

ОРНИТОКОМПЛЕКСЫ РАВНИННЫХ И ГОРНЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО ВЬЕТНАМА: ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ТРОФИЧЕСКИМ ГИЛЬДИЯМ

ТРУНОВ В.Л. ^(1,2,4), ПАЛЬКО И.В. ^(1,2), ГОГОЛЕВА С.С. ^(1,2,3), ВАСИЛЬЕВА А.Б. ^(1,2,4),
ЧАН МИНЬ ТЬЕН ⁽²⁾, КАЛЯКИН М.В. ⁽³⁾

1. ВВЕДЕНИЕ

Птицы представляют собой один из важных элементов экосистем, а их видовой состав и численность отдельных видов на определённой территории могут служить индикатором состояния местообитаний [1÷5]. Птицы удобны в качестве модельных объектов при исследованиях состояния биоценозов благодаря относительной простоте наблюдения за ними и проведения учётов численности, а их видовой состав для большинства территорий хорошо изучен. Один из перспективных подходов при использовании птиц в качестве индикаторов состояния местообитаний заключается в группировании видов в надтаксономические объединения по экологическим признакам [6]. При полном понимании того, что экологическая ниша каждого вида уникальна, при исследовании сообществ птиц было предложено обращаться и к понятию гильдии [7] - группы видов, использующих один и тот же тип ресурсов сходным образом. В подавляющем большинстве работ гильдии выделяют на основании данных о рационе и кормовом поведении видов [5, 7, 8]; здесь и далее в этом случае для их обозначения используется термин «трофическая гильдия».

Можно надеяться на то, что анализ состава и структуры орнитокомплексов разных лесных территорий позволит связать обнаруженные различия с общими отличиями изученных биоценозов, в том числе в степени их нарушенности. При этом предполагается рассматривать представленность на разных территориях одних и тех же крупных трофических гильдий, общую численность и биомассу образующих её птиц и ряд других характеристик птиц различных местообитаний.

Значительное число исследований трофических гильдий лесных птиц в контексте привязки к конкретным биоценозам выполнено в Новом Свете, анализ данного вопроса для птиц Юго-Восточной Азии содержится в небольшом числе работ [3, 9÷12]. Целью данной работы является сравнение состава и структуры орнитокомплексов нескольких районов юга Вьетнама для выявления самых общих закономерностей распределения птиц различных трофических гильдий в горных и равнинных тропических муссонных лесах.

2. МЕТОД И МАТЕРИАЛЫ

Для анализа были выбраны 5 охраняемых природных территорий на юге Вьетнама, расположенных на разных высотах (от 30 до 2300 м над ур. м.) и различающихся типом рельефа и характером растительного покрова. Полевые исследования проводили в национальном парке Йокдон (провинция Даклак) в

апреле, мае и декабре в 2011 и 2014 гг. (всего 30 дней), биосферном заповеднике Донгнай (на территории бывшего лесхоза Мада, провинция Донгнай) в феврале и мае 2013 г. (всего 16 дней), национальном парке Бузямап (провинция Биньфыюк) с января по июнь, в ноябре и декабре в 2013 и 2014 гг. (всего 94 дня), в национальном парке Бидуп-Нуйба в феврале, марте и апреле в 2014, 2015 и 2016 гг. (всего 50 дней) и в национальном парке Чуянгсин в марте-мае 2012-2014 гг. (всего 48 дней).

Краткая характеристика районов полевых исследований (Рис. 1).

1) Национальный парк Йокдон. Район работ ($13^{\circ}00' \text{ N}$, $107^{\circ}46' \text{ E}$) расположен на высотах от 200 до 480 м над ур. м. и представлен в основном равнинным листопадным низкоствольным (6-12 м) разреженным лесом с преобладанием деревьев сем. *Dipterocarpaceae*, местами с густым подлеском из бамбука и папоротников. Встречаются высокоствольные полулистопадные галерейные леса вдоль крупных рек и участки полидоминантного муссонного леса на возвышенностях около 400 м над ур. м., что создаёт относительно высокую биотопическую мозаичность.

2) Территория бывшего лесхоза Мада (биосферный заповедник Донгнай). Район работ ($11^{\circ}18' \text{ N}$, $107^{\circ}05' \text{ E}$) расположен на высотах 30-80 м над ур. м. и представлен нарушенным и частично восстановленным равнинным муссонным высокоствольным (до 35-50 м) лесом сложной ярусной структуры с доминированием деревьев сем. *Dipterocarpaceae*. Местами встречаются старые вырубки, плантации и заброшенные лесовозные дороги.

