

ISSN 0869-4362

Русский
орнитологический
журнал

2014
XXIII



ЭКСПРЕСС-ВЫПУСК
979
EXPRESS-ISSUE

Русский орнитологический журнал
The Russian Journal of Ornithology

Издаётся с 1992 года

Т о м X X I I I

Экспресс-выпуск • Express-issue

2014 № 979

СОДЕРЖАНИЕ

- 831-884 Различия в заполнении тайги (сплошных массивов бореальных лесов) мелкими лесными птицами-мигрантами на примерах нескольких «модельных» для севера Приморского края групп видов Passeriformes. Часть 2.
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 № 979

CONTENTS

-
- 831-884 Differences in filling taiga (boreal forest continuous massifs) by migrant small forest birds exemplified in several «model» for the north of Primorsky Krai Passeriformes species. Part 2.
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 2

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

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

Мухоловки *Muscicapa*, *Ficedula*, *Cyanoptila*

Шесть видов настоящих мухоловок, в норме гнездящихся в таёжной области Северного Приморья*, демонстрируют все три варианта распределения по территории региона, от типично «галерейного» (*F. zanthopygia*) и «маньчжуро-таёжного» (*C. cyanomelana* и *M. dauurica*) до типовых рисунков («подковой») «сибирско-таёжного» варианта (*M. sibirica*, *F. mugimaki*). У желтоспинной и синей мухоловок современный гнездовой ареал идёт на север до долины Амура (у монотипичной *F. zanthopygia* он всё ещё «маньчжуро-корейского» типа, на юг до долины Янцзы; у *C. cyanomelana*, кроме «маньчжуро-корейской» расы *cumatilis*, есть «островная» раса *cyanomelana* – Япония и Южная Корея). У ширококлювой и сибирской мухоловок гнездовые ареалы сходным образом разорваны: есть северная часть ареала (маньчжуро-южносибирская, на запад до верховий Енисея, на восток до Японии и Сахалина) и южная горная область (гималае-сычуанская; у *M. dauurica* также многие кластеры в Индии и Юго-Восточной Азии). Северная материковая часть ареала обоих видов представлена группами из двух-трёх слабо выраженных рас; в южной части у каждого из видов по несколько более выраженных рас. У монотипических *F. mugimaki* и *M. griseisticta* гнездовой ареал схож с ареалами северных группировок двух предыдущих видов (но обоих нет в Японии, а *M. griseisticta*, к тому

* Статус редкой восточной малой мухоловки, *Ficedula (parva) albicilla*, не определён (Михайлов и др. 1998).

же, не проходит на запад далее реки Зеи). Сибирская и пестрогрудая мухоловки заселили также южную половину Камчатки. Зимовочные ареалы всех этих видов мухоловок располагаются южнее, чем у «лесных овсянок», сосредоточены в южной половине Индокитая и на островных архипелагах юго-востока Азии (на север до южного Китая у *M. sibirica*).

Для мухоловок не характерны линейные гнездовые парцеллы из многих пар (ни одного случая в нашей работе). В то же время более или менее равномерное, или дисперсное распределение («сплошное» заполнение тайги, хотя бы её значительных фрагментов) выявляется только у мухоловки-мугимаки; в самых «оптимальных» или скорее комфортных по структуре биотопах местного ареала, например, в долинных кедрачах, приближается к этому варианту ширококлювая мухоловка. Однако и в этих случаях нельзя исключить, что обоим видам также свойственно образование вокально-гнездовых парцелл, а впечатление «единого дисперсного целого» создаётся в результате высокой общей численности вида на конкретной территории. Прерывистое распределение внутри тайги удалёнными друг от друга (на ближайшие километры) парцеллами из 2-5 пар отмечено (и характерно) для сибирской мухоловки, но иногда выявляется и у мугимаки. Наиболее удалены друг от друга пары синей мухоловки (далее, чем у всех других видов мухоловок, овсянок, пеночек), и всё же ближайшие самцы, обладающие у этого вида очень сильной песней и поющие всегда как бы чуть-чуть над лесом либо над обрывом у реки, наверняка хорошо слышат друг друга за многие сотни метров, так что и в этом случае было бы преждевременно утверждать (без специального изучения вопроса), что этот вид в гнездовое время заполняет тайгу изолированными «внеконтактными» парами. Более или менее далеко (на сотню метров, по крайней мере) слышны поющие у вершины высоких деревьев (лиственниц, елей, пихт) самцы мухоловки-мугимаки. У всех трёх видов рода *Muscicapa* песня очень слабая (щебетание, «цирканье» и т.д.), слышимая только на первые десятки метров от исполнителя. Немногим сильнее (десятки метров) песня-речитатив у желтоспинной мухоловки.

На уровне микровыделов выявляется отчётливая связь поющих самцов и гнездовых пар мухоловок со всевозможными крошечными «окнами» внутри сплошного лесного массива. Эти «окна», вне сомнения, могут быть функционально значимыми, т.е. наиболее комфортабельными в плане успешного выполнения типичных для мухоловок приёмов добывания корма (лучше всего соответствуют типовой морфологии группы и выводимого из неё спектра моторики движений), и в то же время на уровне «первичных связей» они, естественно, включены в перцептивные установки особей, поскольку должны быть найдены и опознаны («выбраны») в качестве таковых первыми прибывающими

птицами (у всех этих мухоловок самцы появляются весной на местах гнездования, по-видимому, несколько раньше самок – Дементьев, Гладков 1954; Панов 1973; Нечаев 1991, хотя Ю.Б.Пукинский отмечает в своей монографии, что ширококлювая мухоловка появляется в долине Бикина уже в парах). Следовательно, такие «окна» тоже выступают сигнально-топографическими ориентирами (физиономически хорошо выделяющимися в структурном хаосе леса) и в этом плане оказываются центрами кристаллизации гнездовой парцеллы. Характер заполнения тайги самцами и парами мухоловок во многом и определяется картиной распределения этих «окон», их величиной и инфраструктурой. У двух видов мухоловок (*F. zanthopygia* и *C. cyanomelana*) гнёзда размещаются в полудуплах и дуплах либо в нишах вертикальных «стенок», в целом невысоко от земли. Для других четырёх видов (*M. dauurica*, *M. sibirica*, *M. griseisticta*, *F. mugimaki*) характерны открытые гнёзда-чашечки, которые птицы строят на ветвях деревьев на высоте до 10-15 м от земли. Ниже виды даны в порядке убывания от наиболее «маньчжурских» к наиболее «сибирским» по их местным ареалам в регионе.

Желтоспинная мухоловка *Ficedula zanthopygia* (Най, 1845)

Это самый нетаёжный вид мухоловок региона (не считая райской мухоловки, *Terpsiphone paradisi*, которая относится к сем. Monarhidae) и типичный представитель «маньчжуро-корейского» орнитокомплекса, характерный для широкого спектра фрагментированных лиственных насаждений в равнинных и долинно-сопковых ландшафтах Приморья и Приамурья (населяет урёмы рек, невысокие сопки с дубняками, островные лески на марях; сады, парки, посёлки). В целом избегает хвойных и хвойно-широколиственных лесов, как и выраженного рельефа, но для южной половины Приморья отмечено активное освоение этой мухоловкой горных склонов с дубняками, что происходит на фоне возрастания общей численности вида (Курдюков 2006). В таёжную область Северного Приморья проникает исключительно по галерее пойменного леса «большой реки» (вариант I), где связана с густо облиственной ивово-чозениевой урёмой и заломами черёмухи вдоль старичных протоков. В верхнем бассейне Бикина, в районе бывшего посёлка Охотничий, желтоспинная мухоловка освоила прирусловые части берёзовых и берёзово-лиственничных лесов, но в норме не далее 1 км от русла реки.

Это наиболее «приземлённая» из мухоловок региона, жизнь которой целиком проходит в нижней половине вертикали леса: самцы поют на облиственных деревьях нижнего и среднего яруса (песня – незвонкий размеренный речитатив из чередующихся, по интонации, «вопроса» и «ответа»); гнёзда в полудуплах невысоко от земли. Распределение пар вдоль пойменной галереи Бикина прерывистое, но проходит вверх

по реке (по чозенникам) по крайней мере до устья Зевы. Устроение гнездовых парцелл и сам факт контактов между территориальными парами нами не прослежены. В нижне-среднее течение Бикина первые самцы прибывают в период с 9 по 15 мая. В верхнем бассейне, у посёлка Охотничий, они регистрировались в 1970-е годы не ранее 23 мая, а в 1990-е годы – уже 16 мая (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013).

Синяя мухоловка *Cyanoptila cyanomelana sumatilis*
Thayer et Bangs, 1909

Если говорить об общих ландшафтно-биотопических привязанностях, то синие мухоловки с территории Приморья, Приамурья и северо-востока Китая (раса *sumatilis*, но см. Замечания по систематике) тяготеют к сопковым и долинным лесам «маньчжурского» типа (от дубняков до коренных кедрачей) и в норме избегают мелколесий, редколесий и любых вариантов (горных и плакорных) тайги «сибирского» типа – как темнохвойных елово-пихтовых лесов, так и светлых парковых березняков и лиственничников. Соответственно, в Северном Приморье этот вид наиболее обычен в долинно-сопковом ландшафте среднего течения Бикина и Хора, редок в приуссурийской лесостепи и в бореальных верховьях систем обеих рек; отсутствует на гористых водоразделах (вариант II). Уровни обилия вида существенно не меняются при переходе от коренных «маньчжурских» смешанных лесов (кедрачей и пихтачей) к их облиственным «производным» вариантам (Курдюков 2006, табл. 2 и 3), но в островных дубово-кедровых лесах посреди обширных марей (= сильная фрагментация лесного массива) гнездовые пары нам не попадались. С середины 1990-х годов отмечено активное освоение этим видом посёлков нижне-среднего Бикина (регулярное гнездование в Верхнем Перевале и Лесопильном); в Южном Приморье этот процесс, видимо, начался ещё раньше (Панов 1973).

Гнездовые предпочтения синей мухоловки более определённые на уровне микровыделов и микростадий, и именно эти связи, по-видимому, определяют дисперсно-точечный характер распределения её гнездовых пар в сплошных массивах тайги. Как отмечалось практически всеми орнитологами, работавшими в Приморском крае, гнездо этого вида часто помещается на всевозможных вертикальных «стенках» (рис. 16), обычно не очень солнечных, тенистых и увлажнённых (стенки гнезда всегда сделаны из свежего мха). На юге Приморья это чаще всего каменистые «щётки» вдоль распадков небольших речек и ручьёв (Панов 1973) и даже береговые скалы (Воробьёв 1954); в бассейне Бикина – мощный земляной комель на корнях крупного поваленного ветром дерева. Однако гнездо может быть сделано и на земле, а также в полудупле (на стволе дерева) и в постройках человека. Быть может,

не менее важен тот факт, что любая большая «стенка» (скальный прижим у реки, обрыв у дороги, вершинный гребень или просто крутой борт сопки) почти всегда сочетаются с открытой для обозрения зоной; упавшее огромное дерево всегда коррелирует с выраженным «окном» в верхнем ярусе высокоствольного леса.



Рис. 16. Характерная гнездовая микростация синей мухоловки *Cyanoptila cyanomelana*: вертикальная влажная «стенка» на скальном «прижиме» у реки. Фото Ю.Б.Шибнева.

Такие микровыделы («окна» из-за выпадения одного-двух деревьев первого яруса), естественно, неупорядоченно разбросаны в массиве леса, так же как скальные прижимы и крутые борта сопки неупорядоченно чередуются вдоль русла реки или линии лесной дороги. Поэтому пары синей мухоловки (и только они из мухоловок Приморья), как правило, селятся на удалении друг от друга, что также отмечалось многими орнитологами. Гнездовые и кормовые участки пар в этих случаях заведомо не пересекаются, но при обычной плотности в 6-20 поющих самцов на 1 км² (Курдюков 2006) соседние самцы, несомненно, слышат друг друга, так что в подавляющем числе случаев речь должна идти о значительном по протяжённости, но всё-таки вокально едином поселении. Самец синей мухоловки всегда поёт в «окне» (либо по периферии «окна»), сидя на вершине наиболее высоких, нередко усыхающих деревьев, где хорошо заметен. В случае открытой «боковой» зоны (при-

речный обрыв сопки) он может петь и на невысоких деревьях, растущих по крутому склону. Песня сложная, свистовая и очень сильная (один из четырёх-пяти самых сильных певцов уссурийского леса), с характерным раскатистым «смехом» (одно из колен). Активно поют с 8-9 ч и, с перерывами, в течение всего дня, нередко и в вечерние часы (до сумерек), в том числе в пасмурную погоду и под проливным дождём.

В то же время лишь единичные пары этой мухоловки (достоверно — поющие самцы) уходят по скальным прижимам, и только по ним, вглубь водораздельной тайги до 40 км от русла «большой реки», и только однажды поющий самец был встречен (в своего рода скальном цирке с водопадом) почти у верхней границы елово-пихтового леса, на высоте 900 м н.у.м. Эти самцы (или пары), столь «преданные» характерному физиономическому микровыделу и определённо живущие вне контактов с другими парами, являют собой исключения из правильной картины «маньчжуро-таёжного» распределения вида в регионе, хотя «окна» в высокоствольном лесу, пусть и реже, но встречаются везде и в елово-пихтовой тайге (где этого вида как правило нет), а скальные обрывчики и «щётки» становятся даже более обычными в верховьях «малых рек», в выражено гористом ландшафте на бортах водоразделов.

Вероятно, реальная картина распределения пар синей мухоловки по территории тайги складывается из нескольких причинных составляющих: 1) общей исторической связи мухоловки с «маньчжурским» лесным ландшафтом (в рамках которого гнездовые поселения вида наследуются из года в год, несмотря на постепенную трансформацию лесов — их всё большее «облиствение», изменение структуры подлеска и общей ярусности); 2) жёстких перцептивных установок особей на конкретные вокальные микровыделы («окна») либо гнездовые микро-станции («вертикальные стенки») и 3) конкретной динамики заполнения территории массой прибывших в бассейн «большой реки» особей каждой конкретной весной (т.е. в зависимости от общей локальной численности вида). В 1990-е годы гнездовые пары синей мухоловки в норме не регистрировались нами (или обилие их резко падало) в выражено таёжной области Бикина (выше Красного Яра) на удалении более 10 км от русла «большой реки», а выше посёлка Охотничий (и до самых верховий Бикина) они были строго привязаны к руслу реки, а именно к прирусловым скальным прижимам. Прилетает этот вид весной рано, в ещё «голый» не облиственный лес, в первые числа мая (на 1-3 недели раньше других видов мухоловок), и регистрируется примерно в одни и те же сроки на крайнем юге и севере Приморья (Панов 1973; Коблик, Михайлов 2013).

Замечания по систематике. Как было недавно показано (Leader, Carey, 2012), птицы из материковой части Дальнего Востока России и северо-востока Китая, ранее рассматривавшиеся в составе расы *cumatilis*, описанной из центральной части Китая, в действительности должны называться *intermedia* (Weigold, 1922).

Сравнение двух близких видов из рода серых мухоловок, а именно ширококлювой мухоловки *Muscicapa dauurica* и сибирской мухоловки *M. sibirica* не менее интересно, чем попарное сравнение близких видов пеночек. Оба вида имеют схожие разорванные гнездовые ареалы (см. выше), что не может не предполагать сходную историю расселения в голоценовое время из плейстоценового азиатского рефугиума. Зимовочные ареалы обоих видов также перекрываются (по крайней мере для популяций с юга дальнего Востока – расы *dauurica* и *orasa* соответственно). Самцы обоих видов – слабые вокалисты и вряд ли слышат поющих соседей на расстоянии более чем в первые десятки метров (песня у *M. sibirica* – ускоренный тихий речитатив из «циркающих» и скрипуче-скрежещущих звуков; у *M. dauurica* она сложнее, с добавлением мелодичного щебета и намёком на свистовые слога). Поющие самцы сибирской мухоловки обычно располагаются выше (нередко в верхней части крон высоких пихт, елей, тополей Максимовича). Гнёзда этого вида также расположены заметно выше, 6-15 м от земли; в Приморье и на Сахалине их находили на хвойных породах (Нечаев 1991, Пукинский 2003; обычно упоминаются лиственницы, но гнёзда на них более заметны и, возможно, не меньшее их число расположено на елях и пихтах); в других частях ареала вида в качестве гнездовых деревьев отмечались также кедры, берёзы и ивы.

Эти в общем сходные по поведению и «моторике» виды мухоловок классически замещают друг друга в Северном Приморье на шкале перехода от равнинно-сопковых широколиственных и хвойно-широколиственных лесов «маньчжурского» типа (*M. dauurica*) к елово-пихтовой и елово-берёзовой тайге «охотского» типа (*M. sibirica*). Замещение отчётливо прослеживается на многодневных поперечных маршрутах сквозь тайгу от русла «большой реки» к гольцам широтных водоразделов и на спуске с осевого хребта Сихотэ-Алиня к Японскому морю. Частота встреч ширококлювой мухоловки в зоне кедрачей постепенно падает на маршруте от русла Бикина в сторону водораздельного хребта и очень скоро после перехода «трансекты следования» в зону елово-пихтовых лесов (в уже явно гористом рельефе) этот вид исчезает, и напротив, с обязательностью появляется сибирская мухоловка. Та же картина и в верхнем бассейне Бикина: выше устья Килоу *M. dauurica* остаётся только в узкой полосе пойменных чозенников и тополельников (как и в каньонах рек восточного макросклона Сихотэ-Алиня), а в елово-пихтовых и елово-берёзовых лесах, занимающих уже всю широкую долину реки и выходящих к её руслу (кедрачей здесь нет), встречается в основном *M. sibirica*. Последний вид нередок и во вторичных зрелых березняках, как и берёзово-лиственничных лесах плакорных междуречий верхнего бассейна Бикина (гораздо реже в чистых лиственничниках), где в норме уже не встречается *M. dauurica* (или только

там, где эти леса выходят в пойму и частично смешиваются с прирусловой урёмой). Физиономический облик гнездового микровыдела («окна») у этих близких видов мухоловок также неодинаков (см. ниже).

