

На правах рукописи



МАСЛОВСКИЙ  
КОНСТАНТИН СЕРГЕЕВИЧ

**ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИГРАЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ СОЛОВЬЕВ НА ЮГЕ ПРИМОРЬЯ**

03.02.08 – экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Владивосток – 2019

Работа выполнена в лаборатории орнитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук, профессор  
**Нестеренко Владимир Алексеевич**

**Официальные оппоненты:**

**Воронов Борис Александрович** доктор биологических наук, член-корр. РАН, ФГБУН «Институт водных и экологических проблем Хабаровского федерального исследовательского центра» ДВО РАН, главный научный сотрудник лаборатории экологии животных

**Глушенко Юрий Николаевич** кандидат биологических наук, доцент, Филиал Дальневосточного федерального университета в г. Уссурийске, доцент кафедры естественнонаучного образования

**Ведущая организация:**

ФГБУН «Тихоокеанский институт географии» ДВО РАН, г. Владивосток

Защита состоится «18» декабря 2019 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 005.003.03 на базе Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159.

Факс: (423) 2310-193. E-mail: [info@biosoil.ru](mailto:info@biosoil.ru)

Отзывы на автореферат в двух экземплярах с заверенными подписями просим направлять по адресу: 690022 г. Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, 159, ученому секретарю диссертационного совета.

С диссертацией можно ознакомиться в Центральной научной библиотеке ДВО РАН и на сайте «Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН: <http://www.biosoil.ru/>

Автореферат разослан «    » октября 2019 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Елена Михайловна Саенко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** Период миграции – важная часть годового цикла птиц. Наиболее эффективным методом изучения миграций является кольцевание позволяющее анализировать не только особенности перемещения птиц, но и демографические параметры популяций. Популяционно-экологические исследования в периоды миграций птиц помогают объяснить причины колебаний численности и выявить тенденции происходящих изменений. Актуальным является изучение как особенностей годового цикла вида в целом, так и его подвидов, особенно на тех территориях, где их встречаемость может перекрываться – на путях миграций и местах зимовок. Задачи изучения миграционных стратегий отдельных подвидов могут эффективно решаться с помощью применения комплексного подхода, включающего кроме морфометрического и фенотипического анализов, молекулярно-генетическую идентификацию мигрантов.

Усиливающееся антропогенное воздействие способствует сокращению местообитаний, пригодных для гнездования, зимовок и миграционных остановок птиц. Виды, мигрирующие в Юго-Восточную Азию, испытывают колоссальный пресс из-за несанкционированного вылова и стремительного развития сельского хозяйства. С учетом долговременных изменений местообитаний и климата, необходим анализ их миграционных маршрутов, выяснение сроков и продолжительности миграций на разных участках пути, а также численности и популяционных параметров.

Для многолетнего изучения миграций воробьиных птиц с помощью кольцевания нами были выбраны три вида дальневосточных соловьев, обычных в период миграции в Южном Приморье: соловей-красношейка *Calliope calliope* (Pallas, 1776), соловей-свистун *Larvivora sibilans* (Swinhoe, 1863) и синий соловей *Larvivora cyane* (Pallas, 1776).

**Степень разработанности.** Исследования мигрирующих воробьиных птиц на Дальнем Востоке России фрагментарны. Помимо стационарных исследований в долине р. Литовка (Вальчук и др., 2017) мечение птиц проводилось в Приморском крае: Лазовский заповедник (Шохрин, 2017), Уссурийский заповедник (Харченко, 2005); в Хабаровском крае: окрестности г. Хабаровск (Пронкевич и др., 2010), в Буреинском заповеднике (Бисеров, Медведева, 2009); в Еврейской автономной области: заповедник «Бастак» (Аверин, 2010); в Амурской области: Хинганский заповедник (Антонов, отчет НИР 2009–2013), Муравьевский парк (Heim et al., 2018), на п-ове Камчатка (Герасимов и др., 2001). Мечение птиц в Китае и на Корейском п-ове также проводится. В Японии существует около 60 стационаров, где кольцевание птиц проводится с начала 1960-х гг. Результаты мечения (абсолютные данные отловов, краткая история повторных отловов и возвратов окольцованных птиц) представлены в ежегодных отчетах института Ямаины.

**Цель и задачи исследования:** изучить основные экологические и морфологические аспекты весенней и осенней миграции трех видов дальневосточных соловьев в Южном Приморье и реконструировать их миграционные пути.

Для выполнения цели работы были поставлены следующие задачи:

1. Изучить весенние и осенние миграционные пути соловьев и составить хронологическую и пространственную картину их сезонных перемещений.

2. Выявить сроки, характер и динамику весенней и осенней миграций исследуемых видов через Южное Приморье, годовые и сезонные особенности пролета разных половозрастных групп.

3. Рассчитать продолжительность миграционных остановок соловьев в долине р. Литовка и оценить возвращаемость синих соловьев по данным кольцевания.

4. На основе морфологического и молекулярного анализа изучить полиморфизм соловья-красношейки и выявить различия в сроках пролета разных подвидов.

5. Выявить тренды численности исследуемых видов в период осенней миграции.

**Научная новизна.** Впервые обобщена информация о сроках и характере сезонных перемещений трех видов соловьев в периоды весенней и осенней миграций. Оригинальные данные мониторинговых исследований в Южном Приморье за 19 лет (1998–2016 гг.) позволили определить сроки и продолжительность сезонных миграций, выявить тренды численности популяций изучаемых видов. Впервые для дальневосточных видов соловьев изучена половозрастная структура популяций в период миграции, динамика сроков и интенсивности пролета птиц разного пола и возраста. Установлена продолжительность миграционных остановок соловьев в районе исследования весной и осенью. Проведена оценка результативности кольцевания синего соловья по данным многолетних отловов. Впервые проведено молекулярно-генетическое и морфологическое исследование популяций соловья-красношейки в период миграции.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Данные, полученные в результате исследований, являются основой для долгосрочного мониторинга миграции воробьиных птиц с помощью кольцевания. Новые знания о сроках, продолжительности и других параметрах миграции птиц могут быть использованы при преподавании курса зоологии позвоночных на биологических факультетах высших учебных заведений, а также в качестве справочной информации как для сотрудников научных учреждений, заповедников и других природоохранных организаций, так и для орнитологов-любителей.

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Миграция соловьев в восточной части ареала идет двумя путями: островным (через Сахалин, Курилы и Японию) и материковым (по восточной окраине Азии), причем птицы северо-восточных популяций используют оба пути. В Приморье происходит перекрывание путей пролета разных подвидов соловья-красношейки и одним миграционным коридором летят птицы номинативного, анадырского и камчатского подвидов.

2. Весенний пролет дальневосточных соловьев на юге Приморья краткосрочен, миграционные стратегии половых и возрастных групп различны, тогда как осенняя миграция затяжная и на фоне сходства стратегии половых групп у всех видов ярко выражен «эффект побережья».

**Апробация работы.** Результаты исследований были представлены на конференции «Регионы нового освоения: теоретические и практические вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия» (Хабаровск, 2012); Международной научно-практической конференции «Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных» (Владивосток, 2014); Всероссийской конференции «Динамика численности птиц в наземных ландшафтах», посвященной 30-летию программ мониторинга численности зимующих птиц России «Пагу» и «Евроазиатский Рождественский учет» (Звенигород, 2017); Первом Всероссийском орнитологическом конгрессе (Тверь, 2018).

**Публикации.** По материалам диссертации опубликовано 7 работ, в том числе две работы в журналах из списка ВАК.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов и списка литературы. Список цитируемой литературы включает 198 источников, из которых 42 на иностранных языках. Диссертация изложена на 199 страницах, содержит 58 рисунков и 19 таблиц.

