

ISSN 0869-4362

**Русский
орнитологический
журнал**

**2014
XXIII**



**ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
978
EXPRESS-ISSUE**

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м ХХІІІ

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 978

СОДЕРЖАНИЕ

- 773-827 Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 1.
К. Е. МИХАЙЛОВ
-

Редактор и издатель А.В.Бардин
Кафедра зоологии позвоночных
Биолого-почвенный факультет
Санкт-Петербургский университет
Россия 199034 Санкт-Петербург

The Russian Journal of Ornithology
Published from 1992

Volume XXIII
Express-issue

2014 № 978

CONTENTS

- 773-827 The differences in small birds-migrants patterns of distribution within taiga area (= non fragmented massifs of boreal forests): examples based on some model for South-East Siberia passerine species groups. Part 1.
K. E. MIKHAILOV
-

A.V.Bardin, Editor and Publisher
Department of Vertebrate Zoology
S.Petersburg University
S.Petersburg 199034 Russia

Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 1

К. Е. Михайлов

Константин Евгеньевич Михайлов. Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН,
ул. Профсоюзная, д. 123, Москва. E-mail: mikhailov@paleo.ru

Поступила в редакцию 7 марта 2014

Введение в проблему

Понятие ландшафтно-биотопических привязанностей мыслится с середины 30-х годов XX века преимущественно в контексте «конечных причин» (ultimate factors), т.е. как спроецированный на неоднородную географическую поверхность суммарный результат реализации «трёх необходимостей» во взаимоотношениях со средой обитания – а) оптимальных трофических связей, б) защищённости от врагов и в) успешного избегания конкуренции. По мере схематизации понятийного аппарата «эволюционной экологии» (см.: Hutchinson 1957; Лэк 1957; Lack 1971; Одум 1975; Пианка 1981, Бигон и др. 1989) эти представления стали выступать в качестве некоего клише причинного толкования любых явлений эко-географии видов, подвидов и даже региональных группировок у всех без исключения организмов. Несходства в биотопии (распределении, размещении видов вообще), как и коррелирующие с ними несходства в поведенческой экологии (*de facto* очень разной в течение годового цикла жизни особи и нередко также в удалённых частях ареала одного вида), стали мыслиться исключительно как проявления «долгосрочной адаптации», возникающей под действием отбора в течение длительного (= эволюционного) периода времени (о «стратегиях адаптации» см.: Шилов 1977). Ключевым в схематологии учения стало понятие видовой экологической ниши, доведённое почти до абсурда – в сравнении с его исходными постулатами значения, заданными Дж.Гриннелом – в представлении о «таблице ниш», в отношении которого испытывали большие сомнения и такие апологеты учения, как Д.Лэк и Э.Пианка (хороший критический разбор осмысленности понятия «ниша» и его стыковки с принципом конкурентного исключения см.: М.Г.Головатин 1992).

Принципиально важно, что многие математизированные и чрезмерно отвлечённые модели и правила «эволюционной экологии» были сформулированы на основе изучения групп животных (и растений), в принципе неспособных к активной поведенческой коррекции взаимоотношений со средой обитания – на уровне особей и групп особей (социумов) – в быстро меняющихся условиях и реальном историческом времени. Между тем эта способность фактически оказывается ключевым моментом в понимании многих проявлений эко-географии у таких подвижных и сложных организмов с высоко развитой психикой и опосредованной ею социальностью, каковыми являются птицы (Михайлов 1997а, 2003; полагаю, что именно это имели в виду во многих своих работах А.Н.Промптов и А.С.Мальчевский). Всевозможные новые модели «эволюционной экологии», например, такие как source-sink theory (Pulliam 1988), рассматривающие явления эко-географии, в том числе у птиц, в более реальном временном и более динамичном контексте, всё равно, в конечном счёте, опираются на базовую для них крайне формализованную и крайне огрубляющую реальность модель Д.Э.Хаттчинсона (см.: Pulliam 2002)*.

Результаты многолетних работ на полевых стационарах не дают однозначной оценки роли «конечных причин» в объяснении неоднородности населения и деталей распределения птиц в северных ландшафтах (ср., например: Головатин 1992 и Рябицев 1993 с Бурский 2002, 2009а). Эти работы лишней раз показывают, насколько конечные выводы зависят не от фактов самих по себе, а от выбранного масштаба интерполяций и, что может быть даже наиболее значимо, от разных исходных метаубеждений исследователя («исходного концептуального выбора»), которые с неизбежностью канализируют поиск ответов на те или иные вопросы и их (ответов) лексическое оформление (Шишкин 2003). Сам язык осмысления фактов и формы изложения этого осмысления predeterminedены в «концептуальном выборе» и обычно не имеют содержания за его границами (см. там же). Так или иначе, но апелляция к «конечным причинам» не вскрывает операционные механизмы взаимодействия особей с окружением и не объясняет всю сложность, быстроту и нередко разнонаправленность эко-географических событий и процессов у региональных группировок видов птиц в разных частях видового ареала.

В то же время очевидный вывод из вышеуказанных и других мно-

* Конечно же, «старые воззрения» (о более гибких механизмах «разведения» потенциальных конкурентов у птиц и «подгонки» популяций под частные условия среды обитания) не исчезли разом, и бурные дискуссии продолжались весь XX век, однако сторонники математизированных моделей «экономики природы» зачастую попросту игнорировали возражения своих оппонентов. Достаточно сравнить, например, заочную дискуссию О.Хилдена (Hilden 1965) и Д.Лэка (Lack 1971). Впрочем, научные воззрения имеют свою циклику развития, и результаты тех дискуссий воспринимаются сейчас не совсем так, как они воспринимались 20-40 лет назад.

голетних исследований состоит в том, что нет какой-то раз и навсегда жёстко заданной «структуры населения» для каждого вида и регионального комплекса птиц в целом. Во-первых, у большинства мелких видов воробьиных численность сильно колеблется по годам (в 3-6 раз; см.: Рогачёва и др. 1991), а динамика численности во многих случаях не зависит от местных факторов (Бурский 2009б). Во-вторых, распределение (размещение по территории и биотопам) оказывается динамичным даже в пределах «местного ареала» и меняется по годам (в том числе в зависимости от общей численности вида) в любом районе (Мальчевский 2001а,б; 2002, 2005б, 2008, 2012) и при сравнении разных районов внутри большого ареала вида. В-третьих, распределение контролируется прямой реакцией особей на внешние частные обстоятельства (погоду, паводок и т.д.) и активным взаимодействием особей своего и разных видов друг с другом. Даже типы социальной организации поселений могут быть различными у одного и того же вида в разных местах и в одном и том же месте в разные годы (см. ссылки в: Ильина 1996). Не столько многофакторность, сколько «гибкость» контролирующих механизмов с трудом поддаётся математизированным обобщениям за рамками жёстких и упрощённых (по своему и антропоморфичных) представлений об «экономическом детерминизме» в организации поселений и временной динамики жизни таких организмов, как птицы, что интуитивно всегда понималось при разработке «habitat concept» в орнитологии в последние десятилетия (Block, Brennon 1993).

О второстепенной роли «конечных причин», в том числе «трофического фактора» (возможно, определяющего лишь какой-то верхний порог наполнения птицами таёжно-лесного пространства – явление в целом редкое у лесных насекомоядных птиц высоких и средних широт – Мальчевский 2012), косвенно говорят результаты обстоятельных маршрутно-учётных работ, проводившихся в разные десятилетия в сложных по структуре лесах южной половины Приморского края (Назаренко 1971в; Курдюков 2006). Один из главных выводов этих работ заключается в относительной автономности (независимости) местных группировок многих лесных видов от факторов ценотической и географической среды. В частности, «структура населения» (видовой состав и общее обилие особей видов) заметно не меняется вдоль шкалы переходов от ненарушенных (коренных) хвойно-широколиственных лесов к сильно нарушенным (производным) широколиственно-хвойным лесам, несмотря на то, что они иногда сильно отличаются по составу пород, структуре леса и его продуктивности. Большинство лесных видов птиц «не воспринимает» производные леса как принципиально новое образование. Более важным фактором оказывается историческая преемственность массивов леса на конкретных территориях, благодаря чему локальные агрегации птиц и их общий видовой состав прямо наследу-

ются, из года в год, в процессе трансформации леса. В частности, плотность гнездования многих видов лесных птиц оказывается выровненной в разных по составу и продуктивности лесах одной территории (выдела, урочища) и, напротив, сильно отличается в идентичных лесных массивах удалённых географических пунктов (Курдюков 2006, с. 120)*. Другим важным фактором исторической эко-географии птиц выступает быстрое активное расселение видов (подвидов, популяций) на исторической шкале времени (сотни, а иногда всего десятки лет), связанное с направленной дисперсией особей и сопровождающееся освоением иных биотопов, а иногда и иных ландшафтов (Мальчевский 2001а,б; 2005б; Михайлов 1992, 2013а).

Что касается межвидовой конкуренции у мелких насекомоядных видов воробьиных птиц, то в одних случаях она не выявляется совсем, или по крайней мере не очевидна (Головатин 1992, Рябицев 1993, Bourski, Forstmeier 2000, Forstmeier *et al.* 2001); в других случаях (когда вроде бы наблюдается где-то локально), мало соотносится с видом как таксоном, его видовым ареалом в целом и «стратегией долгосрочной адаптации». «Разведение» близких видов (по биотопам, вертикали леса, кормовым и гнездовым микровыделам и микростациям) в ряде случаев имеет место быть, но как показывают детальные исследования (например, на дроздах рода *Catharus* в Северной Америке, см.: Collar 2010), это «разведение» осуществляется по-разному в разных районах совместного обитания одних и тех же сравниваемых видов. Иными словами, речь должна идти не о разведении и изоляции видов как генетических, морфо-экологических и таксономических единиц, а о быстром, активном и целенаправленном (гибком – по-разному в разных районах) взаимном реагировании особей и групп особей нескольких видов на конкретную ситуацию в конкретном месте в конкретное время. Поведенческие механизмы «разведения» настолько тонки и «чувствительны» к конкретной ситуации и настолько не имеют прямого отношения к виду, как таксону, а последствия разведения настолько не стыкуются с «безразмерными» (для понимания явления) хаттчинсовскими нишами, что Н.Коллар характеризует само знакомство с результатами данных работ как «ошеломляющее» (Collar 2010, p. 543)†.

Здесь мы подходим к важному положению о том, что разнообразные модели эволюционной экологии, дедуктивно жёстко стыкуемые с

* Этот важный вывод является веским предостережением против экстраполяции «вслепую» (по картам) видового состава и численности даже казалось бы обычных мелких лесных воробьиных птиц. Реальный узор распределения во многих случаях оказывается сложнее формальной ландшафтно-биотопической основы на территории региона.

† Сам Д.Лэк в своей знаменитой работе об экологической изоляции (Lack 1971) признавал надуманность (предвзятость) большинства примеров «разведения» близких видов по морфологическим признакам и соответствующим им «нишам», приводимых его слишком «усердными» последователями, и трактовал механизмы изоляции очень по-разному в разных конкретных примерах.

генетикой популяций, недооценивают роль гибких социально-поведенческих механизмов в эко-географической истории видов у птиц. Вся видовая и внутривидовая дифференциация форм – в плане их поведенческой экологии и динамичной эко-географии – вынесена у птиц на уровень гораздо более быстротечных процессов и гибких механизмов социальной эволюции (Михайлов 2003), которая в чём-то аналогична, но не тождественна (прежде всего по механизмам наследования и распространения признаков – поведенческих реакций особей и групп особей) собственно биологической (морфогенетической) эволюции.

Определённо с этим уровнем исторической эко-географии (не обозначенным чётко в их время) связывали формирование местных стереотипов поведения у птиц А.Н.Промптов и А.С.Мальчевский. Так или иначе, нельзя забывать, что все постулируемые «конечные причины», мыслимые на шкале абстрактного (эволюционного) времени, в реальном времени – ежедневно, ежечасно, ежеминутно – опосредованы активным перцептивным взаимодействием особей с окружением, за которым у птиц и млекопитающих стоят не простые условно-рефлекторные связи, а проявления активности высокоразвитой «перцептивной психики» (Михайлов 1992, 2013а). Почти всё поведение птиц (вся их поведенческая экология) в конечном счёте сводится к вопросам ориентировочно-поискового поведения на уровне психологии перцепции индивидуумов и групповой психологии социумов. Под этим аспектом взаимодействия со средой обитания («первичные причины» – proximate factors), и подчеркивая возможность активной и по-разному направленной поведенческой реакции особей и групп особей, давно подразумевают сигнальные, или «информационные» отношения (связи) с окружением*.

Сами сложные поведенческие реакции особей – в плане поиска значимых объектов и выбора значимых маршрутов движения (также избегания объектов и маршрутов), и обобщая, – постоянной ситуационной ориентации на основе знания территории во всей её временной динамике (знание инфраструктуры окружения) – можно условно, для краткости, назвать «навигационным поведением» (по аналогии с пониманием термина «навигация» в Интернет-среде, например, «навигация по сайту»). Суть такой «навигации» была удачно отображена Р.Л.Бёме и Д.А.Баниным применительно к кормовому поведению птиц высокогорий: «...маршруты выбираются птицами с учётом их микро-стациональной разнородности, <...> при достаточно равномерном рас-

* Соответственно говорят о сигнально значимом окружении и об оперативной обратной связи с окружением (средой) и т.д. (см.: Hilden 1965 и ссылки там же на статьи G.Bergman, E.Fabricius, von Naartman, P.Palrugren, O.Schnurre, W.Sunkel, ранние работы Д.Лэка и многих других авторов, хотя в то время сигнальные связи нередко понимались слишком упрощённо, по схеме «сигнал – ответ»; см. также работы А.С.Мальчевского в списке литературы).

пределении кормов на маршруте они выбирают время, когда на том или ином участке корм добывается легче. При изменении погоды или во время откочёвки птицы довольно быстро перестраивают систему маршрутов применительно к новым условиям кормодобывания» (Бёме, Банин 2001, с. 42). Подчеркну, что речь здесь идёт как об индивидуально пластичном поведении особей, так и о пластичной базовой стратегии поведения птиц в целом, т.е. о такой норме поведения, которая как раз отражает всю сложность принципиальной организации психики и объясняет целесообразность введения в обиходный язык поведенческой экологии и сравнительной этологии птиц таких понятий как «когнитивная карта» (Э.Толмен) и «перцептивная установка» (У.Найссер) (см.: Михайлов 1992, 2013а).

«Навигационное поведение», как ситуационное ориентировочно-поисковое поведение, – непрекращающееся «сканирование» окружения на основе сложных когнитивных карт особей, может быть адекватным либо неадекватным в плане достижения конечного результата и применительно к запускающей его физиологической мотивации. Если ситуация правильно «прочитана» особью и спровоцировала адекватное поведение, ведущее к цели (в принципе), то говорим о том, что ситуация опознана. Опознание ситуации – важнейший операционный момент поведенческой реакции особи (Михайлов 1992, 2013а). Опознание и сама поведенческая реакция (как «ответ» или «выбор») могут быть стереотипными, вплоть до устойчивого признака экоморфы, подвида и вида («стереотип видового поведения» – Промптов 1940), либо, напротив, индивидуально пластичными, изменчивыми, непредсказуемыми («оппортунистическое поведение» особей). Всё это «записано» в постоянно корректируемые в течение жизни когнитивные карты особей. И всё это «свидетельствует о более высоком уровне психической жизни [птиц], чем часто принято полагать» (Панов 1973, с. 178).

Особо отметим, что стереотипность часто подразумевает врождённость (в том числе и самих перцептивных установок, например, образа гнездовой микростации), но на деле нередко оказывается врождённо-индуцированным, «включённым» через импринтинг, либо даже однозначно приобретённым через подражание и научение, и в конечном счёте воплощённым в поведение группы в виде так называемых социальных традиций (важный «гибкий» механизм социальной эволюции), которые могут распространяться в пределах даже большого поселения (популяции в социальном смысле слова) за очень небольшой отрезок исторического времени.

Литература об оппортунистичном поведении особей птиц огромна. Заметно меньше публикаций о документированной динамике перерастания индивидуального оппортунизма в новые традиции нетипичного поведения группы (см. примеры в: Михайлов 1992, 2013а). Между

тем, адекватное ситуации оппортунистичное поведение (особей и групп особей) проявляется не только в особых критических ситуациях, но и «в норме» в течение всей сезонной динамики жизни птиц – во время регулярной смены условий обитания (во время гнездования, на путях миграции и в местах зимовки); проявляется не только в смене вариантов и самой стратегии «навигации» по территории с различной экологической инфраструктурой, но и в принципиальной смене кормов (животная – растительная пища) и способов добывания корма. Именно в данном контексте надо понимать известные положения о том, что биотоп (местообитание – *habitat*) выступает матрицей, провоцирующей конкретные «экологические стратегии» выживания и оставления потомства (Southwood 1977; Block, Brennan 1993).

Постоянные изменения (по ситуации) в кормовом и общем «навигационном» поведении воробьиных птиц особенно поразительны и хорошо известны, хотя на этом часто не акцентируется внимание в работах по региональной экологии, распределению и взаимоотношению близких видов, поскольку они не укладываются в прокрустово ложе «правил» и прочих отвлечённых установок «эволюционной экологии». То есть за рамками этих правил и моделей, – усвоенных исследователем в «чувствительный период» его образования в качестве жёстких «стереотипов опознания ситуации» – природная ситуация (с птицами) оказывается им неопознанной. Но факт остаётся фактом – все изучавшиеся на северных стационарах и в горных условиях воробьиные птицы легко меняют рисунок поведения (в том числе легко переходят с одних кормов на другие, меняют кормовые выделы и микростанции, время кормления, кормовой субстрат и способы добывания корма) в зависимости от обилия и доступности кормов в разные сезоны и даже в разные (по погодным условиям) дни недели.

