

УДК 598/20(575.2)(04)
doi: 10.17223/19988591/44/5

Э. Давранов

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

Пространственно-типологическая структура летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта (Тянь-Шань)

Исследования, послужившие основой для настоящего сообщения, частично выполнены по программе ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. Проект № АААА–А16–116121410122–4.

Выполнена классификация и выявлена структура летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта. С помощью линейной качественной аппроксимации рассчитана информативность полученных представлений. Проведено сравнение суммарных показателей орнитокомплексов Киргизского хребта, восточной части Иссык-Кульской котловины (Кыргызстан) и гор Алтая. В населении птиц выявлено участие семи типов фауны. В среднем по региону по обилию преобладают представители транспалеарктов, европейских, средиземноморских, китайских и монгольских видов. Основные тренды в летне-осеннем и осеннем населении птиц Киргизского хребта связаны с абсолютными высотами местности, теплообеспеченностью, облесенностью, увлажненностью, закустаренностью, распашкой, застроенностью и водностью. К наиболее значимым факторам среды, определяющим неоднородность населения птиц в указанные периоды, отнесены водность, продуктивность биоценозов, высотная поясность, облесенность, кормность и влагообеспеченность.

Ключевые слова: орнитокомплексы; организация населения; оценка связи; структура; классификация; факторы среды.

Введение

Летне-осенние и осенние орнитокомплексы из-за послегнездовых кочевок и миграций птиц существенно отличаются от весенне-летних. В этой связи представляет несомненный интерес выявление набора факторов среды, определяющих неоднородность структуры орнитокомплексов в различные сезоны года. Круглогодичные исследования динамики сезонных изменений ранее проводились в Северо-Восточной [1] и Центральной [2] провинциях Алтая, а также на Среднем Урале [3–5]. Подобные исследования в Северном Кыргызстане ранее не проводили. Цель работы – описать изменения структуры населения птиц северного макросклона Киргизского хребта в летне-осенний и осенний периоды и сравнить их со структурными изменениями орнитокомплексов Иссык-Кульской котловины и гор Алтая.

Результаты подобных исследований могут быть использованы при планировании природоохранных мероприятий, оценке эколого-экономических ущербов при реализации хозяйственных проектов и прогнозировании временных изменений. Поэтому проведение подобных работ достаточно актуально.

Материалы и методики исследования

В цикле подобных исследований проанализированы результаты учетов птиц, проведенных круглогодично с 16 июня 1991 г. по 15 июня 1992 г. на северном макросклоне Киргизского хребта. По полученным показателям обилия с помощью метода упорядоченной классификации отдельно для каждого уровня высот (высокогорья, среднегорья, предгорья) выявлены сезонные аспекты населения птиц. В летне-осенний и осенний периоды обследовано по 22 местообитания. Количественные характеристики населения птиц по сезонным аспектам опубликованы ранее [6]. Учеты проведены на маршрутах без ограничения ширины трансекта с последующим пересчетом данных по среднегрупповым дальностям обнаружения [7]. В каждом местообитании с двухнедельной повторностью проходили по 5 км маршрута. Всего за оба сезона пройдено 550 км. По этим данным на основе коэффициентов сходства Жаккара–Наумова с помощью программы факторной классификации [8, 9] выявлены факторы среды, коррелирующие с неоднородностью населения птиц, составлены классификации, по которым построены графы сходства. Оценка силы связи изменчивости орнитокомплексов и факторов среды проведена с помощью линейной качественной аппроксимации [10]. Для сравнения использованы результаты учетов птиц на Алтае [11–15] и в Иссык-Кульской котловине [16]. Названия видов птиц даны по А.И. Иванову [17], кроме чернозобого дрозда, седоголового щегла и маскированной трясогузки, которых вслед за Л.С. Степаняном [18] считали отдельными видами. Названия типов фауны и их состав даны по Б.К. Штегману [19] с некоторыми дополнениями.

Результаты исследования и обсуждение

Выявление закономерностей эколого-географических изменений животного населения обычно проводят по результатам кластерного анализа, которые позволяют не только упорядочить имеющуюся информацию, выявить доминирующие тренды, но и в качественном виде проследить связь неоднородности населения птиц с факторами среды. Поэтому первым этапом таких исследований служит, как правило, классификация сообществ.

Классификация летне-осенних орнитокомплексов

Система населения незастроенной суши

Типы населения:

1. Высокогорный лугово-стланиковый (альпийских и субальпийских лугов, арчовых стлаников и скал, осыпей: лидеры по обилию (%) – малая розовая чечевица (*Carpodacus rhodochlamys* Brandt, 1843) 12, гималайский

вьорук (*Leucosticte nemoricola* Hodgson, 1836) 11, черногрудая красношейка (*Calliope pectoralis* Gould, 1837) и каменка-плясунья (*Oenanthe isabellina* Cretzschmar, 1820) по 6, чечевица (*Corpadacus erythrinus* Pallas, 1770) 5; лидеры по биомассе (%) – клушица (*Pyrhocorax pyrrhocorax* Linnaeus, 1758) 17, сорока (*Pica pica* Linnaeus, 1758) 12, скалистый голубь (*Columba rupestris* Pallas, 1811) 9, кеклик (*Alectoris kakelik* (Falk), J.E. Gray, 1830) 8, темнобрюхий улар (*Tetraogallus himalayensis*, G.R. Gray, 1843) 7; суммарное обилие – 350 особей/км²; биомасса – 25 кг/км²; встречено видов – 53, в том числе фоновых – 34; доля преобладающих типов фауны по обилию (10% и более) – тибетского 38, монгольского 19, китайского 18, европейского 12) (далее эти показатели приведены в обеих классификациях в том же порядке без наименования);

2. Среднегорный лесолугово-степной (еловых, арчовых и пойменных лесов, кустарников, лугов и степей, яблоневых садов и клеверных полей: серая славка (*Silvia communis* Latham, 1787) 11, зарничка (*Phylloscopus inornatus* Blyth, 1842) 10, скворец (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758), черногрудый (*Passer hispaniolensis* Temminck, 1820) и полевой (*P. montanus* Linnaeus, 1758) воробьи по 5; майна (*Acridotheres tristis* Linnaeus, 1766) 12, чёрная ворона (*Corvus corone* Linnaeus, 1758) 9, скворец 8, фазан (*Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758) 7, сорока 6; 814/40; 92/64; европейского 40, средиземноморского 15, транспалеарктов 12, сибирского типа 10);

3. Предгорный полупустынный (полупустынь: хохлатый жаворонок (*Galerida cristata* Linnaeus, 1758) 35, каменка-плясунья 28, полевой жаворонок (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758) 8, плешанка (*Oenanthe pleshanka* Lepeshin, 1770) и грач (*Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758) по 5; грач 28, хохлатый жаворонок 23, чёрная ворона 13, каменка-плясунья 12, сизоворонка (*Coracias garrulus* Linnaeus, 1758) 6; 100/7; 19/12; монгольского 37, средиземноморского 34, европейского 16, транспалеарктов 12).