**Благодарности.** Данное исследование было бы невозможно без всесторонней помощи и поддержки О.П. Вальчук, руководителя станции кольцевания птиц. Автор благодарит руководство «Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц» за неоценимую помощь в полевых исследованиях; за помощь в сборе материала и камеральной обработке данных к.б.н. Е.В. Лелюхину, В.Н. Сотникова, А.Г. Новикова, и других участников коллектива станции кольцевания. Выражает искреннюю благодарность к.б.н. Л.Н. Спиридоновой, сотрудникам зоологических музеев: ДВФУ, МГУ им. М.В. Ломоносова и г. Кирова. Особо признателен к.б.н. Я.А. Редькину за помощь в определении подвидовой принадлежности птиц; В.Н. Сотникову за полученный опыт в полевых работах; к.б.н. Е.Э. Борисовцу и к.б.н. Т.В. Гамовой за ценные советы; В.Б. Манаеву – первому учителю-натуралисту за то, что связал мое детство с познанием птиц. Автор выражает искреннюю признательность научным руководителям д.б.н. В.А. Нечаеву и д.б.н. В.А. Нестеренко.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы и реконструкция миграционных путей

Рассмотрены систематическое положение, ареалы, и морфология трех видов соловьев, а также проведен анализ фенологии миграции по гнездовым территориям и по Восточной, и Юго-Восточной Азии. Миграционные маршруты птиц из разных частей ареала отличаются. В этой связи фенология рассматривалась отдельно для западных (распространенных от западных границ гнездового ареала до Якутии на востоке), и для восточных популяций (гнездовые территории Дальнего Востока РФ, Японии, Кореи). Обобщены сроки миграций, выявлены материковый и островной пути пролета дальневосточных популяций.

**1.1. Соловей-красношейка.** В восточной части ареала большая часть птиц северо-восточных популяций *C. c. anadyrensis*, *C. c. camtschatkensis*, *C. c. sachalinensis* перемещаются по о-вам Охотского и Японского морей, а популяции *C. c. calliope*

летят через материк. Миграция островным путем от Японии до самых отдаленных частей ареала северных подвидов (Камчатский край, Чукотский АО), а также материковым путем по Дальнему Востоку протекает примерно в одни сроки. Весной – с середины апреля до последних чисел мая, а осенью, в обратном направлении, длится со второй половины августа до первой половины ноября. В разделе выполнена реконструкция миграционных маршрутов с использованием литературных и музейных данных.

**1.2. Синий соловей.** Миграция птиц в западных частях ареала (подвид *L. c. cyane*) длится в весенний период со второй половины мая до первой половины июня, а осенняя – с августа до первой декады сентября. Синие соловьи подвида *L. c. Nechaevi*, в период весенней миграции в пределах гнездового ареала наблюдаются с конца апреля до середины мая, а в период осенней миграции – с середины августа до второй половины сентября. Дальневосточные синие соловьи материкового подвида *L. c. bochaiensis* в весенний период мигрируют с конца апреля до начала июня, а в осенний – с середины августа до последних чисел сентября.

**1.3. Соловей-свистун.** Весенний прилет соловьев-свистунов в западные части ареала регистрировался в конце мая – начале июня, а осенний отлет – с середины августа до первых чисел сентября. Миграция восточных популяций материковым и островным путем протекает примерно в одни сроки: весной – с конца апреля до начала июня, а осенью – с середины августа до первой половины октября. Миграция островным путем менее интенсивна, в Японии и на о-вах Курильской гряды птицы регистрируются единично.

## Глава 2. Материалы и методы

Исследования проводились на станции кольцевания птиц “Primabirds” в долине р. Литовка (Партизанский район, Приморский край) на двух стационарах, расположенных в 7 км друг от друга: р. Новорудная (1998–2010 гг.) и р. Средняя Литовка (2011–2018 гг.). Отловы осуществлялись паутинными сетями, длина которых составляла 10–12 м, высота – 2,5–3 м, ячей сетей – 1,5 см. Сети устанавливались во всех основных местообитаниях на постоянных местах. Отловленных птиц кольцевали, определяли пол и возраст, проводили оценку оперения и физиологического состояния, взвешивали. Брели следующие морфометрические характеристики: длина клюва, длина головы, длина цевки, длина хвоста, длина крыла, разница между первым маховым пером и кроющими крыла. У некоторых отловленных особей измеряли длину каждого первостепенного махового пера (1–7). После измерений птиц отпускали.

В 2011–2012 гг. для изучения внутривидовой структуры мигрирующих популяций соловья-красношейки каждую отловленную особь фотографировали вместе с эталонными коллекционными экземплярами птиц из гнездовых популяций (сборы В.Н. Сотникова). Далее, в Зоомузее МГУ, совместно с к.б.н. Я.А. Редькиным, проводили определение птиц до подвида (n=114).

Исследования в долине р. Литовка проводили в апреле – июне в 1999–2007, 2009 и 2014 гг. и в августе–ноябре в 1998–2018 гг. Анализировали динамику отловов всех соловьев за период 1998–2016 гг., а данные отловов за 2017 г. и 2018 г. использовали только в расчетах возвращаемости синего соловья. За годы работ было отловлено первично 4825 соловьев, из них весной – 460, осенью – 4385.

Для описания миграционных путей соловья-красношейки и подвидовой идентификации использованы материалы зоологических музеев: ДВФУ, МГУ и г. Кирова. Объем коллекционного материала составил 446 птиц, собранных в разных точках ареала (Таблица 1). Места регистрации соловьев были закартированы.

В работе использовали относительный показатель численности «птиц на 100 м сетей» по формуле:

$$\text{«птиц на 100 м сетей»} = \frac{\text{число птиц} \times 100}{\text{число сетей} \times 12(10) \text{ м}};$$

где 12(10) м – метраж одной сети.

В графиках и диаграммах многолетней сезонной динамики отловов использовали усредненный ежедневный показатель численности «птиц на 100 м сетей» за годы исследований, далее переведенный в процент. При этом среднюю ежедневную численность рассчитывали только за рабочие дни станции кольцевания.

Синего соловья отлавливали с первых дней работы стационара, поэтому число отловов за сезон во многом зависит от даты установки сетей. Начало пролета соловья-красношейки отмечали ежегодно, однако, последних птиц регистрировали в дни завершения работ стационара. Ежегодно за период работы стационара прослеживалась полная миграция соловья-свистуна. Таким образом, для оценки многолетней межгодовой динамики численности видов относительный показатель «птиц на 100 м сетей» делили на число календарных дней, за которые фиксировали пролет в тот или иной год. В случае синего соловья число дней рассчитывали от начала работ стационара (27.07–20.08) до последней известной (по данным наших отловов) регистрации вида в районе исследования – 28.09. В случае соловья-красношейки дни рассчитывали с первой регистрации вида – 2.09, до последних дней работы стационара (27.10–11.11). Ежегодная численность соловья-свистуна была поделена на 46 дней – с 26.08 по 10.10.

Сравнение сроков пролета проводили с помощью критерия Манна-Уитни (z). Значимость вариаций ежегодных долей половозрастных групп проверяли с помощью метода сравнения пропорций в ряде независимых выборок ( $\chi^2$  Пирсона).

Для оценки возрастного распределения местной популяции синего соловья использовали популяционную модель, основанную на эмпирических расчетах за многолетний период, и получали численность условной средней популяции за рассмотренные годы (Паевский, 1985, 2008).