3) Национальный парк Бузямап. Район работ ($12^{\circ}19' \text{ N}$, $107^{\circ}25' \text{ E}$) расположен на высотах от 250 до 550 м над ур. м. и представлен меридиональными цепями холмов, разделённых узкими долинами с обилием ручьёв. Территория занята относительно однородным высокоствольным (до 45 м) муссонным полидоминантным лесом сложного ярусного состава. Местами встречаются бамбучники.

4) Национальный парк Бидуп-Нуйба. Район работ ($12^{\circ}06' \text{ N}$, $108^{\circ}39' \text{ E}$) расположен на высотах 1800-2300 м над ур. м. и представлен склонами горы Бидуп, покрытыми горным тропическим вечнозелёным высокоствольным (до 35 м) полидоминантным лесом с преобладанием деревьев сем. *Fagaceae*, а также участками криволесья высотой до 10 м. Местами встречаются скальные выходы и заросли низкорослого бамбука и папоротников, обильны мелкие ручьи. У нижней границы района работ расположены участки сухих разреженных сосняков.

5) Национальный парк Чуянгсин. Район работ ($12^{\circ}22' \text{ N}$, $108^{\circ}21' \text{ E}$) расположен на изрезанных ручьями склонах горы Чупанфан на высотах от 1700 до 2100 м над ур. м., покрытых горным тропическим вечнозелёным высокоствольным лесом с преобладанием деревьев семейств *Fagaceae* и *Pinaceae*, с густым подлеском и обилием папоротников.

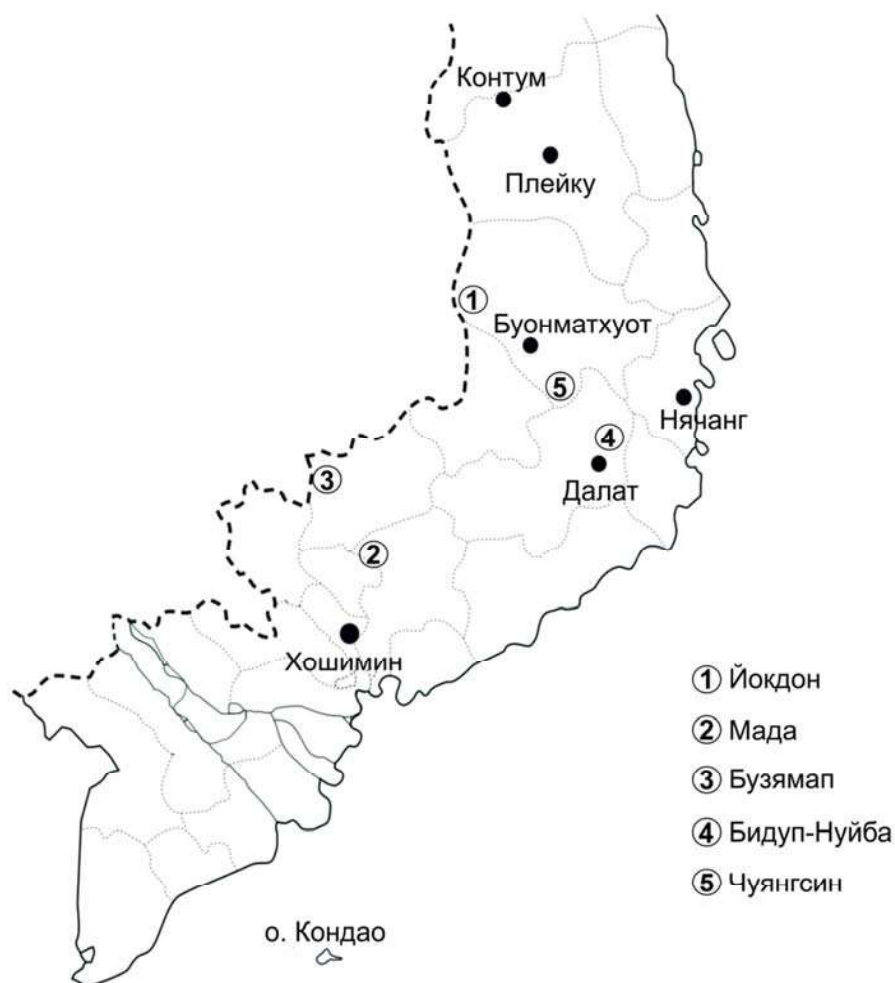


Рис. 1. Места проведения полевых исследований в южном Вьетнаме

Сбор данных по видовому составу и активности птиц проводили в ходе наблюдений на маршрутах в разное время суток, при точечных наблюдениях с использованием укрытия (засидки), наблюдательных вышек и видеокамер, а также при отлове птиц паутинными сетями и акустическом обследовании территорий. В ходе наблюдений регистрировали вид, характер активности, ярусную приуроченность, тип корма и особенности кормодобывательной деятельности встреченных птиц; показатели численности в данной работе не учитывали.