Система населения селитебных и агроландшафтов

Типы населения:

4. Высокогорный поселковый (майна 54, клушица 23, сорока 15, чёрная ворона 8; майна 31, клушица 29, чёрная ворона 23, сорока 16; 143/30; 4/4; европейского и монгольского по 23);

5. Предгорный поселково-полевой (предгорных крупных и малых поселков, кошар, полей: полевой и домовый (*Passer domesticus* Linnaeus, 1758) воробьи 32 и 25, майна 8, сизый голубь (*Columba livia* Linnaeus, 1789) 6, малая горлица (*Streptopelia senegalensis* Linnaeus, 1766) 5; сизый голубь 25, майна 15, полевой и домовый воробьи 12 и 11, малая горлица 9; 3608/238; 47/42; транспалеарктов 60, средиземноморского 19).

Система населения водно-околоводных сообществ

6. Речной тип населения (горная (*Motacilla cinerea* Tunster, 1771) и маскированная (*M. personata* Gould, 1861) трясогузки 59 и 29%, бурая (*Cinclus pal-*

lasii Temminck, 1820) и обыкновенная (*C. cinclus* Linnaeus, 1758) оляпки по 4, перевозчик 2; горная и маскированная трясогузки 38 и 26, бурая и обыкновенная оляпки 13 и 8, синяя птица (*Myophonus caeruleus* Scopoli, 1786) 10; 1466/39; 6/6; транспалеарктов 65).

Классификация осенних орнитокомплексов

Система населения птиц незастроенной суши

Типы населения:

1. Высокогорный луговой (альпийских и субальпийских лугов: красношапочный вьюрок 41, коноплянка (*Cannabina cannabina* Linnaeus, 1758) 8, клушица 8, гималайский вьюрок 7, бледная завирушка (*Prunella fulvescens* Severtzov, 1873) 6; темнобрюхий улар 36, клушица 18, кеклик 13, альпийская галка (*Graculus graculus* Linnaeus, 1766) 7, сорока 6; 228/15; 25/20; средиземноморского 42, монгольского 24, тибетского 14, европейского 14);

2. Высокогорный стланиковый (арчовых стлаников, скал и осыпей высокогорья: малая розовая чечевица 18, зарничка 13, горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros* Gmelin, 1774) 10, седоголовая горихвостка (*Phoenicurus caeruleocephala* Vigors, 1831) 7, кеклик 5; кеклик 36, клушица 11, сорока 10, малая розовая чечевица 9, альпийская галка 6; 278/21; 30/25; тибетского 37, монгольского 26, сибирского 16);

3. Среднегорный лесолугово-степной (арчовых и еловых лесов, кустарников и луговых степей: черногорлая завирушка (*Prunella atrogularis* Brandt, 1844) 17, зяблик (*Fringilla coelebs* Linnaeus, 1758) 14, зарничка 11, чернозобый дрозд (*Turdus atrogularis* Jaroski, 1819) 6, рыжешейная синица (*Parus rufonuchalis* Blyth, 1849) 6; кеклик 22, чёрная ворона 19, сорока 12, чернозобый дрозд 9, черногорлая завирушка 6; 678/38; 56/35; европейского 32, сибирского 18, китайского 10);

4. Предгорный лесо-полевой (степей, пойменных лесов и полей: полевой и черногрудый воробьи 17 и 7, седоголовый щегол (*Carduelis caniceps* Vigors, 1831) 7, зяблик 6, обыкновенная овсянка (*Emberiza citrinella* Linnaeus, 1758) 5; кеклик 15, серая ворона (*Corvus cornix* Linnaeus, 1758) и фазан – по 14, сорока 7, чёрная ворона 6; 719/57; 62/49; европейского 39, транспалеарктов 28, средиземноморского и сибирского типов – по 10);

5. Предгорный садовый (яблоневых садов: зяблик 35, зарничка 9, крапивник (*Troglodytes troglodytes* Linnaeus, 1758) 8, зеленая пеночка (*Phylloscopus trochiloides* Sandevall, 1837) и перепел (*Coturnix coturnix* Linnaeus, 1758) по 8; сорока 25, зяблик 21, перепел 20, малая горлица 10, серая ворона 6; 216/8; 19/16; европейского 65, сибирского 9);

6. Предгорный полупустынный (полупустынь: чибис (*Vanellus vanellus* Linnaeus, 1758) 27, горная трясогузка 17, хохлатый жаворонок 13, теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817) 8, степной конёк (*Anthus richardi* Vieillot, 1818) 7; чибис 57, чёрная ворона 16, хохлатый жаворонок 6, серая ворона 5,