«Первичные причины» всегда заслуживают внимания и самостоятельного рассмотрения (на это, в частности, подтекстом указывал и Д.Лэк – Lack 1971), тем более что у социальных организмов с высоко развитой психикой (= активно корректируемым поведением) именно они ответственны за формирование и оптимизацию «бюджета времени и энергии» (дневного, суточного, сезонного и т.д., см.: Ильина 1996), из чего и складывается, по результату, вся поведенческая экология вида (подвида, экоморфы) у птиц и вся его «адаптация к среде обитания» в плане выживания и оставления потомства в конкретном месте и в конкретное время. О «сигнальных связях» особей с ландшафтом и биотопом особенно важно помнить в отношении видов-мигрантов, которые проводят в гнездовых ландшафтах и биотопах меньшую часть года (3-5 месяцев), прибывают в них из визуально и социально иного окружения и должны «решать» все вопросы связи со средой и друг с другом буквально «на ходу», в ограниченное время. Заполняя такой сложный

(хаотичный по структуре), непрерывный и «объёмный» ландшафт, как тайга (здесь и далее – слабо фрагментированное лесное пространство с преобладанием лесов бореального типа), особи многих перелётных видов, особенно мелких птиц, должны испытывать реальные информационные трудности в их взаимодействии с окружением и, в частности, с созданием и поддержанием социально целостных поселений (парцеллярных группировок, или, далее – вокально-гнездовых парцелл). Это тем более верно, что у большинства этих видов самки прибывают весной на несколько дней позже самцов, и должен работать эффективный механизм их быстрой встречи уже на местах гнездования, что в условиях сплошного и протяжённого массива тайги не является столь простой задачей, как может показаться на первый взгляд.

Уже в первые годы наших работ (с 1992 по 2001) по картированию распределения видов птиц в таёжном бассейне реки Бикин на севере Приморского края (Михайлов, Коблик 2013) мы не могли не заметить, что конкретные поселения мелких воробьиных птиц зачастую связаны не столько с собственно биотопом (как типовым структурно-флористическим выделом и кормовой стацией), сколько с определёнными топографическими ориентирами, которыми нередко выступают «линейные трансекты» через тайгу (ручей, гребень хребта, зимник, лесосека, линия высоких вершин деревьев и т.д.), вдоль которых в весьма разных условиях обитания возникают вокально-гнездовые парцеллы некоторых видов мелких воробьиных птиц.

Топографические ориентиры, выступая как сигнальные маркеры местности, организуют распределение особей на последних («кочёвочных») стадиях миграционного потока, обеспечивая через это надёжную встречу самцов и самок и само образование вокально-гнездовых парцелл, более или менее плотных или рыхлых, вне которых особи многих видов певчих птиц чувствуют себя дискомфортно (вплоть до состояния депривации и девиантного поведения), имеют меньше шансов вовремя образовать пару и вырастить потомство и нередко вообще не приступают к размножению.

Парцелла, как социальная единица, оказывается важным условием стимуляции и синхронизации репродуктивного состояния особей (Darling 1938, 1952; Мальчевский 2003; Мальчевский, Пукинский 2009). Поселение гнездовыми парцеллами даёт массу и других преимуществ: эффективное оповещение соседей в случае опасности (неожиданное появление хищника) и возможность коллективной реакции на такую. Кроме того, и безотносительно к «выгоде» аффилиация (стремление к контакту с другими такими же особями) является инстинктивной потребностью высокоразвитой психики, и именно в этом смысле «звуковое общение имеет первостепенное значение для осуществления нормального жизненного цикла всех видов птиц» (Мальчевский 2003,

с. 35). Парцеллы, отличающиеся одна от другой по разным параметрам своей вокальной организации (как целого), выявляются при детальных исследованиях даже в случаях казалось бы диффузного распределения самцов локально многочисленного вида (Симкин, Штейнбах 1984, 1988).

От структурированности парцеллы, – через взаимодействие между её сочленами – зависит и «энергетика» каждой особи (суточный бюджет времени и энергии – Ильина 1996), в конечном счёте важная физиологическая составляющая успеха размножения. В свою очередь, парцеллярная структурированность гнездовых поселений является важным фактором пространственного распределения вида (подвида, экоморфы) внутри исторически базового для него ландшафта (Наумов 1967, 1971; Симкин 1988). У воробьиных птиц эта структурированность выявляется в многообразии форм в плане вариантов взаимоотношений полов, жёсткой и мягкой территориальности, совместного и раздельного использования кормовой территории и т.д. (Иваницкий 2012). Важным операционным механизмом поддержания социального единства поселения выступает песня (звуковая коммуникация), а важной характеристикой песни – её «дальнобойность». Последняя зависит от силы вокала, структуры биотопа и положения поющей птицы в вертикали леса, т.е. выбора ею вокальной микростации (нередко стереотипного элемента поведения). Дистанция слышимости песни напрямую влияет на организацию гнездовой парцеллы, вплоть до её кажущегося вырождения в дисперсное распределение пар.

Направленный сбор данных в этом направлении (т.е. ориентация внимания наблюдателя на такой аспект «предпочтений» и «привязанностей» у лесных птиц) убедил нас в том, что в ряде случаев именно сигнально-топографические ориентиры определяют, в конечном счёте, фиксируемый наблюдателем детальный рисунок распределения гнездовых пар в исторически характерном для вида ландшафте и зачастую провоцируют появление новых поселений в казалось бы не совсем типичном для вида (подвида, экоморфы) ландшафтно-биотопическом окружении. В некоторых случаях «сигнальным ориентиром» оказываются не особые топографические и структурные элементы местности, а сами первые загнездившиеся пары какого-то вида, вокруг которых, на основе поведения «по шаблону» возникают гнездовые парцеллы из нескольких пар разных видов того же рода (например, разных видов «лесных овсянок»), при значительном вакууме в заполнении того же биотопически однородного ландшафта в окружении группировки. В принципе, это обычный механизм возникновения гнездовой парцеллы на основе её «затравки» (первых поющих самцов) по принципу «снежного кома» (см.: Бируля 1971, Рябицев 1993, Мальчевский 2005а), только парцелла в этих случаях оказывается многовидовой. При этом особи

других, в том числе близких видов, по-видимому, выполняют ту же роль социальных стимуляторов размножения (Мальчевский, Пукинский 2009). Необходимо добавить, что птицы хорошо помнят, в деталях, инфраструктуру своих локальных поселений (Иваницкий 2012). Если эта структура включается в когнитивные карты особей, то она неизбежно будет влиять на их «навигацию поведения» («поиск», «опознание», «выбор») на последних стадиях миграционной активности, даже при смене гнездового поселения и района гнездования.

Задачи статьи и краткая характеристика района работ.

В данной статье предлагается рассмотреть в обозначенном выше контексте различные варианты проникновения в выражено таёжную область (и сам характер заполнения особями тайги) разными видами мелких лесных птиц Уссурийского края (как природного региона). Особенно интересно в этом отношении сравнение разных видов внутри нескольких «модельных» родов и семейств («лесные овсянки», пеночки, мухоловки, дроздовые т.д.), имеющих в одних случаях сходную, а в других – отличную постгляциальную историю, но ставших в равной степени обычными видами в таёжно-лесной области севера Приморского края. Вертикальное распределение видов редколесного и безлесного высокогорья Центрального Сихотэ-Алиня было подробно рассмотрено мною ранее (Михайлов 1997б). Здесь лишь отмечу, что для невысоких в целом гор юга Дальнего Востока, где преобладают выровненные платообразные поверхности, более информативно указывать в качестве характеристики вида пределы его распределения в высотных поясах, а не в абсолютных высотах, тем более что значимые для вида и маркирующие пояса особые горные фитоценозы и биотопы связаны с разными высотами на широтах Южного, Центрального и Северного Сихотэ-Алиня.

Материал собирался в бассейне реки Бикин (8 полевых сезонов) и в бассейне среднего Хора, включая его южный приток Катэн (1 сезон), в том числе на разделяющих бассейны рек гористых водоразделах (Хорско-Бикинский водораздел – горы Коенини, массив горы Ко в системе Хора, Зевское и Пейское плато осевого хребта, восточный макросклон Сихотэ-Алиня на широте Бикина) в период с 1992 по 2001 год (см. список опубликованных работ в: Михайлов и др. 1998; Михайлов, Коблик 2013). В разные годы (1990, 1999, 2000, 2001, 2004, 2007) автор имел возможность посетить в весенне-летнее время разные районы южной половины Приморья, что способствовало корректировке собственных представлений о различиях в общей «ландшафтной организации» и степени нарушенности лесов в сравнении юга и севера Приморского края. Методика экстенсивного обследования территории длительными

маршрутами и на временных стационарах описана в предыдущих наших статьях (Михайлов и др. 1998; Михайлов, Коблик 2013); районы работ в бассейне Бикина показаны на рисунке 1. Здесь лишь подчеркнём, что поскольку нас интересовали связи особей с окружением на уровне микровыделов, микростаций и сигнально-топографических ориентиров (а не усреднённая численность в пересчёте на типовой ландшафт или биотоп), то мы практиковали не маршрутные, а фокальные (точечные) учёты с привязкой выявляемых особей и их «вокальных» группировок к конкретной точке ландшафта и биотопа, – с её конкретной структурой и визуальным окружением. Во многих случаях, заметив какую-то закономерность в распределении вида, мы сознательно проверяли возможную связь, инспектируя распределение особей вдоль вероятного топографического ориентира и в стороне от него.

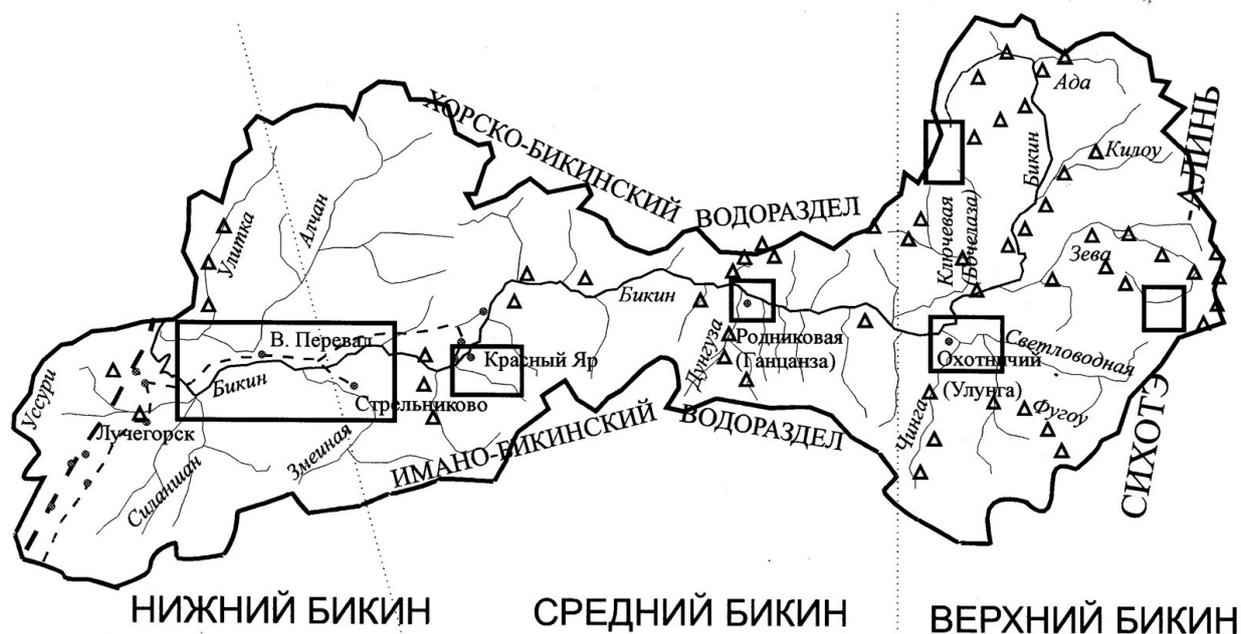


Рис.1. Схема бассейна реки Бикин (совпадает с границами Пожарского района Приморского края).

Прямоугольниками очерчены места длительных полевых работ в районах базовых стационаров.

Треугольниками обозначены кратковременные лагеря вдоль русла Бикина и многодневные (5-15 дней) маршруты от русла Бикина к водоразделам.

В плане ландшафтной характеристики региона важно отметить, что именно на севере Приморского края наиболее ярко выражен хорошо известный географический феномен, состоящий в том, что к югу от Амура рельеф и общий облик ландшафта более меняется с запада на восток, чем с юга на север. К тому же север Приморья, в сравнении с южной половиной края, и в первую очередь бассейн реки Бикин в его средней и верхней части, – являет собой территорию с заметно менее изменёнными человеком (прежде всего менее фрагментированными) массивами тайги, наиболее приближенными к состоянию лесов на юге Дальнего Востока в первой трети XX века. Всё это позволяет объек-

тивно рассматривать бассейн Бикина в какой-то степени «модельным» для края в целом или, по крайней мере, для его более бореальной по составу лесов северной половины, в том числе в плане исходных «предпочтений» и всего сложного рисунка распределения видов птиц по территории, с запада на восток в целом и внутри таёжной области региона в частности. Различия между севером и югом Приморского края для некоторых видов таёжно-лесных птиц слишком очевидны, чтобы безоговорочно практиковать экстраполяцию «вслепую» (по картам) на регион Северного Приморья «предпочтений» и деталей распределения лесных видов птиц, как они выявляются на юге (в том числе в южных горных районах Сихотэ-Алиня), где как раз «широтный аспект» в изменении ландшафта снивелирован в наибольшей степени. Ниже описаны важные черты «ландшафтной организации» региона Северного Приморья на примере бассейна реки Бикин.



Рис 2. Лесо-мозаичный равнинно-сопковый ландшафт бассейна нижнего Бикина к западу от посёлка Верхний Перевал (на заднем плане под сопкой).

Только приуссурийская треть бассейна Бикина представляет собой область мозаичного ландшафта с выражено островными и большей частью сильно изменёнными лесами, среди которых преобладают вторичные лиственные и смешанные полидоминантные леса с небольшим участием кедра и ничтожным – пихты и ели (рис. 2). Далее мы называем этот ландшафт лесо-мозаичным. Более или менее крупным таёжно-лесным массивом в широкой долине реки Уссури на этой широте выступает изолированный хребет Стрельникова (= Самур; рис. 3). Долина среднего Бикина, от посёлка Верхний Перевал до посёлка

Красный Яр уже является выражено таёжной (частично изменённые рубками кедрово-широколиственные леса), но собственно тайга «облегчена» здесь большими площадями сфагново-лиственничных марей и «пятнами» лесосек вокруг посёлков, а также прорезана длинными и узкими «трансектами», которыми выступают лесные дороги и просеки.

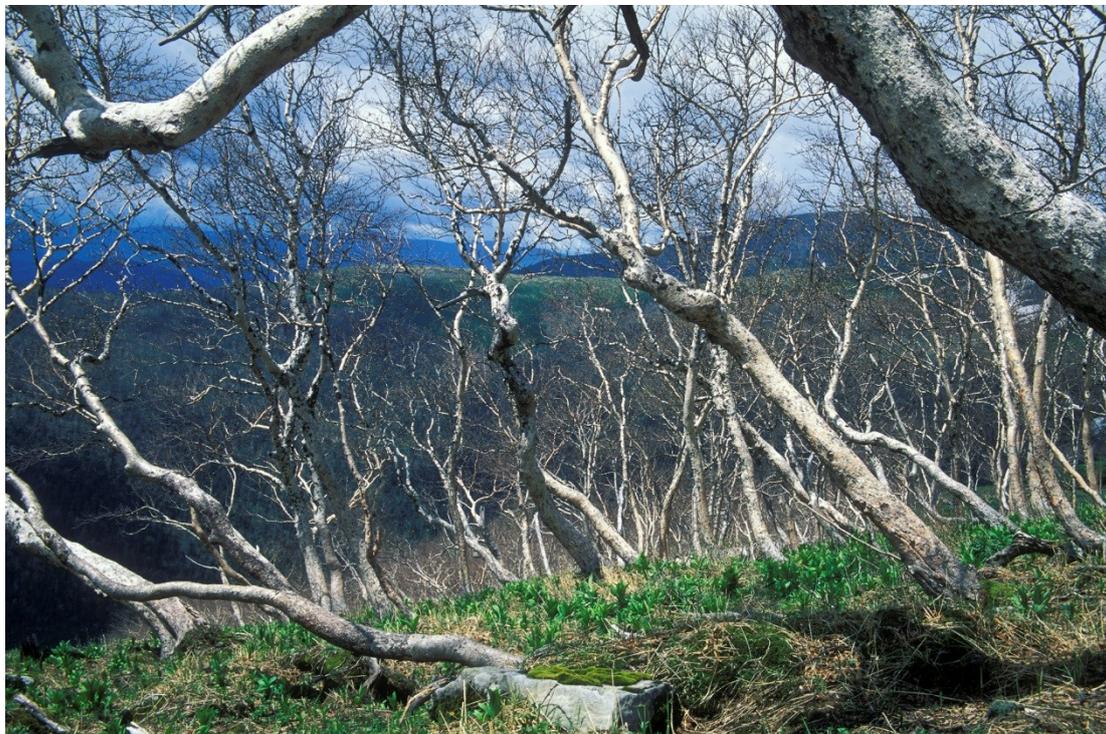


Рис 3. Высокие каменноберезняки на вершине хребта Стрельникова.
Места гнездования толстоклювой пеночки и пятнистого конька.

Вверх по Бикину от посёлка Красный Яр огромная территория занята единым массивом тайги, который рассечён одной мощной «трансектой» – руслом Бикина (рис. 4), ветвящимся в верхней части на шесть больших русел (реки Ключевая, Бикин, Килоу, Зева, Большая и Малая Светловодные). Для зажатой между водораздельными хребтами наиболее узкой здесь долины Бикина (30-40 км шириной) характерен долинно-сопковый, или предгорный ландшафт (рис. 5), где местами сопки образуют восходящие к водоразделам гряды; для гораздо более обширного верхнего бассейна реки – плакорно-низкогорный ландшафт с грядами сопок разной ориентации и платообразными выравниваниями поверхности (условно – низкогорья Сихотэ-Алиня).