На западе ареала, в Центральной Сибири, оба вида «замещают» друг друга более географически, заселяя приречные и пойменные леса либо южного (*M. dauurica*), либо среднего (*M. sibirica*) Енисея (Бурский 1987). «Разведение» обоих видов в Северном Приморье выглядит более «тонким» и более показательным, но в то же время не совпадает в точности с границами вертикальных поясов и составом древостоя: часть особей ширококлювой мухоловки проходит или «выжимается» в кедрово-еловые леса и отчасти в елово-пихтовую тайгу. Стандартные объяснения подобной «экологической изоляции» через какие-то особые «разводящие» древние адаптации (обоих видов), связанные со структурой двух разных местообитаний и особыми «кормовыми адаптациями», не проверяемы и в большинстве случаев предвзяты, что было показано прежде всего самим Д.Лэком (Lack 1971) и в данном случае сомнительны в контексте факта значительного безразличия большинства лесных птиц региона к изменениям в составе древостоя (Курдюков 2006).

Проще предположить активный социальный антагонизм между особями обоих видов на фоне разнонаправленного заполнения массивов низкогорной тайги в динамике распределения особей весной сразу после прилёта. Группы особей ширококлювой мухоловки идут в мае вдоль русла «большой реки» (в верховьях Бикина регистрируются на несколько дней позже – Коблик, Михайлов 2013) и не исключено, что прибывают на места гнездования уже в парах (Пукинский 2003) и заполняют тайгу «снизу», достигая наибольшего обилия как раз в пойменных лесах и долинных кедрачах. Особи сибирской мухоловки мало регистрируются в мае вдоль русла ниже-среднего Бикина и, видимо, сразу по прилёту оседают в подгольцовых редколесьях (наибольшее локальное обилие вида) и в плакорно-низкогорной тайге верховий. Этот сценарий по крайней мере проверяем (работой на площадках в зоне контакта обоих видов) и находит подтверждение в том факте, что в других местах ширококлювая мухоловка локально проходит вверх до каменноберезняков и пихтарников, например, на горе Хуалаза на юге Приморья в 1960-е годы (Панов 1973) и на Сахалине (Нечаев 1991).

Ширококлювая мухоловка *Muscicapa d. dauurica* Pallas, 1811

Характерный вид лесов «маньчжурского» типа по всему Приморскому краю. На севере Приморья обычна в лесо-мозаичном ландшафте западной «сопковой» части региона, в пойменных лесах и долинных кедрачах по Бикину и Хору, в узкой приморской полосе восточного макросклона и по днищам каньонов его рек, занятых лентами широколиственных лесов и высоких чозенников. Наибольшего обилия в

собственно таёжной части бассейна Бикина этот вид достигает в расширениях долины ниже-среднего и среднего течения реки, где большие площади занимает пойменный ясене-ильмовый лес и коренные кедррачи в пологих участках долины и по склонам сопок. Фрагментации леса этот вид, видимо, не боится: мы регулярно встречали гнездовые пары ширококлювой мухоловки в зрелых островных лесках среди обширных марей (Кушнарихская, Бикин-Алчанская и т.д.). На Сахалине птицы другой расы (*cinereo-alba* – Коблик и др. 2006) местами гнездятся в хвойно-каменноберезовых лесах (но с широколиственными породами: дубом, бархатом, калопанаксом; обилием лиан и бамбука – Нечаев 1991).



Рис. 17. Гнездо ширококлювой мухоловки *Muscicapa dauurica* на горизонтальной ветви дерева. Фото Ю.Б.Шибнева.

На север Приморья эти мухоловки прилетают весной во вторую и третью недели мая, когда уже покрылась листвой урёма; в 1970-е годы первые особи регистрировались в ниже-среднем Бикине в разные годы в интервале между 12-22 мая, а в 1990-е годы – между 7 и 12 мая (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013). Появляются птицы сперва в пойме реки и лишь затем заполняют долинный лес; в верхнем бассейне Бикина регистрируются на несколько дней позже, чем в ниже-среднем течении. Открытые гнёзда этого вида помещаются на ветвях

лиственных деревьев (рис. 17), на высоте 1.5-10 м от земли (Панов 1971; Нечаев 1991, Пукинский 2003), на Бикине чаще на высоте 1.5-5 м (данные Ю.Б.Шибнева).

На уровне микровыделов гнездовые пары ширококлювой мухоловки избегают при гнездовании в смешанном лесу сгущения ели и пихты и часто кормятся (и поют) в участках леса с сильно облиственными (нехвойными) «пятнами» в среднем этаже и прогалами в высоких деревьях первого яруса. Таких «пятен» в долинных кедрачах немало, так что при высоком обилии распределение этого вида выглядит в целом дисперсным, хотя местами и с очевидными разрывами между парами либо парцеллами из 2-3 пар. Детали распределения нами не выяснялись. В то же время для больших светлых «пятен» среди тайги (зарастающих гарей, лиственничных марей, сплошных рубок) вид не характерен.

Сибирская мухоловка *Muscicapa sibirica orasa* (Shulpin, 1928)

В Северном Приморье ареал этого вида хорошо коррелирует с распространением елово-пихтово-берёзовых лесов по гористым водоразделам и в плакорно-низкогорном бассейне верхнего течения Бикина. По высоким хребтам Сихотэ-Алиня идёт на юг до горы Облачная (Назаренко 1984). Во фрагментарных тёмных «островах» леса из ели и пихты на хребте Стрельникова в 1999 году этот вид нами не отмечен, но упоминается для лучше выраженного пояса елово-пихтовых лесов Большого Хехцира (Кулешова и др. 1965). На Хорско-Бикинском водоразделе, на той же высоте, где пояс елово-пихтовых лесов развит хорошо, этот вид обычен и достигает наибольшего обилия в мозаичной полосе подгольцовых редколесий. Сроки появления первых особей слабо документированы (в 1996 году первые регистрации у посёлка Охотничий пришлись на 18 мая, в одни сроки с ширококлювой мухоловкой), но по редким встречам пролётных птиц в долине среднего Бикина представляется, что прилетают сибирские мухоловки на широту Северного Приморья как минимум на неделю позже предыдущего вида.

На уровне микровыделов пары сибирской мухоловки, гнездящиеся в массивах сплошной елово-пихтовой тайги, как правило, избегают любых участков с сомкнутым первым ярусом (в частности, отсутствуют на крутых склонах и на вершинах сопок с высокоствольным лесом, где селятся мухоловки-мугимаки) и отчётливо привязаны к облиственным «окнам» (высокие тополя Максимовича, берёзы и другие породы) в первом ярусе хвойников, почти всегда возникающим в местах слияния небольших таёжных рек и впадающих в них ручьёв. Обнаружение здесь гнездовых пар сибирской мухоловки высоко предсказуемо, и как правило в больших устьевых «окнах» образуются плотные парцеллы из 2-3 пар этого вида, разделённые значительными «пустыми» отрезками сомкнутого хвойного леса вдоль русла рек и в междуречьях.

Однако, как уже говорилось, наибольшего обилия этот вид достигает в подгольцовых каменноберезняках вдоль верхней границы еловой тайги. В высокоствольных елово-пихтовых лесах с каменной берёзой эта мухоловка (той же расы) селится и на юге Сахалина (также «в разреженных участках хвойных, реже смешанных лесов по долинам рек и склонам» – Нечаев 1991, с. 471). В Японии и Северной Корее поселения этого вида тоже характерны для субальпийских хвойных лесов у верхней границы леса (Дементьев, Гладков 1954). В подгольцовом редколесье гнездовые парцеллы из 2-5 пар характерны для выположенных седловин с черемицевыми полянами между рощами каменной берёзы вперемешку с островками из ели. Также обычны они в верхней части пологих склонов (к распадкам верховий рек), где полосы густого и высокого каменноберезняка чередуются с полосами из высоких сомкнутых елей. При такой инфраструктуре гнездового участка мухоловки нередко кормятся на ветвях каменной берёзы, и нередко можно видеть птиц из соседних пар в непосредственной близости друг от друга. Возможно, что давняя перцептивная связь этого вида с «подгольцовым ландшафтом» из каменной берёзы и ели предопределила быстрое освоение этой мухоловкой вторичных белоберёзовых и елово-берёзовых лесов, регулярно возникавших на низкогорных плакорах и среднегорных плато Сихотэ-Алиня в результате пожаров.

Сплошная темнохвойная тайга, скорее всего, является исторически вторичным ландшафтом для восточной расы *orasa*, и её освоение идёт крошечными парцеллами по светлым микровыделам, в том числе типа приустьевых облиственных «окон» (на Сахалине также окраины зарастающих вырубок и болот – Нечаев 1991). В то же время в разнообразных «окнах» с полянами (в т.ч. зарастающие лесосеки, небольшие мари, «пятна» лесоповалов) в равнинных и сопковых хвойно-широколиственных лесах (кедрачах), повсеместно населённых ширококлювой мухоловкой, сибирской мухоловки нет. На западе ареала, на среднем Енисее, птицы расы *sibirica* никак не связаны с горной тайгой и мозаичным ландшафтом подгольцовых редколесий. С наибольшим обилием они населяют осветлённые высокоствольные леса из кедра, лиственницы, берёзы и осины (избегая светлых сосняков и тёмных ельников, как и любых молодых лесов), возникшие на местах старых таёжных гарей, как и коренные кедровые леса (Бурский 1987, Рогачёва и др. 1991). В среднегорном Алтае эти мухоловки обычны в гнездовое время (июнь, июль) в кедрово-еловой тайге, а также на гарях и в лесах с участием сосны, берёзы, осины и кедра (Равкин 1973).

Пестрогрудая мухоловка *Muscicapa g. griseisticta* (Swinhoe, 1861)

Считается одним из наиболее спорадично распространённых видов воробьиных птиц на юго-востоке Сибири. Общий рисунок распростра-

нения в Приморском крае не имеет ничего общего с другими видами мухоловок, в том числе с сибирской и мугимаки. Известна всего из нескольких районов Южного Приморья (Нейфельдт 1971; Назаренко 1971г), возможно гнездится в горах на севере Кореи (Томек 2002) и на Сахалине (Нечаев 1991). Гнезда находили на лиственницах и лиственных деревьях (Нейфельдт 1971).

Регистрировалась нами исключительно в сухих лиственничниках (в том числе небольших) в плакорных междуречьях рек верхнего бассейна Бикина и Хора (с массивами лиственницы в норме связано распространение вида и в Южном Приморье – Назаренко 1971г). В то же время не гнездится на лиственничных марях, в том числе с лесками из высокой лиственницы, в среднем и нижнем течение обеих рек. Общая численность этой мухоловки в регионе, очевидно, невелика, и распространена она здесь крайне прерывисто, «очагами» и (внутри очагов) парцеллами из 2-5 пар, заселяя лишь небольшую часть от общей площади «своего» биотопа. В частности, не отмечена нигде на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня в 1996 году при спуске по реке Бурливой, хотя пирогенные сухие лиственничники на осыпях имеют там широкое распространение; не встречена на марях с лиственницей и на Зевском плато (в том числе как пролётный вид) и в редколесных пятнах пройденного сплошными рубками Пейского плато. В массивах темнохвойной тайги не встречается. Появляется в бассейне верховий Бикина в последнюю декаду мая, хотя данные по прилёту очень фрагментарны (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013); в ниже-среднем течении Бикина пролётные птицы регистрировались в разные годы в интервале дат с 11 по 22 мая (см. там же).

Такой же слабый вокалист, как и предыдущие два вида, но вокальные микровыделы более открытого типа: самцы выбирают сильно разреженные участки (нет вокруг плотного древостоя) и поют на вершинах высоких и часто усыхающих лиственниц по периметру «окна», часто демонстративно перелетая с дерева на дерево. Песня и характер токовых полётов самцов, как и кормодобывательные приёмы, хорошо описаны у А.А.Назаренко (1971г) и Ю.Б.Пукинского (2003).

В заключение отметим, что этот нетривиальный по своей эко-географии вид вряд ли правильно считать горным видом. Пестрогрудая мухоловка не связана с высокогорьем и с собственно гористым ландшафтом (в частности, её нет на Хорско-Бикинском водоразделе, на хребте Стрельникова и на высокогорных плато осевого хребта), но более с высокоствольным редколесьем, в первую очередь усыхающими лиственничниками (нередко пирогенного происхождения), развитыми на выполаживаниях в низкогорье и среднегорье Сихотэ-Алиня. Возникновение этих поселений в регионе может быть связано с недавним историческим временем и, возможно, аналогично по своим механизмам

с таковыми рыжей и белошапочной овсянок, чечевицы и других более северных видов птиц, мигрирующих весной широким фронтом через широтные водоразделы и вдоль осевого хребта Сихотэ-Алиня.

Мухоловка-мугимаки, или таёжная мухоловка

Ficedula mugimaki (Temminck, 1835)

Настоящий таёжный вид. В пределах ареала везде связана с высокоствольной, часто редколесной хвойной тайгой; долину Енисея осваивает по склонам речных долин (Бурский 1987). Характерна для всей области горных хвойных лесов Центрального Сихотэ-Алиня, по елово-пихтовым лесам проходит на юг вдоль южных хребтов до горы Облачная (Назаренко 1984). Местный ареал на севере Приморья схож с таковым сибирской мухоловки (вариант III), с тем лишь отличием, что мугимаки заметно сильнее проникает «сверху» в долины средне-верхнего течения Бикина и Хора по островным высокоствольным лиственничным массивам (но отсутствует здесь же на лиственничных марях). В 1990-е годы была фоновым видом в елово-пихтовых и лиственничных лесах всего бассейна верхнего Бикина (содоминант вместе с синехвосткой и корольковой пеночкой), но при этом редка в хвойно-широколиственной долинной тайге (кедрачи) по среднему Бикину, чему я не вижу очевидных экологических объяснений. В Южном Приморье эта мухоловка в небольшом числе гнездится в кедрово-широколиственных лесах (Курдюков 2006, табл. 3), а на среднем Сихотэ-Алине в 1960-е годы у неё даже подчёркивалась особая связь с кедрачами высоких террас (Кулешова 1976, с. 47). Не обнаружена нами в июне 1999 года на хребте Стрельникова в долине Уссури, но упоминается для хребта Большой Хехцир (Кулешова и др. 1965), где заметно лучше выражен пояс елово-пихтовых лесов.

На уровне микровыделов всегда выбирает участки с высоким древостоем (сомкнутость не имеет большого значения); в горном рельефе предпочитает склоны и вершинные гребни, не любит узкие тёмные распадки. Никак не связана с приустьевыми «окнами» и в целом гораздо более равномерно, чем сибирская мухоловка, заполняет массивы высокоствольной елово-пихтовой тайги и (с меньшим обилием и менее равномерно) сухие багульниковые лиственничники и окраины лиственничных марей. В отличие от многих других вокалистов-кронников (синехвостки, таловки, корольковой пеночки) и сибирской мухоловки становится редкой у верхней границы леса и в норме не проникает в мозаичную полосу еловых редколесий с каменноберезняками.

Песня представляет собой убыстрённый «ручeyк» из слитных мелодичных звуков, иногда с «росчерком» на конце; слышна на многие десятки и, вероятно, первые сотни метров, поскольку самец поёт в кроне высоких елей и лиственниц, обычно ближе к вершине, всё светлое

время суток с 8-9 ч, в том числе и в облачную погоду. Возможно, что именно «дальнобойность» песни предопределяет (при общей высокой численности) «сплошной» тип заполнения массивов тайги, в чём-то схожий с таковым корольковой пеночки. В 1970-х годах первые песни регистрировались в среднем и верхнем течении Бикина с 14 по 23 мая (Пукинский 2003), а в 1990-х заметно раньше, с 4 по 18 мая (Коблик, Михайлов 2013), однако массовый пролёт вдоль русла ниже-среднего Бикина не выражен (вероятно птицы летят широким фронтом через водоразделы). Гнёзда на ветвях хвойных деревьев на высоте до 8 м.

Мелкие лесные дроздовые *Luscinia*, *Tarsiger*, *Petrophila*

Мелкие виды дроздовых птиц (синий соловей, соловей-свистун, синехвостка, белогорлый дрозд) являются характерными обитателями лесных массивов юга Дальнего Востока, трофически связанными с нижним и средним ярусами леса. Синий соловей, белогорлый дрозд и, возможно, соловей-свистун – исходно виды лесов «маньчжурского» типа (но давно уже освоили и разные варианты типично бореальных лесов). Синехвостка демонстрирует в Приморье, в целом, и на севере края, в частности, выражено «сибирско-таёжный» тип распределения (вариант III). Ещё один вид соловьёв – соловей-красношейка, строго говоря, не является лесной птицей на юге Дальнего Востока, поскольку как раз избегает сомкнутых лесов и безразличен к присутствию высокого древостоя как такового. Он будет кратко рассмотрен в группе нелесных воробьиных птиц, активно проникающих в область сплошной тайги Северного Приморья по интразональным включениям в таёжно-лесной ландшафт.