**Таблица 1.** Объем коллекционного материала (количество особей разных подвидов соловья-красношейки)

Подвид	Количество особей
<i>C. c. calliope</i>	247
<i>C. c. camtschatkensis</i>	82
<i>C. c. anadyrensis</i>	25
<i>C. c. sachalinensis</i>	50
<i>C. c. ssp.</i>	15
<i>C. c. beicki</i>	12
<i>C. calliope</i>	15
Всего	446

Возраст птиц при сборе полевого материала указывали по системе «EURING», основанной на календарных годах (отсчет возраста всех особей начинается с 1 января года жизни). При расчетах возрастного распределения и максимального возраста птиц использовали основу системы, описанную в работах В.А. Паевского (1985, 2008) с оригинальными дополнениями. Таким образом, в нашем исследовании птиц первого года жизни обозначали: *juv* – от вылета из гнезда до завершения первой линьки, *sad* – от окончания постювенальной линьки до 1 января, *5ad* – от 1 января до первой послебрачной линьки (годовалые). Птиц старших возрастов отмечали как взрослых – *ad*, и указывали точно известный или минимальный известный возраст в соответствии с годами жизни птиц (по данным возвратов).

При анализе продолжительности пребывания птиц на миграционных остановках данные мечения на двух разных стационарах просчитывали отдельно и далее сравнивали. Ослабленных и травмированных птицы исключали из анализа миграционных остановок. Продолжительность миграционной остановки рассчитывали традиционным методом – «минимальная продолжительность остановки» (разница между последним и первым днями отловов + 1 день), предполагающий присутствие особи в районе исследования как минимум еще сутки до момента отлова или после него (Высоцкий, 1998).

Сравнение средних значений промеров самок и самцов соловьев-красношеек осуществляли с помощью *t*-критерия Стьюдента ( $t_{st}$ ). Статистический анализ средних промеров длины крыла разных подвидов, по коллекционным экземплярам, проводили при помощи дисперсионного анализа ANOVA *F*–критерием. Достоверность трендов численности птиц оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ ). Все расчеты проводили с помощью пакета программ Statistic 10.

Материалы по отловам и кольцеванию птиц в периоды весенних и осенних миграций с 1998 по 2004 гг. были предоставлены «Амуро-Уссурийским центром биоразнообразия птиц». Начиная с 2005 г., автор принимал непосредственное участие в работе станции кольцевания и сборе полевого материала для настоящего исследования.

Сбор генетического материала (пробы крови из подклюичной вены) проводили на станции кольцевания и в экспедициях «Амуро-Уссурийского центра биоразнообразия птиц» на о. Сахалин.

Для подтверждения предположения о перекрытии на юге Приморья путей миграции разных подвидов соловья-красношейки, совместно с к.б.н. Л.Н. Спиридоновой было проведено молекулярно-генетическое исследование, идея которого принадлежала О.П. Вальчук. Секвенировали ген цитохрома *b* мтДНК у птиц, мигрирующих через Южное Приморье ( $n=45$ ). В качестве подвидовых «стандартов» в работе использованы собственные сборы гнездовых особей с о. Сахалин ( $n=5$ ), а также материалы, предоставленные к.б.н. Я.А. Редькиным из Тувы, Чукотки, Центрального Приморья ( $n=4$ ) и д.б.н. А.П. Крюковым из Забайкалья ( $n=3$ ).



### Глава 3. Характеристика района исследования

Исток р. Литовка находится в южной части хр. Сихотэ-Алинь на юго-восточных склонах Ливадийского хребта. Река течет на юго-запад и впадает в бух. Литовка зал. Восток Японского моря. Длина р. Литовка 30 км, площадь водосбора 446 км<sup>2</sup>. Основные притоки: р. Правая Литовка (23 км), р. Новорудная (18 км), р. Кирилловка (12 км). Значительные площади речной долины в настоящее время занимают безлесные растительные ассоциации, преимущественно сельскохозяйственные поля, засеваемые кормовыми культурами.

Ливадийский хребет представляет собой естественный экологический барьер, а долина р. Литовка, ориентированная почти в меридиональном направлении, является для мигрирующих птиц естественным экологическим коридором для пересечения этого барьера. Ассоциации, изобилующие осенью растительными кормами, а также насекомыми и другими беспозвоночными, представляют отличную кормовую базу для мигрирующих птиц. Предпосылкой для образования скоплений птиц во время миграционных остановок в районе исследований служит мягкий, умеренно-муссонный климат с умеренной весной и теплой затяжной осенью.

### Глава 4. Динамика весенней миграции соловьев и демографическая структура их популяций

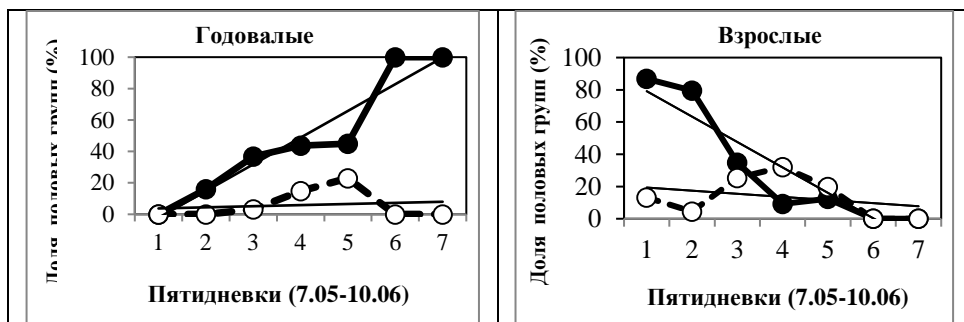
**4.1. Соловей-красношейка.** Регулярный транзитный мигрант в долине р. Литовка. Окольцовано 26 птиц. Самое раннее появление особей отмечали 17.04 (1999 и 2001 гг.). Во второй половине апреля птиц отлавливали в 1999, 2001, 2003 и 2004 гг., в остальные годы – в мае. Самая поздняя регистрация – 31.05 (2005 г.). Средняя продолжительность весенней миграционной активности составила 6,6 календарных дней ( $SE \pm 2,14$ ,  $n=10$ ).

**4.2. Синий соловей.** Обычный, спорадично гнездящийся вид в долине р. Литовка. В периоды весенних работ в отловах отмечали как местных гнездящихся, так и транзитных особей. Окольцовано 429 соловьев. Самое раннее появление птиц отмечали 29.04 (2002 г.), однако большинство первых появлений приходилось на начало второй декады мая, в среднем – 10.05 ( $n=11$ ). На протяжении всего миграционного периода отмечали от 1 до 2 пиков численности. Первый, наиболее массовый, приходился на конец второй декады мая (в среднем 17.05), второй – на начало третьей декады мая (в среднем 23.05). Миграционная активность вида заметно снижалась в последних числах мая.

Миграция синего соловья характеризовалась протандрией: самцы прибывали значимо раньше самок (медианы 18.05 и 22.05,  $z=-6,08$   $p<0,01$ ). Первый пик численности вида вызван миграционной активностью самцов (вторая декада мая), а второй – активностью самок (третья декада мая). Соотношение полов составило 3:1. Численное преобладание самцов может свидетельствовать об их более активном поведении и объясняться перекрытием сроков миграционной и гнездовой активности.

Взрослых соловьев ежегодно отмечали раньше годовалых. Миграция взрослых соловьев протекала в более ранние сроки, чем годовалых (медианы 16.05 и

21.05,  $z=-6,02$   $p<0,01$ ). У самцов доля взрослых уменьшалась по мере хода весеннего пролета, а доля годовалых – увеличивалась (Рисунок 1).



**Рисунок 1** – Тренды половозрастной структуры популяции синего соловья в период весенней миграции по усредненным данным за 6 лет исследований в долине р. Литовка. Сплошная линия – самцы, пунктирная – самки.

Кроме того, отмечали численное преобладание взрослых птиц над годовалыми. Так, средняя доля взрослых птиц составила 61,95%, а годовалых – 38,05%. Это можно объяснить более ранним прибытием и активным распределением по подходящим для гнездования биотопам именно взрослых птиц.