В фокусе настоящего исследования находились исключительно лесные орнитокомплексы, поэтому из анализа исключены зарегистрированные на изученных территориях водоплавающие и околоводные виды открытых пространств, биология которых связана с большими водоёмами, и виды, встреченные на открытых травянистых и кустарниковых пространствах (гусеобразные, веслоногие, аисты, цапли, ржанкообразные, пастушковые,

рыбоядные дневные хищники, некоторые зимородки и воробьиные). С другой стороны, в анализ включены виды, обычно ассоциированные с открытыми пространствами, но регулярно отмечаемые в лесных массивах, а также виды, жизнь которых связана с небольшими реками и ручьями под пологом леса.

При работе в горных лесах в анализе учитывали только те виды птиц, которые встречались на высотах более 1500 м над ур. м.

Анализ сходства видового состава орнитокомплексов изученных равнинных и горных территорий проводили путем вычисления индекса сходства (коэффициента Сёренсена, K_S); дендрограмму строили с помощью инструментов кластерного анализа (метод одиночной связи) в программе Statistica.

Распределение зарегистрированных видов по трофическим гильдиям осуществляли на основе результатов многолетних наблюдений авторов за кормовым поведением птиц, данных о составе корма птенцов и данных прямого анализа пищевых спектров; в некоторых случаях дополнительно использовали данные литературы [9, 13÷18]. Отнесение того или иного вида птиц к определенной гильдии производили, принимая во внимание сведения о пищевом ресурсе (беспозвоночные, позвоночные, сочные плоды, сухие плоды и семена, нектар или сочетание животных и растительных кормов), доминирующем в рационе взрослых птиц и птенцов, а также о ключевых морфо-функциональных адаптациях видов. Один и тот же вид относили к той же самой гильдии во всех исследованных орнитокомплексах.

В работе использовали таксономию, принятую в 6-й версии The Clements Checklist of Birds of the World [19].

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего при исследованиях пяти охраняемых территорий зарегистрировали 291 вид птиц, входящих в состав равнинных и горных лесных орнитокомплексов. Наибольшим видовым богатством отличается национальный парк Йокдон, где отмечены 139 видов птиц. Вероятно, это связано с мозаичностью и разнообразием местообитаний, представленных как характерными для юга Вьетнама полидоминантными галерейными лесами, так и зональным низкорослым разреженным листопадным диптерокарповым лесом. Высокое видовое разнообразие также отмечено в равнинном лесу Бузямап (134 вида), отличающемся большей однородностью местообитаний; наименьшее видовое богатство из всех равнинных лесов отмечено в Мада (112 видов): предположительно, это связано с заметной нарушенностью данного массива в результате массовых рубок в недавнем прошлом. Горные леса Бидуп и Чуянсин в целом отличаются меньшим видовым разнообразием по сравнению с равнинными сообществами: для лесных орнитокомплексов выявлены, соответственно, 95 и 84 вида.

Наибольшее число уникальных, то есть отмеченных только на одной исследованной территории видов, зафиксировано в национальном парке Йокдон - 34 из 139 видов (24,5%). В орнитокомплексах лесов Бузямап, Мада, Бидуп и Чуянгсин уникальными оказались, соответственно, 23 (17,2%), 13 (11,6%), 22 (23,1%) и 9 (10,7%) видов. При этом своеобразие горных орнитокомплексов во многом связано с высоким разнообразием здесь тимелий, дроздов и мухоловок. Специфические для равнинных лесов таксоны более разнообразны, среди них привлекает внимание обилие видов дятлов, дневных хищников и сов.

Общими для всех районов исследований оказались только пять видов: щетинистая кукушка (*Cacomantis sonneratii*), серый дронго (*Dicrurus leucophaeus*), сорокопутовый и мухоловковый личинкоеды (*Coracina macei*, *Hemipus picatus*), а также канареечная мухоловка (*Culicicapa ceylonensis*).

Степень сходства и различия видового состава орнитокомплексов равнинных и горных лесных сообществ отражена на Рис. 2.