Синехвостка *Tarsiger s. cyanurus* (Pallas, 1773)

Синехвостка – фоновый вид плакорной и горной елово-пихтовой тайги Северного Приморья. Южнее проникает «пятнами» по елово-пихтовым ассоциациям хребтов Сихотэ-Алиня на высотах не менее 900-1000 м н.у.м. (Назаренко 1971б). В системе Бикина и среднего Хора достигает наибольшего обилия у верхней границы елово-пихтовых лесов (Хорско-Бикинский водораздел и массив горы Ко) и в елово-пихтовой тайге (с берёзой и без неё) на среднегорных и высокогорных плато осевого хребта (Михайлов, Коблик 2013). С хвойной тайгой или по крайней мере тайгой с большим участием темнохвойных пород (ели, пихты, сибирского кедра) этот вид ассоциируется везде в Сибири, в том числе и в равнинной тайге западной части ареала (на среднем Енисее – Рогачёва и др. 1991). Вся сибирская часть ареала вида представлена одной северной материковой расой *cyanurus*, которая продолжает расселяться на запад по северной полосе европейской тайги (в настоящее время доходит до Финляндии).

Детали распределения синехвостки в горном Сихотэ-Алине на широте Бикина рассмотрены мною в другой статье (Михайлов 1997б). Здесь только отмечу, что у местных синехвосток определённо есть какое-то особое перцептивное предпочтение к елям и пихтам (к плотным кронам елей и пихт) как комфортным вокальным и одновременно защитным микростациям. Во-первых, у верхней границы леса в Сихотэ-Алине синехвостки никогда не выходят в чистые каменноберёзовые леса (самцы поют исключительно на высоких елях). Во-вторых, они игнорируют сопковые и долинные кедрово-широколиственные леса нижне-среднего Бикина и Хора, где нередки локальные сгущения высоких корейских кедров (участки чистых кедрачей) и где в составе леса всегда есть ель корейская и её подрост (но ели здесь не выделяются в структуре леса и не создают самостоятельных микровыделов); игнорирование этим видом кедрачей выявляется и на южных хребтах Сихотэ-Алиня (Курдюков 2006, табл. 2 и 3). В-третьих, в плакорном низгорье верхнего бассейна Бикина, где синехвостка – фоновый вид высокоствольной елово-пихтовой тайги (с берёзой и без неё), она игнорирует не только чистые белоберезняки, но и багульниковые лиственничники (попадаются единичные поющие самцы; нет выраженных поселений). В то же время на Сахалине синехвостки островной расы *pacificus* местами в норме гнездятся в похожих лиственничниках (но с кедровым стлаником и рябиной в нижнем ярусе, чего нет на Сихотэ-Алине) и в лиственнично-белоберёзовых лесах (Нечаев 1991), а на Алтае (птицы той же расы *syanius*) – в сосновых лесах (Равкин 1973), что исключает какую-либо «необходимую» экологическую связь (кормовую и т.д.) данного вида именно с елью и пихтой.

Наконец, «тонкая» связь синехвостки с елью и пихтой хорошо прослеживается в субальпийском поясе Центральных Гималаев, где лесной биотоп структурно схож с подгольцовьем гористых хребтов Сихотэ-Алиня (светлые лески из гималайской «каменной» березы *Betula utilis*, и вкраплённые в них отдельные деревья и куртины более высоких пихт) и где обычны на гнездовье синехвостки расы *rufilatus* (сейчас их нередко выделяют в особый вид, но биологически, как и по песне, различий нет).

Самцы синехвостки кормятся здесь в кустарнике и на берёзах, но поют почти исключительно на пихтах (даже если это единичные деревья на площади в 2-3 га; держатся, как обычно, скрытно в плотной кроне хвойного дерева) и к кронам пихт они сразу же летят, будучи неожиданно потревоженными во время кормёжки на берёзах (наши наблюдения в 2012 и 2013 годах). Как в Сихотэ-Алине, так и в Гималаях синехвостки образуют отчётливые вокально-гнездовые парцеллы, нередко линейного типа (вдоль полосы елей и пихт в подгольцовом поясе), где громко поющие на елях и пихтах самцы хорошо слышат

друг друга и где хор синехвосток нередко образует сплошной звуковой фон в ранние утренние, ещё сумеречные, часы.

Примечательно, что весенняя миграция синехвосток, по меньшей мере на её последних стадиях, идёт по гнездовым биотопам (Рогачёва и др. 1991), а начинается в целом очень рано – Южное Приморье птицы проходят в начале-середине апреля (Ю.Н.Глущенко, устн. сообщ.) и на среднем Енисее появляются уже в начале-середине мая (в некоторые годы в конце апреля), так что гнездовые парцеллы складываются на местах гнездования в тайге нередко ещё до появления первых проталин (см. там же). В горной тайге Сихотэ-Алиня синехвостки, видимо, всегда появляются весной по снегу в ещё совершенно зимних условиях, одними из первых, если не самыми первыми из выраженных мигрантов среди лесных воробьиных птиц (в 1996 году они были уже обычны в тайге на Зевском плато к 6 мая, при сплошном глубоком снежном покрове, обильных снегопадах и дневных температурах ниже нуля, см. рис. 9). В таких суровых условиях (по крайней мере, со снежным покровом на земле) птицы проводят не менее двух недель, и в это время плотные кроны елей и пихт оказываются единственным укрытием от непогоды и, вероятно, единственной кормовой микростацией и местом ночёвки («микростацией переживания» в буквальном смысле слова), на основе чего и могут формироваться жёсткие перцептивные связи особей с кронами этих деревьев, жизненно необязательные в другие периоды и на других территориях.

В долине Бикина мы ни разу не отмечали группы мигрирующих синехвосток, в том числе в первые числа мая (в 1999 году наблюдения проводились и в течение последней декады апреля). Всё это позволяет предположить, что синехвостки летят в Северное Приморье напрямую через водораздельные хребты (и, возможно, вдоль осевого хребта) и заселяют в начале мая высокогорья Сихотэ-Алиня «сверху», занимая сперва территории в подгольцовом редколесье и верхней полосе леса на вершинах гор, по опушкам ельников на плато, где открытые «поляны» оттаивают раньше, чем покрытые сомкнутыми лесами склоны гор и овражистые распадки. Позднее прибывающие птицы «выжимаются» в более тёмную и густую ниже расположенную тайгу. Такой сценарий (требующий подтверждения) объясняет полное отсутствие синехвостки в массивах сопковых и низкогорных кедрачей, в том числе с елью и с угнетёнными пихтачами в распадках.

Синий соловей *Luscinia cyane* и соловей-свистун *L. sibilans* представляют ещё одну интересную для сравнения пару экологически близких видов мелких лесных насекомоядных воробьиных птиц одного рода, выраженных мигрантов (зимуют на юго-востоке Азии), освоивших в период активного расселения большую часть южной трети Вос-

точной Сибири. Оба – обычные виды таёжно-лесных массивов юга Дальнего Востока. Оба – скрытные птицы, которые кормятся на земле и трофически связаны со слабо задернованной почвой, принципиально схожи по стратегии и приёмам добывания корма (передвижение скачками, склёвывание насекомых и извлечение почвенных беспозвоночных преимущественно на земле и в приземном ярусе – Бурский 1987). На уровне микровыделов оба предпочитают захламлинные участки нижнего яруса сомкнутого леса. Оба прибывают весной на север Приморья, в бассейн Бикина, примерно в одни сроки (вторая и третья недели мая), в уже озеленевший кустарниковый ярус, но ещё до полного распускания листвы в кронах деревьев (на Сахалине синий соловей появляется заметно позже – Нечаев 1991).

Оба соловья – сильные вокалисты (песня «дальнобойная») и оба нередко гнездятся на одной и той же территории и в одних и тех же биотопах (кормовые участки многих пар перекрываются). Наконец, у обоих видов не выявляется в тайге выраженных обособленных гнездовых парцелл и какой-либо связи гнездовых пар с очевидными сигнально-топографическими ориентирами. Главное отличие синего соловья от свистуна состоит в том, что первый в целом принимает (до какого-то предела) фрагментацию больших массивов тайги на островные леса, и кроме настоящей хвойной и смешанной тайги признаёт в качестве гнездовых биотопов чисто лиственные леса (в том числе вторичные зрелые березняки) и вообще любые производные леса с преобладанием лиственных пород, в которые всё более трансформируется коренная тайга на значительной части западной и южной половины края. Каких-либо очевидных сугубо экологических причин этих различий не выявляется.

Синий соловей *Luscinia cyane bochaiensis* (Shulpin, 1928)

Если островных синих соловьёв (Сахалин, Южные Курилы, ? Япония) относить к особой географической расе (Коблик и др. 2006), то ареал расы *bochaiensis* будет классически «маньчжуро-корейского» типа (Северная Корея, Маньчжурия, Приморье и Приамурье). Птицы этой расы зимуют в основном на крайнем юге Индокитая (Малайзия) и на северных островах Индонезии, то есть южнее основных зимовок соловья-свистуна. Первые песни самцов регистрируются в разные годы в нижне-среднем течении Бикина в период с 6 по 15 мая, но в области выражено бореальных лесов, в его верхнем бассейне, на 8-14 дней (1970-е годы) и на 4-5 дней (1990-е) позднее (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013).

На материковом юге Дальнего Востока на рубеже XX и XXI века – это один из самых многочисленных «успешных» видов лесных воробьиных птиц, обычный в самых разных вариантах лесных массивов и плотно заполняющий всю область сомкнутых лесов региона разной

степени фрагментации – от равнинных островных лесов Ханкайско-Раздольненской равнины (Ю.Н.Глущенко, устн. сообщ.) и Приуссурья до темнохвойной елово-пихтовой тайги водоразделов (Кушнарёв 1984; Назаренко 1984; Курдюков 2006; Михайлов и др. 1998; Пукинский 2003). Явное «не предпочтение» соотносится лишь с редколесьями и мелколесьями (несомкнутые леса и слишком густые древесно-кустарниковые заросли). Ареал вида в Северном Приморье перекрывает варианты II-III: фоновый вид во всех типах леса от речных долин и невысоких сопок с дубом и кедром (многочислен) до горных ельников (обычен – Михайлов, Коблик 2013). Немногочислен в подгольцовом редколесье, редок в зарослях высокого стланика среди пятен каменноберезняка на высотах 1100-1300 м н.у.м. (Коблик, Михайлов 1994) и в берёзово-осиновых, как и дубовых островных лесках (рёлках) на низовых марях; избегает багульниковых лиственничников (единичные регистрации поющих самцов).



Рис. 18. Самец синего соловья *Luscinia cyane* у гнезда с птенцами. Фото Ю.Б.Шибнева.

Очевидные предпочтения на уровне микровыделов – загущенность листвою нижнего яруса леса (заломы черёмухи, заросли элеутерококка, высокий папоротник, подрост ели), однако с другой стороны – не сплошной бурелом (типа пятен лесоповала), не загущённое мелколесье (берёзы, ольхи) и не «тальниковый» прутьяк (ива) приречной урёмы; также слабая общая задернованность почвы.

Самцы обычно поют внутри густых приземных зарослей (на земле, в основании кустов, внутри заломов), но иногда, особенно ранними холодными утрами и по прилёту, довольно открыто на ветвях в средней части деревьев. Песня очень «дальнобойная» (череда звонких «металлических» трелей, разделённых паузами, с эхообразным затуханием повторяющихся слогов) и даже в густом лесу всегда слышна на сотни метров. Самцы активно поют с 4 до 8 ч («перекличкой» синих соловьёв обычно начинается каждое утро в уссурийской тайге; чуть раньше могут «подать голос» ширококрылая *Hierocossyx hyperythrus* и глухая *Cuculus optatus* кукушки); заметно слабее после 10 ч, но в пасмурную погоду – в течение всего дня. Гнездо на земле (в углублениях почвы, под корягами, валежником и т.д.), часто у ствола и в развилке корней, подобно синехвостке (рис. 18).

Синий соловей заполняет лесные массивы очень ровно («сплошное» заполнение), как бы диффузно разбросанными парами, однако это, несомненно, лишь внешнее впечатление из-за общей высокой численности вида. Во-первых, соседние самцы определённо слышат друг друга; во-вторых, там, где общая численность вида мала, например, в еловых редколесьях на границе с каменноберезняком, мы неоднократно регистрировали плотные парцеллы из нескольких гнездовых пар. В-третьих, вокально-гнездовые парцеллярные группы не очевидны и у обыкновенного соловья *L. lusciniа*, однако в детальных исследованиях они хорошо выявляются как коммуникационные образования со сложной «неслучайной» структурой и сложной динамикой упорядочивания во время активного подлёта птиц на территорию гнездования (Симкин, Штейнбах 1984).

Соловей-свистун *Luscinia s. sibilans* (Swinhoe, 1863)

Если большая часть сибирских популяций вида объединяется в расу *swistun*, включая, видимо, и сахалинских птиц (Коблик и др. 2006), что делается не всегда, то ареал номинативной расы *sibilans* ограничен только материковой частью Дальнего Востока (прежде всего Приморье и Приамурье, а также приграничные районы Маньчжурии и, возможно, Северной Кореи). Зимуют свистуны севернее синих соловьёв расы *bochaiensis*, в основном на юге Китая (южнее Янцзы) и в северных районах Индокитая. В нижне-среднем течении Бикина первые песни регистрировались в 1990-е годы в целом в тот же интервал (6-11 мая – Коблик, Михайлов 2013), что и у синего соловья. Для 1970-х годов Ю.Б.Пукинский приводит очень поздние сроки прилёта вида (10-23 мая), что трудно прокомментировать, поскольку в Южном Приморье свистун появляется весной в те же сроки и даже немного раньше, чем синий соловей. По нашим данным, в каждый отдельно взятый год в первую неделю прилёта обоих видов песни свистунов регистрируются

заметно чаще, чем таковые синих соловьёв, т.е. свистуны сразу же появляются в большем числе, а у синего соловья происходит медленное нарастание численности с его более поздним пиком в середине мая.

В Северном Приморье свистун, в отличие от синего соловья, — характерный представитель именно области сплошной тайги, более связанный с тайгой как с единым ненарушенным ландшафтом, чем с какими-то типами леса. В Южном Приморье он также связан с таёжными лесами Сихотэ-Алиня; его численность в островных, даже хвойно-широколиственных массивах (например, в Уссурийском заповеднике), на порядок меньше (Назаренко 1984; Курдюков 2006, табл. 2). В резко изолированных приуссурийских хребтах с поясом таёжных лесов вид редок (не обнаружен нами на хребте Стрельникова в июне 1999 года; был редок на хребте Большой Хехцир в 1960-х — Кулешова и др. 1965), хотя синий соловей там столь же обычен, как и везде по региону. В бассейнах Бикина и Хора соловей-свистун заполняет всю область сопковых кедрачей (обычен) и горную темнохвойную тайгу (кедрово-еловые и елово-пихтовые леса — обычен или немногочислен) вплоть до подгольцовых редколесий (редок). Игнорирует сопковые и пойменные широколиственные леса в лесо-мозаичном ландшафте нижнего и нижне-среднего Бикина (регистрировался здесь нами только на пролёте), но в среднем течении Бикина и Хора (область сплошной тайги) вполне обычен в мае-июле в галерейных ясене-ильмовых лесах. Отчётливо избегает «пятен» вторичных осветлённых лесов, как багульниковых лиственничников и берёзово-осиновых мелколесий, так и зрелых травянистых березняков (синий соловей в них местами гнездится). Ю.Б. Пукинский пишет об обычности вида в зрелых лиственнично-берёзовых лесах верхнего Бикина («на плато»). Вероятно, здесь речь идёт о локальном обилии и, вероятно, о коренных лесах без багульника (с ивняком и т.д.). На Зевском плато в 1996 году мы не отмечали этот вид в лиственничниках, хотя в елово-пихтовых лесах на высоте 900-1100 м он был в целом обычен (но обилие меньше, чем в лесах плакорных низкогорий бассейна верхнего Бикина). В каньонах рек восточного макросклона осевого хребта встречаются оба вида соловьёв, но обилие свистуна, как и почти везде, ниже.

В сравнении с синим соловьём, свистун распределён по тайге не столь равномерно: «пятна» высокой концентрации (3-4 поющих самца, слышимых с одной точки) чередуются с провалами в численности. Такое распределение коррелирует с общей меньшей численностью вида. На уровне микровыделов выбирает участки леса не столько с буйно облиственным, сколько сильно захламлённым нижним ярусом (валежник, подрост хвойных), в том числе и с пятнами бурелома; в норме избегает чисто парковых участков с одним папоротником и заметно реже синего соловья занимает участки с заломами черёмухи вдоль проток

долинного леса. В горном рельефе селится как по долам ручьёв, так и по склонам и гребням сопок. Самцы часто поют на поваленных стволах и на высоких пнях (также в навалах стволов); реже на вершинах деревьев. Сильный вокалист (песня – известная громкая дрожащая свистовая трель); активен с 4 до 8-9 ч, заметно слабее поёт после 10 ч и снова активно с 18 до 22 ч; в пасмурную погоду – и днём. Гнёзда нередко располагаются в укрытых нишах пней и обломанных стволов на небольшой высоте от земли (редко до 5 м). Организация парцеллярных группировок, вероятно, такая же, как у синего соловья, однако этот вопрос требует специального изучения.