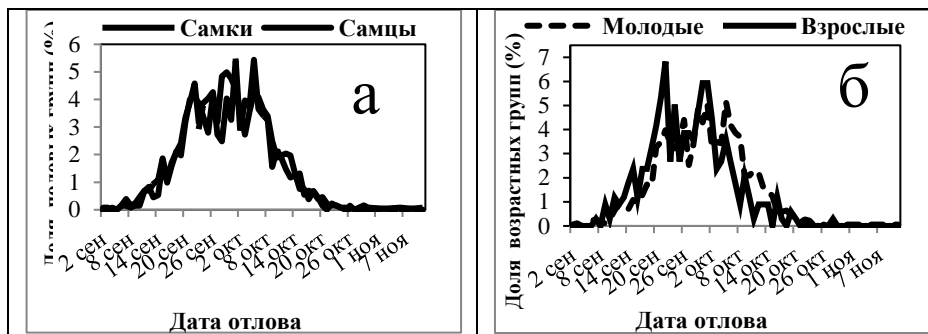
**4.3 Соловей-свистун.** Редкий гнездящийся и малочисленный пролетный вид. Ближайшие места гнездования вида находятся в верховьях рек Средняя Литовка и Новорудная. В период весенней миграции соловья-свистуна отлавливали единично за сезон, при этом, соответственно, без повторных отловов и возвратов. Самое раннее появление свистунов отмечали 06.05 (2009 г.), самая поздняя регистрация – 31.05 (2005 г.).

## Глава 5 Динамика осенней миграции соловьев и демографическая структура их популяций

**5.1. Соловей-красношейка.** В период осенней миграции обычный транзитный мигрант. Окольцовано 2649 особей. Средняя продолжительность осенней миграции – 46,3 календарных дня ( $SE \pm 1,75$ ,  $n=19$ ). Большинство первых регистраций приходилось на первую декаду сентября, самая ранняя – 2.09 (2009 г.). Осенью отмечали от 1 до 3 пиков численности, наибольшая миграционная активность приходилась на конец сентября – начало октября. Завершался пролет преимущественно во второй половине октября, хотя единичные особи мигрировали до середины ноября. Медиана осенней миграции приходилась на 29.09.

Молодые птицы на осеннем пролете появлялись раньше взрослых (в среднем 10.09 и 14.09, соответственно). Среди молодых соловьев средние даты прибытия самцов и самок не отличались, а среди взрослых – самки прибывали на 3 дня раньше самцов. При сравнении хода миграции самцов и самок статистически значимых отличий в сроках и продолжительности пролета, как для взрослых, так и для молодых

птиц не выявлено (Рисунок 2б). Медианы для обеих групп приходились на 29.09 ( $z=1,08$ ,  $p=0,281$ ). Миграция у взрослых соловьев-красношеек, в целом, проходила в более сжатые сроки, чем у молодых (медианы 26.09 и 29.09, соответственно,  $z=-6,21$ ,  $p<0,001$ ), как для самцов, так и для самок (Рисунок 2а).



**Рисунок 2** – Динамика численности половых (а) и возрастных (б) групп соловья-красношейки по усредненным данным в долине р. Литовка. По оси ординат – ежедневная доля от суммы каждой рассматриваемой группы в отдельности.

В долине р. Литовка стратегии миграции взрослых птиц существенно отличались от таковых у молодых – доля молодых, как самцов, так и самок, значительно превалировала над долей взрослых в течение всего пролета. Однако, стратегии самцов и самок внутри возрастных групп имели очевидные сходства. Тренд половозрастной структуры популяции соловья-красношейки показал, что доля молодых птиц поддерживалась примерно на одном уровне в течение всего суммарного периода миграции. Для взрослых особей характерна в целом высокая доля птиц в отловах в середине и низкая в периоды начала и завершения пролета.

Анализ ежегодного возрастного соотношения популяции пролетных соловьев-красношеек ( $n=16$ ) показал, что молодые птицы преобладали над взрослыми в соотношении примерно 6:1. При этом годовые различия доли взрослых птиц высоко достоверны ( $\chi^2$  Пирсона=37,5;  $p=0,001$ ;  $df=15$ ). Значимые колебания соотношения возрастного состава мигрантов в первую очередь могут свидетельствовать о различиях в успешности размножения вида в разные годы. Кроме того, значительное преобладание молодых птиц в отловах может обуславливаться разницей в миграционных стратегиях возрастных групп. Как известно, соловей-красношейка относится к ночным мигрантам, для которых часто отмечается «эффект побережья», как непропорционально высокое преобладание молодых птиц среди ночных мигрантов в прибрежных зонах (Паевский, 1985, 2008; Чернецов, 2010). Учитывая близость морского побережья (6–9 км от мест отлова) и специфику береговой линии, мы допускаем наличие этого феномена. Вероятно, молодые птицы, совершающие перелет впервые, при столкновении с водной преградой концентрируются вдоль прибрежной зоны и, продолжая миграцию на юг, придерживаются береговой линии, и, совершая частые остановки, продвигаются на юго-запад. Взрослые же птицы летят

к местам зимовок знакомым оптимальным путем с минимальным количеством остановок.

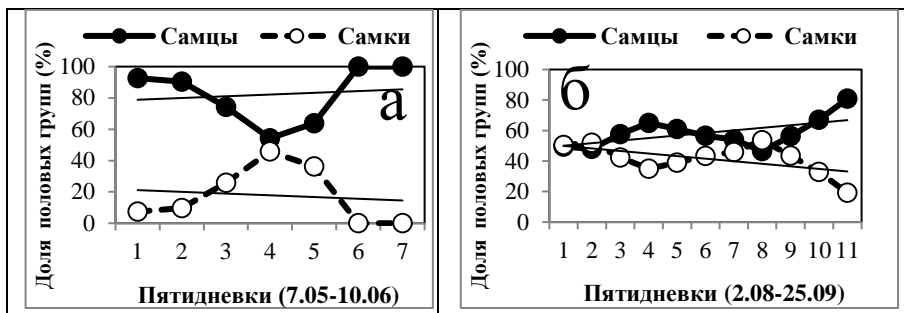
Анализ годовых различий соотношения полов мигрирующих соловьев-красношеек показал, что ежегодные колебания статистически незначимы ( $\chi^2=11,6$ ,  $df=18$ ,  $n. s.$ ). Доля самцов варьировала в пределах 42,6–59,7% (в среднем  $50,4 \pm 4,16\%$ ). Таким образом, соотношение полов у пролетных соловьев-красношеек в районе исследований составляло примерно 1:1. Отсутствие значимости в годовых различиях долей обоих полов свидетельствует об их стабильном распределении во время миграции.

**5.2. Синий соловей.** Была окольцована 1301 особь. Миграция синих соловьев протекала в период с первой декады августа по последнюю декаду сентября. Большинство последних отловов выпало на вторую половину сентября ( $n=13$ ). Средняя дата завершения миграции – 18.09 ( $n=18$ ). Ежегодно на протяжении миграционного периода отмечали от 1 до 3 пиков численности.

Основная масса всех мигрирующих синих соловьев (90% особей) пролетала в период с 11.08 по 11.09. Миграционная активность вида заметно снижалась во второй половине сентября. Медиана пролета по суммарным данным за все годы исследования приходилась на 25.08 (по усредненным – 20.08). Общая продолжительность периода миграции составила 58 календарных дней (с 2.08 по 28.09).