Долина реки (в среднем течении) и плакорно-низкогорный ландшафт всего бассейна верхнего Бикина оконтурены с юга и севера более выраженными в рельефе лесистыми водораздельными хребтами широтной ориентации, среди которых выделяется своей гористостью Хорско-Бикинский водораздел (горы Коенини, или Лаобейлаза) (рис. 6 и 7). К востоку плакорно-низкогорный ландшафт постепенно выходит на высоту в 900-1100 м над уровнем моря.



Рис 4. Вид с Верхнеперевальской сопки вверх по Бикину на широкую здесь долину реки с единым массивом долинно-сопковой тайги и пойменным лесом вдоль её русла.



Рис 5. Частично рубленный (с белой берёзой) долинно-сопковый кедрово-широколиственный лес по Катэну (южный приток Хора), аналогичный коренным кедрчам в среднем течении Бикина.

Это уже собственно осевой хребет Центрального Сихотэ-Алиня, где развиты обширные и в разной степени облесённые либо заболоченные

горные плато (Зевское, Пейское; рис. 8 и 9), над которыми вздымаются с превышением в 200-300 м отдельные вершины и группы вершин. Далее на восток они обрываются более крутыми облесёнными склонами к Японскому морю. Эти склоны прорезаны глубокими каньонами уже физиономически более горных, чем таёжных, небольших рек. Ландшафты собственного осевого хребта и Хорско-Бикинского водораздела (т.е. выше 600-700 м н.у.м.) будем далее именовать горным Сихотэ-Алинем (условно – среднегорье и высокогорье).



Рис 6. Хорско-Бикинский водораздел (хребет Коенини). Вид с горы Сухопадной на горную темнохвойную тайгу, каменноберёзовое криволесье со стлаником и пятна гольцов на вершинах гор.

Сплошной массив тайги «продырявлен» в области низкогорья «окнами» небольших марей и гарей, а в высокогорье – безлесными «точками» (гольцы) на вершинах Хорско-Бикинского водораздела и осевого хребта Сихотэ-Алиня. На большей части территории тайга представлена кедрово-широколиственными, кедрово-еловыми и пихтово-еловыми лесами, сменяющимися на высотах более 1100-1300 м н.у.м. еловыми редколесьями, кедровым стлаником и невысокими рощами каменной берёзы (каменноберезняками), образующими прерывистый подгольцовый пояс. В окружности диаметром около 20-30 км вокруг бывшего посёлка Охотничий (он же Улунга; плакорные и междуречья Бикина, Зевы, Большой Светловодной) сейчас преобладают зрелые парковые травянистые березняки, более густые, тёмные и сложные по структуре елово-берёзовые леса и высокие багульниковые лиственничники, возникшие на местах пожарниц конца XIX – начала XX веков.



Рис 7. Горный елово-пихтовый лес (с елью аянской) на подъёме к гольцам Хорско-Бикинского водораздела.



Рис 8. Верховья реки Зевы на Зевском плато осевого хребта Сихотэ-Алиня с пойменным кустарником и елово-пихтовой тайгой. Середина мая – уже прилетели пятнистые коньки и седоголовые овсянки.

Пирогенные лиственничники уходят далеко к осевому хребту в междуречье Зевы и Килоу. Именно эти места, по-видимому, именуются

«плато» в монографии Ю.Б.Пукинского (2003) и занимают большие площади на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня и в верхней части бассейна Хора.



Рис 9. Коренная елово-пихтовая тайга на высоком Зевском плато после снегопадов в конце первой декады мая (в тайге уже синехвостки и корольковые пеночки). Фото Ю.Б.Шибнева.

Вдоль русла Бикина почти на всём его протяжении и уже прерывисто вдоль его крупных притоков (Ключевой, Зевы, Килоу, Светловодной) узкой галереей тянется высокоствольный коренной ясене-ильмовый лес (см. рис. 4), оконтуренный у воды ольхово-ивовой и чозениевой урёмой. К самым верховьям «больших рек» этот пойменный лес постепенно вырождается до узкой полосы из одной урёмы. Детали ландшафтно-биотопической картины безлесных высокогорий Сихотэ-Алиня даны ранее (Михайлов 1997б).

Благодарности, основные литературные источники,
условные обозначения

Проект изучения распространения и распределения птиц в бассейне реки Бикин в разные годы был поддержан Российской Академией наук (1992-1993 годы), Национальным географическим обществом США (1995-1997, 2000), Программой по обследованию КОТР (1999). Автор выражает благодарность всем участникам полевых работ экспедиционной «Бикинской группы», принимавших участие в экспедициях в разные годы: Н.Н.Балацкому, С.В.Волкову, Е.А.Коблику, В.В.Конторщикову, А.А.Мосалову, А.В.Макарову, А.В.Цветкову, Ю.Б.Шибневу, а также охотникам-проводникам А.Г.Барыльнику, А.Даневичу, Н.Н.Цыбко, особенно Е.А.Коблику и Ю.Б.Шибневу, с которыми вместе пройдены сотни километров по уссурийской

тайге и с кем в разное время обсуждались затронутые в статье вопросы. Нельзя не вспомнить здесь с благодарностью и ныне покойного «хранителя Бикина» Б.К.Шибнева (1918–2007), без участия которого невозможно представить себе ни один научно-полевой проект в бассейне реки Бикин в период с 1945 по 2006 год. Пользуясь также случаем поблагодарить петербургских коллег М.В.Пукинскую, В.М.Лоскота, Р.А.Сагитова и других, закончивших подготовку труда Ю.Б.Пукинского «Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин» (Пукинский 2003). Эта книга даёт возможность сравнить данные нашей «Бикинской группы» за 1990-е годы с данными группы Ю.Б.Пукинского за 1970-е годы. Особая благодарность Ю.Б.Шибневу за фотографии к статье и А.В.Бардину, обратившему моё внимание на некоторые неизвестные мне статьи А.С.Мальчевского.

Латинские названия родов, видов и подвидов даны по «Списку птиц Российской Федерации» (Коблик и др. 2006), русские названия – в основном по «Каталогу птиц СССР» (Иванов 1976). Гнездовые и зимовочные части ареалов разбираемых видов по умолчанию берутся по «Handbook of the Birds of the World» (del Hoyo *et al.* 2004-2010) и «Конспекту орнитологической фауны СССР» (Степанян 1990), а базовые ландшафтно-биотопические предпочтения видов в пределах области гнездования – по «Птицам СССР» (Дементьев, Гладков 1954) с привлечением нескольких региональных монографий и сводок (Воробьёв 1963; Корелов, Ковшарь 1972; Равкин 1973; Ковшарь 1979; Нечаев 1991; Рогачёва и др.1991). Общие данные о распространении видов в пределах юга Дальнего Востока даются по работам: Воробьёв 1954; Назаренко 1971а,б,в,г, 1979а,б, 1984, 1990; Панов 1973; Спангенберг 1965; Елсуков 1984, 1985, 1999; Пукинский 2003; Михайлов, Шибнев, Коблик 1998 и др. (см. раздел «Литература»). Кроме этого, автор имел возможность ознакомиться с рукописью готовящейся к печати полной сводки по птицам Приморского края, за что выражает искреннюю признательность её авторам Ю.Н.Глуценко, В.А.Нечаеву и Я.А.Редькину. Детали распределения всех видов птиц таёжно-лесного комплекса по районам, высотным поясам и биотопам бассейна реки Бикин даны в специальной таблице (Михайлов, Коблик 2013); в отдельной статье (Коблик, Михайлов 2013) суммированы данные по срокам появления многих лесных птиц в бассейне реки Бикин в 1970-е и 1990-е годы. Вертикальное распределение горных видов птиц в безлесном высокогорном ландшафте Центрального Сихотэ-Алиня рассмотрено мною ранее (Михайлов 1997б). Все ссылки на данные Ю.Б.Пукинского 1970-х годов относятся к его посмертно подготовленной монографии (Пукинский 2003) и в ряде случаев в тексте опускается упоминание года публикации.

Северным Приморьем для краткости именуется вся область, включающая бассейн реки Бикин (север Приморского края) и южную половину бассейна среднего Хора (крайний юг Хабаровского края). Говоря о распределении видов и их «предпочтениях», мы используем понятие «биотоп» как структурно-флористическую единицу ландшафта, заселяемую или не заселяемую конкретным видом, т.е. близко к значению термина «местообитание». Ареалом «маньчжуро-корейского» типа для краткости и условно именуется гнездовой ареал вида, занимающий область Приморья и окружающие территории – полуострова Кореи, Маньчжурии и Приамурья. В плане характеристики лесов по составу древостоя и их общей физиогномики я использую старые ёмкие обиходные названия: «маньчжурская» тайга («маньчжурские» леса, леса «маньчжурского» типа – широколиственные и кедрово-широколиственные леса с кедром корейским и елью корейской) и «охотская» тайга («охотские» леса, леса «охотского» типа – елово-пихтовые леса с пихтой белокорой и елью аянской, а также вторичные елово-берёзовые, берёзовые и лиственничные леса); в качестве синонима «охотской» тайги иногда используется сочетание «тайга сибир-

ского типа». Этих условных, но очень ассоциативных названий вполне достаточно для целей работы, тем более что многие лесные птицы региона «не замечают» границ и различий неморальных и бореальных лесов (см.: Назаренко 1971в, 1982; Курдюков 2006; данная статья). Предгорные и горные леса Северного Приморья — в сравнении с южной половиной края — имеют в целом более бореальный состав и облик, поэтому всю таёжную область бассейнов Бикина и Хора мы условно именуем «бореальной» и эта их важная черта вынесена в название статьи. Кедрово-широколиственные леса для краткости во многих случаях именуются кедрочащами.

Обсуждение. I. Общая часть

У большинства видов мелких воробьиных птиц, гнездящихся в Северном Приморье, выявляется чёткий рисунок распространения (местный ареал) внутри бассейнов, оконтурированных водораздельными хребтами «больших рек» (Бикина, Хора), который в общем и целом осмыслен на фоне ландшафтно-рельефной карты региона, но не всегда понятен в контексте предполагаемых особенностей экологии и часто упоминаемых биотопических привязанностей тех или иных видов. Обсуждая местные ареалы, будем изначально принимать все «связи» и «предпочтения» как формальные корреляции (с ландшафтом, биотопом, рельефом, высотой, микрорельефом, другими видами и т.д.), за которыми могут стоять как различия в экологии (здесь — функциональные требования организма), так и в социопсихологии (возможность образования и поддержания целостности вокально-гнездовой парцеллы; ощущение комфорта-дискомфорта в данной инфраструктуре территории, в данном визуальном и акустическом окружении)*.

Специально оговорю, что под характеристиками местных ареалов птиц в масштабах таёжной области Северного Приморья (во многих случаях всего Приморья и Приамурья), особенно когда речь идёт о расселении, вселении, деталях биотопии и других особенностях распределения, здесь и далее причинно мыслятся события исторического времени (последние сотни лет), т.е. никак не совпадающие по скорости и механизмам с долговременными процессами многократного глобального изменения климата и смены растительных формаций на востоке Сибири и юге Дальнего Востока в течение плейстоцена и сложно коррелирующей с ними глобальной циклики («расселение — вымирание — расселение...») в эко-географии птиц Восточной Палеарктики и Восточной Азии, — в понимании А.А.Назаренко (1982). То есть речь идёт

* И те и другие — на уровне психологии перцепции особей — транслируются в «стереотипы опознания» ими конкретного визуального окружения как «нормальной гнездовой ситуации». «Стереотип опознания» подразумевает всю историю перцептивных связей особи с физиономическим обликом ландшафта и его отдельными компонентами, т.е. наличие перцептивных установок, сложившихся у особей в контексте всей социальной эволюции их матричных группировок (популяций в социальном смысле слова), включая историю гнездований, миграций и зимовок. Для многих особей с «узкими» когнитивными картами опознанием ситуации оказывается уже само наличие в данном месте и в данное время других таких же особей (поведение «по шаблону»).

о явлениях «динамической социо-зоогеографии» птиц, – активного расселения и активного исчезновения особей (группировок особей) в рамках базовых для видов голоценовых ареалов и ландшафтов.

Формально ландшафтно-географический рисунок распространения лесных видов птиц в таёжной области региона может быть сведён к трём основным типам (вариантам) местных ареалов: «галерейному», «маньчжуро-таёжному» и «сибирско-таёжному» (все названия условны). Детали распределения многих видов в рамках этих условных вариантов – с учётом биотопии, рельефа и общей высоты в разных частях региона – могут быть прослежены по специальной таблице (Михайлов, Коблик 2013).

Вариант I («галерейный»). Для многих видов «маньчжуро-корейского» комплекса, обычных в лесо-мозаичном и в той или иной степени антропогенном ландшафте западной трети Северного Приморья (также на юге края) и избегающих даже островных лесов с преобладанием хвойных пород, характерен галерейный рисунок проникновения в выражено таёжную область региона (две третьих его восточной части; на Бикине, грубо говоря, к востоку от посёлка Верхний Перевал). Галереей выступает полоса пойменного коренного ясене-ильмового леса (местами с включением кедра и реже пихты либо ели) и прирусловой высокой урёмы (из ольхи, ив и чозении), которая тянется вдоль бассейно-образующей «большой реки» (Бикина, Хора) и сравнимых с ней наиболее крупных притоков (Алчан, Катэн, Сукпай, Ключевая, Зева, Килоу, Светловодные и т.д.) вплоть до водораздельных хребтов, где широколиственный пойменный лес уже вырождается до одной урёмы. Галереи рассекают сплошной таёжно-лесной массив на 200-300 км в широтном и субширотном направлении (вдоль Бикина и Хора) и на 20-70 км «поперёк» главных речных долин вдоль ответвлений крупных притоков «большой реки».

Строго либо почти галерейно проникают в таёжную область Северного Приморья: желтоспинная мухоловка *Ficedula zanthopygia*, сизый дрозд *Turdus hortulorum*, буробоклая белоглазка *Zosterops erythropleurus* и с небольшими оговорками – светлоголовая пеночка *Phylloscopus coronatus*, седоголовая *Ocyris spodocephalus* и желтогорлая *Cristemberiza elegans* овсянки (эти виды рассмотрены ниже в деталях), а также болотная гайчка *Parus palustris*, восточная синица *Parus minor*, черноголовая иволга *Oriolus chinensis*, голубая сорока *Cyanopica cyanus*, урагус *Uragus sibiricus*; отчасти и сибирская горихвостка *Phoenicurus auroreus*. Называть эти виды таёжно-лесными можно с определённой мерой условности, хотя некоторые из них (желтогорлая овсянка и светлоголовая пеночка) «пытаются» – локально и на уровне небольших групп особей – уходить вглубь долинных лесов из галереи пойменного леса. Такой же тип распространения, только резко прерывистый, ма-

ленькими изолированными поселениями, более связанными с вторичными антропогенными «включениями» в пойменный лес и реже в долинный лесной ландшафт (по «пятнам» покосов и огородов в приречных селениях и у охотничьих избышек, «пятнам» мелколесий на местах рубок у давних хуторов и т.д.), свойственен некоторым кустарниковым (не лесным) видам воробьиных птиц, также проникающим вдоль русла «большой реки» на восток до её верхнего течения: чернобровой *Acrocephalus bistrigiceps* и толстоклювой *Phragmaticola aedon* камышевки, ошейниковой овсянке *Emberiza fucata*, таёжному сверчку *Locustella fasciolata* и сибирскому жулану *Lanius cristatus*. Местами вглубь долинного леса (по небольшим лиственничным марям) и изредка вплоть до «пятен» среднегорных гарей, уходит от поймы большой реки толстоклювый черноголовый чекан *Saxicola (torquata) stejnegeri*.

Вариант II («маньчжуро-таёжный»). В этом варианте местный ареал вида также отчётливо «опирается» на большую реку, но включает всю её долину – как пойменный лес, так и сопковые кедрачи. Здесь мы имеем дело с настоящими таёжными видами, глубоко проникающими вглубь сплошного массива хвойно-широколиственных лесов, но – подчеркну это – многие из них не избегают гнездиться и в ясене-ильмовом пойменном лесу (иногда с не меньшим обилием), например, синий соловей *Luscinia cyane*, короткохвостка *Urosphena squameiceps*, таёжная овсянка *Ocyris tristrami*, в том числе и такие казалось бы признанные «хвойники», как московка *Parus ater* и пухляк *Parus montanus*. Некоторые из этих видов отчётливо останавливаются в своём распространении на переходе от кедрачей (до 400-500 м н.у.м.) к сменяющей их без какого-либо разрыва более тёмной елово-пихтовой тайге, например, короткохвостка, ширококлювая мухоловка *Muscicapa dauurica*, большой черноголовый дубонос *Eophona personata*.

Другие виды, кажется, не замечают этой границы и заселяют темнохвойную тайгу вплоть до подгольцовых редколесий: синий соловей, соловей-свистун *Luscinia sibilans*, пёстрый дрозд *Zoothera varia*, бледный дрозд *Turdus pallidus*, бледноногая пеночка *Phylloscopus tenellipes*, корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus*, таёжная овсянка. Однако и виды последней группы заметно теряют в общей численности (и обилии) в полосе выражено горной елово-пихтовой тайги (не касается это только московки и, возможно, корольковой пеночки). Часть видов этой группы оказываются обычными и в лесо-мозаичном ландшафте «приуссурийской» части региона, где заселяют и лиственные леса (синий соловей, ширококлювая мухоловка); другие отсутствуют здесь либо редки (соловей-свистун, таёжная овсянка, бледноногая пеночка, короткохвостка), проявляя отчётливую привязанность к нефрагментированной таёжной области региона как таковой.