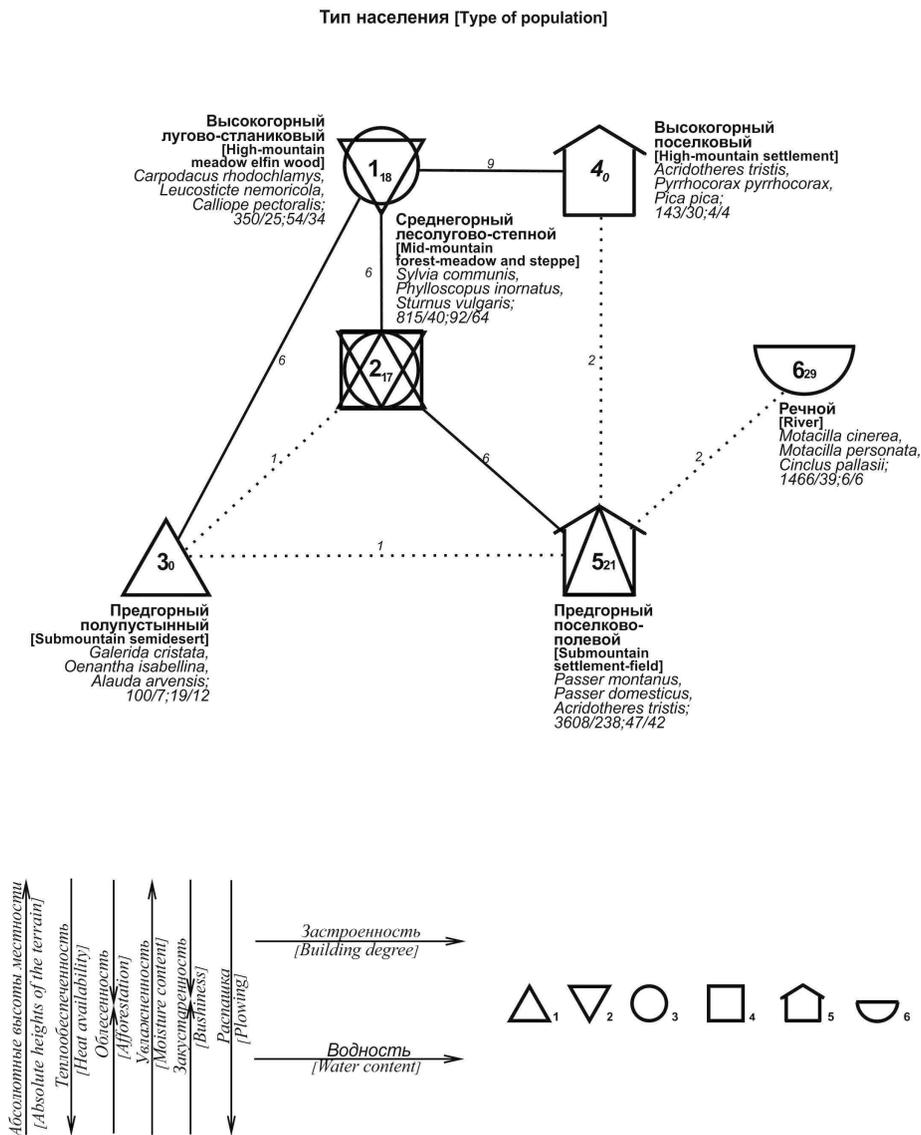


Рис. 1. Пространственно-типологическая структура летне-осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта
[Fig. 1. Spatial and typological structure of the summer-autumn bird population of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge]

перепел 4; 142/13; 17/15; транспалеарктов 53, европейского 14, средиземно-морского 13).

Тип населения [Type of population]

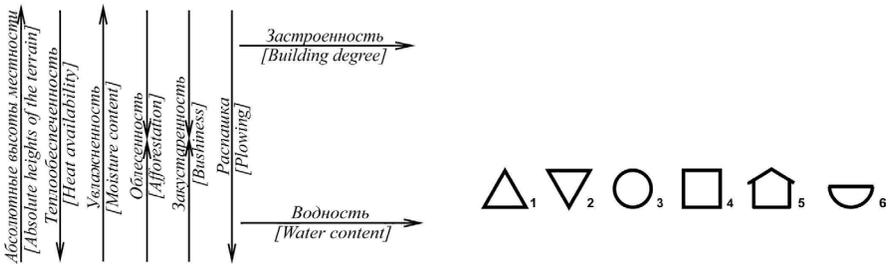
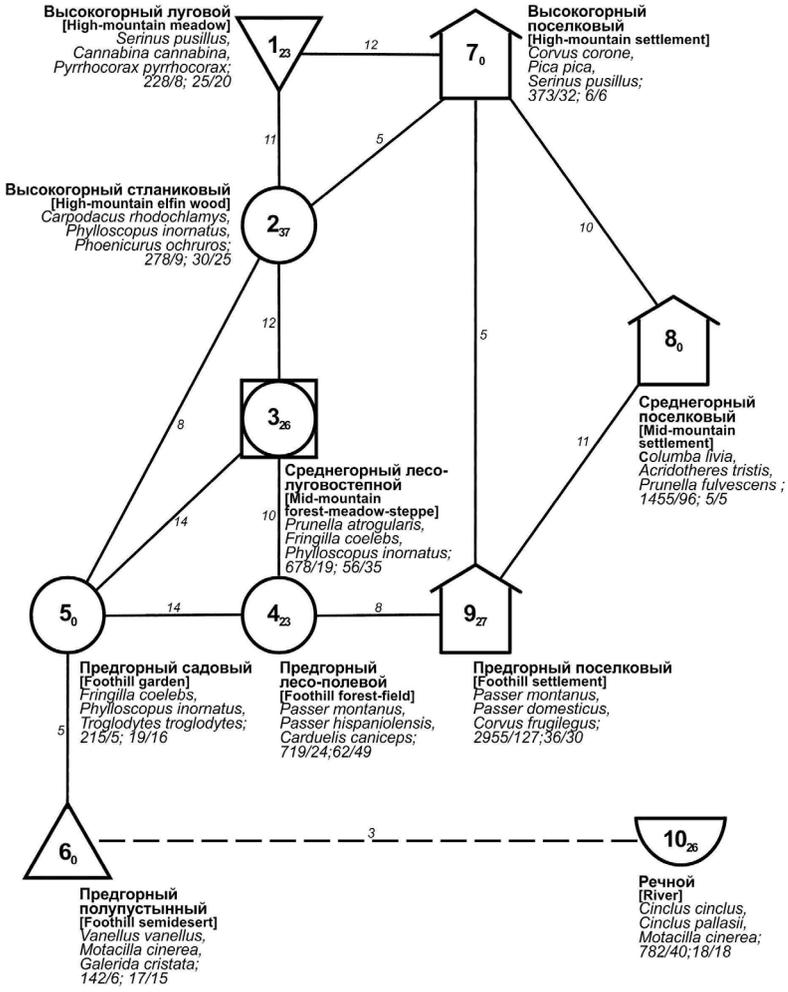


Рис. 2. Пространственно-типологическая структура осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта [Fig. 2. Spatial and typological structure of the autumn bird population of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge]

Система населения птиц застроенной суши

Типы населения:

7. Высокогорный поселковый (чёрная ворона 39, сорока 36, красношапочный вьюрок 9, зяблик 6, клушица 5; чёрная ворона 72, сорока 22, клушица 4; зяблик 0,3, красношапочный вьюрок 0,2; 373/131; 6/6; европейского 81, монгольского 10, средиземноморского 9);

8. Среднегорный поселковый (сизый голубь 43, майна 30, бледная завирушка 13, сорока 11, чёрная ворона 2; сизый голубь 63, майна 18, сорока 13, чёрная ворона 5, бледная завирушка 1; 1455/295; 5/5; средиземноморского 43, монгольского 14, европейского 13);

9. Предгорный поселковый (полевой и домовый воробьи 39 и 20, грач 9, сизый голубь и майна по 6; грач 33, сизый голубь 15, чёрная ворона 11, полевой воробей 8, майна 6; 2955/337; 36/30; транспалеарктов 60, европейского 18, средиземноморского 11).

Система населения птиц водно-околоводных сообществ

10. Речной тип (оляпка 27, бурая оляпка 26, горная трясогузка 17, шилохвость (*Anas acuta* Linnaeus, 1758) 10, белая трясогузка (*Motacilla alba* Linnaeus, 1758) 6; шилохвость 54, бурая оляпка 13, оляпка 10, средний крохаль (*Mergus serrator* Linnaeus, 1758) 9, синяя птица 5; 741/119; 12/12; транспалеарктов 51, китайского 31, сибирского 12).