Белогорлый дрозд *Petrophila gularis* (Swinhoe, 1863)

Монотипический вид с вероятно исходным голоценовым ареалом «маньчжуро-корейского» типа (северо-восточный Китай, Северная Корея, Приморье и среднее Приамурье). В настоящее время распространён на север до южных склонов Станового хребта и низовий Амура; на запад до Байкала; на юг, очагами, до гор в излучине Хуанхэ. Зимовки в Индокитае и на крайнем юге Китая – не намного южнее, чем у сизого и бледного дроздов (севернее, чем у синей мухоловки), но прилетает весной в регион на две-три недели позже этих видов и вообще очень поздно в целом для дроздовых птиц. В районах нижне-среднего Бикина первые песни регистрировались нами не ранее 15 мая (Коблик, Михайлов 2013), а первая выраженная волна прилёта в 1990-е годы приходилась на третью и начало четвертой недели мая.

В Приморье это характерный вид сопкового лесного ландшафта в диапазоне высот от предгорий до среднегорий, более редкий и спорадичный в южной половине края. Биотопически наиболее ассоциируется в регионе с дубняками и кедрачами, но уже в бассейне Амура в не меньшей степени – с лиственнично-еловыми и сосново-дубово-лиственничными лесами. В Северном Приморье отчётливо демонстрирует связи не с биотопом (типом леса) и высотой местности над уровнем моря как таковой, а с таёжным ландшафтом (в целом) и рельефно сложной поверхностью. Не гнездится как в равнинной «маньчжурской» лесостепи по Уссури, так и на покрытых «охотской» тайгой высокогорных плато осевого хребта Сихотэ-Алиня. Малочислен в лесо-мозаичном сопковом ландшафте западной трети региона (гнездится здесь на сопках с дубняком и кедром; в дубняках же гнездится в приморской полосе восточного макросклона Сихотэ-Алиня – Елсуков 1984). Локально обычен на изолированных невысоких хребтах долины Уссури (Стрельникова – наши данные за 1999 год; Большой Хехцир – Кулешова и др. 1965) и в целом обычен в области сопковой долинной и предгорно-низкогорной тайги среднего и верхнего Бикина (и среднего Хора). В области гористых водоразделов с елово-пихтовой тайгой изредка регистрировался

до подгольцовых редколесий на высоте 900-1000 м н.у.м., но в каменноберезняках не отмечен (на юге края местами выходит в каменноберёзовое криволесье на высотах 1600-1650 м (Назаренко 1971б) и в целом в интервале высот от 500 до 1000 м уже более редок, чем в сопковом ландшафте предгорья и низкогорья.

В пределах местного ареала (на севере Приморья) рисунок распределения этого вида оказывается заметно более сложным в целом и внутри каждой части бассейна «большой реки», в частности, в сравнении, скажем, с синим соловьём и соловьём-свистуном. Более детальный анализ показывает, что белогорлый дрозд связан не столько с мезорельефом как таковым, сколько с характерными микровыделами «рельефного ландшафта». Самцы почти всегда выбирают крутые или даже обрывистые склоны сопков. Нередко такие склоны коррелируют с руслом реки (подмываемом рекой берегом), но это условие не обязательно: они могут быть обращены к «подрезающей» сопку дороге или к просеке на удалении от реки. Везде в таких случаях самцы хорошо видны на вершинах, выступающих в профиле склона, и на нередко усыхающих высоких деревьях. В этих местах (вдоль «борта» сопки или кряжа из сопков) нередко образуются линейные вокально-гнездовые парцеллы из 2-5 поющих самцов. Наличие камней, осыпей и т.д. само по себе не имеет значения, хотя нередко сопутствует крутизне склона из-за оползневых процессов. Иногда поющие самцы занимают вершинные части высоких куполовидных крутосклонных сопков, целиком покрытых лесом, и в единичных случаях – ровные участки леса, где держатся на границе с широкой просекой или на куполовидном возвышении из высоких деревьев. Пролётные самцы почти всегда выбирают для «вокала» прирусловые сопки; в собственно пойменном ясене-ильмовом лесу мы этот вид регистрировали единичное число раз. По мере продвижения к гористым водоразделам гнездовые пары (достоверно – поющие самцы) оказываются всё более удалёнными друг от друга.

Таким образом, заполнение массивов тайги парами белогорлого дрозда крайне прерывистое и наиболее напоминает таковое синей мухоловки (в целом, конечно, более многочисленного вида). Самцы тоже рекламируют себя, исполняя песню на вершинах заметных деревьев в открытых «береговых» микровыделах, иногда в «окнах» с выпадениями стволов в высоком древостое. Однако на уровне гнездовых микростаций у этого вида нет привязанности к различным вертикальным «стенкам», в том числе приречным сырым «щёткам» скальных останцов. Гнёзда располагаются на земле и у земли и по расположению наиболее сравнимы с гнёздами синего соловья и синехвостки.

Белогорлый дрозд – сильный вокалист (свистовая песня сравнима по силе и тембру с таковой синей мухоловки, но ещё более печальная, с более размеренными «текучими» коленами) и соседние пары, несо-

мненно, слышат друг друга за многие сотни метров; самцы много поют в светлые утренние (6-10 ч) и вечерние часы, но нередко и днём. Самцы синей мухоловки и белогорлого дрозда, похоже, не занимают участки в непосредственной близости друг от друга (первые прилетают на полторы—две недели раньше и имеют больше возможностей для выбора), однако это наблюдение требует целенаправленной проверки.

«Настоящие» дрозды *Turdus* и *Zoothera*

Для Приморского края характерны 4 гнездящихся вида «настоящих» дроздов. Два из них (сизый и бледный дрозды) принадлежат роду *Turdus* и являются монотипичными видами с современным ареалом «маньчжуро-корейского» типа (Приморье, Приамурье и прилежащие области Маньчжурии и Северной Кореи). Два других принадлежат роду *Zoothera* (сибирский и пёстрый дрозды) и широко распространены в северной половине Восточной Палеарктики (весь юг Сибири, у первого до долины Енисея, у второго — до Урала); у обоих есть самостоятельные островные расы (Сахалин, Курилы, Япония). Оба вида рода *Turdus* прилетают на север Приморья одними из первых среди перелётных воробьиных (середина и начало последней декады апреля — Пукинский 2003; данные Ю.Б.Шибнева за 1970-1980-е годы; наши данные за 1999 год), когда леса ещё не освободились от снега. Два вида рода *Zoothera* появляются позже, причём сибирский дрозд заметно позднее (выраженная волна прилёта — не ранее второй декады мая). Материковые популяции трёх видов (бледного, сизого и пёстрого дроздов) зимуют на территории Китая к югу от Янцзы (пёстрый также на севере Индокитая); сибирский дрозд зимует южнее — в Индокитае, Малайзии и на западных островах Индонезии. Гнёзда всех этих дроздов располагаются на деревьях, в среднем заметно выше у обоих видов рода *Turdus* (у бледного дрозда до 12 м от земли — Пукинский 2003), иногда на кустарнике (у сибирского дрозда). Среди этих 4 видов собственно таёжными птицами можно назвать только бледного, пёстрого и сибирского дроздов.

Сизый дрозд *Turdus hortulorum* Sclater, 1863

В пределах гнездового ареала связан с долинными лиственными лесами «маньчжурского» типа и местами поднимается на нижние склоны сопек; везде избегает хвойных насаждений. В Южном Приморье заселяет любые островные и ленточные древесно-кустарниковые заросли (Ю.Н.Глущенко, устн. сообщ.) и начал осваивать горные склоны с широколиственными и хвойно-широколиственными лесами (Курдюков 2006). Как и в случае с желтоспинной мухоловкой, данная тенденция прослеживается в районах с очень высокой локальной численностью вида. На севере Приморья проникает в таёжную область Сихотэ-

Алиня исключительно по галерее пойменных ясене-ильмовых лесов (Михайлов и др. 1998; Михайлов, Коблик 2013), в том числе разбавленных берёзой и иногда елью и пихтой (в верховьях Бикина), и не уходя в норме от русла «большой реки» (т.е. всей системы облесённых меандрирующих протоков) далее 300 м по коренному берегу в сторону водоразделов (рис. 19). Сильный и активный вокалист (самец поёт в кроне деревьев ранними утрами и вечерами), образующий сплошные ленточные поселения на сотни километров в речных системах Бикина и Хора, внутри единых участков которых соседние самцы должны хорошо слышать друг друга.



Рис. 19. Гнездо сизого дрозда *Turdus hortulorum* в пойменном лесу Бикина. Фото Ю.Б.Шибнева.

Бледный дрозд *Turdus pallidus* J.F.Gmelin, 1789

В Южном Приморье сейчас населяет самые разные варианты горных, сопковых и долинных лесов, от преимущественно лиственных до хвойных (везде обычен – Курдюков 2006, табл. 2 и 3), но ещё в 1960-х годах в разных местах юга Приморья было отмечено возрастание численности бледного дрозда в направлении к вершинам и гребням облесённых хребтов (высоких сопок), где леса по составу приобретают более бореальный облик (Панов 1973). В Северном Приморье выступает заметно более бореальным видом, редким в лесо-мозаичной приуссурийской трети региона (обычно появляется здесь по окраинам листвен-

ничных марей, не гнездится в светлых и сухих дубовых лесках на сопках) и обычным только в таёжной области Бикина и Хора, где в 1990-е годы был одним из 10 фоновых видов. Ровно заполняет равнинную, сопковую и горную тайгу от пойменного ясене-ильмового леса (где в нижне-среднем течении уступает в обилии сизому дрозду) до подгольцовых редколесий из ели, достигая наибольшего обилия в кедрово-широколиственных и кедрово-еловых лесах. Заметно прибавляет в населении пойменного леса при появлении здесь кедра, ели и пихты; в норме игнорирует парковые березняки, чозенники и ольшаники. Обычен на изолированных хребтах долины Уссури.

На уровне микровыделов предпочитает высокоствольные участки зрелого леса с развитым хвойным подростом, но без бурелома и сильной загущенности, что отмечал и Е.В.Панов (1973), избегает мелколесья. Поющие самцы регистрируются как в распадках, так и на склонах и у вершинных гребней сопки и гор. Детали организации вокально-гнездовых парцелл не ясны; выраженного сближения пар внутри тайги мы не отмечали, но на окраинах марей (по их периферии) самцы нередко поют на расстоянии взаимной видимости 2-3 птиц. Ю.Б.Пукинский (2003) отметил привязанность пар бледного дрозда к светлым участкам вблизи небольших полян, ручьёв, речек и на склонах сопки, а также возрастание локальной плотности поселений разных видов воробьиных птиц (мухоловок, дубоносов, синехвостки и пеночек) в области гнездовых участков бледного дрозда. Сильный вокалист, активно поёт в ранние, ещё сумеречные часы (5-8 ч) и довольно долго (с 18 до 20-21 ч) в вечерние часы; в пасмурные дни – в течение всего дня. Самцы поют в кронах деревьев первого яруса, нередко у самых вершин.

Оба вида рода *Zoothera* – *Z. sibirica* и *Z. varia* – обнаруживают много общего, как в характере обнаружения, так и в характере распределения в регионе Северного Приморья и внутри его таёжной области, в частности. Оба – скрытные виды и оба регистрируются почти исключительно по песне. Поют преимущественно в ночные и ранее-утренние часы, поэтому обычно выявляются только при ночёвке в тайге и легко пропускаются на маршрутах после 6-7 ч утра (локальные выпадения в регистрации этих видов неизбежны). Оба вида характерны именно для таёжной области региона и более для сети таёжных распадков с ручьями и сыроватых долин небольших рек (в том числе и на высокогорных плато), чем для высокоствольных лесов по гребням пологих склонов и на вершинах хребтов и сопки. Оба вида не гнездятся (или редки) в мозаичных лесах и лесостепи равнинной приуссурийской полосы региона, но пёстрый дрозд отмечался в 1960-х годах в поясе елово-пихтовых лесов хребта Большой Хехцир (Кулешова и др. 1965). На хребте Стрельникова в июне 1999 года мы не слышали песни обоих видов.

Наконец, оба вида распределены в тайге неравномерно (прерывисто), хотя объединение гнездовых пар в вокально-гнездовые парцеллы и какая-либо их связь с сигнально-топографическими ориентирами не очевидны.

Сибирский дрозд *Zoothera s. sibirica* (Pallas, 1776)

В разных частях гнездового ареала отмечали связь этого вида (и конкретно птиц расы *sibirica*) с сырыми поймами рек и долинами ручьёв, а также загущённым средним ярусом на уровне микровыделов. В частности, на западной окраине ареала (средний Енисей) сибирский дрозд – характерный обитатель древесно-кустарниковых зарослей (ольховник с черёмухой) в центральной пойме Енисея, где плотность гнездящихся пар достигает 80 особей на 1 км² и где он по обилию уступает только таловке (Рогачева и др. 1991). В то же время вдоль мелких таёжных речек этот дрозд встречается на среднем Енисее гораздо реже (см. там же). На юго-востоке ареала, в области Сихотэ-Алиня, сибирский дрозд – в целом малочисленный вид, демонстрирующий иной рисунок распределения внутри таёжного бассейна «большой реки». Здесь он избегает лиственных и смешанных лесов паркового типа (кедрачей, дубняков, березняков и т.д.), в том числе и лиственничных марей (по окраинам которых нередок бледный дрозд) и редок (единичные встречи) в пойменном ясене-ильмовом лесу (включая густую прирусловую урёму из ив и черёмухи вдоль протоков реки), где обычен сизый дрозд.

Наибольшее число встреч в течение отдельно взятого года – в области долинной и плакорной елово-пихтовой тайги бассейна верхнего Бикина, где поющие самцы в небольшом числе регистрируются и на лесистых склонах водораздельных хребтов. Обычен в сыроватой тайге на Зевском плато осевого хребта, откуда местами поднимается до подгольцовых редколесий, выступающих над уровнем плато вершин гор. В целом распределение этого вида в бассейне Бикина может быть приписано варианту III («сибирско-таёжный»), но с оговоркой, что в ограниченном числе он проникает в область долинных кедрачей среднего течения реки. Причём в этой области почти все встречи поющих самцов привязаны к глухим распадкам и открытым сырым долинам небольших речек в участках тайги с большой примесью ели и пихты. В таком же окружении этот вид обычен по днищу глубоких сырых и туманных каньонов с речками на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня.

В Южном Приморье сибирский дрозд более ассоциируется с областью хвойно-широколиственных лесов, откуда, как считается, проникает по таёжным речкам выше в пояс елово-пихтовых лесов и ниже – в пояс широколиственных лесов (Волошина, Мысленков 1979). Характер «предпочтений» и рисунок распределения птиц расы *davisoni* на Сахалине, по описанию (Нечаев 1991), в целом похож на таковой в бассейне

Бикина (и также отмечено тяготение птиц к долинам горных ручьёв в ряде районов) с той лишь разницей, что сахалинские дрозды выходят в каменноберезняки с кедровым и ольховым стлаником, в том числе на высотах до 1000 м н.у.м., что мы ни разу не отмечали на водораздельных хребтах Сихотэ-Алиня.

Более чёткие «привязанности» выявляются на уровне микровыделов. На Енисее сибирский дрозд предпочитает сильную загущённость среднего яруса леса, которая оптимально реализуется в густом пойменном ольховнике с черёмухой (Рогачева и др. 1991). На Сахалине сложную инфраструктуру среднего яруса создаёт курильский бамбук, ольхово-ивовые заросли, кедровый и ольховый стланик и 1.5-2-метровые заросли крупнотравья (Нечаев 1991). В бассейне Бикина встречи этого дрозда тоже ассоциируются со сложным «сорным» нижне-средним ярусом (мозаика из подроста пихты, пойменного кустарника, валежника; кочковатость с хвощом и редким папоротником) вдоль проток и речек, где ему нередко сопутствует бледноногая пеночка. Не сильный вокалист в сравнении с другими дроздами (песня очень простая, состоит из двух негромких слогов, заканчивающихся тихим треском*. Поёт мало и преимущественно в сумеречные ранне-утренние часы (3-5 ч), реже других дроздов – в вечерние часы (20-24 ч) и днём в пасмурную погоду. Самцы поют на вершинах и в кронах елей и пихт, в том числе на деревьях второго яруса.

В структуре местного ареала более всего бросается в глаза резко выраженный прерывистый характер распределения поющих самцов сибирского дрозда в области тайги, нехарактерный, в целом, для таёжно-лесных видов воробьиных птиц. Внутри однородных по структуре и набору (биотопов) территорий небольшие группы (2-4 поющих самца на 1-2 км маршрута), как правило, выявляются на большом удалении друг от друга. Утверждать, что речь идёт о разбросанности в тайге вокально-гнездовых парцелл я не могу, однако при столь низкой общей численности вида, как выявляется в бассейне Бикина, и такой слабой и непродолжительной по времени песне трудно себе представить, что самки, прибывающие на несколько дней позже самцов (Рогачёва и др. 1991; наши данные), находят одиночных самцов, разбросанных по огромному пространству монотонной нефрагментированной тайги. Самцы прибывают на Бикин небольшими группами и поют хором («перезвоном») в загущённых участках поймы, в непосредственной

* Песня сибирского дрозда на Енисее и Сихотэ-Алине (крайний запад и крайний восток ареала расы *sibirica*) воспринимается на слух немного по-разному. У бикинских птиц основное простое колено песни состоит из двух чётких слогов, или «слов» «*тви-тррю*», «*твиу-тррэн*» с ударением на последнем, звонком слоге (когда поют вместе несколько птиц сразу после прилёта, слышится «перезвон» за счёт второго звонкого «слова»). У енисейских птиц, на мой слух, второе «слово» не звонкое, а первое кажется более коротким и невнятным (О.В.Бурский передаёт всю песню енисейских дроздов как «*ю'и-тсс*» – Рогачева и др.1991, с. 105).