Мне кажется принципиально важным, что все или почти все виды-

мигранты этой группы (с таким рисунком распространения) изначально следуют во время весенней миграции вдоль широкой долины Уссури и заселяют таёжные массивы Центрального Сихотэ-Алиня «снизу». На последних стадиях миграционного потока их особи следуют вверх вдоль русла бассейно-образующей реки и её крупных притоков, что выявляется как прямым наблюдением за движением стаяк в пойме большой реки, так и сроками регистрации первых особей в разных частях бассейна Бикина (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013). В этом виде «маньчжуро-таёжной» группы сходны с видами-«галерейщиками»: и те и другие, несомненно, используют речные «трансекты» как ориентиры и «русла» проникновения в сплошные протяжённые массивы тайги.

Вариант III («сибирско-таёжный»). В этом варианте местный ареал вида в каждом из таёжных бассейнов «большой реки» (Бикина, Хора) в целом напоминает подкову с её мощным основанием в области осевого хребта Сихотэ-Алиня (облесённые горные плато и более низкие плакорные водоразделы в верхнем бассейне большой реки) и выдвинутыми далеко на запад, в сторону Уссури, «рожками» в виде высоких и гористых широтных водораздельных хребтов (Хорско-Бикинский водораздел). Все виды с таким рисунком распространения отчётливо, на уровне их встречаемости, достигают наибольшего обилия в верхних таёжно-лесных поясах Сихотэ-Алиня (нередко именно в полосе подгольцовых редколесий) и связаны здесь в период гнездования с лесами «сибирского» типа (тёмная елово-пихтовая тайга, светлые лиственничники и каменноберезняки). Некоторые из этих видов отсутствуют (либо очень редки, случайны) в долинно-сопковых кедрачах среднего течения Бикина и Хора: таловка *Phylloscopus borealis*, зелёная пеночка *Phylloscopus trochiloides*, синехвостка *Tarsiger cyanurus*, сибирская мухоловка *Muscicapa sibirica*, сибирская завирушка *Prunella montanella*. Другие виды ограничено проникают в область кедрачей по островным массивам лиственничников (мухоловка-мугимаки *Ficedula mugimaki*) или также заселяют, заметно теряя в обилии, сопковые кедрачи «внутри подковы» (крапивник *Troglodytes troglodytes*, желтоголовый королёк *Regulus regulus*). «Приуссурийский» лесо-мозаичный равнинно-сопковый ландшафт (с лиственными лесами, островными «производными» кедрачами, пихтовыми посадками и лиственничными марями) эти виды игнорируют либо встречаются в небольшом числе только в привершинной части высоких изолированных хребтов долины Уссури (хребет Самур – наши данные за 1999 год; хребет Большой Хехцир – Кулешова и др. 1965).

Принципиально важно, что многие из этих видов не попадают на глаза и не ловятся в паутинные сети в пойме среднего Бикина, Хора, Катэна в мае – начале июня и очень возможно, что большая часть осо-

бей их местных популяций движется весной на север широким фронтом, непосредственно через сопковые и гористые широтные водоразделы (в верховья и ниже-среднее течение Бикина они прибывают в одни и те же сроки); небольшое число горных популяций местных видов, по видимому, летит на север преимущественно вдоль осевого хребта Сихотэ-Алиня (Михайлов 1997б). Это касается как поздних мигрантов (таловка, зелёная пеночка, рыжая овсянка *Ocyris rutilus*, пестрогрудая мухоловка *Muscicapa griseisticta*), так и рано прилетающих птиц (синехвостка, сибирская завирушка), которые прибывают в начале мая в ещё заснеженную «зимнюю» тайгу на горных плато Сихотэ-Алиня. Очень возможно, что некоторые из видов этой группы начинают занимать гнездовые территории сначала в подгольцовых редколесьях хребтов (вершины которых оттаивают на 1.5-2 недели раньше, чем нижележащая горная тайга) и только затем «спускаются» вниз. Таким же путём, возможно, прибывают в подгольцовье Сихотэ-Алиня гнездящиеся здесь в кедровом стланике горные группировки бурой пеночки и соловья красношейки *Luscinia calliope* (Михайлов 1997б).

Среди собственно таёжных видов мелких воробьиных птиц (варианты распространения II и III) можно также выделить два основных формальных типа по характеру заполнения сплошных массивов тайги их особями и гнездовыми парами.

(А) Сплошное, или дисперсное заполнение, когда не обнаруживается явного сгущения гнездящихся пар (в микрогруппы, или парцеллы), так что кажется, что пары гнездятся изолированно, на удалении друг от друга, более или менее равномерно покрывая большую территорию таёжного массива. Соответственно, не обнаруживается какой-либо очевидной связи в распределении пар с выраженными топографическими ориентирами. Такой тип заполнения выявляется для локально многочисленных видов, в том числе активных вокалистов-кронников с сильной песней, поющих почти над лесом (яркие примеры – корольковая пеночка и московка, отчасти мухоловка-мугимаки).

(Б) Прерывистое заполнение, когда выявляются отчётливые «пятна сгущения» (парцеллярные группировки) из 2-5 и больше несомненно контактирующих пар и большие перерывы между такими «пятнами». В ряде случаев у таких видов обнаруживаются отчётливые предпочтения к определённым структурным микровыделам, например, крошечным «окнам» среди тайги, которые выступают в качестве топографических ориентиров (сибирская мухоловка). В другом варианте этого типа образуются линейные поселения (иногда весьма протяжённые, в несколько километров), привязанные к физиономически чётко обозначенным линейным ориентирам (таёжная овсянка, бледноногая пеночка). Как правило, такие виды являются вокалистами нижнего и среднего яруса с тихой, «недальнобойной» песней.

Крайний вариант «прерывистого» заполнения тайги представляют некоторые нелесные виды, связанные с интразональными «включениями» в таёжный ландшафт (черноголовый чекан, сибирский жулан, соловей-красношейка), которые образуют крошечные («точечные») гнездовые микрогруппы из 1-3 пар на небольших марях и (чекан) на горных гарях, разбросанных среди сплошной тайги на удалении до 10-15 км (и больше) друг от друга вдоль русла большой реки. Похожий вариант заполнения ландшафта свойственен и некоторым выражено-номадным видам (зарничка *Phylloscopus inornatus*), также образующим крошечные плотные парцеллы из 3-10 пар.

Точечное распределение пар видов-«интразоналов» внутри огромного массива тайги напоминает о том, что у многих птиц в норме существует поток особей, активно кочующих весной на большие расстояния вне основной ландшафтной области гнездования вдоль всевозможных «трансект-ориентиров» в поисках «своих» перцептивно привычных станций. Не вызывает сомнения, что многие из этих особей и пар находят «свое» место, следуя поведению «по шаблону», т.е. просто реагируя на присутствие других особей своего или другого вида, нередко знакомого (визуально либо вокально) по схожему гнездовому либо зимовочному ландшафту и биотопу.

Ниже я более подробно остановлюсь на нескольких «модельных» группах, включающих близкие по своим ареалам и экологии виды с разным рисунком распространения в регионе.

Обсуждение. II. Рисунок распределения и характер заполнения тайги разными видами «модельных» для региона групп

Изложение фактического материала начинается со сборной группы так называемых «лесных овсянок» Сибири и Дальнего Востока (4 вида), которые представляет собой хорошую модель для изучения механизмов заполнения тайги видами-мигрантами в целом нелесного семейства с ограниченной слышимостью песни в условиях леса. Далее следует сложная группа лесных видов пеночек Восточной Палеарктики (6 видов), мухоловки (5 видов), мелкие дроздовые (3 вида), «настоящие» дрозды (4 вида), и наконец, пары короткохвостка-крапивник и личинкоед-белоглазка. Группы даются по обилию материала и тому, как данный материал раскрывает тему статьи.

«Лесные овсянки» *Ocyris* и *Cristemberiza*

Прежде всего речь идёт о триаде обычных видов овсянок Приморского края – таёжной *O. tristrami*, седоголовой *O. spodocephalus* и желтогорлой *C. elegans*, переживших последние фазы плейстоценовых оледенений в рефугиумах на востоке Азии (Назаренко 1982). Гнездовой

ареал монотипичной *O. tristrami* и номинативной расы *C. elegans* (аллопатричной к китайской расе *elegantula*) и ныне можно назвать маньчжуро-корейским (на север идут до северных районов бассейна среднего Амура, на запад до Большого Хингана). Номинативная раса *O. spodocephalus* значительно далее идёт на север и северо-запад, в узком понимании (Степанян 1990) – до Байкала и средней Якутии, а в широкой трактовке (Коблик и др. 2006) – до долины Оби. Основные зимовки таёжной и седоголовой овсянок находятся на широтах Южного Китая (в основном юг и юго-восток, отчасти север Индокитая и Бирмы), а раса *elegans* желтогорлой овсянки зимует севернее, в основном в Корее и южной половине Японии (отчасти на юго-востоке Китая). Соответственно, прибывают эти овсянки в Приморье в разные сроки: первой, ещё в марте, появляется желтогорлая; затем, уже в апреле – седоголовая; а на две-три недели позже неё – таёжная. Все три вида, в общем, остаются в тайге птицами нижнего яруса: кормятся в основном на земле и у земли и здесь же устраивают гнёзда (таёжная и желтогорлая на высоте до 1.5 м от земли, седоголовая – до 3 и изредка до 5 м от земли; Пукинский 2003) и продолжают осуществлять в нижней половине вертикали леса вокальное взаимодействие особей: самцы поют на высоких кустах либо на невысоких деревьях. В сильно трансформированном человеком лесном ландшафте края (юг Приморья, котловина озера Ханка, долина Уссури) все три вида менее строги к выбору гнездового биотопа, чем в таёжной области Северного Приморья.

У четвертого вида – рыжей овсянки *O. rutilus* (вид монотипичен) – современный гнездовой ареал почти целиком лежит к северу от Приморья (от нижнего Приамурья до юга Якутии и Байкала), и эта овсянка никак не связана в гнездовое время ни с широколиственными лесами «маньчжурского» типа, ни с массивами «охотской» темнохвойной тайги. Её зимний ареал лишь незначительно смещён к югу, в сторону севера Индокитая, однако прибывает данный вид на север Приморья заметно позже других овсянок – не ранее второй половины мая (Коблик, Михайлов 2013). Гнёзда располагаются на земле (в густой траве), однако при кормлении рыжие овсянки много времени проводят на деревьях, прежде всего на больших пологих и наклонных ветвях берёз и лиственниц, напоминая этим пятнистого конька и древесную трясогузку (также юрка и зяблика). Самцы поют на деревьях в средней и верхней части кроны, но в целом, опять же, невысоко от земли (в норме не выше 10-12 м).

Примечательно, что особи этих четырёх видов «лесных овсянок» не проявляют видимой агрессии по отношению друг к другу и нередко образуют в области тайги общие плотные гнездовые парцеллы (в том числе протяжённые ленточные поселения), которые невозможно трактовать как случайные.



Рис 10. Самец таёжной овсянки *Ocyris tristrami* у гнезда с птенцами. Фото Ю.Б.Шибнева.

Таёжная овсянка *Ocyris tristrami* (Swinhoe, 1870)

В настоящее время область гнездования вида почти целиком лежит в России (Приморье и среднее Приамурье; заходит в пограничные районы Маньчжурии, изолированный очаг в горах Северной Кореи). Является единственным по-настоящему таёжно-лесным видом среди овсянок региона, как по общему рисунку распространения (вариант II), так и по глубине проникновения поселений вглубь сомкнутых массивов смешанной и темнохвойной тайги. На широте Бикина и Хора эта овсянка отсутствует (или очень редка) в области приуссурийской лесостепи и лесо-мозаичного ландшафта всей западной трети региона, включая сопковые дубняки и островные лески с кедром на марях, и с хорошей плотностью заселяет здесь только высокие островные облесённые хребты – Стрельникова (наши данные за 1999 год) и Большой Хехцир (Кулешова и др. 1965). В то же время таёжная овсянка освоила всю долинную тайгу и горные леса водоразделов вплоть до подгольцовых редколесий (редка) и временами образует плотные гнездовые парцеллы в пойменном ясене-ильмовом лесу, обычно в изобилующей протоками устьевой части притоков большой реки. Одно поселение было найдено нами в полосе высокого кедрового стланика, хотя в целом безлесное подгольцовье не характерно для этого вида. В монографии Ю.Б.Пукинского упоминаются поселения таёжной овсянки на сухих

плакорных марях с островами леса из лиственницы, ольхи и берёзы. В Южном Приморье это фоновый вид во всей области «маньчжурских» хвойно-широколиственных лесов (Курдюков 2006), причём отмечено нарастание численности в светлых дубовых лесах (Курдюков 2010), где эта овсянка местами образовывала плотные гнездовые группировки ещё в начале 1990-х годов (наши данные по заповеднику «Кедровая Падь», 1990), а в небольшом числе гнездилась, вероятно, и раньше (Панов 1973). С этим «смещением» предпочтений связывают появление вида в самые последние годы в сопковых дубняках Приханкайской низменности (Ю.Н.Глущенко, устн. сообщ.).

Для понимания путей освоения таёжных массивов этим представителем в целой нелесной группы птиц (сем. Emberizidae), на мой взгляд, принципиально важен тот факт, что особи и пары таёжной овсянки всегда образуют выраженные вокально-гнездовые парцеллы из контактирующих пар, которые заполняют территорию тайги неравномерно, но при этом без каких-либо явных предпочтений к какому-то типу леса внутри единого большого массива тайги. Это заключение совпадает с данными учётов в неморальных («маньчжурских») лесах Южного Приморья (Курдюков 2006), по которым распределение гнездовых пар таёжной овсянки также не зависит от состава и структуры древостоя и оказывается сходным в коренных и производных лесах одной исторической формации. В то же время отчётлива связь линейных парцелл этого вида с организующими распределение топографическими ориентирами. Таким ориентиром чаще всего выступает сеть таёжных ручьёв и речек, но также протоки «большой реки» (в пойменном лесу), лесные дороги и даже гребни хребтов. Вдоль них сначала поют прилетевшие самцы, а затем формируются гнездовые пары. Примечательно, что песня таёжной овсянки (напоминает строем песню горихвостки-лысушки *Phoenicurus phoenicurus*) – наислабейшая среди «лесных овсянок» и вообще одна из самых слабых по «дальнобойности» среди вокалистов нижне-среднего яруса (по этому параметру сравнима разве что с бледноногой пеночкой, пятнистым сверчком, малой пестрогрудкой), так что слышать пение соседние пары могут только на расстоянии в несколько десятков метров.

Неоднократно отмечалась гнездовая связь таёжной овсянки с сырой тайгой вдоль водотоков (речек, ручьёв, проток), нередко обрастающих бордюром густого рябинолистника либо спиреи, в гуще которых (или в низком подросте пихты и ели) таёжные овсянки помещают свои гнёзда (Кулешова 1968; Панов 1973; Пукинский 2003, Курдюков 2006, наши данные). В этом таёжная овсянка действительно напоминает седоголовую овсянку, которую она как бы сменяет при переходе от речек полуоткрытого ландшафта в систему сомкнутого леса (Панов 1973). Однако вода и сырость, как таковые, очевидно не имеют какого-то

жизненного значения для взрослых особей и птенцов этого вида. В этом мы убедились, обнаружив такие же линейные поселения вида вдоль гребневидных вершин высоких сопок (до 800 м н.у.м.) уже в выражено гористом ландшафте Хорско-Бикинского водораздела и вдоль уходящих вглубь тайги и удалённых от воды дорог-зимников. Другое дело, что именно речки, ручьи и протоки оказываются самыми обычными и зачастую единственными чёткими ориентирами в структурном хаосе нефрагментированной тайги, к тому же напрямую связанными с руслом «большой реки», вдоль которой весной следует рыхлый поток овсянок по прибытии стай этого вида в регион. С большой реки начинается проникновение особей внутрь собственно лесного массива.

Поскольку таёжные овсянки появляются в Приморье на две-три недели позже, чем седоголовые и желтогорлые (Панов 1973; Коблик, Михайлов 2013), у них заведомо меньше времени на предгнездовую «раскачку», образование пар и поиск гнездовой территории. Это возможно и является причиной нередкости для пар данного вида гнездования «по шаблону» – рядом с парами других видов «лесных овсянок». Несколько раз мы находили такие пары таёжной овсянки в пойме средне-верхнего Бикина в тесных совместных группировках с желтогорлой и седоголовой овсянками (всего 3-4 пары в группе), хотя совершенно такие же лесные выделы и микровыделы на расстоянии сотен метров и даже первых километров вокруг группировки оставались неиспользованными особями всех трёх видов. Большое (протяжённое) совместное поселение таёжной и желтогорлой овсянок вдоль далеко уходящего вглубь однородной темнохвойной тайги зимника было обнаружено в 1995 году в бассейне реки Малой Светловодной (приток Бикина в районе посёлка Охотничий).

Седоголовая овсянка *Ocyris s. spodocephalus* (Pallas, 1776)

В пределах своего большого гнездового ареала в материковой части юга Сибири и Дальнего Востока раса *spodocephalus* довольно тесно связана с приречными и опушечными древесно-кустарниковыми зарослями в лесо-мозаичном равнинно-сопковом ландшафте. К середине XX века седоголовая овсянка широко освоила окраины посёлков, став синантропным видом в Приморье, что, в частности, позволяет отрицать какую либо необходимую, жизненно-важную связь с водотоками, влажной средой и пойменной урёмой. В мозаичном ландшафте Южного Приморья этот вид заселяет в настоящее время не только разнообразные приречные и антропогенные биотопы, но и разреженные участки лесов любых типов, впрочем, не входя пока в состав обычных видов коренных и производных хвойно-широколиственных лесов (см. таблицы 2 и 3 в: Курдюков 2006).