Пространственно-типологическая структура орнитокомплексов

Графы сходства орнитокомплексов Киргизского хребта иллюстрируют в основном высотно-поясные изменения (рис. 1 и 2). Лишь на реках эти отличия незначимы. В Восточном Прииссыккулье водно-околоводные сообщества на графе образуют вертикальный ряд [16], что обусловлено наличием крупных естественных водоемов. Сходство внутри типов выше, чем между ними. Осенью дифференциация орнитокомплексов выше, чем в летне-осенний период (количество типов населения птиц увеличилось с 6 до 10). Осенью внутреннее и внешнее сходство типов орнитокомплексов за счет миграций увеличивается.

Пространственная организация населения

В оба периода в формировании неоднородности населения птиц отмечено влияние девяти факторов среды (таблица). Наиболее велико воздействие водности и продуктивности биоценозов, ими можно учесть 21–25% дисперсии сходства орнитокомплексов. Несколько менее значимы поясность (абсолютные высоты местности), облесенность, кормность и влагообеспеченность. Еще меньше влияют остальные из перечисленных в таблице факторов. Оценки связи по рассматриваемым сезонам отличаются незначительно.

но. Осенью по сравнению с предыдущим периодом влияние всех факторов почти не меняется, хотя связь с их неразделимыми сочетаниями (режимами) значительно выше.

Сила связи факторов среды и неоднородности летне-осеннего и осеннего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта¹
 [The strength of the connection between environmental factors and the heterogeneity of the summer-autumn and autumn bird populations of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge]

Факторы и режимы [Environmental factors and modes]	Учетная дисперсия [Explained dispersion], %				
	Летне-осенний период, Киргизский хребет [Summer and Autumn period, Kyrgyz ridge]	Осенний период, Киргизский хребет [Autumn period, Kyrgyz ridge]	II половина лета, Северо-Восточный Алтай [II half of summer, North-Eastern Altai]	II половина лета, Северный Алтай [II half of summer, Northern Altai]	II половина лета, Центральный Алтай [II half of summer, Central Altai]
Водность [Water content]	25	22	31	34	9
Продуктивность биоценозов [Productivity of biocoenoses]	21	21	63	–	–
Высотная поясность [Altitudinal zonation]	17	12	20	22	18
Облесенность [Afforestation]	17	16	73	61	38
Кормность [Food capacity]	16	18	63	–	43
Влагообеспеченность [Water availability]	15	16	31	82	23
Закустаренность [Bushiness]	13	13	34	48	21
Состав лесообразующих пород [Forest-forming species composition]	11	9	63	55	34
Застроенность [Building degree]	10	16	5	13	5
Выпас скота [Cattle grazing]	3	2	–	–	–
Распашка [Plowing]	2	1	8	0,2	0,6
Наличие скал и осыпей [Presence of rocks and talus]	1	1	–	–	–
Все факторы [All environmental factors]	73	73	84	92	61
Режимы классификационные [Classification modes]	56	68	76	–	58
Режимы структурные [Structural modes]	62	83	75	–	61

Окончание таблицы [Table (end)]

Факторы и режимы [Environmental factors and modes]	Учтенная дисперсия [Explained dispersion], %				
	Летне-осенний период, Киргизский хребет [Summer and Autumn period, Kyrgyz ridge]	Осенний период, Киргизский хребет [Autumn period, Kyrgyz ridge]	II половина лета, Северо-Восточный Алтай [II half of summer, North-Eastern Altai]	II половина лета, Северный Алтай [II half of summer, Northern Altai]	II половина лета, Центральный Алтай [II half of summer, Central Altai]
Все факторы и режимы [All environmental factors and modes]	85	92	87	–	69

¹ При сравнении показателей, влияющих на население птиц рассматриваемых регионов, для провинций Алтая взяты средние значения указанных показателей.

В летне-осенний период на Киргизском хребте в результате послегнездовых кочевок сходство орнитокомплексов возрастает, а количество выделенных типов птиц сокращается до 6 с 12 и 11 типов по сравнению с предыдущими периодами [20], а осенью увеличивается до 10 типов (см. рис. 1, 2). В среднем по всему Алтаю во второй половине лета количество типов равно семи и почти не изменялось по сравнению с зимними показателями [21]. На Киргизском хребте водно-околоводные орнитокомплексы не образуют вертикального ряда, а на Алтае и в Восточном Прииссыккулье разделены по абсолютным высотам.

На Киргизском хребте значимость продуктивности, облесенности, влагообеспеченности и закустаренности в оба периода почти сходны (см. таблицу). На Алтае в целом влияние состава лесобразующих пород на неоднородность населения птиц больше в 4,6 раза, облесенности и влагообеспеченности – в 3, закустаренности – в 2,6, а кормности – в 2. Это обусловлено наличием на Алтае значительных по площади лесных территорий и большей полноты насаждений. Напротив, застроенность, наличие скал и осыпей и выпас скота больше влияют на орнитокомплексы на Киргизском хребте, но сила влияния распашки больше на Алтае. Интегральная связь со всеми факторами и их сочетаниями (режимами) почти равна во всех рассматриваемых регионах.

Видовое и фоновое богатство в летне-осенний период сравнительно высоко в большинстве местообитаний Киргизского хребта, за исключением полей, полупустынь и рек. Наибольшие показатели характерны для среднегорий (92 и 64 вида соответственно). Для горно-таежных провинций Алтая максимальные значения по видовому и фоновому богатству в основном характерны для лесного пояса: в Северо-Восточном Алтае – 145 и 57 видов, в Центральном – 123 и 39, в Северном – 86 и 38, а по всему Алтаю – 180 и 50. Таким образом, видовое богатство в среднегорьях Алтая значительно больше, чем общее число видов, зарегистрированных на Киргизском хребте

(ранее было указано, что видовое богатства птиц на Киргизском хребте во второй половине лета (летне-осенний период) больше, чем во многих алтайских провинциях [21], однако обобщенный анализ показал обратное), а фоновых видов – меньше. Эта разница связана с длительностью и объемом исследований: на северном макросклоне Киргизского хребта работы вели только в 1991–1992 гг., а на Алтае – 42 года (в 1959–2001 гг.) [12].