близости друг от друга. Нельзя исключить, что в области долинных кедрачей среднего Бикина, где численность вида особенно мала, привязанность поющих самцов в гнездовое время к долинам таёжных речек имеет ту же причину, что и у бледноногой пеночки. Также возможно, что пространственно-территориальное распределение пар дальневосточных дроздов в бассейне «большой реки» зависит и от реакции особей разных видов друг на друга (избегание некомфортных контактов и некомфортного «вокального окружения»). Сложные варианты эколого-поведенческого «разведения» близких видов дроздов (рода *Catharus*), причём по-разному в разных районах совместного обитания, были вскрыты при детальном изучении этих видов в лесах Северной Америки (Collar 2010).

Пёстрый дрозд *Zoothera varia exorientis* (Portenko, 1954)

Внутривидовая систематика форм этого вида чрезвычайно запутана и лишь недавно северные расы широко распространённого на юге Азии вида *Z. dauma* стали выделяться в качестве самостоятельного вида *Z. varia*. В восточном секторе его ареала популяции из Приморья, Сахалина и Японии предлагается рассматривать в качестве отдельных географических рас (Я.А.Редькин, устн. сообщ.).

Как и в случае с сибирским дроздом, для пёстрого дрозда состав древостоя первого яруса леса, по-видимому, не имеет значения. В пределах гнездового ареала в качестве его биотопов приводятся все возможные варианты лесов – от равнинных мелколиственных и мелколесных до горных темнохвойных. Всё это верно и для таёжной области Приморского края, где вид регистрируется в гнездовое время во всём диапазоне лесов от поймы «большой реки» до подгольцовых редколесий на высотах 1200-1400 м н.у.м. Исключить из списка приемлемых биотопов можно лишь сухие дубовые леса на сопках, редколесные багульниковые лиственничники, парковые березняки и островные лески среди лиственничных марей. Гораздо более отчётливо у этого дрозда проявляется связь с тайгой как нерасчленённым ландшафтом в целом, а в его пределах – с различными сырыми тенистыми и загущёнными в нижне-среднем ярусе микровыделями, структурно реализуемыми в первую очередь в долинах таёжных речек в распадках, на плакорах и горных плато (в норме не выходит в верхние части склонов и на вершины сопки и гор).

Общая картина распределения вида внутри таёжной области Северного Приморья напоминает таковую сибирского дрозда, но в целом пёстрый дрозд многочисленнее и более ровно заполняет территорию долинной сопковой тайги в среднем и верхнем течение Бикина, нередко выходя по долинам речек в пойменные ясене-ильмовые леса «большой реки». Наиболее обычен он в темнохвойной тайге широких

речных долин с равнинным и мелкосопковым рельефом (рис. 20), в том числе и на горном плато в верховьях реки Зевы. Был редок в глубоких каньонах рек восточного макросклона осевого хребта (сибирский дрозд был здесь обычен) при их обследовании в июне 1996 года. Пёстрый дрозд – сильный вокалист, его хорошо запоминающийся «сонный свист» слышен за сотни метров. Самцы обычно поют на вершинах и в кронах деревьев в ночное время (до 5-6 ч утра); редко, в пасмурную погоду, в утреннее (6-9 ч) и вечернее (21-24 ч) время.



Рис. 20. Пёстрый дрозд *Zoothera varia* на гнезде в характерной гнездовой микростации.
Фото Ю.Б.Шибнева.

Отдельно хочется сравнить в данной работе распределение в области сплошных массивов тайги двух очень мелких видов приземного яруса – короткохвостки *Urosphena squameiceps* и крапивника *Troglodytes troglodytes*, представляющих на юге Дальнего Востока особую экологическую группу птиц, характерную и разнообразно представленную

в сложных по структуре и составу горных лесах Восточной и Южной Азии. У материковой расы короткохвостки и местной расы крапивника очень схожий гнездовой ареал «маньчжуро-корейского типа» – вся Корея, Приморье (на север до Амура) и пограничная полоса Маньчжурии, так что матричные плейстоценовые популяции этих рас, вне всякого сомнения, пережили период ледниковья в одном и том же рефугиуме на востоке Азии. Оба этих вида экологически связаны со сложно структурированным приземным ярусом внутри лесного ландшафта и оба в определённой мере замещают друг друга на шкале постепенного перехода от долинных и сопковых лесов «маньчжурского» типа к горным лесам «сибирского» типа. Материковые короткохвостки зимуют в Бирме и Индокитае (на север до крайнего юга Китая), приморские крапивники – заметно ближе к Приморью, по востоку Китая и в Южной Корее. При этом короткохвостки, как достоверно известно, появляются весной в бассейне ниже-среднего Бикина рано (в первую неделю мая), когда лес ещё без листвы и травы (в 1990-е годы пойменные кусты начинали зеленеть здесь 8-12 мая, черёмуха – 10-15 мая, берёза – 14-20 мая). Прилёт же крапивника в пойму Бикина практически не документируется (на крайнем юге Приморья их миграция начинается уже в последнюю декаду марта – Панов 1973). Гнёзда на земле, под прикрытием упавших деревьев, корней, камней и т.д. (короткохвостка) или в широком диапазоне высот – от 0 до 10 м над землёй (крапивник).

Короткохвостка *Urosphena squameiceps ussurianus* (Seeböhm, 1881)

Не вызывает сомнений, что короткохвостка на юге Дальнего востока первично связана с лесами «маньчжурского» типа и их структурными аналогами. В Северном Приморье местный ареал этого вида наиболее соответствует варианту II: ровно заполняет всю облесённую долину бассейна «большой реки» (пойменный ясене-ильмовый лес, равнинные и сопковые кедровники – везде обычны); отсутствует в равнинной приуссурийской лесостепи (но есть здесь в лесах островных хребтов и сопковых массивов) и в обширной области елово-пихтовых, елово-берёзовых и берёзово-лиственничных лесов в низкогорье и среднегорье Сихотэ-Алиня, включая, естественно, горную тайгу широтных водоразделов. Наибольшего обилия локально достигает на участках пойменного леса (с кедром и без него), заметно теряя в обилии уже на первых 15-20 км пути по прямой «трансекте» от русла к водоразделам. Однако поющие самцы всё ещё регистрируются здесь как в долинах малых таёжных речек («ключей»), так и на седловинах и пологих склонах внутри сложного сопкового рельефа (распределение остаётся в целом диффузным). В норме не поднимается в горы выше 400-500 м н.у.м. (граница кедрово-еловой и елово-пихтовой тайги в среднем течение Бикина) и снова

становится обычной (на той же широте) в глубоких каньонах рек с «оазисами» широколиственных лесов на восточном макросклоне Сихотэ-Алиня.



Рис. 21. Пара короткохвосток *Urosphena squameiceps* у гнезда с птенцами. Фото Ю.Б.Шибнева.

Не менее чёткие предпочтения этот сугубо приземный вид обнаруживает на уровне микровыделов и микростаций. Первое «требование» — это сложная, «многоэтажная» структура нижнего яруса леса, где и проходит вся жизнь короткохвостки. Лучшей моделью предпочитаемых микровыделов оказываются дельтовые части таёжных рек, впадающих в русло «большой реки», для которых характерна сложная сеть протоков и зарастающие высоким папоротником островки с наносами валежника и «мостами» из беспорядочно наваленных стволов. В таких местах образуются очень плотные вокально-гнездовые парцеллы из нескольких пар. В этих же местах отдельные пары могут выходить из-под полога леса, проникая в чащобу приречной урёмы. В сопках короткохвостка особенно любит «решетчатую» структуру небольших пятен буреломов. Отметим, что в поясе кедрачей эти птицы могут гнездиться и в «пятнах» захламленных физиономически «северных» елово-пихтовых лесов (также гнездятся в пойменных елово-пихтовых лесах верхнего течения Бикина, где вид малочислен, т.е. дело не в биотопе и составе леса как таковых). В то же время, как уже говорилось, вид в

норме отсутствует в горных елово-пихтовых лесах (в том числе и на горных плато), где также нередко присутствуют нагромождения стволов и валежник (единичные кочующие птицы, ведущие себя очень робко и не поющие, несколько раз встречались в темнохвойной тайге даже на водоразделах). Вокалист «средней силы» (песня напористая, но очень высокая по тону). Самец поёт на земле и у земли, активно в ранне-утренние (5-8) и вечерние (18-21) часы; в первую неделю после прилёта поёт и в течение всей ночи.

Принципиально важно, что заполнение сложного по рельефу таёжного ландшафта этим видом идёт каждую весну «снизу вверх», от русла «большой реки» в сторону водоразделов. Самцы короткохвостки всегда прибывают ещё в совсем ранневесенний пойменный лес «большой реки» и постепенно продвигаются вглубь долинных кедрачей по мере оттаивания почвы и озеленения нижнего яруса леса. В нижне-среднем течении Бикина первые песни регистрировались в 1970-е и 1990-е годы в близкие интервалы дат (с 28-29 апреля по 5-6 мая), а в верхнем течение почти на две недели раньше в 1990-е годы (12 мая), чем в 1970-е (24 мая) (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013). Пространственная структура поселений короткохвостки не ясна (местами кажется, что пары разбросаны диффузно по территории кедрачей), однако в пойменном лесу, особенно в устьях малых притоков, нередко можно слышать с одной точки 2-3 поющих самцов.

Крапивник *Troglodytes troglodytes ussuriensis* (Buturlin, 1910)

Занимающая юг материкового Дальнего Востока раса *ussuriensis* (возможно она должна именоваться *peninsulae* Clark, 1907) везде связана в Приморье с горно-таёжным ландшафтом Сихотэ-Алиня и более низких горных хребтов на юго-западе и западе края. Внутри таёжной области Северного Приморья распространение крапивника отчётливо ассиметрично таковому короткохвостки и более соответствует варианту III. В нижне-среднем течение Бикина вид отсутствует в галерее пойменного леса и примыкающей полосе кедрачей (единичные встречи в июне; Ю.Б.Пукинским для этой части реки вид не отмечен). Участие крапивника в птичьем населении кедрачей сколько-то ощутимо начинается проявляться только на удалении в 5-7 км от русла «большой реки», причём здесь пары ещё строго придерживаются распадков между сопками, с подростом из ели и пихты, поваленными стволами и выворотнями корней, где, собственно, крапивник и короткохвостка пересекаются и где можно слышать их песни одновременно. Далее – с подъёмом в горы – обилие крапивника неуклонно нарастает, достигая максимума в горной коренной елово-пихтовой тайге, где песни регистрируются как в распадках, так и на крутых склонах с высокоствольным ельником (нередко в тех же местах слышна зелёная пеночка). Снова

редок в подгольцовом редколесье (из ели) и ещё более в пограничных зарослях высокого кедрового стланика. Малочислен в каньонах рек восточного макросклона (короткохвостка здесь – обычный вид). Отсутствуют в равнинной приуссурийской лесостепи, но в небольшом числе гнездится на хребте Стрельникова (июнь 1999 года).

На уровне микровыделов крапивник предпочитает верхние части горно-таёжных распадков и зажатые между сопок узкие долины таёжных рек. В норме избегает вершинных гребней и пупырей даже при наличии здесь ветровалов. В то же время на склонах гор поющие птицы нередко регистрируются в парковых участках ельников вне густого подроста и пятен бурелома. Отметим, что в кедрачах, где крапивник малочислен и спорадичен, любимых им сложных по структуре, захламлённых в нижнем ярусе микровыделов заметно больше, чем в горной елово-пихтовой тайге.

Крапивник – сильный вокалист (песня слышна на сотни метров), к тому же в плане вокальных микростаций гораздо менее «приземлённый», чем короткохвостка, использует для коммуникации всю вертикаль леса. Самцы активно поют в утренние (5-10) часы и заметно реже днём на выступающих из нижнего яруса присестах (корягах, обломанных стволах, нижних ветвях и т.д.), в том числе и в кронах хвойных деревьев. Гнездо обычно в нижнем ярусе леса, на высоте 0.5-3 м от земли (как раз в захламлённых и буреломных надземных микростациях), но иногда и под лапами елей на высоте 5-10 м от земли (такие гнёзда обнаруживаются с большим трудом и потому неизбежно реже).

Как уже говорилось, первые песни крапивников регистрируются в пойме Бикина очень плохо (в 1993 году в среднем течении реки – 6 мая; в 2001 году в нижнем течении – 15 мая; в другие годы – ни одной регистрации в пойме в мае). В то же время, работая на плакорах верхнего бассейна Бикина в 1973 и 1976 годах, Ю.Б.Пукинский отмечал их массовое пение до 20-х чисел мая. После этого крапивники исчезали с «плато» и снова появлялись здесь только в начале июля, «когда взрослые птицы со слётками спускаются с гор» (Пукинский 2003, с. 183). В то же время на высоком Зевском плато в 1996 году первые крапивники были отмечены только 26 мая (очень поздно).

Таким образом, общая картина распределения крапивника в таёжной области Сихотэ-Алиня (обратная распределению короткохвостки), как и отмеченные особенности прилёта птиц в мае в разные части бассейна Бикина, позволяют предположить, что местные крапивники мигрируют широким фронтом через водоразделы и заселяют тайгу с её верхнего пояса, начиная, вероятно, с ранее оттаивающих склонов гор южной экспозиции (но не с высоких плато осевого хребта). Только заселив более или менее плотно пояс выражено горной елово-пихтовой и елово-кедровой тайги, они проникают по распадкам ниже, в область

кедрово-широколиственных лесов, где многие из предпочитаемых ими территорий уже заняты к этому времени короткохвосткой. Сценарий логичен, но должен быть подтверждён прямым наблюдением за динамикой заполнения обоими видами горно-таёжного ландшафта во второй половине мая. Большой интерес представляет и изучение деталей взаимных отношений гнездящихся рядом пар этих двух видов.

Последними из лесных видов воробьиных птиц (выраженных мигрантов) хотелось бы сравнить двух своеобразных представителей восточно-азиатских орнитокомплексов – буробокую белоглазку *Zosterops erythroleucus* и серого личинкоеда *Pericrocotus divaricatus*. Оба – древесные виды насекомоядных птиц, трофически связанные с кронами деревьев (гнезда также в кронах деревьев), хотя при необходимости они могут собирать корм на кустарнике и даже на земле. Оба – наиболее северные представители особых тропических семейств Азии – белоглазковых *Zosteropidae* и личинкоедовых *Camperphagidae*, исходно связанных с листовыми тропическими и субтропическими лесами. Гнездовой ареал номинативной расы личинкоеда классически «маньчжуро-корейского типа» – вся Маньчжурия, Корея, Приморье и Приамурье (его островная раса *tegimae* на север идёт до Хоккайдо, иногда рассматривается как особый вид). У буробокой белоглазки (монотипичный вид), в принципе, тот же ареал, но более сжатый в сторону области Приморья (нет на большей части Кореи, западе и юго-западе Маньчжурии; только среднее Приамурье). Оба – дальние мигранты. Зимовочные ареалы обоих видов включают Индокитай и юго-запад Китая, но у личинкоеда область зимовок сильно растянута (часть материковой популяции зимует на островах Индонезии, а часть по всей восточной полосе Китая). Оба вида принимают лесо-мозаичный равнинно-сопковый «маньчжурский» ландшафт западной половины края и его юга, но несколько по-разному проникают в выражено таёжную область Северного Приморья.

Буробокая белоглазка *Zosterops erythroleucus* Swinhoe, 1863

Характерный вид мозаичного ландшафта с фрагментированными листовыми лесами любого состава (от широколиственных до чозеников и березняков), включая старые сады и лесопосадки (исключение, вероятно, составляет густое мелколесье). Избегает лесов с большим участием хвойных пород и в норме не поднимается в горы выше 400-500 м н.у.м. Считается, что ареал буробокой белоглазки в Приморском крае, как и на юге Дальнего Востока в целом, заметно расширился за последние полвека в результате активного расселения в восточном и южном направлениях (Назаренко 2008/2009). Но всё-таки вероятно, что расширение ареала шло более на юг, поскольку в Северном

Приморье местный ареал этого вида более всего напоминает таковой выраженных «галерейщиков» – сизого дрозда, седоголовой овсянки и желтоспинной мухоловки, хотя уже и несколько в сторону менее «правильного» распределения у светлоголовой пеночки. Проникает в тяжёлую область бассейнов Бикина и Хора по галерее пойменного ясенельмового леса и в норме не гнездится в удалённых от русла хвойношироколиственных лесах с кедром и елью. В то же время далее других «маньчжурских» видов проходит в сторону осевого хребта Сихотэ-Алиня и его широтных водоразделов по узкой полосе чозенников (уже граничащих с пойменным хвойным лесом) и уходит от русла «большой реки» по пойме его крупных притоков (в районе посёлка Охотничий) при замене прирусловых елово-пихтовых лесов берёзово-еловыми лесами с фрагментами древесно-кустарниковых зарослей (черёмуха, ива, ольха и т.д.). Снова обычна она в каньонах рек восточного макросклона осевого хребта, где также связана с лентой пойменных чозенников.