В Северном Приморье мы не обнаружили такой биотопической

пластичности седоголовой овсянки, не считая гнездования в таёжных посёлках. По крайней мере, в собственно таёжной области бассейнов среднего Бикина и Хора седоголовая овсянка довольно строго привязана к руслу «большой реки», где образует протяжённые поселения в приречной урёме и отчасти («пятнами») в пойменном галерейном лесу с протоками-старницами (рис. 11). Гнездовые пары этой овсянки в подавляющем числе случаев не уходят вглубь таёжного массива далее 100-200 м от русла большой реки, т.е. в норме не образуются гнездовых парцелл вдоль сети мелких таёжных речек (также и на побережье Японского моря на широте Бикина она в норме не проникает далеко в каньоны речек восточного макросклона с чозенниками и ясене-тополевым лесом, образуя плотные парцеллы лишь в приустьевых ольшаниках речек). В верхнем течении Бикина поселения седоголовой овсянки носят уже прерывистый характер («пятнами концентрации»), однако она всё ещё гнездится и на высокогорном Зевском плато (осевой хребет Сихоте-Алиня, 900-1100 м н.у.м.) – в травянистых кочкарниках (с кустарником) опять же в прирусловой зоне верховьев Зевы. Замечание в монографии Ю.Б.Пукинского (2003, с. 233) о том, что в верховьях Бикина седоголовые овсянки «гнездятся на полянах в еловых и смешанных лесах» выглядит незаконченным: скорее всего, речь идёт опять же о полосе пойменного хвойного леса. Даже на обширных марях нижне-среднего Бикина мы не обнаружили в 1990-х годах гнездовых поселений этой овсянки в удалённых от воды островных лесках (в кустарниковых бордюрах лесков непосредственно у речек и озёр они, конечно, были). Ни разу за 8 сезонов не отмечены поселения этой овсянки вдоль прорезающих тайгу дорог и зимников, обнаруженные у таёжной и желтогорлой овсянок, а также на приречных сопках по Бикину, Алчану и Катэну, где обычна желтогорлая овсянка.

Седоголовая овсянка прилетает на север Приморья рано (в последнюю декаду или последнюю неделю апреля – Пукинский 2003; наши данные за 1999 год), немногим позже желтогорлой овсянки, однако приступает к гнездованию только со второй декады мая, немногим ранее прилетающей заметно позже таёжной овсянки. На уровне гнездового микровыдела предпочитает сложные «засоренные» участки с ольховым и ивовым кустарником, кочкарником и обильным паводковым «мусором» на земле и ветвях. Птицы нередко кормятся на земляной кромке у воды и схватывают корм с воды наподобие трясогузок. Песня более звонкая, чем у таёжной овсянки (звонкий овсянковый распев), но поющие самцы используют в целом те же нижне-средние этажи в вертикальной структуре урёмы и пойменного леса. Ю.Б.Пукинский полагал, что гнёзда первого цикла размножения в нижне-среднем течении реки строятся в основном на земле, а в верхнем течении реки – сразу же над землёй, связывая эти различия с разным уровнем осве-

щённости и влажности одних и тех же микростаций (по высоте) в пойме среднего и верхнего Бикина. Такое причинное объяснение спорно (см., например: Промптов 1938; Мальчевский 2005б), к тому же именно в нижне-среднем течении уровень воды в реке колеблется в первой половине мая в большей степени. С точки зрения логики «биологических зависимостей» именно в этой части реки в мае следовало бы ожидать преимущественного размещения гнёзд на кустах, высоко над землёй. По-видимому, этот вопрос требует более тщательного целенаправленного изучения.



Рис 11. Старичные «протоки» в пойме Бикина с древесно-кустарниковыми зарослями (урёмой) в первую декаду мая. Характерная гнездовая станция седоголовой овсянки *Ocyris spodocephalus*.

Подытоживая мы можем сказать, что на севере Приморья седоголовую овсянку никак нельзя назвать собственно лесным и даже опушечным видом. По рисунку проникновения в таёжно-лесную область региона она предстаёт типичным «галерейщиком» (вариант I). В этом

контексте интересно отметить, что хотя в норме данный вид не идёт вглубь таёжного массива по мелким речкам и ручьям, такое встречается на уровне исключений. Резко изолированные плотные гнездовые парцеллы этой овсянки (из 5-8 пар) мы несколько раз (за 8 сезонов) находили в осветлённых расширениях мелких таёжных речек (на больших «полянах», зарастающих низкорослыми ольхой и берёзой), на удалении до 40 км от русла «большой реки». Ясно, что все эти пары проникали до таких полян вместе и одновременно, следуя сети таёжных ручьев на последней стадии миграции. Такие поселения выпадают из общей «правильной» галерейной картины распределения вида в регионе, но и дополняют её, являя собой в ретроспективе как бы раннюю стадию освоения сплошных таёжных массивов таёжной овсянкой. Единичное число раз отмечено встраивание гнездовой пары таёжной овсянки в тесные группировки из нескольких пар седоголовой овсянки (но не наоборот); большие поселения обоих видов иногда пересекаются территориально в испещрённых протоками широких устьях притоков «большой реки».

Желтогорлая овсянка *Cristemberiza e. elegans* (Temminck, 1836)

Гнездовой ареал расы *elegans* наиболее «маньчжуро-корейский» среди овсянок юга Дальнего Востока. В Приморском крае эта овсянка повсеместно населяет лесо-мозаичный равнинный и сопковый (предгорный) «маньчжурский» ландшафт, предпочитая светлые парковые леса; избегает даже островных «тёмных» насаждений из ели и пихты. Общий рисунок распределения вида в таёжной области Северного Приморья переходный от «галерейного» варианта (I) к «маньчжуро-таёжному» варианту (II). В ландшафте нижнего Бикина желтогорлая овсянка представляет собой характерный вид широколиственных и смешанных лесов вне зависимости от их близости к реке, но по мере продвижения в сплошную область нефрагментированной тайги всё более привязана к полосе пойменных лесов вдоль русла «большой реки». В среднем течении это парковые участки коренного ясене-ильмового леса (рис. 12) и прирусловые сопки с дубом и кедром; в верхнем, исходно елово-пихтовом бассейне реки – вторичные парковые травянистые березняки. Становится малочисленной и местами редкой в сопковых кедрачах (среднее течение) и в плакорных березняках (междуречье Светловодной и Бикина) уже на удалении в 5-7 км от русла «большой реки»; никак не связана в распределении с сетью таёжных ручьёв и речек. В монографии Ю.Б.Пукинского отмечено гнездование этой овсянки в лиственничном лесу на границе с «плато»; мы таких случаев не отмечали, т.е. они в любом случае редки.

На уровне гнездового микровыдела выявляются предпочтения к светлым и сухим участкам лесов паркового типа (нередко с «окнами» в

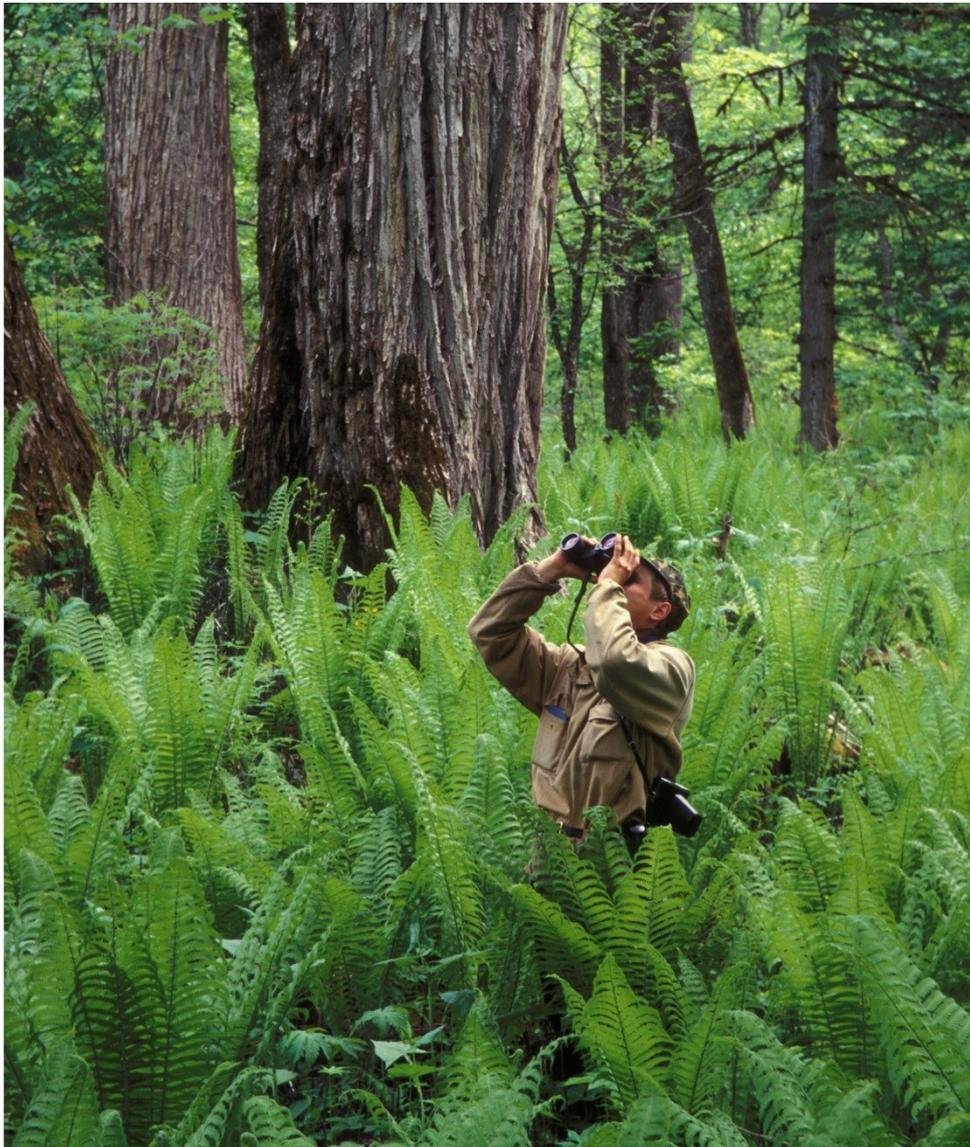


Рис 12. Парковые участки пойменного ясеня-ильмового леса с папоротником. Характерные гнездовые микровыделы желтогорлой овсянки *Cristemberiza elegans*.

первом ярусе и высоким папоротником в нижнем); избегает урёмы и всяких «сорных» микростаций. Нередко на гнездовом участке можно видеть одно-два поваленных разлапистых дерева (с «решетчатой» структурой ветвей), внутри которых (когда они есть) в первые дни всегда держатся слётки. Несколько пар нередко селятся в непосредственной близости друг от друга, и, как отметил Ю.Б.Пукинский, тревожное «циканье» одной пары, как правило, вызывает появление ещё одной-двух пар. Самцы часто поют на вершине деревьев среднего яруса на высоте 5-15 м от земли, в среднем выше, чем самцы таёжной и седоголовой овсянок (поют мало, заметно меньше других овсянок в целом и в течение суток, особенно в июне), но песня сильнее – своего рода долгий и слитный славковый «ручечёк».

Пойменный лес желтогорлая овсянка заполняет неровно, с перерывами, образуя, как и в сопковом ландшафте, рыхлые гнездовые

парцеллы из 3-5 пар в солнечных парковых микровыделах. Весной прилетает в Северное Приморье раньше других овсянок (и одной из первых среди апрельских перелётных воробьиных вообще), но на гнездовых территориях в сопках обосновывается только в начале мая, причём появляется здесь уже парами. Следует отметить, что солнечные южные участки сложных по рельефу сопковых вершин и склонов оттаивают и просыхают на несколько дней раньше долиненной тайги. В пойменном лесу в это время ещё не стабилизирован уровень воды после весеннего паводка, что, возможно, и стало (исторически) причиной перехода к постройке гнёзд в нескольких метрах над землёй у гнездящейся здесь с наибольшей плотностью седоголовой овсянки.

Протяжённых линейных поселений желтогорлой овсянки в галерее пойменного леса мы не отмечали. Однако два нетипичных случая в распределении этого вида (проникновение вглубь таёжного массива на многие километры от реки) были связаны как раз с возникновением протяжённых линейных поселений вдоль разрезающих тайгу дорог, т.е. вдоль узких длинных «трансект» – топографических ориентиров. В одном случае поселение этой овсянки – с явными признаками многолетней «местной традиции» – обнаружено в 1999 году на островном хребте Стрельникова в долине Усури. Здесь желтогорлая овсянка с большой локальной плотностью заселила все нижние части северного макросклона хребта с сомкнутыми кедрачами (повсеместно занимая лесные выделы, более типичные для таёжной овсянки), а её мощное линейное поселение шло вверх вдоль многокилометровой дороги пограничников, через пояс темнохвойной тайги на платообразную вершину хребта, где «край» этого поселения оказывался уже среди подгольцовых травянистых каменноберезняков на высоте 1000 м н.у.м. (здесь же, на «плато», гнездились таёжные овсянки). Другое линейное поселение вида (прослежено в 1995 году в долине Малой Светловодной – левого притока Бикина в районе посёлка Охотничий) было строго привязано к зимнику и уходило вглубь тайги до удаления около 30 км от русла «большой реки». В данном случае это было совместное поселение желтогорлой и таёжной овсянок (пары равномерно чередовались вдоль «трансекты» зимника). Было бы крайне интересно проверить существование этих нетипичных линейных поселений в настоящее время, по прошествии почти 15 и 20 лет после их обнаружения. Важно отметить, что именно там, где желтогорлая овсянка осваивает нетипичные для неё вторичные леса таёжной области (в том числе зрелые березняки на местах старых пожаров в верхнем бассейне Бикина) и где её численность ещё невелика, мы неоднократно находили крошечные гнездовые парцеллы этого вида (1-2 пары) в тесном контакте с парами седоголовой и таёжной овсянок, а в одном случае – с рыжей овсянкой (всего 5-6 пар птиц в одной общей парцелле).

Таким образом, желтогорлая овсянка как вид пока не освоила собственно таёжные массивы Северного Приморья и в целом не поднимается здесь в гористый ландшафт, однако этот процесс локально происходит (может происходить) там, где сплошные массивы тайги (оставаясь в целом бореальным лесом с разным составом древостоя) пересекаются всевозможными «трансектами»-ориентирами. Толчком к изменениям перцептивных установок особей может быть прямое «списывание предпочтений» (поведение «по шаблону») с особей таёжной и рыжей овсянок на основе, по-видимому, обычных для данной группы птиц межвидовых контактов, степень которых увеличивается в условиях информационно непривычного окружения.

Рыжая овсянка *Ocyris rutilus* (Pallas, 1776)

К югу от нижнего течения Амура рыжая овсянка гнездится в основном в области вышоложенных низкогорий осевого хребта Сихотэ-Алиня, на его пологом западном макросклоне (Пукинский 2003; Михайлов и др. 1998; Михайлов, Коблик 2013), на юг до Большой Уссурки и её притоков (Спангенберг 1965; Назаренко 1971а); частично и на восточном макросклоне (по рекам Единка и Самарга – Назаренко 1990; Елсуков 1999) и связана здесь с массивами вторичных лесов из берёзы и лиственницы, возникших после пожаров на плакорных междуречьях и образующих местами характерный ландшафт в бассейнах верхних течений Бикина и Хора. На уровне микровыделов предпочитает светлые участки «опушечного» типа без загущенности в среднем ярусе. Не ясно, имеет ли значение густота нижнего яруса, поскольку багульниковые заросли (передвигаться в которых овсянке заведомо тяжело) часто сопутствуют в регионе лиственничным лесам и поскольку рыжие овсянки могут кормиться на больших пологих ветвях деревьев (на них же поют самцы).

Рыжая овсянка заполняет массивы светлой тайги неровно, с перерывами, образуя рыхлые гнездовые парцеллы из 3-5 пар. Такие же небольшие по числу особей пролётные стайки этой овсянки (менее 10 птиц) встречались нами в мае в бассейне ниже-среднего Бикина, причём всегда на удалении от поймы реки, так что пролёт этого вида через Северное Приморье скорее всего идёт широким фронтом через широтные водоразделы. В то же время на высоких горных плато осевого хребта Сихотэ-Алиня (Зевское, Пейское) рыжая овсянка не гнездится и не зарегистрирована в 1996 году даже как пролётный вид. Песня овсяночьего типа и сравнима по силе с песней седоголовой овсянки, но сложнее по строю и в начальной фазе включает характерные слога «*твИу*»-*твИу*», напоминающие позывки поползня *Sitta europaea*. Наконец, это самый поздний мигрант из «лесных овсянок» региона: в верхнем бассейне Бикина птицы появляются не раньше 3-й декады

мая (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013). В Северном Приморье хорошо прослеживается историческая связь рыжей овсянки с базовым (по гнездовому ареалу вида в целом) ландшафтом светлой тайги, состоящей из лиственницы и берёзы.

Рисунок распределения в данном ландшафте рыжей овсянки не очень понятен в том отношении, что в горных лиственничниках на плато осевого хребта Сихотэ-Алиня этого вида нет (не было в 1990-е годы); не найдены они и в лиственничниках на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня (район рек Бурливая и Светлая). Можно было бы связать такую спорадичность с общей низкой численностью вида на крайнем юго-востоке гнездового ареала, однако та же резко выраженная неравномерность в распределении её поселений в пределах одного ландшафта (лиственничная тайга с примесью берёзы и сосны) отмечалась К.А.Воробьевым (1963) и для юга Якутии.