Различия в сроках осенней миграции половых групп синего соловья в долине р. Литовка менее существенны по сравнению со сроками весенней миграции. По усредненным данным самок отлавливали на день раньше самцов. Завершали миграцию преимущественно самцы. Средняя дата последних отловов самок – 14.09, а самцов – 16.09. Пики численности самцов и самок примерно совпадали и соответствовали пикам численности вида. Медиана пролета для обеих половых групп не отличалась и выпала на 25.08 ( $z=1,2$ ,  $n. s.$ ). Молодых соловьев ежегодно отмечали раньше взрослых, в среднем на 4 дня. Медиана пролета возрастных групп по усредненным данным не отличалась и выпала на 20.08 ( $z=0,84$ ,  $n. s.$ ). Стратегии осенней миграции самцов и самок синего соловья внутри возрастных групп сходны. Общий тренд миграции молодых птиц близок к стабильному и различался небольшим численным преимуществом самцов. На протяжении всего пролета отмечали низкую численность взрослых особей.

Соотношение полов пролетной популяции синего соловья в периоды весенней и осенней миграции существенно различалось (Рисунок 3а, б). По суммарным данным весеннего миграционного периода соотношение полов было 3:1. Половое соотношение в период осенней миграции 1:1 и подтверждает предположение о более активном поведении самцов весной.



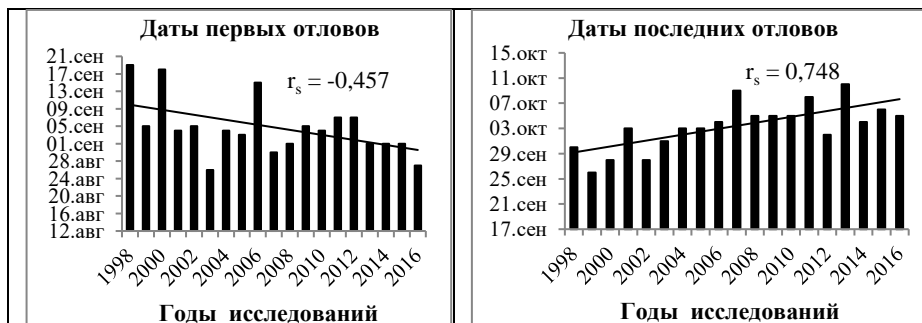
**Рисунок 3** – Сравнение трендов половой структуры популяций синего соловья в периоды весенней (а) и осенней (б) миграции по усредненным данным в долине р. Литовка.

В долине р. Литовка отмечена аномально низкая доля взрослых особей. Из 1174 первично отловленных соловьев на завершающихся стадиях линьки или в свежем оперении только 57 особей были взрослыми (4,9%). Ежегодно доли взрослых особей колебались от 2 до 10% (в 2010 г. взрослых не было). Синий соловей относится к ночным мигрантам, для которых в условиях настоящего исследования, вероятно, также характерен «эффект побережья» (Паевский, 2008; Чернецов; 2010; Масловский и др., 2018).

**5.3. Соловей-свистун.** Окольцовано 435 особей. Миграционная активность протекала в период с третьей декады августа по первую декаду октября. Средняя дата первого появления особей этого вида – 04.09 (n=18). В период осенней миграции отмечали от 1 до 2 пиков численности, наибольшая миграционная активность чаще приходилась на вторую половину сентября. Средняя дата завершения миграции – 03.10 (n=19). Средняя продолжительность осенней миграции – 29,8 календарных дня (SE±2,00, n=19).

По результатам мониторинга мигрирующих соловьев-свистунов в долине р. Литовка (n=19) наблюдалась тенденция смещения сроков пролета (Рисунок 4). Период миграционной активности увеличивался, даты первых отловов смещались на более ранние сроки  $r_s = -0,457$  ( $p < 0,05$ ), а даты последних отловов – на более поздние  $r_s = -0,748$  ( $p < 0,001$ ).

По результатам исследований первых на пролете отмечали молодых особей (в среднем 05.09 и 19.09). Однако, общий ход миграции молодых соловьев значительно не отличался от такового у взрослых, медианы пролета у молодых 20.09, у взрослых 18.09 ( $z = 0,95$ , n. s.). Взрослых птиц отлавливали до 05.10, последняя регистрация у молодых – 10.10. У мигрирующих соловьев-свистунов также отмечена аномально низкая доля взрослых особей. Из 320 первично отловленных соловьев с определенным возрастом только 43 были взрослыми (13,4%). По-видимому, «эффект побережья» характерен и для этого вида соловьев.



**Рисунок 4** – Тренды смещения сроков осенней миграции соловья-свистуна в долине р. Литовка за период 1998–2016 гг.

## **Глава 6. Результативность кольцевания: оценка возвращаемости**

Исследования в долине р. Литовка в весенний период полностью охватывали миграцию и начало размножения синего соловья, а в летне-осенний – завершение линьки и послегнездовой дисперсии и почти полностью период миграции. Наши данные не охватывали весь период размножения синего соловья, что не позволяет достоверно анализировать такие важные демографические параметры как плодовитость, смертность или выживаемость. Тем не менее, мы имеем собственные возвраты от особей из местной популяции, дающие возможность анализировать возрастное распределение и возвращаемость птиц в район исследований.

В Южном Приморье было окольцовано 1942 особи синего соловья. В долине р. Новорудная исследования в весенний периоды проводили непрерывно с 1999 по 2007 гг. От окольцованных синих соловьев в осенний период 1999–2010 гг. возвраты были получены только весной, поэтому расчеты возвращаемости проводили с 1999 по 2006 гг. (без учета 2007 г.). От 377 особей, окольцованных в весенние периоды 1999–2006 гг., было получено 24 весенних возврата (6,4%) (Таблица 2). Возвраты регистрировали от каждого года, процент варьировал от 3,23 до 12,5% (2–6 особей). От окольцованных осенью 481 особи в 1999–2006 гг. было получено 7 весенних возвратов (1,5%), при этом первые 4 сезона возвратов не отмечали, а далее до 2006 г. процент варьировал от 1,27 до 5,89% (1–3 особи), весной 2007 г. возвраты вновь не были отмечены (Таблица 2).

Таким образом, в долине р. Новорудная в весенние сезоны получен 31 возврат от птиц, окольцованных в этом же районе в предыдущие годы, что составляет 3,61% от общего количества весенних и осенних отловов с 1999 по 2006 гг.

В долине р. Средняя Литовка от окольцованных осенью в период 2011–2017 гг. 838 синих соловьев получено только 2 возврата (0,24%) и это единственные возвраты вида в осенний период в долине р. Литовка (Таблица 2).

**Таблица 2.** Результативность мечения синих соловьев в долине р. Литовка

Место мечения	Год мечения	Число первичных отловов		Число возвратов в последующие сезоны (меченные весной/меченные осенью)		% возвратов от года кольцевания	
		весна	осень	весна	осень	весна	осень
Долина р. Новорудная	1999	43	24	3/0	0	6,98/0	0
	2000	62	52	2/0	0	3,23/0	0
	2001	56	47	2/0	0	3,57/0	0
	2002	57	46	2/0	0	3,51/0	0
	2003	33	82	3/2	0	9,09/2,44	0
	2004	48	100	6/1	0	12,5/1	0
	2005	45	51	4/3	0	8,89/5,89	0
	2006	33	79	2/1	0	6,06/1,27	0
	2007	36	69	0/0	0	0	0
	2008	–	6	–/0	0	–	0
	2009	3	62	0/0	0	0	0
	2010	–	57	–/0	–	–	–
	<b>Всего</b>	<b>416</b>	<b>675</b>	<b>24/7</b>	<b>0</b>	<b>6,37/1,46*</b>	<b>0</b>
Долина р. Средняя Литовка	2011	–	91	–	0	–	0
	2012	–	66	–	0	–	0
	2013	–	109	–	0/1	–	0,92
	2014	13	153	0	0	0	0
	2015	–	111	–	0/1	–	0,9
	2016	–	96	–	0	–	0
	2017	–	212	–	0	–	0
	<b>Всего</b>	<b>13</b>	<b>838</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0,24**</b>

Примечание. \* – общий процент весенних возвратов от весеннего и осеннего кольцевания (1999–2006 гг.); \*\* – общий процент осенних возвратов от осеннего кольцевания (2011–2017 гг.); 0 – отсутствие особей; – – исследования не проводили.