Рис. 22. Гнездо буробоклой белоглазки *Zosterops erythropleurus* расположением напоминает гнездо иволги. Фото Ю.Б.Шибнева.

На уровне микровыделов белоглазка предпочитает сильно облиственный средний ярус леса либо высокий подлесок, напоминающий «загущённый сад» (рис. 22). Вокалист средней силы (песня напоминает сбитый с ритма ускоренный речитатив; слышна не очень далеко); поёт в кронах деревьев среднего и невысокого первого яруса, активно – в солнечное время первой половины дня, с 8-9 ч. Даже в полосе пойменного леса распределение в целом неравномерное. Структура поселений нами не выяснялась, но Ю.Б.Пукинский (2003) отметил стремление белоглазок селиться группами, т.е. образовывать парцеллы из нескольких пар. Появляются белоглазки на Бикине поздно, когда начинает распускаться листва многих пород деревьев (первые песни регистрируются в нижне-среднем течении реки в интервале дат от 14 до 25 мая – Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013), но сразу выраженной волной, двигаясь с низовьев Бикина вверх по его пойменному лесу (в районе посёлка Охотничий птицы отмечались не ранее 20 мая).

Серый личинкоед *Pericrocotus d. divaricatus* (Raffles, 1822)

Характерный вид лесо-мозаичного ландшафта на равнинно-сопковой территории Приморского края (хорошо переносит фрагментацию леса, либо первично связан с перелесковым ландшафтом), где населяет различные типы лиственных и смешанных лесов. В таёжную область Сихотэ-Алиня на севере края проникает по долинам «больших рек», включая сопковые леса с дубом и кедром (рис. 23), и в целом распределение здесь заметно сложнее, чем у белоглазки и других видов-«галерейщиков». Личинкоеды регистрируются в гнездовое время в разных по составу лесах (от дубово-широколиственных и кедровых до берёзово-лиственничных и осиновых), но явно не гнездятся в берёзовых мелколесьях и сплошных массивах елово-пихтовой тайги. Очевидной связи с составом и структурой леса не прослеживается, и в то же время гнездовые пары наиболее часто привязаны к выдающимся в рельефе лесистым «пупырям» и гребням сопков.

Структура поселений и характер социально-территориальных связей у личинкоедов не совсем понятны. Прилетевшие птицы заметны и регистрировались на Бикине в 1970-е и 1990-е годы уже в течение первой декады мая (2-10 мая – Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013). Самцы и самки прилетают с уже развитыми гонадами (Панов 1973) и почти сразу приступают к токованию и постройке гнёзд (с 8 мая, наиболее активно с 15 по 25 мая – Пукинский 2003). В бассейн верхнего Бикина они, вне сомнения, проникают уже по его долине, двигаясь с низовий по реке. Во всяком случае, в первую декаду мая группы активно кочующих «звонящих» самцов обычны только в нижнем и нижне-среднем течении реки; к посёлку Охотничий они подтягиваются не раньше 15-20 мая и в целом заметно более малочисленны в бассейне

верховий, чем в нижнем и среднем течении (Пукинский 2003; Михайлов, Коблик 2013). До высоких горных плато осевого хребта (Зевское и Пейское, 900-1100 м н.у.м.) в последнюю декаду мая добираются единичные кочующие самцы и в норме личинкоеды здесь не гнездятся, как и на высоком Хорско-Бикинском водоразделе, и на хребте Стрельникова в долине Уссури (данные «Бикинской группы» за 1993, 1995, 1996 и 1999 годы).



Рис 23. Серый личинкоед *Pericrocotus divaricatus* у гнезда, сделанном в кроне берёзы. Фото Ю.Б.Шибнева.

В то же время в течение июня и июля на лодочных маршрутах по Бикину и пеших к водоразделам мы регулярно наблюдали одиночных самцов (редко рыхлые группы из 2-3 птиц), пролетающих с песней в одном направлении над пойменным лесом вдоль русла реки (в том числе в самых её верховьях, вплоть до устья Аника; окружение – коренная елово-пихтовая тайга), а также вдоль гребней высоких водораздельных сопок с кедрачами на удалении от русла Бикина. Данные полёты отличаются от демонстративных полётов кругами и петлями,

которые самцы совершают на гнездовых участках, занимающих прирусловые сопки (Пукинский 2003). Создаётся впечатление, что эти без конца поющие птицы не из гнездовых пар и что с конца мая по июль существует излишек активно и широко кочующих самцов,двигающихся над лесом вдоль русел рек и гребней сопок. Некоторые из них изредка залетают на горные плато и высокие водоразделы выше границы леса.

Вся коммуникация личинкоедов происходит над кронами деревьев, и их голос (непрерывная звенящая трель, напоминающая перезвон двух-трёх колокольчиков), быть может, и не сильный сам по себе, но издаваемый в полётах над лесом, слышен издалека. Птицы «звенят» не переставая в течение светлого времени суток, особенно в солнечные дни и часы. Время от времени летящая птица присаживается на верхушку высокого дерева (не переставая издавать звонкий щебет), а затем продолжает полёт в прерванном направлении. Нельзя исключить, что социальная организация гнездовых поселений этого вида не совсем укладывается в рамки моделей, типичных для перелётных воробьиных птиц Северной Палеарктики.

В заключение рассмотрим рисунок проникновения в таёжный ландшафт Сихотэ-Алиня нескольких видов воробьиных-мигрантов, которые не связаны здесь по предпочитаемым гнездовым биотопам и микрорывделам с лесом как таковым (хотя некоторые из них могут кормиться и петь на деревьях) и «местный ареал» которых включает в регионе в основном слабо облесённый ландшафт, где эти виды достигают наибольшего обилия и наибольшей общей численности. Эти птицы даны ниже в условном порядке убывания их причастности к лесу как составляющей их поведенческой экологии.

Пятнистый конёк *Anthus hodgsoni yunnanensis* Uchida et Kuroda, 1916

Во всей западной части своего ареала – от Урала до Приангарья, в том числе на Алтае и среднем Енисее – коньки северной расы *yunnanensis* проявляют себя как таёжные и именно лесные птицы (Равкин 1973; Рогачева и др. 1991), однако в Центральной Азии, в том числе на Тибете и в Гималаях, а также на большей части Японии (везде раса *hodgsoni*) пятнистый конёк характерен для субальпийского ландшафта в верхнем поясе гор (Матюшкин, Кулешова 1972). В Приморском крае (раса *yunnanensis* – Степанян 1990; Коблик и др. 2006) это также характерный вид редколесий подгольцового ландшафта Сихотэ-Алиня и тех изолированных хребтов в долине Уссури, где хорошо развиты каменноберезняки в вершинной части хребта (хребет Стрельникова, наши данные за 1999 год, рис. 3). Плотные поселения из многих пар образуются сразу выше верхней границы сплошного леса, где остров-

ные группы елей чередуются с рощами каменной берёзы, куртинами стланика и полянами альпийского типа (т.е. ниже зоны собственно кедрового стланика, занятого соловьём-красношейкой и бурой пеночкой). В таких местах, с преобладанием каменноберезняков, пятнистый конёк везде содоминирует с толстоклювой пеночкой (Назаренко 1971а; Матюшкин, Кулешова 1972; Михайлов 1997б).

Также ровно и с хорошей плотностью пятнистый конёк заселяет зрелые берёзовые и берёзово-лиственничные леса на местах обширных старых пожаров в плакорно-низкогорных междуречьях верхних бассейнов Бикина и Хора. Для сплошных массивов темнохвойной и смешанной тайги вид не характерен и распространён здесь только интразонально, «спускаясь», ступенями по зарастающим гарям среднегорья и низкогорья к лиственничным марям в долине «большой реки» (Михайлов 1997б). Ещё сильнее преобладание подгольцовых и равнинных лиственничных поселений пятнистого конька выражена на Сахалине (Нечаев 1991).

Структура ареала вида на юге Дальнего Востока была подробно рассмотрена в отдельной статье (Матюшкин, Кулешова 1972), авторы которой связывают более выраженную ассоциацию пятнистого конька с таёжно-лесными биотопами и выделами на западе ареала с его «разведением» на местах с лесным коньком *Anthus trivialis*, прилетающим раньше и первым занимающим редколесно-луговые биотопы и опушечные выделы (Рогачёва и др. 1991). Именно на этом виде была предпринята попытка рассмотреть – на уровне общей модели для воробьиных птиц енисейской тайги – динамику формирования пространственно-территориальной структуры поселений (метапопуляции) в контексте реакций «выбора» и «предпочтений» отдельных особей (Бурский 2008). Вне таёжных массивов (т.е. везде в регионе Северного Приморья) данный вид образует плотные либо рыхлые вокально-гнездовые парцеллы, где многие токующие самцы хорошо видят и слышат друг друга.

Весной пятнистые коньки появляются в долине ниже-среднего Бикина уже в первой декаде мая (первые регистрации в интервале с 1 по 5 мая – Коблик, Михайлов 2013) и в те же сроки они появляются на заснеженных горных плато осевого хребта Сихотэ-Алиня (6 мая 1999 в верховьях Зевы уже были стайки коньков, которые держались на едва оттаивающем днём кочкарнике в открытых долинах пробудившихся ручьёв), что позволяет считать, что горные поселения формируются из птиц, самостоятельно мигрирующих вдоль осевого хребта Сихотэ-Алиня или широким фронтом через водоразделы над тайгой. Таким же образом, видимо, мигрируют и заселяющие подгольцовые бурые пеночки *Phylloscopus fuscatus*, которые оседают на оттаивающих вершинах со стлаником в последней декаде мая – начале июня (Михайлов 1997б).

Толстоклювая, или голосистая пеночка
Phylloscopus schwarzi (Radde, 1863)

Распространена по всему югу Сибири (на запад до Енисея) и Дальнего Востока на юг до Северной Кореи; зимовки в основном в Индокитае. Везде в Сибири является видом лесостепи и светлых лиственных лесов подтаёжной полосы, ассоциирующимся с микровыделями типа «опушка» и «поляна». В Приморском крае достигает наибольшей численности в каменноберёзовом редколесье высокогорий Сихотэ-Алиня, которое считается первичным местообитанием для этого вида (Назаренко 1979б). С не меньшим обилием заселяет «пятна» каменноберезняков на вершинах изолированных хребтов в долине Уссури (хребет Стрельникова, наши данные за 1999 год, рис. 3) и зрелые парковые белоберёзовые и лиственнично-берёзовые леса на местах давних пожаров в плакорно-низкогорном рельефе бассейна верхнего течения Бикина (везде в этих же местах гнездится и пятнистый конёк). Быстро проникает в область темнохвойной и смешанной тайги по «точечным» интразональным включениям, в том числе по просекам и лесосекам (Михайлов 1997б).

В подгольцовье и в белоберезняках низкогорья голосистая пеночка образует рыхлые либо плотные гнездовые парцеллы, где многие соседние самцы хорошо слышат друг друга. На марях, в лесосеках и по просекам среди тайги регистрируются, казалось бы, удалённые друг от друга поющие самцы (не ясно, какой их процент образует гнездовую пару), однако голос у этой пеночки очень сильный (сравним по силе с синим соловьём) и, следовательно, возможность контактов даже удалённых птиц не исключена. В 1970-е годы первые песни регистрировались весной в среднем и верхнем течении Бикина в начале третьей декады мая (20-22 мая – Пукинский 2003), а в 1990-е – уже на 6-10 дней раньше (9-14 мая – Коблик, Михайлов 2013).

Соловей-красношейка *Luscinia s. calliope* (Pallas, 1776)

В пределах огромного сибирского ареала этот вид везде предпочитает пограничные с лесом кустарниковые биотопы (либо различные «окна» в светлых лесах) и захламливаемый нижний ярус, что в совокупности реализуются по опушкам, ветровалам, зарастающим гарям, в загущённое мелколесье с подростом и в различных пойменных, например черёмуховых, зарослях с высокотравьем и т.д. На юге Дальнего Востока у этого соловья, как и у бурой пеночки, выявляются два типа поселений (оба типа не связаны с лесом – Назаренко 1971в; Михайлов 1997б): высокогорные (в зарослях высокого кедрового стланика на границе с каменноберезняками, выше полосы еловых редколесий (рис. 24) на осевом хребте и высоких широтных хребтах Сихотэ-Алиня) и низинные (пойменно-кустарниковые) – в области лесомозаичного ланд-

шафта приуссурийской полосы и всей западной трети Северного Приморья. Подгольцовые стланиковые поселения плотные, насыщенные, где соседние поющие самцы хорошо слышат друг друга (поют только ночью, ведут себя очень скрытно, днём выявляются исключительно по позывкам).



Рис 24. Заросли кедрового стланика выше зоны каменноберезняков в подгольцовом поясе Хорско-Бикинского водораздела. Гнездовая стация соловья-красношейки и бурой пеночки.

Между горными и низинными поселениями, на огромной территории собственно таёжного ландшафта, красношейка расселён рассредоточенными и нередко удалёнными друг от друга микрогруппами – по вторичным белоберёзовым лесам в поймах рек и тальниковым окраинам лиственничных марей, а также на зарастающих гарях низкогорья и среднегорья (в Южном Приморье этим видом также заселяются зарастающие лесосеки – Назаренко 1971а). Наличие вокально-гнездовой парцеллы на окраине мари хорошо выявляется ранним утром (3-5 ч), когда несколько самцов поют «хором» и хорошо слышны с одной точки. Одиночных поющих самцов почти всегда можно обнаружить по песне (опять же ночью) в июне-июле в рубленых «окнах» с кустарником вокруг разбросанных в тайге охотничьих избушек (всегда расположенных вдоль таёжных рек и ручьёв), но не всегда ясно, есть ли у них гнездовая пара. В этом плане данный вид является хорошим объектом для изучения механизмов «точечного» освоения тайги мелкими певчими птицами по интразональным включениям в ландшафт.

Массовый пролёт красношейки через южную половину Приморского края проходит уже во второй либо третьей декадах апреля (Ю.Н.Глушченко, устн. сообщ.), исходя из чего А.А.Назаренко (1971а) указывал, что в низовьях Большой Уссурики первые птицы должны появляться в самом конце апреля – начале мая. В подтверждение этому мы действительно слышали и наблюдали поющих самцов (в разные годы) в приуссурийской полосе Северного Приморья в первые дни мая (у Федосьевки и Лучегорска и севернее у Переяславки). Пролётные самцы держатся здесь довольно открыто и могут петь в светлое время суток. Однако на ниже-среднем Бикине в 1990-е годы птицы не регистрировались за 8 сезонов ранее 11-12 мая, а в 1970-е – ранее 15 мая (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013); первая выраженная волна прилёта в 1990-е годы занимала всю вторую декаду мая, так что указанные Е.П.Спангенбергом (1965) для низовий Имана даты (13-14 мая) могут быть верными, если они относятся к местным птицам. В верхнем течении Бикина в 1996 году первые поющие птицы отмечены в тот же интервал дат (13 мая), что и в другие годы (1990-е) в ниже-среднем течении. Такое расхождение дат (2-3 недели) пролёта красношейки в западной части Приморья (Приханкайская равнина, долина Уссури) и появления местных птиц в бассейне Бикина позволяет предположить, что речь идёт о разных популяциях этого вида, которые возвращаются с мест зимовки в разные сроки, причём именно местные бикинские птицы (возможно из горных поселений) летят позже и не по долине Уссури, а широким фронтом через водоразделы.

Пятнистый сверчок *Locustella l. lanceolata* (Temminck, 1840)

В пределах большого гнездового ареала в южной половине Сибири пятнистый сверчок занимает как открытые, так и закрытые биотопы, но всегда с густыми приземными «травянистыми» зарослями разной высоты – от приозёрных тростников до осоковых лугов и низких плотных зарослей кустарничков или ерника на болотах. Для Южного Приморья принято различать два типа поселений этого вида (иногда их называют «ценопопуляциями»): «лиственничных редколесий» и «открытых равнин» (Волковская-Курдюкова, Курдюков 2012). Первые связывают с горно-таёжным ландшафтом среднегорных плато и межгорных котловин (заболоченные лиственничные и еловые вейниковыми редколесья, гари и травяные кочкарниковые болота в долинах таёжных рек; зарастающие вейником и кустарниками лесосеки), а вторые – с вейниковыми и вейниково-разнотравными лугами Приханкайской низменности.

Поселения сверчка на лугах и в пойме Уссури на широте Бикина мне неизвестны (севернее, у хребта Большой Хехцир, вид не был отмечен в пойме Уссури 1960-х годах – Кулешова и др. 1965), на большей

же части бассейна Бикина такого резкого деления поселений этого вида, как, скажем, у бурой пеночки, не выявляется. Пятнистый сверчок гнездится местами по окраинам всех лиственничных марей нижне-среднего Бикина (Силаншанская, Бикин-Алчанская, Кёнихезская и др.), занимая как багульниковые, так и вейниковые ассоциации. В плакорно-низкогорном ландшафте бассейна верхнего течения реки его поселения связаны опять же с багульниковыми лиственничниками (в том числе и сухими и в том числе вкрапленными в долинными темнохвойными лесами), а также с лесами из белой берёзы (в основном парковые травянистые березняки), возникшими на местах старых пожаров. В среднегорье поселения этого вида уже небольшие и в основном связаны с редколесными зарастающими гарями на террасах и седловинах водораздельных хребтов. Есть он и в травянистых кочкарниках в долине верховий Зевы на высоком Зевском плато осевого хребта, где его гнездовые микровыделы физиономически уже хорошо сравнимы с таковыми, скажем, на Бикин-Алчанской мари (в нижнем течении Бикина). На восточном макросклоне этот сверчок снова обычен в низовьях рек, впадающих в Японское море (устье Единки – Назаренко 1990; устье Светлой – наши данные за 1996 год). На побережье птицы поют среди травянистых микровыделов, уже сравнимых с таковыми в парковых березняках вокруг посёлка Охотничий. Наиболее редок был в 1990-е в среднем течении Бикина, где его небольшие поселения разрознены и связаны всё с теми же долинными лиственничными марями.