В тоже время крошечные (из 2-3 пар) изолированные гнездовые парцеллы рыжей овсянки, как оказалось, разбросаны по подгольцовому поясу высокого Хорско-Бикинского водораздела, где птицы гнездятся по выположенным седловинам с рощами из каменной берёзы на своего рода субальпийских полянах с чемерицей среди в целом гористого ландшафта (в таких же условиях они найдены в июне 1999 года на хребте Стрельникова). Поскольку эти крошечные поселения далеко разнесены друг от друга, можно предположить, что они недолговечны и что группы рыжих овсянок нерегулярно оседают здесь в процессе весенней миграции через водораздельные хребты. Недолговременность «точечных» поселений этого вида была ранее отмечена А.А.Назаренко (1971а) и для бассейна истоков Большой Уссурки, где этот вид не был обнаружен в 1967-1968, но найден в 1969-1970 годах.

Очень возможно, что похожим образом – на путях пролёта через горные водоразделы – «случайно» и непредсказуемо с точки зрения ландшафтно-биотопической карты региона возникают в Приморье исторически временные «горные» поселения и белошапочной овсянки *Emberiza leucosephala*. Одно из таких поселений было обнаружено в 1960-е годы в верховьях Большой Уссурки, где птицы оказались обычными во вторичных белоберёзовых перелесках и редианах на горях горных склонов на высотах до 800 м н.у.м. (Назаренко 1971). Другие, удаленные на десятки и даже сотни километров локальные поселения этого вида были найдены как южнее (на вершине горы Водораздельная – Назаренко 1979а), так и гораздо севернее (на северо-востоке Приморья) – в истоках реки Килоу в междуречье Единки и Бикина (осевой хребет севернее Пейского плато – Назаренко 1990) и в бассейнах рек Самарга и Жёлтая (Елсуков 1999). Здесь уже эти птицы гнездились в редкостойных лиственничниках и на зарастающих горях. В то же время

в идентичном горно-редколесном ландшафте (рубленные леса, зарастающие гари, пирогенные лиственничники) на Пейском плато, как и на Зевском плато (всё тот же осевой хребет, немного южнее), мы этот вид нигде не обнаружили в 1996 году. Не ясно (и интересно), существуют ли вышеотмеченные поселения белошапочной овсянки в Приморье в настоящее время?

Таким же путём («случайно», непредсказуемо), вероятно, возникают в Приморье связанные опять же с вторичными светлыми «северными» включениями в таёжный ландшафт поселения чечевицы *Carpodacus erythrinus*, удалённые друг от друга на десятки и сотни километров (Спангенберг 1965; Назаренко 1971а; Михайлов и др. 1998; Ю.Н.Глушченко, устн. сообщ.). В Южном Приморье многие из этих поселений привязаны к горным вершинам, а в Северном Приморье – к долине «большой реки» в её среднем и верхнем течении, где поющие самцы (от 1 до 3, «рыхлой» парцеллой) регистрируются на покосах, ивняковых косах, у метеостанций и охотничьих избышек (вниз по Бикину до метеостанции Родниковая). Протяжённые рыхлые поселения чечевицы связаны на Бикине с двумя большими светлыми редколесными берёзовыми «пятнами» среди плакорно-низкогорного ландшафта темнохвойной тайги, возникшими на местах бывших посёлков Улунга (Охотничий) и Лаухе (Михайлов и др. 1998). Примечательно, что чечевица демонстрирует очень большой разброс дат первых регистраций особей весной (Коблик, Михайлов 2013), что косвенно подтверждает её историческую «случайность» здесь как гнездящегося вида и попадание особей в разные части бассейна Бикина разными путями во время весенней миграции.

Принципиально такой же характер связи с ландшафтом и территорией (возникновение временных гнездовых поселений на пути миграционного потока), вероятно, свойственен и ряду других видов в целом более северных птиц, летящих весной на север широким фронтом через водораздельные хребты Приморья или даже преимущественно вдоль осевого хребта Сихотэ-Алиня и вдоль морского побережья: зеленоголовой трясогузке *Motacilla taivana*, оливковому дрозду *Turdus obscurus*, юрку *Fringilla montifringilla*, нерегулярные гнездовые поселения которых отмечались на северо-востоке края в разные годы (Назаренко 1979а,б, 1990; Елсуков 1999; Михайлов и др. 1997). Нельзя исключить обнаружение здесь в будущем временных поселений бурого дрозда *Turdus eunotus*, мигрирующие стайки которого проводят в угнетённых лиственничниках на горных плато Сихотэ-Алиня по несколько недель (Михайлов и др. 1997). В большинстве случаев такие «затравки» новых поселений в нетипичном биотопе и далеко за границами основного ареала недолговечны, но при благоприятных обстоятельствах

могут спровоцировать быстрое расширение ареала вида на исторической шкале времени (Михайлов 1992, 2013а).

Пеночки *Phylloscopus*

Пеночки рода *Phylloscopus* представляют собой типичную группу мелких лесных насекомоядных птиц Палеарктики, становление которой связывают с горными лесами Азии (Гималаи, Сычуань и окружающие горные системы). Эта группа является классической моделью для сравнительного изучения трофических и биотопических отношений близких видов одного рода (см.: Головатин 1992; Рябицев 1993; Bourski, Forstmeier 2000; Forstmeier *et al.* 2001; Конторщиков 2001; Бурский, Конторщиков 2003; Бурский и др. 2004; Батова, Бурский 2008), причём видение значения «кормовой специализации» в объяснении тонкостей распределения видов и их «конкурентного исключения» оказывается очень разной в первых двух и последующих работах, что опять же, на мой взгляд, определяется в первую очередь «изначальным концептуальным выбором» авторов. На юге континентального Дальнего Востока обитают 8 видов этого рода, все обычные гнездящиеся птицы Северного Приморья). Из них два монотипических вида (*Ph. coronatus* и *Ph. tenellipes*) имеют гнездовые ареалы «маньчжуро-корейского» типа; два других крупных вида «зелёных пеночек» (*Ph. borealis* и *Ph. trochiloides*) и ещё два мелких вида подрода *Reguloides* (*Ph. proregulus* и *Ph. inornatus*) широко распространены в области бореальных лесов Северной Евразии. Два первых крупных вида представлены на юге Дальнего Востока особыми сибирскими или даже дальневосточными расами. Ещё два вида пеночек (*Ph. fuscatus* и *Ph. schwarzi*) характерны для субальпийского и «лесостепного» ландшафта южной половины Восточной Сибири и Дальнего Востока, где более связаны с зарослями приречных кустарников и кедрового стланика (низинные и горные поселения *Ph. fuscatus*) и подгольцовыми рощами из каменной берёзы (*Ph. schwarzi*). Распределение последних двух видов в Северном Приморье рассмотрено ранее в отдельной статье (Михайлов 1997б); о толстоклювой пеночке кратко будет сказано ниже.

Несомненный интерес в этом плане представляет сравнение двух близких «маньчжурских» видов одного подрода – светлоголовой *Ph. coronatus* и бледноногой *Ph. tenellipes* пеночек. Оба вида сейчас имеют сходные гнездовые ареалы на крайнем востоке Азии (ареал *Ph. coronatus* охватывает ареалы *Ph. tenellipes* и *Ph. borealoides* вместе взятых: Корея, Япония, Приморье, Приамурье и пограничные районы Маньчжурии) и зимуют в тропиках Азии на одних и тех же широтах (южная половина Индокитая – север Индонезии), однако первые песни светлоголовой пеночки мы регистрировали в бассейне ниже-среднего Бикина каждый год с интервалом от 2 до 5 дней ранее (6-10 мая), чем пер-

вые песни бледноногой пеночки (7-13 мая). Массовый прилёт обоих видов в 1990-е годы приходился на вторую декаду мая, когда в долине среднего течения реки начинает активно зеленеть кустарник, ольшаник и затем березняк*. Самцы обоих видов не поют на вершинах высоких деревьев (как корольковые пеночки и таловки), но обычно в облиственной части крон деревьев второго яруса, постоянно перемещаясь в кроне и от дерева к дереву. В то же время «привязанности» и распределение этих видов в регионе, в том числе характер их проникновения в таёжную область Сихотэ-Алиня существенно различаются.

Светлоголовая пеночка *Phylloscopus coronatus* (Temminck et Schlegel, 1847)

В Южном Приморье этот вид населяет различные леса «маньчжурского» типа, включая хвойно-широколиственные (с пихтой цельнолиственной), но всё же относится к видам «широколиственной специализации» (Курдюков 2006). На юге Сахалина, где вид малочислен, эти пеночки селятся в разреженных хвойно-каменноберёзовых лесах с елью, пихтой и курильским бамбуком (Нечаев 1991). В Северном Приморье отчётливо заметна, на уровне предпочтений, связь светлоголовой пеночки с формацией лиственных лесов. Сейчас эта пеночка обычна здесь как в первичных, так и вторичных насаждениях с разным составом и соотношением мелколиственных и широколиственных пород – от коренных ясене-ильмовых лесов и зрелых сопковых дубняков до чозеников и вполне северных белоберезняков. Наиболее важным компонентом оказывается густота второго яруса леса и наличие высокого лиственного подлеска. В таких условиях она может быть локально многочисленной даже при полном отсутствии высокого древесного яруса, например, в местах буйно зарастающих старых лесосек и брошенных селений. Кормящиеся птицы почти всегда (т.е. за редким исключением) видны на лиственных породах, где самцы и поют, перемещаясь, непосредственно во время кормёжки. На уровне микровыделов светлоголовая пеночка определённо любит мягко просвечиваемый (экранирующий солнце) «шатровый» лиственный полог, чем очень напоминает пеночку-трещотку *Phylloscopus sibilatrix* в лесах средней полосы Русской равнины.

В то же время на севере Приморья светлоголовая пеночка решительно избегает любых насаждений с преобладанием хвойных пород. Соответственно, в бассейне Бикина она распространена «почти везде» в выположенном лесо-мозаичном ландшафте приуссурийской трети

* В монографии Ю.Б.Пукинского (2003) приводятся очень поздние даты регистрации первых песен для бледноногой пеночки (16-24 мая), что предполагает заметное смещение сроков прилёта этого вида в Приморье в 1990-е годы по сравнению с 1970-ми (Коблик, Михайлов 2013). В то же время даты появления этой пеночки в Приморье в целом не сильно отличаются для юга и севера края.

региона (также обычна в каньонах рек восточного макросклона и на облесённом побережье Японского моря – Назаренко 1990; наши данные), но уже почти строго «галерейно» (вариант I) в бассейне среднего и верхнего течения реки. То есть, в собственно таёжную область Сихотэ-Алиня этот вид проникает почти исключительно по галерее пойменных ясене-ильмовых лесов, а после их вырождения уже в самые верховья рек (Бикин, Катэн, Ключевая, Зева, Светловодная и др.) идёт по узкой полосе приречных чозенников и ольшаников. Отсутствует в массивах горной хвойной тайги (ни разу не отмечена выше 400 м н.у.м.) и даже вглубь долинно-сопковых кедрачей и зрелых березняков (в местах сильного расширения речной долины) в норме не уходит от русла «большой реки» далее чем на 5-7 км, с заметным падением численности вдоль линии удаления от русла. В расширениях речных долин верхних бассейнов Бикина и Хора светлоголовой пеночкой освоены массивы вторичных зрелых травянистых березняков (с облиственным средним ярусом) на местах старых пожаров XIX века, однако и в этих массивах вид отчётливо тяготеет (наибольшее обилие) к прирусловой части «большой реки», по которой идёт движение рыхлых стаяк на последней стадии весенней миграции. Крошечные вокально-гнездовые парцеллы вида (из 2-3 пар) в «пятнах» зрелых березняков на склонах сопков, включённых в большие массивы сопковой хвойной тайги, были обнаружены только там, где эти «пятна» опять же прилегли к долине «большой реки» (в средней части Бикина и по Катэну). Замечание Ю.Б.Пукинского (2003, с. 205) о том, что светлоголовая пеночка «наиболее многочисленна у верхней границы склонов и на плато» (на верхнем Бикине – ?; в сравнении с нижне-средним Бикином – ?) прокомментировать не могу. Скорее всего, это неточность в трактовке записей отдельного года, возникшая при обработке полевых дневников.

На основании изложенного не вызывает сомнений, что материковая светлоголовая пеночка исходно связана с формацией «лиственных лесов» (т.е. с большим участием лиственных пород во втором ярусе леса) и с лесо-мозаичным ландшафтом как таковым, так что любая дефрагментация сплошных массивов тайги будет сопровождаться локальным расселением и повышением общего обилия вида в регионе. Но говоря об «исходной связи», я опять же имею в виду прежде всего перцептивные связи (т.е. психологию перцепции) и ощущение комфорта–дискомфорта при нахождении в тех или иных определённых микровыделах и микростациях, а не какую-то особую для вида экологическую «необходимость» (см. Заключение).

Бледноногая пеночка *Phylloscopus tenellipes* Swinhoe, 1860

Почти все орнитологи, работавшие в Приморском крае, отмечали неопределенность связи бледноногой пеночки с типом леса и разными

элементами рельефа – от речных долин до горных склонов. Та же картина в общем характерна для близкого вида – сахалинской пеночки *Ph. borealoides* на Сахалине (Нечаев 1991). В Северном Приморье бледноногая пеночка выступает отчётливым антиподом светлоголовой пеночки именно по рисунку распределения в целом в бассейнах больших таёжных притоков Уссури. Местный ареал *Ph. tenellipes*, во-первых, хорошо совпадает с таёжной областью Сихотэ-Алиня как таковой (долинный, сопковый и горный лесной ландшафты в пределах этой области – вариант II с небольшим смещением в сторону III) и, во-вторых, отрицательно коррелирует с распределением чисто лиственных лесов.

Бледноногая пеночка обычна в таёжном среднем и верхнем бассейне Бикина и редка уже в лесо-мозаичном ландшафте нижне-среднего течения (междуречья Бикина, Алчана, Силаншаня и Змеиной), и в частности, никогда не встречается на сопках, в островных лесках среди марей, в полосе пойменного леса без обилия проток и вне дельтовой части притоков. В равнинной «лесостепной» долине Уссури поселения этого вида обнаружены только в поясе смешанных лесов на высоком изолированном хребте Стрельникова. В выражено таёжной области Сихотэ-Алиня какой-либо очевидной связи вида с типом леса и ступенями его трансформации выявить не удаётся (Курдюков 2006; наши данные). На уровне микровыделов при «точечных учётах» выявляется корреляция встреч поющих самцов с «засорёнными» участками леса (с подростом пихты, валежником, сырыми мшистыми пнями, земляными обрывчиками). Нередко в тех же самых местах проявляет себя сибирский дрозд.

Между тем при экстенсивном маршрутном обследовании бассейна «большой реки» радиусами от русла к гористым водоразделам, в разных секторах реки, выявляется привязанность поселений этого вида к пронизывающей тайгу сети небольших таёжных речек и ручьёв, что также было подмечено А.Б.Курдюковым (2006) в Южном Приморье. Вдоль таких речек и ручьёв возникают протяжённые линейные поселения из гнездовых пар этого вида, нередко от устья «малой реки» (с протоками и заламами среди пойменного широколиственного леса большой реки, где здесь же, на этой же площади, гнездятся светлоголовые пеночки) и вплоть до овражистых истоков таёжных ручьёв на высотах 600-900 м н.у.м., т.е. почти у верхней границы леса. В результате вдоль русла Бикина и Хора образуются (изолированными «пятнами») плотные гнездовые парцеллы этого вида в широких дельтовых устьях притоков «большой реки», а в горной темнохвойной тайге эту «ручьевую» пеночку можно обнаружить практически вдоль каждой речки и каждого ручья, включая распадки разной степени крутизны. При этом она никогда не встречается на вершинных гребнях сопки и в плакорных междуречьях, лишённых водотоков.

Бледноногая пеночка обладает более слабым голосом в сравнении с таловкой, зелёной, корольковой и светлоголовой пеночками (песня напоминает мягкий и негромкий сигнал электронного будильника, длительностью 4-5 с). Самцы этого вида нередко поют на невысоких деревьях, в среднем ярусе, непосредственно у шумящей речки или на бортах её высоких обрывистых террас. Распределением в тайге и слабый «дальнобойностью» песни бледноногая пеночка более всего напоминает таёжную овсянку, и оба вида нередко образуют гнездовые парцеллы вдоль одной и той же «малой» таёжной речки. Гнездо на земле, в земляных обрывчиках, в стенках мшистых пней и в замшелых нишах выгнивших стволов деревьев, как правило, у воды или недалеко от воды (рис. 13). Однако эта «экологическая примечательность», скорее всего, вторична, т.е. неизбежна при привязке гнездовых поселений к сети таёжных ручьев и речек.



Рис 13. Гнездо бледноногой пеночки *Phylloscopus tenellipes* с птенцом глухой кукушки *Cuculus optatus* в характерной микростации. Фото Ю.Б.Шибнева.

Ещё одну интересную для сравнения пару представляют два крупных вида «зелёных пеночек»: таловка *Ph. borealis* и зелёная пеночка *Ph. trochiloides*, – имеющих обширные гнездовые ареалы в Северной Евразии, в западные области которой они распространились с востока Палеарктики. В случае зелёной пеночки расселение на запад произо-

шло за столетие (и продолжается), т.е. был явлен яркий пример исторически «мгновенного» расширения ареала на тысячи километров; причём расселения активного и никак непосредственно не связанного с изменениями климата и антропогенной трансформацией ландшафтов. То есть речь здесь должна идти о явлениях «динамической социо-зоогеографии», собственно демографических и социо-психологических процессах, которые пока с трудом поддаются аналитической «препаровке» и причинно-следственным объяснениям.

Впрочем, нужно оговориться, что расселялись на север и запад не данные «биологические» и «филогенетические» виды, а только определённые географические расы (*Ph. borealis borealis*, *Ph. trochiloides viridanus* и, возможно, *Ph. trochiloides plumbeitarsus*), а если говорить о начальных стадиях этого расселения, то, скорее всего, вполне конкретные региональные популяции – в социо-демографическом понимании этого слова. Мы лишь ретроспективно и почти наверняка предвзято проецируем подобные явления и процессы на виды, как таксоны (см. об проблеме: Михайлов 2003).