Таким образом, за годы кольцевания в летне-осенние периоды только от 6 меченных синих соловьев в долине р. Новорудная (один из них возвращался два года подряд) и от 2-х в долине р. Средняя Литовка были получены возвраты в последующие сезоны. Все эти птицы были окольцованы молодыми в период с 28.07 по 23.08.

Все возвратные особи проявляют в районе исследований верность территории. Проявление натальной филопатрии подтверждают данные состояния оперения в период кольцевания (3 из 7 особей с определенным состоянием оперения были в интенсивной поступенальной линьке, а 4 особи – на завершающих стадиях линьки или в свежем оперении), а также ранние первичные отловы в период осенней миграции (начало августа) и поздние возвратные отловы в весенний период – вторая половина мая. Гнездовую филопатию подтверждают данные ранних осенних и

поздних весенних регистраций птиц, окольцованных взрослыми и отловленных повторно в возрасте 2-х и более лет. Кроме того, гнездовую филопатрию подтверждают следующие факты: самец синего соловья «B16490», помеченный как молодой в августе 2003 г., регистрировался весной 2004 г. и весной 2005 г.; самка «B16450» с наседным пятном, помеченная 25.06 в 2003 г., была поймана 23.05 в 2004 г.

Что касается в целом низкой возвращаемости особей синего соловья, то следует отметить, что начало осенней миграционной активности этого вида, по-видимому, не совпадало с началом сезонных работ станции кольцевания. Средняя дата начала работ в долине р. Новорудная 14.08 ( $n=12$ ), в долине р. Средняя Литовка – 12.08 ( $n=7$ ), в то время как послегнездовая дисперсия соловьев и начало миграционной активности вида приходились на более ранний период. Кроме того, в августе в Южном Приморье выпадает самое большое количество осадков, бывают тайфуны и ливневые дожди, и в такие дни приходилось прекращать отловы птиц.

## **Глава 7. Продолжительность миграционных остановок**

Все воробьиные птицы во время миграций вынуждены совершать остановки для пополнения запасов энергии, а ночные мигранты, к которым относятся изучаемые виды соловьев, проводят на остановках до 90% времени, потраченного на миграцию (Чернецов, 2010). На станциях кольцевания отлавливаются птицы, совершившие миграционную остановку.

**7.1. Соловей-красношейка.** Средняя продолжительность минимальной миграционной остановки в период осенней миграции в долине р. Новорудная составила 1,24 дня ( $SE\pm 0,023$ ), а для р. Средняя Литовка – 1,11 дня ( $SE\pm 0,027$ ).

**7.2. Синий соловей.** Весной в долине р. Новорудная 72% особей были отловлены один раз за сезон, что условно относит их к транзитным, задерживающимся на остановке в течение суток. Осенью, подавляющее большинство особей, как в долине р. Новорудная, так и в долине р. Средняя Литовка, задерживалось на 1 день (91% и 80%, соответственно).

**7.3. Соловей-свистун.** В долине р. Новорудная средняя продолжительность минимальной миграционной остановки составила  $1,29\pm 0,08$  дня (SE), а в долине р. Средняя Литовка –  $1,7\pm 0,12$  дня (SE).

## **Глава 8. Морфологическая и молекулярно-генетическая характеристики мигрирующих через Южное Приморье соловьев-красношеек**

Во время изучения осенней миграции соловья-красношейки в Южном Приморье была замечена морфологическая и фенотипическая неоднородность особей. Сравнение средних значений основных промеров показало, что у самок и самцов они статистически различны (Таблица 3). Дальнейшие сравнения параметров для определения подвидовой принадлежности самцов и самок проводились отдельно.



**Таблица 3.** Морфометрические характеристики самцов и самок соловьев-красношеек, отловленных в 2006–2017 гг. в долине р. Литовка

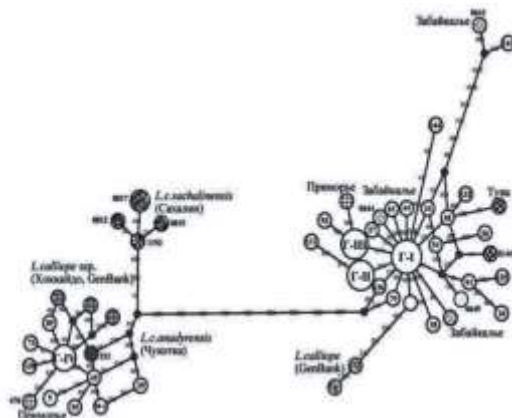
Параметры	Самки (n=810)		Самцы (n=817)		t <sub>st</sub> (p<0,01)
	x±SE	Min–Max	x±SE	Min–Max	
<b>Масса (гр)</b>	21,54±0,07	16,4–28,6	23,67±0,08	18,3–36,6	19,02
<b>Клюв от лба</b>	11,70±0,03	8,8–16,8	12,05±0,03	9,3–17,5	9,00
<b>Клюв от ноздри</b>	8,91±0,02	7,1–14,0	9,17±0,02	7,0–11,8	9,57
<b>Крыло</b>	73,52±0,10	66,0–86,0	77,18±0,10	67,0–88,0	25,67
<b>Цевка</b>	30,15±0,05	21,3–36,9	31,23±0,05	21,5–38,0	15,17
<b>Хвост</b>	61,64±0,13	50,0–73,4	64,99±0,13	50,5–74,9	17,85
<b>Длина головы</b>	36,31±0,04	32,2–41,9	37,2±0,04	30,7–42,0	17,37
<b>1ПМ&gt;БВКПМ</b>	8,23±0,09	4,6–14,5	8,55±0,09	3,5–13,5	2,56
<b>1ПМ</b>	22,34±0,08	19,0–27,0	23,22±0,08	19,0–27,0	8,01
<b>2ПМ</b>	47,81±0,12	43,0–59,0	50,17±0,12	44,0–58,0	13,91
<b>3ПМ</b>	55,99±0,13	47,5–61,5	58,75±0,14	52,0–66,5	14,23
<b>4ПМ</b>	57,45±0,13	52,0–63,0	60,47±0,13	54,0–67,0	16,14
<b>5ПМ</b>	57,87±0,11	53,0–64,0	60,62±0,12	54,0–67,0	16,66
<b>6ПМ</b>	55,83±0,12	50,5–61,0	58,47±0,13	51,0–64,0	15,12
<b>7ПМ</b>	53,87±0,15	48,0–59,0	56,32±0,15	48,0–62,5	11,57

В 2011 и 2012 гг. впервые была сделана попытка определения принадлежности мигрантов, отловленных в Приморье, к разным подвидам. Сравнение размерных характеристик разных подвидов показало, что наиболее значимым параметром при определении подвидовой принадлежности является длина крыла. Установлено предположение, что птицы с минимальной длиной крыла относятся к подвиду *C. c. sachalinensis*, а с максимальной – к подвидам *C. c. camtschatkensis* и *C. c. anadyrensis*. Для *C. c. calliope* характерно промежуточное значение этого параметра. Средние показатели промера длины крыла каждой из рассмотренных групп достоверно статистически значимы, как среди самок, так и среди самцов ( $F=23,20$ ,  $p=0,000$ ;  $F=33,35$ ,  $p=0,000$ ).