Состав леса сам по себе, видимо, не имеет значения для пятнистого сверчка (он избегает лишь сомкнутости высоких крон), и предпочтения связаны с коррелирующей с тем или иным лесом сложной структурой приземного кустарничково-травянистого яруса, в котором проходит вся жизнь птиц и где расположены гнёзда. Появляются сверчки на Бикине во второй декаде мая, в отдельные годы – в начале третьей декады мая (Пукинский 2003; Коблик, Михайлов 2013) и, вероятно, одновременно в его среднем и верхнем течении (на Зевском плато в 1996 году зарегистрированы уже 18 мая). Структурирование поселений на выраженные вокально-гнездовые парцеллы (из 3-8 слышащих друг друга самцов) в данном случае очевидно. «Слабый» вокалист (песня слышна на десятки метров); активно поёт ночью, ранними утрами (до 8 ч) и в пасмурные дни. Самцы поют у земли, среди багульника или в траве.

Примечательно, что описанные вокально-гнездовые парцеллы пятнистого сверчка, возможно, имеют притягательное сигнальное значение для малых пестрогрудок *Tribura (thoracica) davidi*, появляющихся на северо-востоке Приморья поздно, в конце мая – начале июня, и кочующих в это время по долинам рек в бассейне верхнего Бикина (зарегистрированы в 1995 и 1996 годах – Михайлов 2013б). Большин-

ство встреч поющих самцов малых пестрогрудок в 1995 году было связано к окраинам поселений пятнистого сверчка в прирусловых багульниковых лиственничниках.

Заключение

Представление об «оптимальной плотности населения» обычно связывают с необходимостью рассредоточения пар, дабы избежать конкуренции за ресурсы. Соответственно, территориальность рассматривают как поведение, эволюционно «настроенное» на какой-то минимум ресурса (Patterson 1980) или даже на его избыточность для членов поселения (концепция супертерритории – Verner 1977). При всей логичности этих отвлечённых построений (как должно было бы быть в природе с точки зрения понимания её «экономики» человеком), даже те, кто в целом принимает эти «правила», признают, что реальные факты нередко иные и что, в частности, в отношении птиц Субарктики многие подобные правила (например, исключение из размножения лишних особей через территориальность) не актуальны, поскольку «большинство видов из года в год существует здесь при уровнях численности популяций, далёких от насыщения местообитаний» (Рябицев 1993, с. 149). Это же правило «не актуально» и в отношении таёжной зоны, поскольку многие виды мелких воробьиных птиц и здесь существует в условиях переизбытка кормов в летнее время (Головатин 1992, с. 7-8 и ссылки в этой работе на публикации Н.Н.Данилова, Д.Лэка и многих других авторов). В то же время «оптимальная плотность» подразумевает и пределы рассредоточения, что обычно не обсуждается в контексте рациональных моделей «экономики природы», но является неотъемлемой составляющей представлений об изначальной социальности птиц вообще (и воробьиных птиц в частности) и их постоянному стремлению к осуществлению визуальных или хотя бы звуковых контактов (Мальчевский 2003, 2005а; Мальчевский, Пукинский 2009), что, в свою очередь, принималось А.С.Мальчевским (2001а,б, 2002, 2005б, 2008) как важный фактор «гибкой», «подвижной» территориальности особей.

Гнездовые парцеллы возникают из уже оформившихся во время пролёта пар (крайний вариант – модель «стая-колония» – Симкин 1988) или на основе вокальных группировок первыми прилетающих самцов, которые встречаются с самками на территориях, одинаково значимых и притягательных в контексте ориентационно-поискового поведения особей местной группировки. Привлекательные территории, как и маршруты к ним, видимо, маркируются в перцептивных установках через топографические ориентиры и прочие одинаково «читаемые» особями сигнальные элементы окружения, выполняющие функции координаторов сходного «выбора» и «предпочтения». Нередко первые самцы (пары) выступают на местах «затравками» для формирования

большой парцеллы по принципу «снежного кома» (Бируля 1971; Рябицев 1993; Мальчевский 2005а). Состав парцелл неслучаен – подбирается, структурируется и перестраивается в процессе взаимодействия, поскольку по песне особи получают различную информацию (возраст, состояние, «происхождение») о своих потенциальных соседях (Симкин, Штейнбах 1984, 1988; Мальчевский 2003; Collar 2010). Гнездовой консерватизм априори может способствовать постоянству таких поселений, однако принципиально важно то, что для объяснения характерного рисунка распределения парцелл вида (т.е. реакций «выбора» и «предпочтения» на уровне групповой традиции) нет необходимости в высокой степени возвращаемости в «свои точки» большого числа одних и тех же особей. Социально наследуемая устойчивость даже полностью обновляемых (по годам) поселений – через «поведение по шаблону» (включая адекватную реакцию новых особей на старые гнёзда и даже на местные диалекты песни) – хорошо документирована на шкале десятилетий (Мальчевский 2001б, 2008).

Анализ рисунков распределения поющих самцов (в допустимом огрублении – гнездовых пар) в таёжной области Северного Приморья, в целом подтверждает представление о том, что многие, если не все виды лесных перелётных воробьиных птиц в норме существуют в таёжно-лесном ландшафте в виде вокально-гнездовых парцелл. Максимальное удаление пар друг от друга у разных видов коррелирует с «дальнобойностью» песни, а фактическая плотность упаковки пар внутри парцеллы, несомненно, зависит от её величины (общей численности особей в парцелле) и ряда других факторов, в том числе и «тонких» проявлений социальности на матрице высоко развитой психики. Парцеллы могут быть крошечными (2-3 пары) или большими, линейными, растянутыми вдоль какой-то организующей поселение «трансекты» на несколько километров. При избыточной численности вида создаётся впечатление сплошного (диффузного) заполнения лесного массива, но, скорее всего, и в этом случае мы наблюдаем лишь результат «слияния» границ первоначально самостоятельных, но разрастающихся по мере прибывания особей вокально-гнездовых парцелл.

Несомненно, что часть особей и пар «расползается» на расстояния запредельные для поддержания активной коммуникации с другими парами, однако такие изолированные особи и пары представляют собой скорее аберрационную область социальной структуры видов у мелких воробьиных птиц, чем её норму. В данной социальной структуре в дополнение к гнездовым парам всегда существует немалое число плохо заметных особей без пары (в том числе поющих и не поющих самцов), которые «фланируют» (англ. floaters – Matthysen 1993, с. 102) в пределах достаточно большой территории, временно оседая у границ территориальных пар (Рябицев 1993; Collar 2010).

Среди мелких насекомоядных птиц уссурийской тайги отчётливо выявляются виды, не проявляющие какой-либо привязанности к биотопу как особой кормовой и гнездовой станции. Они осваивают (заполняют) сплошные и слабо структурированные массивы тайги, в первую очередь ориентируясь на перцептивно значимые («сигнальные») элементы в инфраструктуре окружения (яркие примеры – таёжная овсянка и бледноногая пеночка). В других случаях всё же наблюдается связь вида именно с биотопом, т.е. типом леса (например, лиственные леса в любых вариантах – светлоголовая пеночка), где с большой частотой повторяется комфортная для особей вида архитектура кормовых микростанций и микровыделов. Однако не следует бездоказательно принимать, что за «трофической связью» с наблюдаемой структурой какого-то яруса леса (например, невысокими древесно-кустарниковыми зарослями у таловки) обязательно стоит какая-то жёстко диктуемая морфологией биологическая (экологическая) необходимость и что вне реализации этой связи вид не сможет выживать и оставлять потомство. Как показывают работы на северных полевых стационарах, в летнее время кормовой конкуренции даже у близких видов насекомоядных птиц, как правило, не выявляется (см. «Введение в проблему»). В работе М.Г.Головатина (1992) хорошо показано, что когда наблюдаются различия в кормовом субстрате и деталях кормового поведения, а также во времени суточной активности и т.д. у близких видов, то это никак не связано напрямую с присутствием другого вида, но является автономной реакцией каждого из видов на специфические условия обитания в данное конкретное время и в данном конкретном месте.

В пределах больших ареалов выявляются разные «биотопические привязанности» группировок одних и тех же видов вплоть до крайних вариантов, когда, скажем, «вид хвойной тайги» на другом краю ареала гнездится в норме в лиственных лесах и т.д. Во время миграций многие виды воробьиных птиц могут кардинально менять выбор кормовых микровыделов и биотопов, и даже лесные виды-кронники (по их типовым трофическим связям в гнездовое время) сплошь и рядом встречаются (кормятся) в это время в древесно-кустарниковых и кустарниково-травянистых зарослях. Всё это заставляет скептически относиться к любому предположению о какой-либо жесткой (эволюционно заданной) причинности столь разных «биотопических привязанностей» и «экологических специализаций» (подразумевая разницу в кормах и кормности, оптимальных и «не очень» приёмах сбора корма, стоящей за ними моторики движений и т.д.), которые выявляются у каждого из этих видов в том или ином конкретном районе, в тот или иной сезон и в тот или иной период жизни.

Остаётся допустить, что все эти разные «предпочтения» (тип леса, состав пород, гнездовые микростанции, кормовые микровыделы и т.д.),

выявляемые прежде всего на уровне региональных и даже местных группировок (а не на уровне видов и подвидов с большими ареалами), должны трактоваться именно как устойчивые «перцептивные связи» с окружением, отражающие информационный (экологически нейтральный) аспект ближайшей истории заселения региона (местности) этими группировками. Определённо этот же тип связей и «наследования» имел в виду А.С.Мальчевский, когда писал о «контакте поколений», «звуковой индукции» и «ландшафтных особенностях» голосов птиц (Мальчевский 2002; Мальчевский, Пукинский 2009).

«Автономная реакция» вида (Головатин 1992) как раз и есть синоним устойчиво связанных с данной инфраструктурой окружения перцептивных связей особей, постоянно «подтверждаемых» и «сцепляемых» в форме коррекции перцептивных установок с какой-то структурой микровыделов (или же только с её внешними маркерами!), с одной стороны, и с психологическим состоянием комфорта–дискомфорта, с другой*. Допустим, таловки чувствуют себя комфортно во время передвижения и кормления в довольно свободной «решетчатой» структуре конкретных кустарниковых микровыделов, но нельзя забывать, что кроме успешности (по результату) и удобства выполнения различных моторных актов большое значение имеет соответствие «тонкой» структуры среды базовым для особей вида «настройкам психики», которые в не меньшей степени определяют характерные для организма скорость и ритм передвижения, чем это делают свойства кормового объекта в плане его обнаружения и потребления. У нас нет разработанного языка для описания этих настроек, но даже на уровне общей шкалы реактивности психики нельзя не видеть разительные отличия, например, у пёночек разных групп (*Ph. reguloides* – выраженный холерик, *Ph. magnirostris* – выраженный «флегматик»; мои наблюдения в Гималаях в 2012 и 2013 годах; см. также видовые очерки в: del Hoyo *et al.* 2006) и соответствие этих различий тому ритму и скорости передвижений, который предлагает (задаёт) та или иная архитектура конкретного микровыдела. Впрочем, для убедительных выводов в этой области ещё мало данных и почти нет целенаправленных исследований.

«Тонкая» морфология вида также предопределяет привычный спектр моторных актов особи, работая как матрица, провоцирующая комфортную моторику и выбор комфортной кормовой архитектуры, однако это совсем не значит, что данная морфология и данный «спектр

* Ощущение комфорта или дискомфорта является важным звеном ситуационной мотивации и направленности поведения особи, «тонким» механизмом обратной связи особи со структурой кормовой микростации и инфраструктурой окружения в целом, включая перцептивные взаимодействия (частоту контактов с особями своего и других видов) и специфику вокального окружения. Это ощущение трансформируется в организацию когнитивных карт особи («инвариантных карт прочтения ситуации»), которым они и следуют в каждый момент ориентации и перцептивного поиска; «выбора», «опознания» и «предпочтения».

актов» подгонялись отбором под данную архитектонику микровыделов и под данную инфраструктуру окружения (биотоп) и даже под данный ландшафт, что нередко подразумевается в контексте констатации различий в «экологической специализации» сравниваемых близких видов. Такой «мелочный» отбор принципиально невозможен в силу мощнейшей зарегулированности морфогенеза (жёсткой скоррелированности циклов индукционно-реакционных процессов и состояний на каждой стадии индивидуального развития организма (Шмальгаузен 1982), представление о которой (скоррелированности) и нашло своё окончательное воплощение в образе эпигенетического ландшафта Уоддингтона и эпигенетического объяснения элементарного фенотипического сдвига (Шишкин 1988, 2003). Базовая морфология (в том числе особенности морфометрии) для организмов с высоко развитой психикой является лишь созданным биологической эволюцией «благоприятным условием» (преадаптацией), на матричной основе которой посредством активной коррекции поведения исторически воплощается (дифференцируется, «шлифуется») связь вида (в разнообразии его конкретных популяций и группировок) с неоднородной и быстро меняющейся инфраструктурой окружения. Такая быстрая коррекция поведения, на уровне малых групп особей, оказывается на порядок более эффективным механизмом адаптации («краткосрочной адаптации»), т.е. частного решения «экологического вопроса» в данном месте и в данное время, в данном конкретном окружении.

Эта «шлифовка» представляет собой продукт уже социальной эволюции форм матричного вида, которая в чем-то аналогична, но не тождественна по своим механизмам собственно биологической эволюции (Михайлов 2003). Морфологические изменения, связанные с гораздо более инертным биологическим материалом (птерилозис, скелетная и мышечная ткань), соотносимы с иным масштабным временем (сотни тысяч и миллионы лет) и неконкурентны с возможностью быстрой коррекции отношений со средой на основе изменчивого и целенаправленного поведения.

После появления (в эволюции) высоко развитой психики, как таковой (главная ключевая адаптация в отношениях со средой обитания), мелкие («текучие») морфологические изменения у птиц (как и, вероятно, млекопитающих) «обслуживают» в первую очередь потребности «внутреннего умвельта» (т.е. собственно потребности морфогенеза) — необходимость поддержания гомеостаза в системах кальциево-кератинового обмена, терморегуляции, иммунологии и т.д. — на фоне постоянной системной перестройки эпигенетического ландшафта в силу необходимости гасить вредные последствия непрекращающейся генетической изменчивости (Шмальгаузен 1982), что, однако, не может быть предметом более подробного рассмотрения в данной статье.

Говоря об «исходной исторической связи вида» в отношении птиц, по меньшей мере воробьиных птиц и особенно видов-мигрантов, правильнее прежде всего иметь в виду именно сигнально-перцептивные связи и ощущение комфортабельности пребывания и выполнения кормовых и прочих поведенческих реакций в микростациях и микровыделах, сцепленных (структурно) с определёнными лесами и определённым ландшафтом, а не какую-то особую для вида биологическую «необходимость» и стоящий за ней жёсткий отбор, приведший с неизбежностью к таким особенностям, «предпочтениям» и т.д.

В большинстве случаев причинные толкования «тонких» различий в экологической специализации (экологической пластичности), биотопических привязанностей, структуры населения и т.д. у близких видов птиц в контексте «долговременных адаптаций» и генетики популяций бездоказательны и представляют собой всё тот же стереотип поведения на уровне «коллективных представлений» (Шишкин 2003), который возникает на основе абсолютизации зависимостей, полученных из частного эксперимента, сравнения, наблюдения (Шишкин 2010).

Всё это не позволяет правильно воспринимать и интерпретировать реальные факты, в том числе широкую изменчивость территориальных и биотопических связей в пределах большого ареала вида (подвида); активное и адекватное ситуации изменение поведения особей (на уровне нормы поведения группы), и самой их разной «навигации» по территории в зависимости от сезона, погоды и т.д.; наконец, изменение других «предпочтений» и всей неоднозначности «биотопии» у различных внутривидовых форм (региональных группировок) внутри «биологических», «филогенетических» и «генетических» видов, и уже «на выходе» — многие примеры быстрого расселения видов (подвидов, популяций) и также формирования и последующего расселения социально изолированных, но внешне немаркированных экоморф (эковидов, социо-видов) и многие другие интересные динамичные явления из многогранной области социальной эволюции птиц (Михайлов 1997а, 2003).

Литература

- Батова О.Н., Бурский О.В. 2008. Гнездовые местообитания пеночек (*Phylloscopus*) в Центральной Сибири // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **113**, 3: 18-28.
- Бёме Р.Л., Банин Д.А. 2001. *Горная авифауна южной Палеарктики (Эколого-географический анализ)*. М.: 1-256.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. *Экология: Особи, популяции и сообщества*. М., 1: 1-667, 2: 1-477.
- Бируля Н.Б. 1971. О структуре зооценотических группировок певчих птиц леса в сезон гнездования // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **76**, 6: 5-21.
- Бурский О.В. 1987. Гнездовое размещение воробьиных птиц в Енисейской тайге как отображение экологических особенностей видов // *Фауна и экология птиц и млекопитающих Средней Сибири*. М: 108-142.