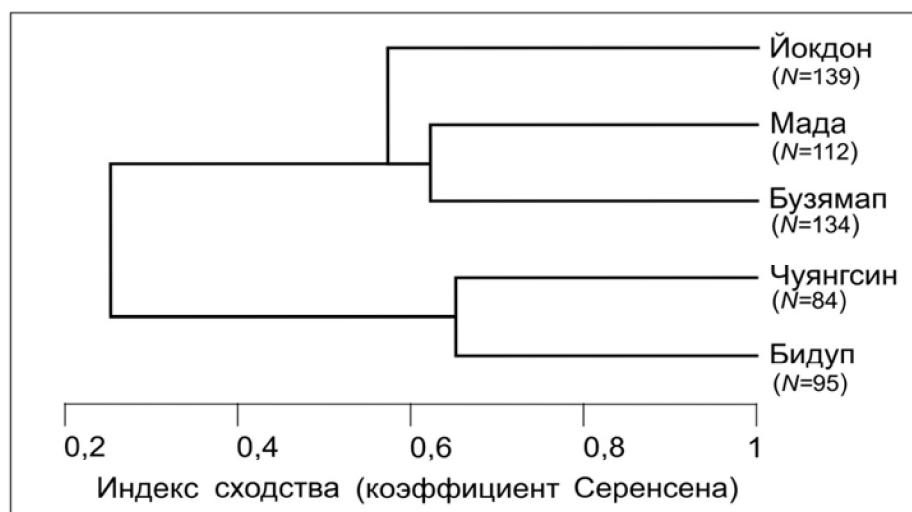


Рис. 2. Сходство видового состава орнитокомплексов пяти исследованных территорий юга Вьетнама; N - общее число видов, отмеченных на данной территории

Наибольшее сходство видового состава, как и ожидалось, демонстрируют орнитокомплексы горных лесов Бидуп и Чуянгсин ($K_S=0,65$), расположенных на Далатском плато, а также орнитокомплексы равнинных лесных массивов Мада и Бузямап ($K_S=0,62$), лежащих у подножия южной оконечности хребта Чыонгшон (Рис. 2). При этом орнитокомплекс значительно более удаленного от этих территорий светлого диптерокарпового леса Йокдон в целом весьма сходен с другими равнинными комплексами (K_S равен 0,49 и 0,57), хотя отличается от них, в частности, большим обилием видов, тяготеющих к открытым и опушечным местообитаниям (принии *Prinia polychroa* и *P. rufescens*, красношапочная тимелия

Timalia pileata, удод *Upupa epops*); здесь же наиболее богато представлены дятлы (12 видов), совы (7 видов) и дневные хищники (10 видов), что, вероятно, обусловлено структурой низкоствольного леса.

При этом сходство между орнитокомплексами равнинных и горных лесов очень невелико (коэффициент Сёренсена от 0,13 до 0,25) и в значительной мере обеспечивается видами, распространение которых обусловлено не столько типом лесного биотопа, сколько наличием в нём определенных стадий. Так, некоторые виды ассоциированы с лесными ручьями (например, вилхвостки *Enicurus* или синяя птица *Myophonus caeruleus*). В свою очередь, дневные хищники, например, хохлатый змееед *Spilornis cheela*, встречаются в крайне разнообразных местообитаниях в связи с тем, что их обширные индивидуальные участки покрывают большие территории на разных высотах. При сравнении между собой равнинных и горных орнитокомплексов оказывается, что в целом равнинный орнитокомплекс национального парка Бузьямап демонстрирует наиболее близкое (среди других рассмотренных равнинных орнитокомплексов) сходство с горными сообществами Бидуп и Чуянгсин (K_S равен 0,19 и 0,25, соответственно), что связано, вероятно, с холмистым рельефом данного района, промежуточным уровнем высот и распространением здесь некоторых видов, характерных для горных лесов (длиннохвостый рогоклюв *Psarisomus dalhousiae*, коричневоголовая питта *Pitta oatesi*, чернобурый бородастик *Megalaima oorti* и др.).

Анализ экологической структуры исследуемых орнитокомплексов был основан на упрощённом разделении видов птиц по трофическим гильдиям. Это деление в значительной мере условно: так, например, даже специализированные фруктоядные птицы регулярно потребляли животный корм (беспозвоночных и, нередко, позвоночных), а многие насекомоядные и хищные птицы время от времени потребляли сочные плоды или нектар; кроме того, состав корма конкретного вида мог меняться по сезонам [14, 16]. Преобладание того или иного вида корма в рационе и специфические адаптации птиц определяют их более тонкое расхождение по экологическим нишам.