Лидирующих видов на Киргизском хребте 27, на Северном и Северо-Восточном Алтае – 29 и 34, по всему Алтаю – 74. Общими лидерами для обеих горных систем были перевозчик, оляпка, сизый голубь, полевой жаворонок, горная трясогузка, маскированная трясогузка, каменка-плясунья, плешанка, серая славка, пеночка-зарничка, чечевица, домовый и полевой воробьи, скворец, клушица, сорока, грач и чёрная ворона. Специфические лидеры для Киргизского хребта – малая горлица, бурая оляпка, хохлатый жаворонок, черногрудая красношейка, гималайский вьюрок, красношапочный вьюрок, малая розовая чечевица, черногрудый воробей и майна. Для Алтая в целом в качестве специфических лидеров отмечены горбоносый турпан (*Melanitta deglandi* Bonaparte, 1850), красношейная поганка (*Podiceps auritus* Linnaeus, 1758), хохлатая чернеть (*Aythya fuligula* Linnaeus, 1758), травник (*Tringa totanus* Linnaeus, 1758), рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* Linnaeus, 1758), деревенская ласточка (*Hirundo rustica* Linnaeus, 1758), горный (*Anthus spinoletta* Linnaeus, 1758) и лесной (*A. trivialis* Linnaeus, 1758) коньки, черноголовый чекан (*Soxycola toquata* Linnaeus, 1766), варакушка (*Cyanosylvia svecica* Linnaeus, 1758), краснобрюхая горихвостка (*Phoenicurus erythrogaster* Gldenstdt, 1775), каменка (*Oenanthe oenanthe* Linnaeus, 1758), рябинник (*Turdus pilaris* Linnaeus, 1758), садовая камышевка (*Acrocephalus dumetorum* Blyth, 1849), теньковка (*Phylloscopus collybita* Vieillot, 1817), бурая пеночка (*Ph. fuscata* Blyth, 1842), пухляк (*Parus montanus* Baldenstein, 1827), поползень (*Sitta europea* Linnaeus, 1758), длиннохвостая овсянка (*Emberiza cioides* Brand, 1843), жемчужный горный (*Leucosticte brandti* Bonaparte, 1850) и сибирский горный (*L. arctoa* Pallas, 1811) вьюрки, горная коноплянка (*Cannabina flavirostris* Linnaeus, 1758) и снежный воробей (*Montifringilla nivalis*, Linnaeus, 1766).

На Киргизском хребте в летне-осенний период наибольшая плотность населения птиц (3608 особей/км²) и биомасса (238 кг/км²) характерны для предгорий, несколько ниже значения отмечены для среднегорий и значительно меньше – для высокогорий. Увеличение суммарного обилия птиц в предгорьях связано, возможно, с повторным размножением синантропных видов [22] и прикочевкой из верхних поясов после гнездования. Суммарное обилие птиц в водно-околоводных сообществах по сравнению с весенним и весенне-летним периодами резко увеличивается в результате размножения (1466 особей/км²), а фоновое богатство уменьшается (6). В целом по Северо-Восточному Алтаю во второй половине лета в период, наиболее близкий к летне-осеннему времени, на Киргизском хребте плотность населения птиц

колеблется от 157 до 851 особей/км², в Северном – в пределах 383–623, в Центральном – 33–528 и в среднем по Алтаю – 36–643. Наибольшие показатели свойственны лесным и лесостепным местообитаниям, минимальные значения характерны для высокогорий. Те же тенденции проявляются и при анализе суммарных показателей биомассы [12].

В рационе птиц Киргизского хребта плодов и семян растений в энергетическом эквиваленте больше, чем на Алтае (в предгорьях – 70% и высокогорьях – 42%). Доля беспозвоночных в питании птиц летом на Киргизском хребте колеблется от 29% по застроенной суше до 91% в полупустынях. Средние значения свойственны для лесных, лугостепных и стланиковых местообитаний. В Северо-Восточном Алтае доля беспозвоночных в рационе птиц больше (52–95% [8]), как и позвоночных. В Северо-Западном Алтае доля беспозвоночных колеблется в пределах от 79 (в среднегорьях) до 96% (в высокогорьях), семян и сочных плодов – от 0,4 до 14%, позвоночных – от 1 до 6% и вегетативных частей растений – от 1 до 7% [14]. В Северном Алтае от 77 до 82% энергетических потребностей птицы удовлетворяют за счет беспозвоночных, за счет семян и плодов – 21% и только 2% – потребляя позвоночных [11]. В летний период в Восточном Прииссыккулье энергетические затраты птицы восполняют преимущественно за счет беспозвоночных [16]. В общем, складывается впечатление, что с увеличением аридизации доля семян и сочных плодов в рационе птиц увеличивается, а беспозвоночных уменьшается.

В летне-осеннее время на Киргизском хребте больше всего птиц кормятся на земле (от 52% в лесолугово-степных типах местообитаний до 98% в полупустынях), в кронах деревьев (в результате послегнездовых кочевок птицы частично покидают облесенные местообитания и концентрируются в степных и антропогенных ландшафтах [11]) и кустарниках – от 2 до 25%, на воде – 9% и меньше всего – в воздухе и на стволах деревьев (0,03–2%). Почти такая же тенденция свойственна Восточному Прииссыккулью [16]. В Северо-Восточном Алтае во второй половине лета от 36 до 84% птиц собирают корм на земле, в кустарниках – от 5 до 38%, в кронах деревьев – 10–35%, в воздухе – до 2%, на стволах деревьев и на воде – до 1% [13]. В высокогорьях Северо-Западного Алтая до 76% птиц собирают корм на земле, в среднегорьях – от 8 до 12%, а в низкогорьях – 24%. В кронах деревьев абсолютное большинство птиц кормится в пределах среднегорий (66–68%), в низкогорьях – 30%, а в высокогорьях – всего 1%. Доля птиц, собирающих корм в кустарниках высокогорий, достигает 23%, в среднегорьях – 16%, а в низкогорьях – 44%. На стволах деревьев в целом по провинции питаются от 0,8 до 4%, в воде – 12%, а в воздухе – до 1% [14].

Отличия в доле особей, собирающих корм в том или ином ярусе растительности, зависят от структурной сложности растительного покрова и кормности местообитаний. Так, наличие деревьев и кустарников естественно снижает долю птиц, собирающих корм на земле. В воздухе и на воде всегда кормится малая часть птиц. Причина этого – в незначительной корм-

ности или специфичности добывания кормов, поскольку не все виды птиц приспособлены к сбору пищи в этих условиях.

В летне-осеннее время на Киргизском хребте представителей китайского, сибирского и тибетского типов фауны встречали чаще в высокогорных местообитаниях, средиземноморских птиц и транспалеарктов – повсеместно, но их было больше в предгорьях и среднегорьях. Птиц европейских и монгольских видов больше по обилию в высокогорьях и предгорьях. Арктические виды отмечены только в высокогорьях и в чрезвычайно малом количестве. Почти таков же фаунистический состав населения птиц на Восточном Прииссыккулье [16].