- Бурский О.В. 2002. Структура сообществ воробьиных птиц Центральной Сибири // *Изучение биологического разнообразия на Енисейском экологическом трансекте. Животный мир*. М.: 218-307.
- Бурский О.В. 2008. Выбор местообитаний и структура метапопуляции: анализ многолетнего распределения пятнистого конька *Anthus hodgsoni* Richm. (Aves, Passeriformes) // *Журн. общ. биол.* **69**, 5: 323-343.
- Бурский О.В. 2009а. *Структура населения и динамика популяций воробьиных птиц Центральной Сибири*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.
- Бурский О.В. 2009б. Влияние дальних пространственных связей на динамику популяций воробьиных птиц // *Докл. Акад. наук* **424**, 3: 422-425.
- Бурский О.В., Конторщков В.В. 2003. Гнездовые местообитания таловки и зарнички в Центральной Сибири в связи с особенностями их морфологии и кормового поведения // *Орнитология* **30**: 59-74.
- Бурский О.В., Конторщков В.В., Батова О.Н. 2004. Стереотипы кормового поведения пеночек веснички (*Phylloscopus trochilus*) и теньковки (*P. collybita*) // *Зоол. журн.* **83**, 7: 839-850.
- Волошина И.В., Мысленков А.И. 1979. Биология размножения и поведение сибирского дрозда – *Turdus sibiricus* в Приморье // *Биология птиц юга Дальнего Востока СССР*. Владивосток: 94-104.
- Волковская-Курдюкова Е.А., Курдюков А.Б. 2012. Новые материалы по редким и малоизученным видам птиц Приморского края // *Рус. орнитол. журн.* **21** (762): 1243-1261.
- Воробьёв К.А. 1954. *Птицы Уссурийского края*. М.: 1-360.
- Воробьёв К.А. 1963. *Птицы Якутии*. М.: 1-336.
- Глущенко Ю.Н., Липатова Н.Н., Мартыненко А.Б. 2006. *Птицы города Уссурийска: фауна и динамика населения*. Владивосток: 1-264.
- Головатин М.Г. 1992. *Трофические отношения воробьиных птиц на северной границе распространения лесов*. Екатеринбург: 1-104.
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.). 1954. *Птицы Советского Союза*. М: **5**, 6.
- Елсуков С.В. 1984. К орнитофауне морского побережья Северного Приморья // *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 34-43.
- Елсуков С.В. 1985. Заметки о редких птицах Северо-Восточного Приморья // *Редкие и исчезающие птицы Дальнего Востока*. Владивосток: 27-28.
- Елсуков С.В. 1999. Птицы // *Кадастр позвоночных животных Сихотэ-Алинского заповедника и северного Приморья. Аннотированные списки видов*. Владивосток: 29-74.
- Иваницкий В.В. 2012. О некоторых аспектах организации внутрипопуляционных отношений у воробьиных птиц Passeriformes // *Рус. орнитол. журн.* **21** (719): 79-95.
- Иванов А.А. 1976. *Каталог птиц СССР*. Л.: 1-275.
- Ильина Т.А. 1996. Роль энергетики в социальных взаимоотношениях птиц // *Орнитология* **27**: 98-126.
- Коблик Е.А., Михайлов К.Е. 1994. О птицах верхних поясов гор Хорско-Бикинского водораздела (Средний Сихотэ-Алинь) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **99**, 6: 47-54.
- Коблик Е. А., Михайлов К.Е. 2013. Изменение сроков прилёта птиц в бассейне реки Бикин (север Приморского края) в 1990-е годы по сравнению с 1970-ми // *Рус. орнитол. журн.* **22** (948): 3341-3347.
- Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. 2006. *Список птиц Российской Федерации*. М.: 1-287.
- Ковшарь А.Ф. 1979. *Певчие птицы в субвысокогорье Тянь-Шаня*. Алма-Ата: 1-312.
- Ковылов Н.С., Марова И.М., Иваницкий В.В. 2012. Изменчивость песни и окраски оперения западной (*Phylloscopus trochiloides viridanus*) и восточной (*Phylloscopus trochiloides plumbeitarsus*) зелёных пеночек в зоне симпатрии: верна ли гипотеза кольцевого видообразования? // *Зоол. журн.* **91**, 6: 702-713.

- Конторщиков В.В. 2001. Взаимосвязь кормового поведения, морфологии и выбора местообитаний у пеночек теньковки, веснички и трещотки // *Орнитология* **29**: 112-124.
- Корелов М.Н., Ковшарь А.Ф. (ред.) 1972. *Птицы Казахстана*. Алма-Ата, 4: 1-368.
- Кулешова Л.В. 1968. Черногорлая овсянка (*Emberiza tristrami* Swinhoe) в Среднем Сихотэ-Алине // *Биол. науки* **12**: 23-30.
- Кулешова Л.В. 1976. Закономерности обособления типов населения птиц в лесах среднего Сихотэ-Алиня // *Орнитология* **12**: 26-54.
- Кулешова Л.В., Матюшкин Е.Н., Кузнецов Г.В. 1965. Орнитогеографический очерк хребта Хехцир (Приамурье) // *Орнитология* **7**: 97-107.
- Курдюков А.Б. 2006. Население птиц коренных и устойчиво-производных хвойно-широколиственных лесов юга Уссурийского края // *Орнитология* **33**: 109-124.
- Курдюков А.Б. 2010. Динамика численности и смены предпочтений в использовании местообитаний у трёх модельных видов лесных птиц северо-восточной окраины Восточно-Маньчжурских гор // *9-я Дальневост. конф. по заповедному делу*. Владивосток: 228-233.
- Кушнарёв Е.Л. 1984. Антропогенные сукцессии орнитосообществ и территориальные связи местообитаний западного Сихотэ-Алиня // *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 71-78.
- Лэк Д. 1957. *Численность животных и её регуляция в природе*. М.: 1-404.
- Мальчевский А.С. 2001а. К вопросу о степени постоянства территориальных связей у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **10** (150): 547-555.
- Мальчевский А.С. 2001б. Отношение животных к территории как фактор эволюции (на примере птиц) // *Рус. орнитол. журн.* **10** (150): 564-575.
- Мальчевский А.С. 2002. Дисперсия особей и контакт поколений как фактор и движущая сила эволюции высших позвоночных (на примере птиц) // *Рус. орнитол. журн.* **11** (185): 457-463.
- Мальчевский А.С. 2003. Звуковое общение животных (на примере птиц) // *Рус. орнитол. журн.* **12** (209): 35-47.
- Мальчевский А.С. 2005а. Биологические основы звуковой коммуникации птиц // *Рус. орнитол. журн.* **14** (303): 979-989.
- Мальчевский А.С. 2005б. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // *Рус. орнитол. журн.* **14** (305): 1051-1066.
- Мальчевский А.С. 2008. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций птиц // *Рус. орнитол. журн.* **17** (404): 331-343.
- Мальчевский А.С. 2012. Дисперсия особей и эволюция видов и популяций у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **21** (814): 2785-2796.
- Мальчевский А.С., Пукинский Ю.Б. 2009. Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц // *Рус. орнитол. журн.* **18** (483): 779-801.
- Матюшкин Е.Н., Кулешова Л.В. 1972. Пятнистый конёк в Среднем Сихотэ-Алине (опыт анализа структуры ареала) // *Орнитология* **10**: 182-193.
- Марова И.М. 2008. *Взаимоотношения таксономически близких форм и начальные этапы видообразования у палеарктических пеночек (Phylloscopus, Sylviidae)*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.
- Михайлов К.Е. 1992. Оpozнание ситуаций и пусковые механизмы расселения птиц // *Современная орнитология-1991*. М.: 5-21.
- Михайлов К.Е. 1997а. Социо-поведенческий подход к пониманию структуры и истории вида у птиц (основные положения и ближайшие следствия) // *Рус. орнитол. журн.* **6** (28): 6-13.
- Михайлов К.Е. 1997б. Закономерности высотно-биотопического распределения птиц в высокогорье Центрального Сихотэ-Алиня // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* **102**, 6: 20-27.
- Михайлов К.Е. 2003. Типологическое осмысление «биологического вида» и пути стабилизации околотовидовой таксономии у птиц // *Орнитология* **30**: 9-24.

- Михайлов К.Е. 2013а. Оpozнание ситуаций и пусковые механизмы расселения у птиц // *Рус. орнитол. журн.* **22** (926): 2715-2731.
- Михайлов К.Е. 2013б. Замечание к распространению сибирской *Tribura tacsanowskia* и малой *T. (thoracicus) davidi* пестрогрудок в Северном Приморье // *Рус. орнитол. журн.* **22** (930): 2862-2864.
- Михайлов К.Е., Балацкий Н.Н. 1997. Гнездование пеночки-зарнички *Phylloscopus inornatus* на южной границе ареала в северо-восточном Приморье // *Рус. орнитол. журн.* **6** (19): 8-13.
- Михайлов К.Е., Коблик Е.А. 2013. Характер распространения птиц в таёжно-лесной области севера Уссурийского края (бассейны рек Бикин и Хор) на рубеже XX и XXI столетий (1990-2001 годы) // *Рус. орнитол. журн.* **22** (885): 1477-1487.
- Михайлов К.Е., Коблик Е.А., Шибнев Ю.Б. 1997. К авифауне горных ландшафтов Центрального Сихотэ-Алиня // *Рус. орнитол. журн.* **6** (8): 3-7.
- Михайлов К.Е., Шибнев Ю.Б., Коблик Е.А. 1998. Гнездящиеся птицы бассейна Бикина (аннотированный список видов) // *Рус. орнитол. журн.* **7** (46): 3-19.
- Назаренко А.А. 1971а. О распространении некоторых птиц в Южном Приморье // *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 172-179.
- Назаренко А.А. 1971б. Летняя орнитофауна высокогорного пояса Южного Сихотэ-Алиня // *Экология и фауна птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 99-126.
- Назаренко А.А. 1971в. Птицы вторичных широколиственных лесов Южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ // *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 79-97.
- Назаренко А.А. 1971г. К распространению и биологии пестрогрудой мухоловки – *Muscisara griseisticta* (Swinh.) в Южном Приморье // *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 180-187.
- Назаренко А.А. 1979а. О птицах высокогорий Сихотэ-Алиня // *Биология птиц юга Дальнего Востока СССР*. Владивосток: 3-15.
- Назаренко А.А. 1979б. *Орнитофауна высокогорий юга Дальнего Востока*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток.
- Назаренко А.А. 1982. О фаунистических циклах (вымирание – расселение – вымирание...) на примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики // *Журн. общ. биол.* **43**, 6: 823-835.
- Назаренко А.А. 1984. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962-1971 гг. // *Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 60-70.
- Назаренко А.А. 1990. К орнитофауне Северо-Восточного Приморья // *Экология и распространение птиц юга Дальнего Востока*. Владивосток: 106-114.
- Назаренко А.А. 2008/2009. Великое в малом: нетривиальная динамика популяции, ареала и направленности сезонных миграций у буробойки белоглазки в IX-XX столетиях (о коллизии региональное биоразнообразие – хозяйственная деятельность) // *Орнитология* **35**: 31-48.
- Наумов Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // *Зоол. журн.* **46**, 10: 1470-1486.
- Наумов Н.П. 1971. Пространственная структура вида у млекопитающих // *Зоол. журн.* **50**, 7: 965-980.
- Нейфельдт И.А. 1971. Размножение и линька *Hemichelidon griseisticta* Swinh. (Muscicapidae, Aves) // *Докл. АН СССР* **200**, 2: 485-487.
- Нечаев В.А. 1991. *Птицы острова Сахалин*. Владивосток: 1-744.
- Одум Ю. 1975. *Основы экологии*. М.: 1-740.
- Панов Е.Н. 1973. *Птицы Южного Приморья*. Новосибирск: 1-376.
- Пианка Э. 1981. *Эволюционная экология*. М.: 1-400.

- Промптов А.Н. 1938. Эксперименты по изучению экологической пластичности некоторых видов птиц // *Зоол. журн.* **17**, 3: 533-539.
- Промптов А.Н. 1940. Видовой стереотип поведения и его формирование у диких птиц // *Докл. АН СССР* **27**, 2: 171-175.
- Пукинский Ю.Б. 2003. Гнездовая жизнь птиц бассейна реки Бикин // *Тр. С.-Петерб. общ-ва естествоиспыт.* Сер.4. **86**: 1-316.
- Рогачёва Э.В., Сыроечковский Е.Е., Бурский О.В., Мороз А.А., Шефтель Б.И. 1991. Птицы Центральносибирского биосферного заповедника. 2. Воробьиные птицы // *Биологические ресурсы и биоценозы енисейской тайги*. М.: 32-152.
- Рябицев В.К. 1993. *Территориальные отношения и динамика сообществ птиц в Субарктике*. Екатеринбург: 1-296.
- Равкин Ю.С. 1973. *Птицы Северо-Восточного Алтая*. Новосибирск: 1-376.
- Симкин Г.Н. 1988. О происхождении и эволюции колониальности у птиц // *Орнитология* **23**: 36-51.
- Симкин Г.Н. 1990. *Певчие птицы*. М.: 1-399.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. 1984. Акустическое поведение и пространственно-этологическая структура поселений восточного соловья // *Орнитология* **19**: 135-145.
- Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. 1988. Песня зяблика и вокальные микрогруппировки у птиц // *Орнитология* **23**: 175-182.
- Соколов Л.В. 1988. Филопатрия перелётных птиц // *Орнитология* **23**: 11-25.
- Спангенберг Е.П. 1965. Птицы бассейна реки Имана // *Сб. тр. Зоол. музея Моск. ун-та* **9**: 98-202.
- Степанян Л.С. 1990. *Конспект орнитологической фауны СССР*. М.: 1-727.
- Шилов И.А. 1977. *Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных*. М.: 1-262.
- Шишкин М.А. 1988. Эволюция как эпигенетический процесс // *Современная палеонтология*. М.: 141-169.
- Шишкин М.А. 2003. Два альтернативных подхода к пониманию эволюционного процесса // *11-е Междунар. совещ. по филогении растений: Тез. докл.* М.: 112-114.
- Шишкин М.А. 2010. Эволюционная теория и научное мышление // *Палеонтол. журн.* **6**: 3-17.
- Шмальгаузен И.И. 1982. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. М.: 1-384.
- Alstrom P., Saitoh T., Williams D., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K., Irestedt M., Bjorklund M., Olsson U. 2011. The Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* – three anciently separated cryptic species revealed // *Ibis* **153**: 395-410.
- Block W.M., Brennan L.A. 1993. The habitat concept in ornithology (theory and applications) // *Current Ornithology* **11**: 35-91.
- Block W.M., Brennan L.A. and Guttierrez R.J. 1991. Ecomorphological relationships of a guild of ground-foraging birds in northern California, USA // *Oecologia* **87**: 449-458.
- Bourski O. V., Forstmeier W. 2000. Does interspecific competition affect territorial distribution of birds? A long-term study on Siberian *Phylloscopus* warblers // *Oikos* **88**: 341-350.
- Collar T. J. 2010. Family Turdidae (Thrushes) // *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona, **10**: 1-895.
- Darling F.F. 1938. *Bird flocks and the breeding cycle*. Cambridge Univ. Press.
- Darling F.F. 1952. Social behaviour and survival // *Auk* **69**, 1: 185-191.
- del Hoyo J., Elliott A., Christie D.A. (eds.). 2004-2010. *Handbook of the Birds of the World*. Barcelona, **9-15**.
- Forstmeier W., Bourski O.V., Leisler B. 2001. Habitat choice in *Phylloscopus* warblers: role of morphology, phylogeny and competition // *Oecologia* **128**: 566-576.
- Hildén O. 1965. Habitat selection in birds. A review // *Ann. zool. fenn.* **2**, 1: 53-75.

- Hutchinson G.E. 1950. Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biol.* **22**: 415-427.
- Irwin D.E., Bensch S., Price T.D. 2001. Speciation in a ring // *Nature* **409**: 333-337.
- Lack D. 1971. *Ecological Isolation in birds*. Oxford; Edinburg: 1-404.
- Leader P.J., Carey G.J. 2012. Zappey's Flycatcher *Cyanoptila cumatilis*, a forgotten Chinese breeding endemic // *Forktail* **28**: 121-128.
- Matthysen E. 1993. Nonbreeding social organization in migratory and resident birds // *Current Ornithology* **11**: 93-141.
- Patterson I.J. 1980. Territorial behaviour and the limitation of population density // *Ardea* **68**, 1/4: 53-62.
- Pulliam H. R. 1988. Sources, sinks, and population regulation // *Amer. Naturalist* **132**: 652-661.
- Pulliam H.R. 2002. On the relationship between niche and distribution // *Ecology Letters* **3**, 4: 349-361.
- Saitoh T., Nishiumi I., Shigeta Y., Ueda K. 2012. Re-examination of the taxonomy of the Arctic Warbler *Phylloscopus borealis* (Blasius): three separate species withing the *Phylloscopus [borealis]* subspecies // *Japan. J. Ornithol.* **61**: 46-59.
- Southwood T.R.E. 1977. Habitat, the template for ecological strategies? // *J. Anim. Ecol.* **46**: 337-365.
- Tomek T. 2002. The birds of North Korea. Passeriformes // *Acta zool. cracoviensia* **45**, 1: 1-235.
- Verner J. 1977. On the adaptive significance of the territoriality // *Amer. Naturalist* **111** (980): 769-775.