Для подтверждения предположения о перекрытии путей миграций разных подвидов соловья-красношейки было проведено два дополняющих друг друга молекулярно-генетических исследования, при которых секвенировали ген цитохрома *b* мтДНК у птиц, мигрирующих через Южное Приморье, а также гнездовых и мигрирующих особей из разных частей ареала с определенной подвидовой принадлежностью (Спиридонова и др., 2013; Спиридонова и др. 2017). В первом исследовании у 57 птиц (45 мигрантов долины р. Литовка) выявлено 48 гаплотипов, а во втором – 115 гаплотипов от 135 птиц (14 мигрантов долины р. Литовка).

Сеть гаплотипов (Рисунок 5) показывает две неоднородные хорошо дифференцированные группы, условно обозначенные как «западная» (материковая) и «восточная». «Западная» группа гаплотипов имеет хорошо выраженную «звездчатую»

структуру взаимоотношений с центральным гаплотипом и объединила птиц с огромной части ареала – от Урала до берегов Тихого океана. В подавляющем большинстве она представлена подвидом *C. c. calliope*. Представители этой гаплогруппы с разной частотой встречаются также на территориях, занятых другими подвидами. Из мигрантов, отловленных в долине р. Литовка, в эту группу попало 43 из 59 генетически типированных особей.



**Рисунок 5** – Сеть гаплотипов гена цитохрома *b* мтДНК соловья-красношейки, построенная в программе Network по методу MJ. Большие заштрихованные кружки соответствуют гаплотипам гнездовых птиц, мелкие серые кружки – гипотетическим гаплотипам, белые кружки – гаплотипам мигрантов (Спиридонова и др., 2013; Масловский и др., 2014).

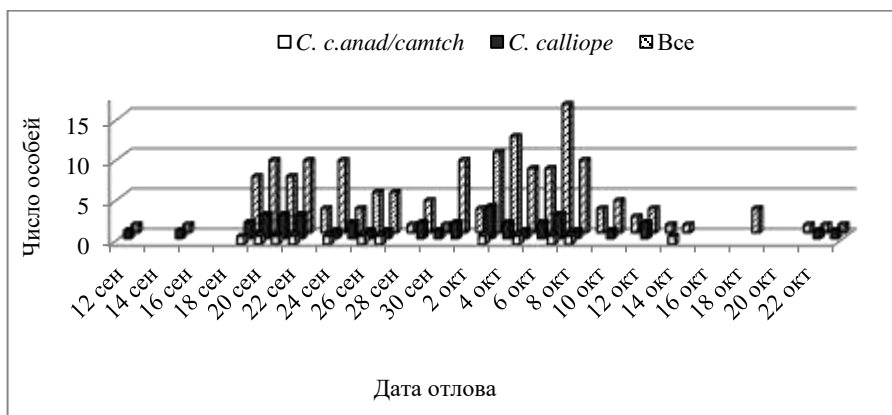
В «восточной» группе выявлены неоднородность и неоднозначные взаимоотношения особей, соединенных несколькими гипотетическими гаплотипами. Птицы о. Сахалин образуют отдельный кластер и связаны с основной группой через неизвестные гаплотипы. Другой кластер внутри группы объединил два подвида: *C. c. anadyrensis* и *C. c. camtschatkensis*, а также птиц *ssp.1* (Итуруп) и *ssp.2* (Хоккайдо), при этом между ними не обнаружено дифференциации по гену *сyt b* мтДНК (Спиридонова и др., 2017). Образцы из западной части ареала не попали в этот кластер, за исключением одного экземпляра из Северной Монголии. Среди мигрантов долины р. Литовка 16 особей попало в «анадырско-камчатскую» гаплогруппу, а соловьев с сахалинским гаплотипом обнаружено не было, несмотря на то, что среди анализируемых особей присутствовали птицы с предположительно сахалинским фенотипом ( $n=3$ ). Мы полагаем, что таким фенотипом могут обладать птицы из зоны интерградации островных и континентальных подвигов в Нижнем Приамурье, как это описано для других видов птиц (Редькин, Бабенко, 1998). Это, в свою очередь, позволило предположить (Спиридонова и др., 2013), что птицы сахалинского подвида мигрируют только вдоль островов.

Таким образом, выявлена географическая структурированность в разделении гаплотипов соловья красношейки и высокая подвидовая дифференциация. Полученные результаты можно объяснить высоким уровнем гнездового консерватизма вида, а также существованием постоянных миграционных путей. Кроме того генетические исследования подтвердили, что по восточному побережью Южного Приморья одним миграционным коридором летят птицы принадлежащие к двум хорошо дифференцированным группам. «Западная» группа представлена

номинативным подвидом *C. c. calliope*, а «восточная», по-видимому, включает в себя более двух подвидов, в числе которых *C. c. anadyrensis*, и *C. c. camtschatkensis*.

С помощью молекулярных методов было определено 59 гаплотипов мигрантов Южного Приморья (1 птица отловлена в 2009 г., 5 в 2010 г. и 53 в 2011 г.). В «восточную» гаплогруппу, представленную, вероятней всего, северными подвидами *C. c. anadyrensis*, и *C. c. camtschatkensis*, было отнесено 16 особей (7 самок и 9 самцов), а в «западную», к номинативному подвиду, – 43 особи (19 самок и 24 самца), соответственно. Значения всех основных промеров рассмотренных особей перекрывались. Однако показатели основных промеров птиц «восточной» гаплогруппы у большинства особей находились у верхней размерной границы, особенно ярко эта тенденция прослеживается у самок. Таким образом, можно констатировать, что представители «восточной» гаплогруппы, северные подвиды (*C. c. anadyrensis/camtschatkensis*), характеризуются общими крупными размерами тела, а представители «западной» гаплогруппы, номинативный подвид, обладают широким диапазоном морфометрических значений.

Сравнение сроков осенней миграции типированных особей не дали значимых результатов. Из 53 особей, пойманных в 2011 г., только 12 птиц было отнесено к «восточной» группе. Вероятно, северные подвиды среди мигрантов в Южном Приморье представлены в меньшинстве, примерно 1/3 часть. При этом, по данным 2011 г., они были обнаружены в отловах с 19.09 по 14.10 (n=12), а в 2009 и 2010 гг. отлавливались в период с 23.09 по 17.10 (n=4). Соловьи, отнесенные к «западной» гаплогруппе, номинативному подвиду, были представлены в отловах от начала до завершения пролета (Рисунок 6).



**Рисунок 6** – Динамика осенних отловов генетически типированных (n=53) и всех особей (n=160) соловья-красношейки в долине р. Литовка за 2011 г.

Таким образом, полученные результаты не позволяют выделить четких временных границ осеннего миграционного потока конкретного подвида. Тем не менее, данные 2009–2011 гг. позволяют констатировать присутствие северных

подвидов (птиц с анадырско-камчатскими фенотипами и гаплотипами), которые отмечались в период наибольшей миграционной активности вида в районе исследования. При этом, миграцию начинают птицы номинативного подвида. С конца сентября в отловах встречаются более длиннокрылые особи, число которых увеличивается в октябре. Именно в этот период протекает миграция северных подвидов. По нашим оценкам подавляющее большинство птиц в миграционные периоды в районе исследований представлено номинативным подвидом – *C. s. calliope*. Количество анадырско-камчатских птиц составляет примерно треть от всех мигрантов.

## **Глава 9. Многолетняя динамика численности трех видов соловьев по данным осенних отловов**

Численность соловья-красношейки на осеннем пролете на юге Приморья имела явную тенденцию к снижению ( $r_s = -0,672$ ,  $p = 0,01$ ). Максимальный показатель отмечен в 1999 г., а минимальный – в 2012 г.