Изученные орнитокомплексы сложены следующими трофическими гильдиями:

- Условно насекомоядные: птицы, основу корма которых составляют членистоногие (насекомые и их личинки, пауки) и некоторые другие беспозвоночные (моллюски, черви). Эту обширную гильдию составляют представители воробьиных и неворобьиных птиц - дятлообразные, ракшеобразные, кукушки, козодои, питты, рогоклювы, личинкоеды, дронго, мухоловки, тимелии и др.;

- Условно хищные: птицы, важную часть рациона которых образуют позвоночные. Это дневные хищники (представители сем. Accipitridae и Falconidae), совы (*Otus*, *Glaucidium*, *Ninox*, *Ketupa*, *Bubo*, *Strix*, *Phodilus*),

шпорцевые кукушки (*Centropus*), лесные зимородки (*Halcyon*, *Lacedo*, *Ceyx*) и врановые (*Corvus*, *Cissa*, *Dendrocitta*, *Crypsirina*, *Temnurus*, *Garrulus*). Отдельные виды данной гильдии питаются также беспозвоночными и иногда растительным кормом;

- Условно фруктоядные: птицы, важную часть рациона которых составляет мякоть сочных плодов. Все они обязательно употребляют также животный корм, но мякоть плодов играет ключевую роль в их питании, а также часто и в выкармливании птенцов; большинство видов массово фуражируют на плодовых деревьях. Характерные представители данной гильдии - бородастики (*Megalaima*), птицы-носороги (*Buceros*, *Anthracoceros*, *Aceros*, *Anorrhinus*), голуби (*Treron*, *Ducula*), иволги (*Oriolus*), бюльбюли (*Pycnonotus*, *Alophoixus*, *Iole*, *Hypsipetes*, *Hemixos*) и цветоеды (*Dicaeum*);

- Условно нектароядные: птицы, приспособленные к питанию нектаром и регулярно фуражирующие на цветущих растениях, хотя членистоногие тоже могут занимать важное место в их рационе. Представители данной гильдии - нектарницы (*Arachnothera*, *Anthreptes*, *Aethopyga*, *Cinnyris*, *Leptocoma*);

- Условно семеноядные: птицы, потребляющие в основном сухие плоды и семена растений, хотя могут добавлять в рацион плоды и членистоногих. Характерными представителями являются попугаи (*Psittacula*), некоторые голуби (*Chalcophaps*, *Streptopelia*, *Macropygia*), амадины (*Lonchura*) и воробьи (*Passer*);

- Условно всеядные: птицы, употребляющие широкий спектр растительной и животной пищи, включая разнообразных беспозвоночных и мелких позвоночных, семена, плоды и зелёные части растений. Основные представители данной гильдии - курообразные (*Arborophila*, *Gallus*, *Lophura*, *Polyplectron*) и трёхперстки (*Turnix*).

Экологическая структура орнитокомплексов, описанная в терминах трофических гильдий, демонстрирует интересные сходства и различия между равнинными и горными сообществами (Рис. 3).

В целом орнитокомплексы всех исследованных районов имеют трофическую структуру, характерную для тропических сообществ [20, 21], в которых основная часть видов представлена птицами, питающимися беспозвоночными, при значительном числе видов, использующих как растительные, так и животные корма.

При имеющихся различиях в видовом составе и видовом богатстве орнитокомплексы равнинных лесов разного типа - и полидоминантных, и листопадных диптерокарповых - имеют чрезвычайно похожую трофическую структуру. Горные леса также сходны между собой по этому признаку, и при этом отличаются от равнинных. Можно заключить, что выявленная экологическая структура служит устойчивой характеристикой каждого типа сообществ, предположительно обеспечивая наиболее полное освоение птицами кормовых ресурсов.

Наибольшую долю во всех орнитокомплексах образуют представители гильдии условно насекомоядных птиц. Однако, в структуре равнинных сообществ на эту гильдию приходится от 51,8 до 55,9% видового состава, тогда как в горных лесах эта доля заметно возрастает - до 64,3% и 69,5% в лесных массивах Чуянгсин и Бидуп, соответственно. При этом по абсолютным показателям число видов в гильдии насекомоядных в относительно богатых равнинных и относительно бедных в плане видового разнообразия горных лесах различается не очень сильно, составляя 60-75 и 54-66 видов, соответственно. Напротив, разнообразие хищников заметно снижается в горных сообществах по сравнению с равнинными в процентном отношении (9,5-11,9% и 16,0-17,9%, соответственно), а по абсолютному числу видов оказывается меньше примерно вдвое: 9-10 и 18-25, соответственно. Так же существенно уменьшается разнообразие фруктоядных птиц: с 17,0-17,3% (19-24 видов) в равнинных лесах до 12,6-15,5% (12-13 видов) в горных. Гильдии нектароядных, семеноядных и всеядных птиц во всех орнитокомплексах составляют небольшую часть, при этом в горных лесах они представлены ещё беднее, чем на равнинах: примерно в два-три раза по числу видов (от 3 до 8 в равнинных лесах и от 1 до 3 в горных). Показательно, однако, что во всех типах изученных лесов представлены все основные гильдии, даже если видовое разнообразие их представителей очень невелико.