На Северо-Восточном Алтае во второй половине лета транспалеаркты и представители сибирского и китайского типов фауны доминируют в предгорных и среднегорных поясах. Доля европейских птиц повсеместно велика. Участие остальных типов фауны незначительно. На Центральном Алтае европейские и сибирские виды доминируют в предгорьях и среднегорьях, монгольские и транспалеаркты – только в высокогорьях. На Северном Алтае представители европейского типа фауны в числе доминирующих отмечены во всех поясах; транспалеаркты – в среднегорьях, а сибирские – в предгорьях. На Алтае в целом в это время значимо участие шести типов фауны. Как и на Киргизском хребте, тибетских птиц чаще видели в высокогорьях, транспалеарктов, европейских и китайских птиц – повсеместно, монгольских – в среднегорьях и предгорьях, а сибирских – чаще в высокогорьях и среднегорьях.

Осенью на Киргизском хребте из-за миграций птиц их плотность, биомасса, а также видовое и фоновое богатство больше в предгорных и среднегорных местообитаниях. Состав лидирующих видов в осеннее время сильно отличается от летне-осеннего. Лишь шесть видов из предыдущего периода – сизый голубь, хохлатый и полевой жаворонки, горная трясогузка, оляпка и бурая оляпка – осенью по-прежнему входят в число лидеров.

От 22 до 80% птиц Киргизского хребта осенью питаются преимущественно семенами и сочными плодами и беспозвоночными (6–72%), а также позвоночными животными (1–30%). На земле собирают корм от 31 до 98% птиц, в кронах – 0,4–59 %, в кустах – 0,5–16%, на воде – 60–74 %, а в воздухе – в чрезвычайно малом количестве.

Птиц тибетского и монгольского типов фауны чаще встречали в высокогорьях, последние отмечены еще в предгорьях. Транспалеаркты, сибирские, европейские и средиземноморские птицы входят в число преобладающих во всех поясах. Большее количество китайских птиц зарегистрировано в среднегорьях и предгорьях.

Заключение

Иерархические и структурные классификации населения птиц Киргизского хребта в летне-осенний и осенний сезоны иллюстрируют наличие трех

систем населения: незастроенной и застроенной суши и водно-околоводных местообитаний. Изменения населения двух первых из них значимы, хотя и не полностью совпадают с отличиями в абсолютных высотах местности. Водно-околоводные сообщества птиц образуют единый тип орнитокомплексов независимо от уровня высоты. В летне-осеннее время на Киргизском хребте количество выделенных типов сокращается наполовину по сравнению с предыдущими сезонами (весенний и весенне-летний) из-за послегнездовых кочевок птиц, а на Алтае число выделенных типов почти не изменяется по сезонам.

На Киргизском хребте значимость облесенности, продуктивности, влагообеспеченности и закустаренности в оба периода (лето и осень) почти одинакова. В то же время влияние состава лесообразующих пород, влагообеспеченности, закустаренности и кормности местообитаний в несколько раз больше на Алтае, чем на Киргизском хребте. Напротив, застроенность, выпас скота и наличие скал и осыпей больше влияют на Киргизском хребте. Множественная оценка корреляции с факторами и режимами вместе почти одинаковы по обоим регионам.

На северном макросклоне Киргизского хребта сходство типов населения птиц, а также сила связи с факторами среды выше в осенний период, чем в летне-осенний. По-прежнему на неоднородность орнитокомплексов значимо влияют водность, продуктивность и кормность местообитаний и несколько меньше – облесенность и закустаренность. Еще меньше воздействие абсолютных высот местности, а застроенности, напротив, больше. Влияние всех вместе факторов среды по сравнению с летне-осенним периодом не изменяется, а показатели связи с природно-антропогенными режимами гораздо больше.

Все расчеты проведены в банке данных лаборатории зоологического мониторинга Института систематики и экологии животных СО РАН. За помощь в проведении расчетов автор искренне признателен И.Н. Богомоловой, за выполненные рисунки – М.И. Лялиной, за консультации и редактирование статьи – д-ру биол. наук Ю.С. Равкину и А.В. Макарову.

Литература

1. Равкин Ю.С. Птицы Северо-Восточного Алтая. Новосибирск : Наука, 1973. 375 с.
2. Бочкарева Е.Н. Сезонная динамика населения птиц среднегорий Центрального Алтая // Алтайский зоологический журнал. 2008. С. 58–65.
3. Ливанов С.Г. Сезонная динамика населения птиц Среднего Урала // Сибирский экологический журнал. 2002. Т. 9, № 5. С. 549–564.
4. Ливанов С.Г. Классификация птиц Среднего Урала по сходству распределения // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10, № 3. С. 349–356.
5. Ливанов С.Г. Пространственная организация населения птиц Среднего Урала // Сибирский экологический журнал. 2003. Т. 10, № 5. С. 625–636.

6. Давранов Э. Границы сезонных аспектов населения птиц северного макросклона Киргизского хребта // Алтайский зоологический журнал. 2011. Вып. 5. С. 74–88.
7. Равкин Ю.С., Ливанов С.Г. Факторная зоогеография: принципы и теоретические представления. Новосибирск : Наука, 2008. 205 с.
8. Трофимов В.А. Модели и методы качественного факторного анализа матрицы связи // Проблемы анализа дискретной информации. Новосибирск : Институт экономики и промышленного производства СО АН СССР, 1976. Ч. 2. С. 24–36.
9. Трофимов В.А., Равкин Ю.С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии животных. Л. : Зоологический институт АН СССР, 1980. С. 113–115.
10. Равкин Ю.С., Куперштох В.Л., Трофимов В.А. Пространственная организация населений птиц // Птицы лесной зоны Приобья. Новосибирск : Наука, 1978. С. 253–269.
11. Цыбулин С.М. Птицы Северного Алтая. Новосибирск : Наука, 1999. 519 с.
12. Цыбулин С.М. Птицы Алтая: пространственно-временная дифференциация, структура и организация населения. Новосибирск : Наука, 2009. 234 с.
13. Бочкарева Е.Н., Ирисова Н.Л. Птицы Тигирекского заповедника // Труды Тигирекского заповедника. Барнаул, 2009. Вып. 2. 209 с.
14. Торопов К.В., Граждан К.В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск : Наука-Центр, 2010. 394 с.
15. Бочкарева Е.Н., Ливанов С.Г. Птицы Центрального Алтая: численность, распределение и пространственно-временная дифференциация населения. Новосибирск : Наука-Центр, 2013. 544 с.
16. Касыбеков Э.Ш. Птицы восточной части Иссык-Кульской котловины (численность, распределение и пространственная организация населения) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Академия наук СССР (Сибирское отделение). Новосибирск : Биол. ин-т СО АН СССР; 1990. 23 с.
17. Иванов А.И. Каталог птиц СССР. Л. : Наука, 1976. 275 с.
18. Степанян Л.С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : ИКЦ Академкнига, 2003. 808 с.
19. Штегман Б.К. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. Т. 1, вып. 2. 157 с.
20. Давранов Э. Пространственно-типологическая структура и организация весеннего и весенне-летнего населения птиц северного макросклона Киргизского хребта (Тянь-Шань) // Принципы экологии. 2017. № 2. С. 4–14.
21. Давранов Э. Сезонная и высотно-поясная динамика населения птиц Киргизского хребта (Северный Тянь-Шань) // Вестник Бурятского государственного университета. Биология, география. 2014. Вып. 4. С. 36–43.
22. Янушевич А.И., Тюрин П.С., Яковлева И.Д., Кыдыралиев А., Семенова Н.И. Птицы Киргизии. Фрунзе : Изд-во АН Киргизской ССР, 1960. 272 с.