Общий тренд численности синего соловья имел небольшой подъем ( $r_s = 0,271$ ,  $p > 0,05$ ). До 2007 г. ежегодно отмечали более стабильную численность. В 2008 г. отмечен самый низкий показатель. В этот год было окольцовано всего 6 особей. Столь резкий спад численности обусловлен дождливым августом, когда дни с ливневыми дождями были распределены в течение всего месяца (01.08, 13.08, 19.08, 28.08). В последующие годы численность относительно нормализовалась и в 2014 и 2016 гг. достигла максимальных показателей.

По результатам многолетнего исследования в период осенней миграции наблюдался положительный тренд численности соловья-свистуна ( $r_s = 0,681$ ,  $p < 0,01$ ).

## **Выводы**

1. Для миграции трех видов дальневосточных соловьев характерны 2 пути: островной (островные популяции), который проходит через о. Сахалин, о-ва Курильской гряды и Японии, и материковый (материковые популяции), при котором птицы мигрируют по восточной окраине Азии, в том числе через территорию Южного Приморья. Для соловьев северных материковых популяций характерны оба миграционных пути.

2. В долине р. Литовка отмечена весенняя миграция трех видов соловьев. Средняя продолжительность весенней миграционной активности гнездящегося здесь синего соловья составляет 21,7 дня, а медиана периода миграции приходится на 18.05. Соловей-красношейка и соловей-свистун в весенний период являются малочисленными транзитными мигрантами. Пролет соловья-красношейки продолжается с середины апреля до конца мая, средняя продолжительность миграции вида составляет 6,6 дня. Соловей-свистун регистрируется единично, причем не каждый сезон и только в мае.

3. Весенняя миграция синего соловья характеризуется протандрией. Самцы прибывают значительно раньше самок (медианы 18.05 и 22.05,  $z = -6,08$ ,  $p < 0,01$ ) и на протяжении всего миграционного периода численно преобладают с соотношением

3:1. Миграция взрослых соловьев отмечена в более ранние сроки, чем молодых (медианы 16.05 и 21.05,  $z=-6,02$   $p<0,01$ ).

4. Осенняя миграция соловьев в долине р. Литовка продолжительнее весенней. Миграционный период у соловья-красношейки проходит с сентября по начало ноября (медиана 29.09). Соловей-свистун мигрирует с конца августа до начала октября (медиана 19.09), причем наблюдается многолетнее увеличение периода миграции этого вида. У синего соловья в период осенней миграции (медиана 25.08) отмечено до 3 пиков численности, завершается пролет во второй половине сентября.

5. У соловьев в период осенних миграций наблюдается аномально низкая доля взрослых птиц, что подтверждает наличие «эффекта побережья». У молодых соловьев-красношеек осенний пролет начинается раньше, чем у взрослых, миграция проходит в более сжатые сроки (медианы 26.09 и 29.09,  $z=-6,21$ ,  $p<0,001$ ). Годовые различия доли взрослых птиц высоко значимы ( $\chi^2=37,5$ ,  $p=0,001$ ). Медианы пролета молодых и взрослых особей синего соловья совпадают (20.08), а у соловья-свистуна различаются незначительно (20.09 и 18.09). Сроки миграции самцов и самок у всех трех исследуемых видов значимо не различаются, соотношение полов близко 1:1.

6. У синего соловья выявлена натальная и гнездовая филопатрия. Возвращаемость в весенний период следующих сезонов от птиц, окольцованных весной, составляет 6,4%, от окольцованных осенью – 1,5%. При проведении только осенних исследований возвращаемость составляет не более 0,24%.

7. Средняя продолжительность минимальной осенней миграционной остановки у соловья-красношейки и соловья-свистуна составляет 1,2 и 1,5 дня, но 80–96% особей всех видов соловьев задерживались всего на 1 день.

8. Морфологические исследования мигрирующих соловьев-красношеек в Южном Приморье статистически выявили полиморфизм особей. Молекулярно-генетические исследования пролетных соловьев-красношеек обнаружили таксон-специфичные гаплотипы номинативного подвида и птиц из северной части дальневосточного ареала, представленных слабо дифференцированными между собой подвидами *C. c. anadyrensis*, *C. c. camtschatkensis*. Количество птиц северных подвинов примерно составляет треть от всех мигрантов. Птицы сахалинского подвида не обнаружены.

9. Сроки пролета генетически-типированных анадырско-камчатских соловьев-красношеек выпадают на наибольшую миграционную активность вида в районе исследований. Миграцию начинают и заканчивают птицы номинативного подвида.

10. На основе многолетнего мониторинга в период осенней миграции в долине р. Литовка выявлено достоверное снижение численности мигрирующей популяции соловья-красношейки ( $r_s=-0,67$ ,  $p<0,05$ ). Для популяций синего соловья и соловья-свистуна отмечается положительный рост тренда численности, статистически значимый только для соловья-свистуна ( $r_s=0,62$ ,  $p<0,05$ ).

**По теме диссертации опубликованы следующие работы:**

**Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК:**

1. Спиридонова, Л.Н. 2013. Внутривидовая генетическая дифференциация соловья-красношейки (*Luscinia calliope*): данные секвенирования гена цитохрома В в мтДНК / Л.Н. Спиридонова, О.П. Вальчук, П.С. Белов, **К.С. Масловский** // Генетика [Russian Journal of Genetics]. – 2013. – Т. 49. № 6. – С. 735–742.
2. **Масловский, К.С.** Дифференциальная миграция и динамика состояния транзитной популяции соловья-красношейки в Южном Приморье: анализ многолетних данных кольцевания в долине реки Литовка / **К.С. Масловский**, О.П. Вальчук, Е.В. Лелюхина // Вестник ДВО РАН, 2018. – № 2. – С. 19–28.

**Работы, опубликованные в материалах международных и всероссийских конференций:**

3. Спиридонова, Л.Н. Внутривидовая генетическая дифференциация соловья-красношейки (*Luscinia calliope*): данные секвенирования гена цитохрома b мтДНК / Л.Н. Спиридонова, О.П. Вальчук, П.С. Белов, **К.С. Масловский** // Регионы нового освоения: теоретические и практические вопросы изучения и сохранения биологического и ландшафтного разнообразия: сб. докладов Российской конференции с международным участием. – Хабаровск, 2012. – С. 149.
4. **Масловский, К.С.** Комплексное изучение осенней миграции соловья-красношейки (*Luscinia calliope*) в Южном Приморье: анализ данных кольцевания и секвенирования гена цитохрома В митохондриальной ДНК / К.С. Масловский, О.П. Вальчук, Л.Н. Спиридонова // Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных. Матер. Межд. научно-практ. конф. – Владивосток, 2014. – С. 181–189.
5. **Масловский, К.С.** Осенняя миграция трёх видов соловьев (*Luscinia cyane*, *L. sibilans* и *L. calliope*) в Южном Приморье / К.С. Масловский, О.П. Вальчук // XIV Международная орнитологическая конференция Северной Евразии. I. Тезисы. – Алматы, 2015. – С. 320–321.
6. Вальчук, О.П. Многолетняя динамика и тренды численности некоторых воробьиных птиц в периоды миграции в Южном Приморье / О.П. Вальчук, **К.С. Масловский**, Е.В. Лелюхина, Д.С. Ириняков, И.Н. Гордиенко, О.П. Прокопенко, П.М. Горбунова // Динамика численности птиц в наземных ландшафтах. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. – С. 99–107.
7. **Масловский, К.С.** Дифференциальная миграция соловья-красношейки в долине реки Литовки (Южное Приморье) по данным кольцевания / К.С. Масловский, О.П. Вальчук, Е.В. Лелюхина, Д.С. Ириняков // Первый Всероссийский орнитологический конгресс. Тезисы докладов. – Тверь, 2018. – С. 199–200.