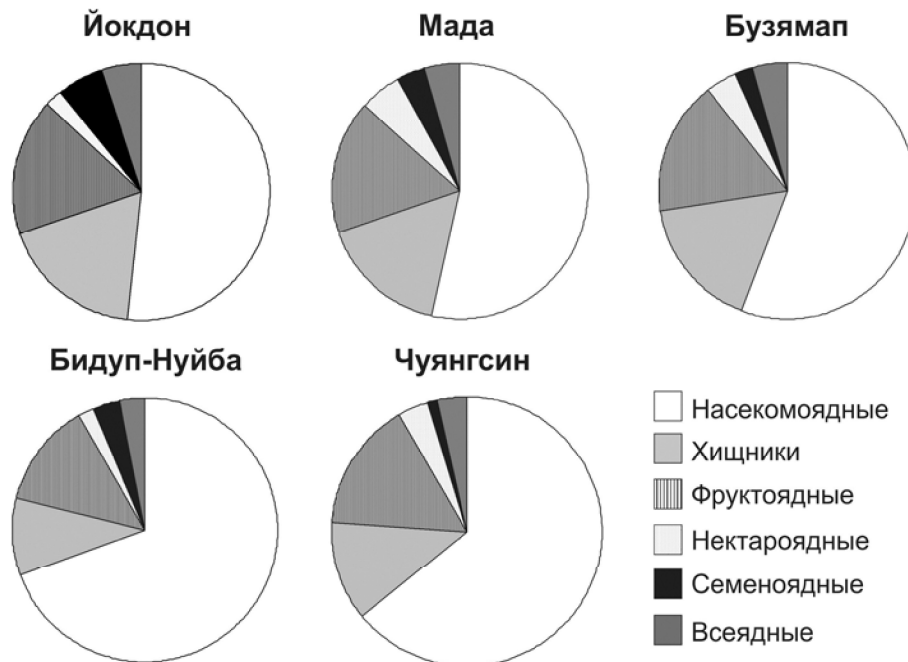


Рис. 3. Распределение видового разнообразия птиц по гильдиям в 5 лесных биоценозах южного Вьетнама.

При этом каждый орнитокомплекс имеет свои характерные черты, связанные с особенностями биологии составляющих его видов: так, например, в горном лесу Бидуп гильдия семеноядных птиц включает характерные виды, ассоциированные с сосняками (чиж *Carduelis monguilloti*, клёст *Loxia curvirostra*), а в светлых диптерокарповых лесах парка Йокдон вклад в эту гильдию вносят обитатели открытых и опушечных биотопов - воробей *Passer montanus* и амадина *Lonchura punctulata*.

При анализе различных орнитокомплексов была выдвинута гипотеза о том, что видовой состав разных трофических гильдий в равнинных и горных сообществах будет различаться в разной степени. Так, можно предположить, что хищники менее привязаны к определённому типу леса, чем, например, фруктоядные птицы. Если для первых древостой является в первую очередь сложной средой, в которой скрывается кормовой ресурс, и его породный состав, очевидно, не очень важен, то для вторых состав древостоя имеет решающее значение, поскольку растения, собственно, и являются источником корма. В связи с тем, что породный состав растительного сообщества в равнинных и горных биоценозах существенно различается, можно ожидать, что видовой состав хищников в них будет различаться меньше, чем состав фруктоядных птиц.

Для проверки этого предположения были сделаны отдельные сравнения для разных биоценозов разнообразие видового состава гильдии хищников и объединенной гильдии «растительноядных» птиц, рацион которых содержит большую часть растительных кормов - фруктоядных, семеноядных и нектароядных.

Полученные результаты показали, что по составу гильдии хищников индекс сходства между равнинным лесом Мада и горными лесами Бидуп и Чуянгсин составляет 0,22 и 0,36, соответственно (это заметно выше, чем индексы сходства K_S орнитокомплексов этих территорий в целом, составляющие 0,13 и 0,14). Напротив, индексы сходства тех же территорий по составу сводной гильдии «растительноядных» птиц значительно ниже общего: так, орнитокомплексы Мада и Чуянгсин имеют лишь один общий «растительноядный» вид - *Irena puella* (индекс сходства по гильдии растительноядных птиц $K_S = 0,04$), тогда как у лесов Мада и Бидуп общих растительноядных птиц нет вовсе ($K_S = 0$).