Именно эти матричные популяции или группы популяций данных географических рас в разное время и независимо друг от друга освоили массивы равнинного таёжно-лесного ландшафта Сибири и Восточной Европы. К расам и конкретным популяциям материкового юга Дальнего Востока это мощное и быстрое расселение не имеет прямого отношения. В Приморском крае оба этих вида, представленные южными популяциями рас *Ph. borealis hylebata* и *Ph. trochiloides plumbeitarsus*, продолжают быть связанными исключительно либо преимущественно с горными лесами бореального типа.

Зимовочные ареалы рассматриваемых рас обоих видов связаны с Индо-Китаем (у таловки также, возможно, северные острова Индонезии). Оба вида прилетают весной на юг Дальнего Востока поздно, последними из пеночек и одними из последних среди воробьиных птиц вообще. В бассейне Бикина первые песни отмечаются в последнюю декаду мая, обычно в последнюю неделю мая (наши данные за 6 сезонов). На Зевском плато осевого хребта Сихотэ-Алиня первые особи зелёной пеночки появились в 1996 году на две недели позже, а таловки на три недели позже массового прилёта в эти те же места корольковой пеночки, когда горные леса уже полностью освободились от снега. Мы ни разу не отмечали активное движение особей этих видов в середине-конце мая в долине ниже-среднего Бикина, вдоль реки к её верховьям (единичные встречи), так что можно предположить, что в область Центрального Сихотэ-Алиня оба вида попадают, мигрируя с юга широким фронтом через водоразделы, или же следуют вдоль осевого хребта Сихотэ-Алиня, где открытые долины с ручьями на горных плато оттаивают раньше тайги на склонах.

Таловка *Phylloscopus borealis hylebata* Swinhoe, 1860

Систематика форм этого вида запутана. На основе исследования вокализации и анализа ДНК в составе всего комплекса выделяют 3 группы популяций (иногда их поднимают до видового уровня), среди которых под именем «*examinandus*» сейчас объединяют таловок с юга Камчатки, Курильских островов, Хоккайдо, Сахалина и Сихотэ-Алиня (Alstrom *et al.* 2011; Saitoh *et al.* 2012; и др.). Последнюю группировку, куда, в частности, входит раса *hylebata* («южная» таловка: Сихотэ-Алинь, Сахалин, Южные Курилы – Коблик и др. 2006), отличает от «северных» таловок (популяции севера Европы, Сибири и Аляски) так называемая «медленная» песня. В этой песне образующий монотонную темповую трель слог как бы разбит на две части (звучит как «*цы-цэрэ, цы-цэрэ, цы-цэрэ, цы-цэрэ*», или «*цры-цэрэ, цры-цэрэ, цры-цэрэ, цры-цэрэ*»), в то время как у таловок с «быстрой» песней (группировки «*borealis*»), например, на Енисее, он слитен и звучит как «*црэ, црэ, црэ, црэ*», или «*цры, цры, цры, цры*». Самые южные достоверные поселения птиц расы *hylebata* известны с горы Облачной в Южном Сихотэ-Алине, где таловки в небольшом числе гнездятся вплоть до верхней границы редколесий на высоте 1500-1700 м (Назаренко 1979а, 1984). Т.Томек (Томек 2002, с. 89) предполагала возможность гнездования вида на севере Кореи, однако это предположение пока слабо документировано. На высоких изолированных хребтах в приуссурийской части Северного Приморья гнездовых поселений таловки, по-видимому, нет. Так, она не отмечена в 1960-х годах на Большом Хехцире (Кулешова и др. 1965), а в вершинных редколесьях хребта Стрельникова в июне 1999 года за несколько дней первой декады июня было отмечено только два поющих самца (могли быть ещё пролётные птицы; песня отличалась от сихотэ-алинских птиц по тембру и «убыстрению»).

На Сахалине «южная» таловка населяет хвойные леса как в горах, так и на равнине, причём в целом предпочитает лиственничные леса с белой берёзой и каменноберёзовые леса (Нечаев 1991). Но как следует из описания биотопии этого вида А.В.Нечаевым (1991, с. 424-425), на Южном Сахалине эта пеночка гнездится именно в горных каменноберезняках. На Сихотэ-Алине она приурочена исключительно к верхней полосе горных ельников и редколесьям из ели и каменной берёзы (рис. 14), причём выраженное предпочтение отдаётся выступающим в рельефе вершинам (Назаренко 1971а,б, 1984; Михайлов 1997б). Крошечные парцеллы этого вида из 3-4 поющих самцов были обнаружены и на вершинах полностью облесённых гор (900-1000 мн.у.м.; как правило с высокоствольным ельником, в двух случаях – с лиственничником); обычной оказалась таловка также в равнинных ельниках и еловых редколесьях на высокогорном Зевском плато (та же высота).

Самцы таловки – сильные и активные вокалисты. Птицы подолгу

поют в кронах и на вершинах высоких хвойных деревьев, обычно на границе с открытым пространством (песня далеко слышна с вершин елей на вершинах гор); в рощах каменной берёзы они, по-видимому, только кормятся. В еловых редколесьях таловка оказывается вокальным содоминантом синехвостки и корольковой пеночки. Три этих вида создают основной акустический фон редколесий в течение всего светлого времени суток до середины-конца июля, поселяясь рядом и не уступая друг другу в активности и силе вокала. Песни всех трёх видов не назовёшь мелодичными и свистовыми; колена их песен представляют собой либо монотонные трели (пеночки; у корольковой трели разнообразно чередуются), либо «скороговорки» (синехвостка).



Рис 14. Места гнездования таловки *Phylloscopus borealis* на вершинах гор с еловым редколесьем и каменноберезняками.

Характерной чертой гнездовых биотопов таловки, независимо от состава высокого древостоя, оказывается присутствие густого высокого «решетчатого» кустарника, подроста или подлеска внутри лесного массива либо на границе с ним, где пеночки в основном и кормятся. На вершинах Сихотэ-Алиня это всегда граничащие с верхней полосой ельников рощи низкорослой (3-5 м) каменной берёзы, обычно с кустарниковой ольхой, иногда с кедровым стлаником, но часто и без него. На Сахалине это кедровый и ольховый стланик, заросли берёзы Миддендорфа (Нечаев 1991). Присутствие высоких кустов или низких деревьев (берёзы, ольхи, ивы) со сводчатым пологом и «решетчатой» структурой из стволиков и ветвей, вплоть до пойменной урёмы из ив,

тополей, черёмух, характерно везде в пределах гнездового ареала этого вида (Дементьев, Гладков 1954). В Сибири таловки расы *borealis* активно проникают из лесотундры в кустарниковую тундру (т.е. гнездятся в зарослях кустарниковой берёзки – в ернике и высоких ёрах, вне настоящего древостоя); на Сахалине таловки расы *hylebata* нередко гнездятся вне хвойных редколесий, в чистых каменноберезняках (с зарослями кустарников), в пойменных тополево-ольхово-ивовых и черёмухо-ольхово-ивовых лесах (Нечаев 1991), т.е. в выделах, уже очень близких по структуре к сводчатым зарослям из ольховника и черёмухи в центральной пойме Енисея, где популяция расы *borealis* достигает максимального обилия (64 ос./км², 0.5-1 пар/га – Рогачёва и др. 1991).

Данная структурно-трофическая связь, как и северный ареал вида в целом (таловки нет в высоких горных системах юга Палеарктики – в Гималаях, Сычуани, Тянь-Шане, Памиро-Алае и т.д.) указывает на «лесотундровый» образ данного вида в плане условий формирования его ареала и «предпочтений» в постгляциальную эпоху на территории Восточной Палеарктики. В средней тайге по Енисею выявляется отчетливая связь таловки (группировки *borealis*) с ольховником – самым распространённым там кустарником, связанным с многолетней мерзлотой, причём если в пойме Енисея таловка гнездится с высокой плотностью в зарослях ольховника вне высокоствольного леса, то в более сложных по рельефу и удалённых от русла местах с большим развитием мерзлоты её распределение коррелирует с ольховником под пологом темнохвойной тайги (Бурский 1987, Рогачёва и др. 1991; Бурский, Конторщиков 2003). Всё это позволяет считать, что связь таловки с высоким древостоем необязательна и исторически может быть поздним явлением (т.е. группировки таловки естественным образом «врастали» в тайгу по мере исторической сукцессии более открытого мерзлотного лесотундрового ландшафта) и может легко утрачиваться.

Однако и за давней структурно-трофической связью с невысокими древесно-кустарниковыми зарослями постгляциального ландшафта, очень может быть, стоит не жёсткая «биологическая необходимость», как это часто подразумевается, а только опосредованные через устойчивые перцептивные связи особой ощущения комфорта–дискомфорта – главный операционный механизм согласования базовой для вида «тонкой» морфологии с деталями инфраструктуры среды у организмов с высоко развитой психикой (см. Заключение). В частности, в характерных для подгольцового пояса Сихотэ-Алиня густых зарослях кедрового стланика (иная по параметрам «решетчатая» структура микровыделов, требующая иной тактики передвижений и стратегии «навигации», в том числе в их конкретных моторных воплощениях; иного ритма и скорости передвижения), где многочисленны и «успешны» бурая пеночка и соловей-красношейка, таловка никогда не селится и, что

важно, и не пробует селиться. Вероятно архитектоника зарослей стланика оказывается некомфортной для передвижения и кормодобыwania особей этого вида, поскольку не представляет им того пространства для маневра (в том числе дальних бросков и погони за летающими насекомыми), которое всегда выявляется в типичных для вида кормовых микровыделах в среднеенисейской тайге (Бурский, Конторщиков 2003, Батова, Бурский 2008).

В то же время в поселениях таловок Сихотэ-Алиня высокие хвойные деревья оказываются важным элементом вокальных микростаций самцов (т.е. включены в их «перцептивные установки», раз они всегда выбирают в качестве гнездовых участков именно те каменноберезняки, среди которых рассеяны такие деревья или рядом с которыми тянется полоса елового редколесья). Самцы всегда поют на вершинах высоких елей (редко лиственниц, где они есть); в самих каменноберезняках (без елей), даже наиболее высоких, мы встречали только кормящихся птиц. В то же время в сомкнутые высокоствольные ельники на крутых склонах гор (где нет подлеска и кустарника), вполне приемлемые для мухоловки-мугимаки, синехвостки и корольковой пеночки, и в елово-пихтовые тёмные распадки (где может быть кустарник) таловки не спускаются, формируя плотные вокально-гнездовые парцеллы исключительно на вершинных выполаживаниях с высоким древостоем редколесья. В елово-пихтовых лесах на Зевском плато в 1996 году поющие самцы были более рассредоточены по территории, но соседние птицы вне сомнения всё ещё слышали друг друга. В плакорно-низкогорном ландшафте (с темнохвойной тайгой и светлыми лиственнично-берёзовыми парковыми лесами) и тем более в сопковой темнохвойной тайге (елово-пихтовой и кедрово-еловой) таловки не гнездятся.

Такая «точечная» картина распределения поселений позволяет предположить, что таловки сихотэ-алинской группировки заселяют горные вершины «сверху», следуя вдоль водораздельных хребтов, а их привязанность к выступающим в рельефе вершинам (при наличии берёзового криволесья либо его кустарниковых аналогов), где они образуют достаточно плотные парцеллы из нескольких поющих самцов (тогда как на других таких же вершинах их может не быть совсем), имеет причинность в их активном «стремлении к парцеллярности» (а не следствием какой-то особой экологической выгоды гнездования на этих вершинах) – на фоне общей низкой численности вида в регионе. Самцы одной парцеллы либо одновременно оседают на какой-то вершине всей прилетевшей группой, либо это группа подбирается из неодновременно прибывающих особей, ориентирующихся на такие вершины как вероятные места «парцеллярности». Удивительные навигационные способности птиц (не требующие перцептивного знания территории, см.: Соколов 1988) априори также могут приниматься во внимание,

однако, во-первых, мы не имеем данных о постоянстве таких «точечных» поселений в масштабах даже нескольких лет и тем более о преемственности особей в таких поселениях (статус гнездового консерватизма и филопатрии у таловок вообще и расы *hylebata* в частности мне неизвестны), а во-вторых, общий уровень филопатрии у мелких перелётных птиц всё-таки невысок, а известные исключения связывают с «островным» эффектом на крупномасштабной шкале географии популяций вида (см. обсуждение: Рябицев 1993). Так или иначе, но привязка плотных вокально-гнездовых парцелл к топографически выразительным элементам среди в целом однородного ландшафта в данном случае очевидна, как и само активное стремление особей к образованию таковых парцелл.

Зелёная пеночка *Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus* Swinhoe, 1860

В отличие от таловки, зелёная пеночка на всей северо-евразийской части ареала (от Дании до Сахалина) связана с собственно лесами, преимущественно сомкнутыми и высокоствольными, и не проявляет особой «трофической связи» с густым высоким кустарником под пологом леса или вне его. Вся эта северная часть ареала, в том числе леса на равнинах Сибири и Европы, была освоена двумя расами (*viridanus* и *plumbeitarsus*) лишь в последние столетия, и до настоящего времени число пребывающих в долину среднего Енисея самцов почти вдвое превышает число самок (Рогачёва и др. 1991). Исходный ареал вида (ныне выделяют 4 расы) связан с хвойными лесами высоких горных систем Азии (Гималаи, Гиндукуш, Сычуань, Тянь-Шань, Алайская и др.), где вид достигает максимального обилия у верхней границы хвойного леса и где его локальные поселения выходят за эту границу. В субальпийском поясе Центральных Гималаев (массив Дхаулагири) зелёные пеночки расы *trochiloides* ещё обычны в полосе высокого берёзового криволесья (иногда с рединами пихты или арчи; наши наблюдения в 2012-2013 годах), и в небольшом числе проникают в открытые лога ручьёв с рододендровым кустарником. То же отмечалось для расы *viridanus* в субвысокогорьях Тянь-Шаня и Алтая (Дементьев, Гладков 1954), но по другим данным вид не выходит на Тянь-Шане за верхнюю границу ельников (Ковшарь 1979).

Восточная раса *plumbeitarsus* в целом сохранила – на уровне нормы предпочтений – большую связь с таёжными хвойными лесами и нигде не избегает сплошных массивов горных темных елово-пихтовых лесов. В Центральной Сибири, в долине среднего Енисея, зелёные пеночки расы *viridanus* также проявляют отчётливую привязанность к тёмным еловым и более разреженным пихтово-еловым лесам, но не горным, а преимущественно пойменным и приречным (Бурский 1987, Рогачева и

др. 1991; Батова, Бурский 2008), либо предпочитают елово-кедровую тайгу и редколесья (Северо-Восточный Алтай – Равкин 1973). Связь с горными высокоствольными елово-пихтовыми и смешанными лесами в Западном Кавказе сохранила и желтобрюхая пеночка *Ph. nitidus*, которую ещё недавно рассматривали внутри видового комплекса *Ph. trochiloides*.

В Приморском крае зелёная пеночка связана с плакорной и горной тайгой Сихотэ-Алиня (обычно выше 500 м н.у.м.), однако на северо-западе Сахалина (где в целом редка) гнездится в лиственнично-белоберёзовых лесах вдоль речных долин (Нечаев 1991). В Южном Приморье населяет только хвойные леса на хребтах Южного Сихотэ-Алиня (Курдюков 2006, табл. 2). В Северном Приморье местный ареал вида хорошо соответствует варианту III («сибирско-таёжный»).

Обычный вид в средней и верхней части Бикина и Хора, прежде всего в горных водораздельных елово-пихтовых лесах хорошего бонитета (на склонах, гребнях, в седловинах и на горных плато; фоновый вид) вплоть до полосы еловых редколесий и каменноберезняка на границе со стлаником (где уже малочисленна и пересекается с таловкой), а также в зрелых елово-берёзовых лесах в расширениях речных долин верхнего бассейнов Бикина. Редка в сопковых кедрачах долины среднего Бикина (в основном встречается здесь на пролёте в конце мая и начале июня), в том числе и вдоль узких овражистых долин таёжных ручьёв с заломами и завалами по бортам, которые всегда рассматриваются как предпочтительные выделы для этого вида. Избегает всех вариантов чисто лиственных лесов независимо от рельефа, не гнездится в багульниковых лиственничниках на плакорах и горных плато. В долине Уссури на изолированном хребте Стрельникова в первой декаде июня 1999 года отмечено несколько песен (нет уверенности, что это не были поздние пролётные птицы); в июле 1963 года вид не отмечен в поясе елово-пихтовых лесов Большого Хехцира (Кулешова и др. 1965).

На уровне микровыделов и микростаций для зелёной пеночки всегда и везде отмечали одну характерную особенность – расположение гнёзд у вертикальных «стенок» обнажённой земли в неровном мезорельефе (склоны оврагов и балок, борта ущелий, любые канавы и рывины; Дементьев, Гладков 1954; Ковшарь 1979; Симкин 1990). Можно сказать, что и в новой для вида равнинной части ареала особи всё ещё реализуют (на уровне нормы поведения) перцептивные установки на «горную гнездовую микростацию». В монографии А.В.Ковшаря (1979) подчёркивается, что «гнезда в обрывчиках иногда устраиваются точно в таких же местах, что и гнезда крапивника» (с. 200). В гористом Сихотэ-Алине гнездовые участки зелёной пеночки и крапивника часто перекрываются, и на крутых склонах с высокоствольным еловым лесом, где население в целом бедно (заметно беднее субальпийских редколе-

сий с полянами), оба вида местами вокально содоминируют. Песня зелёной пеночки, конечно, слабее песни крапивника (вокалист «средней силы»), однако самцы очень активно поют всю первую половину дня в кронах высоких елей и пихт.