*Поступила в редакцию 24.05.2018 г.; повторно 05.10.2018 г.;
принята 27.11.2018 г.; опубликована 27.12.2018 г.*

Давранов Эгамберди – н.с. лаборатории зоологического мониторинга, Институт систематики и экологии животных СО РАН (Россия, 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, 11).
E-mail: zm@eco.nsc.ru

For citation: Davranov E. Spatial and typological structure of autumn-summer and autumn populations of birds of the northern macroslope of the Kyrgyz range (Tian Shan). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2018;44:81-98. doi: 10.17223/19988591/44/5 In Russian, English Summary

Egemberdi Davranov

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

Spatial and typological structure of autumn-summer and autumn populations of birds of the northern macroslope of the Kyrgyz range (Tian Shan)

In the autumn-summer and autumn periods, post-nesting migrations significantly change the appearance of spring-summer ornithocomplexes. In this connection, it is of undoubted interest to identify a set of environmental factors that determine the heterogeneity of the ornithocomplexes' structure in the indicated seasons in comparison with the preceding ones. The aim of this research was to describe changes in the structure of the bird population of the northern macroslope of the Kyrgyz ridge during these periods and compare it with the structural changes in the Altai mountains. The results of bird counts conducted from June 16, 1991 to June 15, 1992 on the northern macroslope of the Kyrgyz ridge were analyzed. The seasonal aspects of the bird population were determined by the obtained abundance indicators using the method of ordered classification separately for each level of heights (high mountains, middle mountains, foothills). 22 habitats were surveyed in both periods. The studies were carried out on the routes with no restriction on the width of the transect, with recalculation of the data for the average group detection distances. Within every habitat, 5 km of the route was covered with a two-week repetition. In total, 550 km were covered for both seasons.

The research showed that structural classification of the bird population of the Kyrgyz range in the autumn-summer and autumn seasons illustrates the existence of three systems of bird population: undeveloped, built-up land and water habitats. Water communities of birds form a single ornithocomplex type, regardless of the altitude. In autumn and summer, on the Kyrgyz ridge, the number of allocated types is reduced by half compared to the previous seasons (spring and spring-summer) due to post-breeding dispersal of birds (See Fig. 1 and 2). In autumn, the number of types on the Kyrgyz ridge increases to 10. The importance of afforestation, productivity and altitudinal zonation in both periods is almost the same. The influence of the composition of forest-forming species, water availability, bushiness and food capacity is several times higher in the Altai mountains than on the Kyrgyz ridge (See Table). On the contrary, water content and building degrees, cattle grazing and the presence of rocks and talus have a greater impact on the Kyrgyz ridge. The number of the registered bird species in the Altai is much larger than on the Kyrgyz ridge, and vice versa for background species. There are 26 leading species on the Kyrgyz ridge and 35 in the Altai mountains. The common leaders for both regions were 10. More mountain and synanthropic species are leading on the Kirghiz ridge. In the Altai, there are more forest and wetland species among the leaders. On the Kyrgyz ridge, these are predominantly passerines, and in the Altai, in addition, plate-tailed birds and waders. The total abundance and biomass of birds is greater on the Kyrgyz ridge, the maximum indicators are characteristic of foothill settlements. In the Altai, there are more invertebrates and vertebrates in the birds' diet, as well as vegetative parts of plants, whereas there are more seeds and juicy fruits on the Kyrgyz ridge. In the autumn-summer period on the Kyrgyz ridge and in the Altai, Tibetan birds prevail in the highland belt. Mediterranean birds are rare in the Altai, whereas on the Kyrgyz ridge they are encountered in significant numbers in all belts. Species of the European fauna type in the Altai prevail in all belts, and on the Kyrgyz ridge, mainly, in the foothills and highlands. Birds of the Mongolian fauna type prefer highlands and foothills of the Kyrgyz ridge and foothills and middle

mountains of the Altai mountains. Chinese species were recorded as predominant in the high mountains of the Kyrgyz ridge and in all high-altitude belts of the Altai mountains. The Siberian fauna type is abundantly noted in the high mountains of the Kyrgyz ridge and in the middle mountains and highlands of the Altai. Arctic birds in the Altai were not encountered in the considered seasons, and on the Kyrgyz ridge they were detected in small numbers in the high mountains. The indicators of the total abundance and biomass in autumn are less than in the autumn-summer period. As a result of migration, population density and species richness increased in foothill habitats, whereas on the rest of the territory they decreased. In the diet of birds, the number of seeds and juicy fruits on an energy equivalent basis increases in autumn, and the number of invertebrates decreases. The proportion of birds finding food on the ground was almost unchanged compared with the previous period; that from air and shrubs decreased, and that from other tiers increased. Tibetan and Mongolian species still occur in significant numbers in the highlands in autumn. They were detected also in the foothills. In all belts, in autumn, European and Siberian birds joined the leaders of the previous season due to the autumn migration. There were more Chinese forms in the foothills, in contrast to the autumn-summer period. The strength of the connection with environmental factors is almost identical with the summer-autumn period. The heterogeneity of the ornithocomplexes is significantly determined by water content, productivity and food capacity of habitats and somewhat less by afforestation and bushiness. The absolute height of the terrain affects even less, and the building degree, on the contrary, affects greater. In autumn, the influence of all environmental factors together does not change compared to the autumn-summer period; the indicators of natural-anthropogenic modes are higher.

Thus, the characteristic difference between habitats of arid zones and humid ones is a decrease in the number of types in the second half of summer (summer-autumn period). The total abundance and background richness is greater on the Kyrgyz ridge. Passerines are leaders for the Kyrgyz ridge; waders and plate like birds are leaders for the Altai. In the Altai, forest and water-swamp birds are more prevalent, whereas mountain and synanthropic species predominate in the Kyrgyz ridge. The species composition in both mountain regions are the same, but in different seasons and high-altitude zones the ratio of their abundance and species number varies. In autumn, the spatial heterogeneity of the bird population of the Kyrgyz ridge differs from the previous season: the number of identified population types increases almost twofold.