Следует подчеркнуть, что сходные по общему видовому составу орнитокомплексы лесов Бузямап и Мада, а также Бидуп и Чуянгсин, имеют больший уровень сходства между собой по составу именно «растительноядных» гильдий (K_S равен 0,67 и 0,65, соответственно), чем по составу хищников (K_S равен 0,53 и 0,60, соответственно).

Мы считаем, что выявленные различия в составе и структуре трофических гильдий различных лесных территорий отражают важные различия соответствующих биоценозов по климатическим условиям, по

составу древостоев, сомкнутости полога, ярусной структуре древостоев и другим параметрам. Можно ожидать, что в сильно нарушенных лесах или в районах с неконтролируемым истреблением птиц будет снижено видовое разнообразие и разнообразие гильдий, из-за чего нормальная структура орнитокомплекса будет искажена по сравнению с изученными нами лесными сообществами, не подвергающимися сильному прессу. При этом изучение динамики экологической структуры орнитокомплексов во времени даёт возможность выявлять признаки деградации природных сообществ из-за антропогенных воздействий или естественных изменений, либо, напротив, оценивать успех природоохранных и восстановительных мероприятий.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1) Изучение фауны птиц, населяющих пять лесных массивов на юге Вьетнама, показало, что видовой состав лесных орнитокомплексов до определённой степени сходен между различными равнинными лесами, даже удалёнными друг от друга и имеющими разные породный состав и структуру. Орнитокомплексы горных лесов также очень сходны между собой, однако различия между равнинными и горными лесами весьма велики.

2) Набор и удельные доли трофических гильдий почти идентичны во всех изученных равнинных лесах, независимо от их типа и нарушенности, они также очень сходны в горных лесах; однако, выявлены заметные различия между сообществами равнинных и горных лесов. Это отражает различия в составе и структуре лесов, влияющие на кормовую базу птиц.

3) Объединённая трофическая гильдия птиц, кормовая база которых включает значительную долю растительных кормов (фруктоядных, нектароядных, семеноядных) отличается большим разнообразием в равнинных лесах, нежели в горных. Видовой состав этих птиц более специфичен в каждом типе сообществ, так как зависит от породного состава конкретных лесных массивов. Хищные птицы демонстрируют меньшую специфическую привязанность к конкретным лесным биоценозам.

4) Анализ орнитокомплексов с использованием экологических характеристик видов позволяет комплексно описывать состав и структуру сообществ птиц, а выявленные различия между орнитокомплексами различных территорий отражают существенные различия этих биоценозов.

Благодарности: Авторы благодарят администрацию и сотрудников охраняемых природных территорий, где проводились исследования, за всестороннюю поддержку. Мы очень признательны А.Н. Кузнецову и Нгуену Данг Хою за сведения о растительности и топографии исследуемых районов. Большую помощь в полевой работе нам оказали наши коллеги Ву Мань, Фам Хонг Фыонг, Нгуен Ван Тхинь, До Фонг Лю и С.В. Крусков. Работа выполнена при частичном использовании гранта РФФИ № 15-04-07407.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Turner I.M., *Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence*, Journal of Applied Ecology, 1996, **33**(2):200-209.
2. Canterbury G.E., Martin T.E., Petit D. R., Petit L.J., Bradford D.F., *Bird communities and habitat as ecological indicators of forest condition in regional monitoring*, Conservation Biology, 2000, **14**(2):544-558.
3. Clearly D., Boyle T., Setyawati T., Anggraeni C., Van Loon E., Menken S., *Bird species and traits associated with logged and unlogged forest in Borneo*, Ecological Applications, 2007, **17**(4):1184-1197.
4. Gray M.A., Baldauf S.L., Mayhew P.J., Hill J.K., *The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance*, Conservation Biology, 2007, **21**(1):133-141.
5. Karp D.S., Ziv G., Zook J., Ehrlich P.R., Daily G.C., *Resilience and stability in bird guilds across tropical countryside*, PNAS, 2011, **108**(52):21134-21139.
6. Brooks R., O'Connell T., Wardrop D., Jackson L., *Towards a regional index of biological integrity: the example of forested riparian ecosystems*, Environmental Monitoring and Assessment, 1998, **51**:131-143.
7. Root R.B., *The niche exploitation pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher*, Ecological Monographs, 1967, **37**(4):317-350.
8. Simberloff D., Dayan T., *The guild concept and the structure of ecological communities*, Annual Review of Ecology and Systematics, 1991, **22**:115-143.
9. Калякин М.В., Корзун Л.П., Трунов В.Л., *Характеристика орнитокомплекса равнинного диптерокарпового леса Ма Да (провинция Донг Най, южный Вьетнам)*, Биологическое разнообразие и современное состояние тропических экосистем Вьетнама, Книга 1, Тропическая медицина, Тропцентр-98, Москва-Ханой, 1997, с. 74-113.
10. Zakaria M., Rahim A., *Bird species composition in Ayer Hitam Forest, Puchong, Selangor*, Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science, 1999, **22**(2):95-104.
11. Thinh V.T., *Bird species richness and diversity in relation to vegetation in Bavi National Park, Vietnam*, Ornithological Science, 2006, **5**(1):121-125.
12. Li Sh., Zou F., Zhang Q., Sheldon F., *Species richness and guild composition in rubber plantations compared to secondary forest on Hainan Island, China*, Agroforestry Systems, 2013, **87**(5):1117-1128.
13. Степанян Л.С., *Птицы Вьетнама: По исследованиям 1978-1990 годов*, Изд. Наука, Москва, 1995, 448 с.
14. Калякин М.В., *Трофические адаптации и экология бьюль-бюлей (Rusponotidae, Aves) фауны Вьетнама*. Исследования по фауне. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, Изд. МГУ, Москва, 2002, **44**, 256 с.