Зелёные пеночки, по описаниям, собирают корм на всех уровнях лесной вертикали, от низкого кустарника до крон деревьев, и в основном с листвы и тонких ветвей (del Hooy *et al.* 2006; Корелов, Ковшарь 1972), причём в средней тайге по Енисею (раса *viridanus*) преимущественно кормятся в кронах (Бурский 1987). Однако в полуоткрытом субальпийском поясе Гималаев (наши наблюдения в 2012-2013 годах) птицы расы *trochiloides* очень много кормятся весной (май) на земле, обследуя незадернованные и сложные по структуре поверхности склонов с камнями и всевозможными «рытвинами».

Считается, что зелёные пеночки жёстко-территориальные и достаточно агрессивные птицы (защищают свои индивидуальные территории не только в местах гнездования, но и на зимовках – del Hooy *et al.* 2006) с большими гнездовыми участками (на Енисее в среднем около 2 га – Рогачёва и др. 1991). В то же время в горных хвойных лесах численность этого вида настолько велика (на Тянь-Шане до 23 и более поющих самцов на 1 км маршрута, расстояние между гнёздами от 35 до 68 м – Ковшарь 1979), что кормовые территории неизбежно должны перекрываться у соседних пар. Не меньшая плотность гнездования (тот же порядок), по моей грубой визуальной оценке, у зелёной пеночки и в субальпийском поясе Гималаев. В горных ельниках и елово-берёзовых лесах плакорного низкогорья на Бикине численность меньше, но ещё достаточно высока (фоновый вид). Не вызывает сомнений, что во всех этих случаях каждый из поющих самцов слышит своих ближайших соседей. Общее распределение поющих птиц в горной тайге в июне-июле выглядит «сплошным» (дисперсным и непрерывным), однако эта картина может быть обманчивой в плане динамики заполнения ландшафта по мере пребывания особей на гнездовые территории в конце мая – начале июня (границы разных гнездовых парцелл могут «сливаться»; см.: корольковая пеночка и мухоловка-мугимаки).

Замечания по систематике. Во многих зарубежных работах последнего времени раса *plumbeitarsus* трактуется как самостоятельный вид. Такая трактовка основывается на предполагаемом отсутствии «обмена генами» в зоне вторичного контакта рас *viridanus* и *plumbeitarsus* на юге Центральной Сибири (Irvin *et al.* 2001). Однако более детальные исследования (Ковылов и др. 2012) показали полиморфизм особей и общее сближение обеих форм в зоне симпатрии как по признакам окраски, так и по песне (т.е. гипотеза кольцевого видообразования не подтверждается). В то же время из работы следует, что если в зоне симпатрии самцы восточной формы *plumbeitarsus* отвечают на проигрывание западных песен, то в области аллопатрии они не всегда реагируют на песни формы *viridanus*. И это при том, что песни обеих форм имеют, в целом, большое сходство и слабо различимы на слух человеком (в части колен неразличимы). В этом контексте небезынтересно

отметить (мои наблюдения в мае 2012-2013 годов в Гималаях, в субальпике северного макросклона массива горы Дхаулагири, Мустанг), что песня птиц номинативной расы *trochiloides* в Центральных Гималаях хорошо отличается на слух от обеих «крайних» форм *viridanus* и *plumbeitarsus*, так что до сопоставления песни с поющими птицами даже не приходит в голову, что её исполняют зелёные пеночки. Песня рас *viridanus* и *plumbeitarsus* – хорошо известный долгий «бой», не лишённый ритма, но состоящий как бы из «спотыкающихся» слогов (меняются ударения в частях этих слогов), иногда с более быстрым началом. Песня расы *trochiloides* столь же напориста, но ровная по исполнению (из характерных двухсложных позывок вида с одинаковым ударением в слогах на протяжении всей песни – нет «спотыкания») и сначала ассоциируется с песней какой-то синицы рода *Periparus* и одновременно с «медленной» песней таловки. Трудно поверить, что птицы этой гималайской расы будут реагировать на проигрывание песен западной и восточной зелёной пеночек. Так что при «жёстком» разделении (в статусе полных видов) рас *viridanus* и *plumbeitarsus* почти наверняка придётся выделять в особый вид и разделяющую их по южной дуге ареала расу *trochiloides*. Песни непосредственно окружающих номинативный гималайский подвид рас *ludlowi* и *obscuratus* мне неизвестны.

Последнюю сравниваемую здесь пару представляют два самых маленьких вида наших пеночек – корольковая *Ph. proregulus* и зарничка *Ph. inornatus*. Оба вида входят в группу очень мелких пеночек (подрод *Reguloides*; 9 видов), в целом свойственных «гималайско-сычуанской» провинции; оба – выражено таёжные виды, имеющие большие гнездовые ареалы в таёжно-лесной области северной половины Азии (у зарнички он больше – на север до зональных тундр, на запад простирается за Уральские горы); оба вида, по-видимому, утратили популяционно-генетические связи с горными популяциями Китая, Центральной и Средней Азии (*Ph. kansuensis* – *Ph. yunnanensis*; *Ph. humei*); оба являются «успешными» видами Сибирской тайги (огромная численность, самые многочисленны виды лесных птиц на весеннем пролёте в Приморье – Ю.Н.Глуценко, устн. сообщ.); оба зимуют в юго-восточном секторе Азии (южная полоса Китая; зарничка также в Индокитае), оба летят через Приморье в ранние сроки (с конца первой декады апреля), нередко в совместных стаях, и появляются в низовьях Бикина в большом числе в последнюю неделю апреля – первые числа мая. И в то же время оба вида заселяют тайгу совершенно по-разному (в плане пространственно-территориальной организации поселений), имеют разные «предпочтения» и разную силу песни и используют разные способы коммуникации для поддержания целостности гнездовых парцелл в условиях тайги.

Корольковая пеночка *Phylloscopus proregulus* (Pallas, 1811)

В современной «узкой» трактовке (т.е. при выделении рас *chloronotus*, *kansuensis*, *yunnanensis* в отдельные виды) – это монотипичный вид, распространённый в таёжно-лесной области южной половины Си-

бири и Дальнего Востока, на юг до гор северо-востока Северной Кореи (Томек 2002). В пределах гнездового ареала эта пеночка везде в целом связана с тайгой с участием хвойных пород, достигая наибольшей численности в разновозрастной и полидоминантной высокоствольной тайге с подлеском. Та же картина характерна для Приморского края, где это в целом многочисленный фоновый вид, ровно заполняющий массивы хвойных и хвойно-широколиственных лесов на равнине и в горах, вплоть до полосы подгольцовых еловых редколесий с «пятнами» каменноберезняков (суммированные варианты II и III), в том числе и на изолированных хребтах в долине Уссури. Та же картина наблюдается и на Сахалине (Нечаев 1991). Однако обычность корольковой пеночки выше границы сплошного леса может быть временным явлением, связанным с пиком численности этого вида. В 1960-е годы она была редка либо малочисленна в высокогорных редколесьях южного и среднего Сихотэ-Алиня (Назаренко 1971б; Кулешова 1976). По данным, полученным на среднем Енисее, угнетение древостоя всегда приводит к снижению обилия этого вида (Рогачёва и др. 1991).

Однако если в Северном Приморье корольковая пеночка совсем не характерна для чисто лиственных лесов (пойменных ясене-ильмовых, березняков, зрелых дубняков на сопках) и регистрировалась здесь в конце 1990-х годов исключительно как «случайный вид», то в южной половине Приморья с начала 2000-х годов наблюдается изменение предпочтений в сторону массивов с меньшим участием хвойных пород, причём этот процесс постепенно распространяется на всё более северные участки региона (Курдюков 2010). С одной стороны, это вполне укладывается в схему прямого «наследования» местных группировок видов в процессе трансформации матричных для них лесных массивов (Назаренко 1971в; Курдюков 2006; в первую очередь вырубается хвойные породы, «прогалы» заполняются лиственными породами – исходный лес становится всё более лиственным), с другой стороны, предполагает и смену перцептивных установок особей, поскольку наблюдается возникновение гнездовых поселений и в первично лиственных насаждениях (например, в дубняках с сосной густоцветковой), а также в искусственных сосновых посадках (Глущенко и др. 2006).

На многокилометровых маршрутах сквозь тайгу всегда создаётся впечатление, что поющие самцы корольковой пеночки заполняют тайгу ровно, дисперсно («сплошное» заполнение), при этом на уровне микровыделов нельзя не увидеть особую связь поющих самцов с высокими хвойными деревьями, всегда выходящими в первый ярус и нередко немного выдающимися над общим уровнем полога леса (в кедрачах это часто наиболее высокие кедры, в елово-пихтовых лесах – ели). То же самое замечено в енисейской тайге (Рогачева и др. 1991). При наличии высоких хвойных деревьев хотя бы в небольшом числе, единич-

ные самцы корольковой пеночки поют также в сопковых дубняках и в пойменном ясене-ильмовом лесу, где в противном случае вид обычно не регистрируется. Кормовые предпочтения этого вида в енисейской тайге также связаны с кронами темнохвойных пород (Бурский 1987).



Рис 15. Вид на уссурийскую тайгу с позиции вокальной микростанции самца корольковой пеночки *Phylloscopus proregulus*.

Корольковая пеночка – активный вокалист, вокально доминирующий в тайге повсеместно (основной песенный фон с 8-9 ч и нередко в течение всего дня; с первых дней появления и до начала-конца первой декады августа), и только в подгольцовых редколесьях, где её численность меньше, разделяющий доминирование (по общей активности и силе пения) с таловкой и синехвосткой. Самцы обычно поют на самых макушках кедров и елей (по сути дальние контакты осуществляются «над лесом»), постоянно поворачивая всё тело либо только голову в ту или другую сторону (рис. 15). Песня «сильная» (слышна за сотни метров) и состоит из отдельных темповых трелей-«очередей» с меняющейся скоростью в подаче слогов, вплоть до финального треска (часть медленных трелей перекрывается, на слух, с быстрыми коленами песни светлоголовой пеночки). Дисперсное распределение самцов при такой высокой численности вида, как выявляется на Енисее и в Северном Приморье, не означает гнездование отдельными парами. Правильнее говорить о рыхлых гнездовых парцеллах, которые, скорее всего, выстраиваются в динамике заполнения тайги (по мере появления птиц весной) таким же образом, как и у многих других мелких лесных птиц,

но в конце концов сливаются друг с другом и создают иллюзию сплошного, внутренне недифференцированного поселения. «Громкость пения соответствует большим размерам гнездовых участков и, вероятно, способствует их равномерному размещению» (Рогачева и др. 1991, с. 74).

Весной поющие стайки корольковых пеночек идут вверх по Бикину (в его ниже-средней части) с начала последней недели апреля и по начало второй недели мая (данные за 1990-е годы – Коблик, Михайлов 2013). При этом в 1996 году многие птицы уже к 6 мая были на местах гнездования в полностью заснеженной тайге (продолжались снегопады) на высоком Зевском плато осевого хребта Сихотэ-Алиня. Последнее позволяет предположить, что заполнение таёжных массивов Северного Приморья стаями этого вида идёт весной не только со стороны долины Уссури, но и со стороны осевого хребта. Это косвенно подтверждается и датами прилёта птиц на Сахалин, где они появляются, в общем, в те же сроки, что и в долине Уссури – в последних числах апреля – начале мая (Нечаев 1991). Остаётся отметить, что это единственная из пеночек региона, которая размещает гнёзда выражено над землёй – на ветвях и у стволов хвойных деревьях (в Приморье обычно на невысоких елях, на высоте 1-7 м от земли – Пукинский 2003; на Сахалине от 0.5 до 10 м, в том числе и в кустарнике – Нечаев 1991).

Зарничка *Phylloscopus inornatus* (Blyth, 1842)

Здесь этот вид принимается как монотипический, т.е. тусклая зарничка *Ph. humei* рассматривается как отдельный вид (что принято сейчас во многих западных сводках), с резко отличной песней и биотопией в местах симпатрии (Марова 2008). Северное Приморье – крайняя южная область гнездового ареала *Ph. inornatus* на юго-востоке Сибири. Эта пеночка регистрировалась на гнездовании только на северо-востоке региона, в области низкогорных вышолаживаний осевого хребта Сихотэ-Алиня – как на его восточном макросклоне, у побережья моря (Елсуков 1985, 1999; Назаренко 1990), так и на западном, в бассейне верхнего течения реки Бикин (Пукинский 2003; Михайлов, Балацкий 1997; Михайлов и др. 1998).

Огромный ареал зарнички в северной половине Азии связан с ландшафтом лесотундры и северной тайги, однако гнездовые поселения, как правило, привязаны к светлым пятнам типа «редколесья» и «мелколесья», возникающим на обширных плакорных гарях среди массивов коренных хвойных и смешанных лесов. В Центральной Сибири это, как правило, разные варианты белоберёзового подроста и заросли кустарниковой берёзы (Бурский 1987; Рогачёва и др. 1991), причём ориентация на подрост берёзы настолько сильна, что его присутствие рассматривается как главный фактор, ответственный за распределение поселений зарнички (Бурский, Конторщиков 2003). В других ча-

стях ареала поселения связаны с берёзовым и ивовым мелколесьем (в лесотундре), берёзово-лиственничным и лиственничным редколесьем, а в южных районах Сибири – с осветлёнными лесами (с разреженным подростом) и ленточными кустарниково-лесоболотными ассоциациями в лесостепи и по поймам таёжных рек.

На северо-востоке Приморья гнездование зарнички в 1970-1990-х годах документировано в таких же типичных для вида «светлых» ландшафтных выделах – разреженных лиственничниках с багульником (Пукинский 2003), «пятнах» берёзового мелколесья в местах уничтоженной тайги (Михайлов, Балацкий 1997) и на пройденной пожарами и рубками лиственничной мари в окружении лиственнично-берёзового редколесья (Назаренко 1990). Встречи поющих самцов зарнички в высокогорных еловых и пихтовых лесах Сихотэ-Алиня вряд ли говорят о наличии гнездовых пар: такая «биотопия» не соответствует пространственной организации полукOLONиальных поселений этого вида (см.: Рогачёва и др. 1991).

Как уже говорилось, зарничка является массовым пролётным видом на юге Приморья и в западной трети края. Двигающиеся вверх по широкой долине нижне-среднего Бикина стайки зарничек (часто вместе с корольковыми пеночками) мы регистрировали ежегодно с конца апреля до 20-х чисел мая и в отдельные годы – до конца мая. Несмотря на такой поток, в 1990-е годы в бассейне Бикина обнаружены только крошечные гнездовые парцеллы зарнички, разбросанные на значительном удалении друг от друга («точечное» распределение для огромной территории); все они были связаны с большим осветлённым «пятном» давнего пирогенного происхождения в междуречье рек Бикина и Светловодной (Улунги). На Зевском плато Сихотэ-Алиня в 1996 году мы этот вид не наблюдали, так что зарнички, скорее всего, не летят весной вдоль осевого хребта Сихотэ-Алиня. Остаётся предположить, что большая часть идущих в мае вверх по Бикину птиц уходит в область лиственничного междуречья Зевы и Килоу и через область Пейского плато (давно и сильно разреженного рубками) далее на север в область бассейна верхнего Хора.

Очень вероятно, что образующиеся в бассейне верхнего Бикина маленькие и плотные дисперсные гнездовые парцеллы (которые, несомненно, формируются из единой группы кочующих особей – Михайлов, Балацкий 1997) представляют собой такое же нерегулярное явление, как и такие же парцеллы рыжей овсянки в подгольцовом поясе Хорско-Бикинского водораздела и на хребте Стрельникова. Примечательно, что парцеллы из 3-5 пар соответствуют минимальным «ячейкам» пар зарнички, из которых слагаются её более крупные (10-50 пар) гнездовые поселения на среднем Енисее (Рогачёва и др. 1991).

В монографии Ю.Б.Пукинского (2003, с. 201) зарничка характери-

зуются в 1970-е годы как «многочисленный на плато в верховьях Бикина» (в лиственничных редколесьях с зарослями багульника), что по нашим работам в 1990-е годы кажется почти невероятным (зарничек на «плато» с лиственницей не было совсем). Объяснение этому, вероятно, кроется в выраженной номадности этого вида пеночек (Рогачёва и др. 1991), в основе которой, на уровне операционного механизма, лежит изменчивость миграционной активности особей в зависимости от хода весны. Местные птицы возвращаются на места гнездования, но если это происходит «раньше срока» (в тёплые вёсны), то через несколько дней они возобновляют движение (Рогачёва и др. 1991, с. 72), уходя в новые для них (на данном отрезке времени) более северные районы. В результате численность зарнички меняется по годам в конкретном районе почти на порядок. Увеличение происходит за счёт образования новых поселений из более «северных» или более «южных» особей (см. там же).

Является ли индуктором состояния «продолжить миграцию» визуализация ранней фенологии окружения (т.е. сигнально-перцептивные связи со средой) или ранний срок появления на «своих» местах сам по себе (эндогенные «внутренние часы» – циркадная причинность), или и то и другое вместе, неизвестно. Так или иначе, крошечные гнездовые парцеллы на путях миграции стай зарничек (расположение которых гнездившиеся и родившиеся здесь птицы прекрасно помнят) являются теми «затравками», на основе которых при определённом стечении внешних и «внутренних» обстоятельств могут заново образоваться большие временные поселения. В этом контексте не должно вызывать излишне большого скепсиса предположение Е.П.Спангенберга (1965) о возможном гнездовании зарничек на лиственничных марях в низовьях Большой Уссурки (Имана) в 1940-е годы (был добыт самец с сильно развитыми гонадами). В 1997 году единичные самцы зарничек пели на лиственницах среди Бикин-Алчанской мари (нижне-средний Бикин) вплоть до 20 мая, когда мы покинули этот район работ.

Зарничка – слабый вокалист. Песня не обладает хорошей слышимостью (напоминает позывку рябчика *Tetrastes bonasia*, но заметно слабее), особенно если издаётся с невысокой берёзы в пятне берёзового мелколесья. Такая песня не может быть средством дальней коммуникации, что и не нужно полукOLONIALЬНОМУ виду с механизмом образования конкретного поселения по модели «стая-колония».