The paper contains 2 Figures, 1 Table and 22 References.

Key words: ornithocomplexes, environmental factors, population organization, connection evaluation, structure, classification.

Funding: The research was partially carried out within the Fundamental Research Program of the State Academies of Sciences for 2013-2020 (Project No AAAA-A16-116121410122-4).

Acknowledgment: All calculations were performed in the data bank of the laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS (Novosibirsk, Russia). The author is sincerely grateful to IN Bogomolova for help with calculations, to MI Lyalina for the drawings, and to YuS Ravkin, Dr. Sci. (Biol.) and AV Makarov for consulting and editing the paper.

References

1. Ravkin YuS. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya [Birds of the North-Eastern Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1973. 375 p. In Russian
2. Bochkareva EN. Sezonnaya dinamika naseleniya ptits srednegoriy Tsentralnogo Altaya [Seasonal dynamics of the bird population in the Middle Mountains of Central Altai]. *Altayskiy zoologicheskiy zhurnal = Altai Zoological Journal*. 2008;4:58-65. In Russian

3. Livanov SG. Seasonal time course of birds population of the Middle Urals. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2002;9(5):549-564. In Russian
4. Livanov SG. Classification of birds of the Middle Urals by similarity of distribution. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2003;10(3):349-356. In Russian
5. Livanov SG. Spatial organization of the Middle Urals bird population. *Sibirskiy Ekologicheskij Zhurnal = Contemporary Problems of Ecology*. 2003;10(5):625-636. In Russian
6. Davranov E. Granitsy sezonnykh aspektov naseleniya ptits severnogo makrosklona Kirgizskogo khrebta [The boards of season aspects of bird population on the northern macroslope of the Kirgizski range]. *Altayskiy zoologicheskij zhurnal = Altai Zoological Journal*. 2011;5:74-87. In Russian
7. Ravkin YuS, Livanov SG. Faktornaya zoogeografiya: printsipy, metody i teoreticheskie predstavleniya [Factor zoogeography: Principles, methods and theoretical generalizations]. Vartapetov LG, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2008. 205 p. In Russian
8. Trofimov VA. Modeli i metody kachestvennogo faktornogo analiza matritsy svyazi [Models and methods of qualitative factor analysis of the connection matrix]. In: *Problemy analiza diskretnoy informatsii* [Problems of analysis of discrete information]. Mirkin BG, editor. Novosibirsk: Publishing House of the SB of the USSR Academy of Sciences; 1976. pp. 24-36. In Russian
9. Trofimov VA, Ravkin YuS. Ekspress metod otsenki svyazi prostranstvennoy neodnorodnosti zhitvnogo naseleniya i faktorov sredey [Express method for assessing the relationship between the spatial heterogeneity of animal population and environmental factors]. In: *Kolichestvennye metody v ekologii zhitvnykh* [Quantitative methods in the ecology of animals]. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 135-138. In Russian
10. Ravkin YuS, Kupershtokh VL, Trofimov VA. Prostranstvennaya organizatsiya naseleniya ptits [Spatial organization of bird communities]. In: *Ptitsy lesnoy zony Priob'ya* [Birds of the forest zone of the Ob river region]. Ravkin YuS, editor. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1978. pp. 253-269. In Russian
11. Tsybulin SM. Ptitsy Severnogo Altaya [Birds of the Northern Altai]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 1999. 519 p. In Russian
12. Tsybulin SM. Ptitsy Altaya: prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya, struktura i organizatsiya naseleniya [Birds of the Altai: The spatial-temporal differentiation and the population structure and organization]. Novosibirsk: Nauka, Siberian Branch Publ.; 2009. 234 p. In Russian
13. Toropov KV, Grazhdan KV. Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya: 40 let spustya [Birds of the North-Eastern Altai: 40 years later]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ.; 2010. 394 p. In Russian
14. Bochkareva EN, Irisova NL. Ptitsy Tigireknskogo zapovednika [Birds of the Tigirekskiy Reserve]. Barnaul: Proceedings of the Tigirekskiy State Nature Reserve Publ.; 2009. 209 p. In Russian
15. Bochkareva EN, Livanov SG. Ptitsy Tsentral'nogo Altaya: chislennost', raspredelenie i prostranstvenno-vremennaya differentsiatsiya naseleniya [Birds of the Central Altai: Abundance, distribution and spatial-temporal differentiation of the population]. Novosibirsk: Nauka-Center Publ.; 2013. 544 p. In Russian
16. Kasybekov ESh. *Ptitsy Vostochnoy chasti Issyk-kul'skoy kotloviny (chislennost', raspredelenie i prostranstvennaya organizatsiya naseleniya)* [Birds of the Eastern part of the Issyk-Kul basin (number, distribution and spatial organization of the population)]. [CandSci. Dissertation Thesis, Zoology]. Novosibirsk: Biological Institute of the SB RAS; 1990. 23 p. In Russian

17. Ivanov AI. Katalog ptits SSSR [The Bird Catalog of the USSR]. Leningrad: Nauka Publ.; 1976. 275 p. In Russian
18. Stepanyan LS. Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredelnykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) [Summary of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the USSR as a historical region)]. Moscow: ICC of the Academic Book Publ.; 2003. 808 p. In Russian
19. Shtegman BK. Osnovy ornitogeograficheskogo deleniya Palearktiki [Basics of the ornithogeographic division of the Palaearctic]. In: *Fauna SSSR. Ptitsy* [Fauna of the USSR. Birds]. Zernov SA, editor. Moscow-Leningrad: AN SSSR Publ.; 1938;1(2):1-157. In Russian
20. Davranov E. Spatial-typological structure and organization of the spring and spring-summer bird communities of the Northern macroslope of the Kyrgyz ridge (Tien-Shan). *Printsipy ekologii = Principles of the Ecology*. 2017;2(23):4-14. In Russian
21. Davranov E. Seasonal and altitude-belt dynamics of birds communities of the Kirghiz mountain range (Northern Tien-Shan). *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya, geografiya = The Buryat State University Bulletin. Biology, Geography*. 2014;4(2):36-43. In Russian
22. Yanushevich AI, Tyurin PS, Yakovleva ID, Kydyraliev A, Semenova NI. Ptitsy Kyrgyzii [Birds of Kyrgyzstan]. Frunze: Publishing House of the Academy of Sciences of Kyrgyz SSR; 1960. 272 p. In Russian

*Received 24 May 2018; Revised 05 October 2018;
Accepted 27 November 2018; Published 27 December 2018*

Author info:

Davranov Egemberdi, Researcher, Laboratory of Zoological Monitoring, Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 11 Frunze Str., Novosibirsk 630091, Russian Federation.

E-mail: zm@eco.nsc.ru