. K., Fijen T. P. M., Urazaliev R., Pulikova G., Paul F., Donald P. F., Kamp J. Breeding ecology of the endemic Black Lark (*Melanocorypha yeltoniensis*) on natural steppe and abandoned croplands in post-Soviet Kazakhstan. *Biodiversity and Conservation*, 2016, vol. 25, iss. 12, pp. 2381–2400. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-1041-2>

Oparin M. L., Nukhimovskaya Yu. D., Konyushkova M. V., Trofimova L. S., Oparina O. S., Mamaev A. B., Trofimov I. A. Analysis of soil and vegetation cover from satellite imagery to assess its relation to Lark habitats (Alaudidae, Aves) in the Trans-Volga semi-desert. *Biology Bulletin*, 2018, vol. 45, iss. 10, pp. 1284–1292.

Oparin M. L., Mamaev A. B., Oparina O. S. The density of Larks (Alaudidae, Aves) in the Semi-Desert of the Trans-Volga region in connection with landscape wetting dynamics. *Biology Bulletin*, 2020, vol. 47, iss. 10, pp. 1347–1350.

Parmesan C., Yohe G. A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts Across Natural Systems. *Nature*, 2003, vol. 421, pp. 37–42.

Pérez-Granados C., Serrano-Davies E., Noguerales V. Returning home after fire: How fire may help us manage the persistence of scrub-steppe specialist bird populations. *Biodiversity and Conservation*, 2018, vol. 27, iss. 12, pp. 3087–3102. <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1586-y>

Root T. L., Price J. T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C., Pounds J. A. Fingerprints of Global Warming on Wild Animals and Plants. *Nature*, 2003, vol. 421, pp. 57–60.