15. Калякин М.В., *Материалы к характеристике лесных орнитокомплексов горных массивов Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, юг Вьетнама*. Материалы зоолого-ботанических исследований в горных массивах Би Дуп и Хон Ба, Далатское плато, Южный Вьетнам, Москва-Ханой, 2006, с. 195-249.
16. Трунов В.Л., *Питание бородастиков (Piciformes, Capitonidae) равнинных лесов Южного Вьетнама*, Бюллетень Московского Общества Испытателей Природы, 2012, **117**(1):3-15.
17. Trounov V.L., Vassilieva A.B., *First record of the nesting biology of the red-vented barbet, Megalaima lagrandieri (Aves: Piciformes: Megalaimidae), an Indochinese endemic*, Raffles Bulletin of Zoology, 2014, **62**:671-678.
18. del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & de Juana, E. (eds.), *Handbook of the Birds of the World Alive*, Lynx Edicions, Barcelona. 2017 (retrieved from <http://www.hbw.com/> on 1 September 2017).
19. Clements J.F., *The Clements Checklist of Birds of the World. 6th edition*, Cornell University Press, Ithaca, New York, 2007, 855 p.
20. Pearson D.L., *A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites*, The Condor, 1977, **79**(2):232-244.
21. Bell H. L., *A bird community of New Guinean lowland rainforest. 3 Vertical distribution of the avifauna*, Emu, 1982, **82**:143-162.

SUMMARY

BIRD COMMUNITIES OF LOWLAND AND MONTANE FORESTS IN SOUTHERN VIETNAM: SPECIES COMPOSITION AND TROPHIC GUILDS DISTRIBUTION

Bird communities were studied during field surveys in five protected forested territories in the south of Vietnam: Yok Don National Park, Dong Nai Biosphere Reserve, Bu Gia Map National Park, Bidoup-Nui Ba National Park and Chu Yang Sin National Park. Lowland communities showed higher species diversity than montane ones. The similarity measure of bird species composition was rather high among three lowland forests and between two montane forests, however, few species were common for both lowland and montane communities. The study of the ecological structure of bird communities was based on trophic guilds composition. Six guilds of forest birds were conventionally defined: insectivore, predatory, frugivore, nectarivore, granivore and omnivore. All guilds were presented in all studied bird communities, but their portion varied between lowland and montane forests. The high similarities of guild proportions between all lowland and both montane forests demonstrated, assumingly, that the found ecological structures are stable for each type of community. Although

species composition of trophic guilds varied greatly between lowland and montane communities, the similarity measure was greater among predatory birds and less among “plant-eating” birds (frugivore, nectarivore and granivore guilds combined). Apparently, that reflects greater dependence of “plant-eating” birds upon plant species composition in lowland and montane forests. The complex assessment of bird communities based on species composition and ecological structure can be useful for comparative studies of bird distribution in diverse ecosystems and for temporal monitoring of degrading or restored natural habits.

Keywords: Trophic guilds, similarity of bird communities, tropical forests, national parks, insectivore, frugivore, nectarivore, granivore, omnivore bird species.

Nhận bài ngày 17 tháng 12 năm 2018

Phản biện xong ngày 24 tháng 12 năm 2018

Hoàn thiện ngày 28 tháng 12 năm 2018

⁽¹⁾ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

⁽²⁾ Совместный Российско-Вьетнамский тропический научно-исследовательский и технологический центр

⁽³⁾ Научно-исследовательский Зоологический музей МГУ

⁽⁴⁾ Биологический факультет МГУ