Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет
Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н Северцова РАН
Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова
Союз охраны птиц России

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПТИЦ В НАЗЕМНЫХ ЛАНДШАФТАХ

30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов «Parus» и «Евроазиатский Рождественский учет»

POPULATION DYNAMICS OF BIRDS IN TERRESTRIAL LANDSCAPES

dedicated to the 30th anniversary of winter bird monitoring programs of Russia and neighboring regions "Parus" and "Eurasian Christmas Bird Count"

Материалы Всероссийской конференции
Звенигородская биостанция Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова,
17–21 марта 2017 г.

Proceedings of the Russian Scientific Conference
Zvenigorod Biological Station, Lomonosov Moscow State University,
17–21 March 2017

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2017

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет
Звенигородская биологическая станция им. С.Н. Скадовского
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Зоологический музей МГУ имени М.В. Ломоносова
Союз охраны птиц России

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ПТИЦ В НАЗЕМНЫХ ЛАНДШАФТАХ

30-летие программ мониторинга зимующих птиц России и сопредельных регионов «Parus» и «Евроазиатский Рождественский учет»

POPULATION DYNAMICS OF BIRDS IN TERRESTRIAL LANDSCAPES

dedicated to the 30th anniversary of winter bird monitoring programs of Russia and neighboring regions "Parus" and "Eurasian Christmas Bird Count"

Материалы Всероссийской конференции
Звенигородская биостанция Московского государственного университета
имени М.В. Ломоносова,
17–21 марта 2017 г.

Proceedings of the Russian Scientific Conference
Zvenigorod Biological Station, Lomonosov Moscow State University,
17–21 March 2017

Товарищество научных изданий КМК
Москва 2017

ИТОГИ МОНИТОРИНГА МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРНИТОФАУНЫ И НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ

НАСЕЛЕНИЕ ПТИЦ ДЕВСТВЕННЫХ НЕМОРАЛЬНЫХ ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ ЮЖНО-УССУРИЙСКОГО КРАЯ: БОЛЕЕ ПОЛУВЕКА НАБЛЮДЕНИЙ

А.Б. Курдюков

ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
Certhia2007@yandex.ru

THE BREEDING BIRD POPULATION OF THE PRIMEVAL TEMPERATE MIXED CONIFEROUS AND BROADLEAVED FORESTS IN SOUTHERN USSURILAND: OVER A HALF OF CENTURY OF OBSERVATIONS

A.B. Kurdiukov

FSC of Biodiversity of terrestrial biota of the East Asia FEB RAS
Certhia2007@yandex.ru

В условиях горных отрогов Южного Сихотэ-Алиня до настоящего времени сохранилось несколько массивов девственных лесов, или лесов непрерывного развития, на протяжении многих столетий развивавшихся без существенных экзогенных нарушений (Манько, 2001). Среди таких лесных экосистем особое место принадлежит неморальным хвойно-широколиственным лесам Южно-Уссурийского края, с максимально высокой для лесов умеренно-холодного климата флористической насыщенностью — 565 видов сосудистых растений, из которых почти 200 приходится на деревья и кустарники, и довольно сложной ярусно-мозаичной структурой фитоценозов, проявляющейся в форме системы асинхронно развивающихся пятен — «изменчивой мозаики устойчивого состояния». Сложная флористическая, ярусная организация и довольно высокая продуктивность фитоценозов обеспечивают широкие возможности для сосуществования здесь большого числа дендрофильных видов птиц. Поскольку в сравнительно недавнем прошлом подобные леса занимали большие площади в Южно-Уссурийском крае, можно ожидать сохранения наиболее тесных экологических адаптаций местной орнитофауны к условиям именно к этой формы лесных экосистем. Изучение особенностей организации и устойчивости населения птиц таких старовозрастных лесов представляет несомненный интерес. Особую ценность, при этом, приобретают материалы многолетних наблюдений на постоянных модельных площадях, которые могут стать основой для выявления различий в долговременной динамике населения птиц естественных и антропогенно-преобразованных ландшафтов.

Цель настоящего сообщения — представить картину долговременных изменений и оценить устойчивость орнитофауны девственных неморальных лесов, используя материалы фаунистических наблюдений и количественных учётов птиц, выполненных разными авторами на территории Уссурийского заповедника за более чем полувековую историю наблюдений: 1940 г. (Иванов, 1952), 1962–1963, 1967, 1969 гг. (Назаренко, 1984), 1975–1976 гг. (Кисленко, 1990) и 1998–2000, 2005, 2013–2016 гг. (Курдюков, 2006; данные автора). В настоящее время это один из наиболее глубоких по времени рядов данных, характеризующий изменение состояния населения птиц лесных формаций в Южно-Уссурийском крае.

Леса «Уссурийского» заповедника в бассейне р. Комаровка (= Супутинка) почти сразу после начала освоения русскоязычным населением территории Южно-Уссурийского края оказались под той, или иной формой охраны. Это позволило им избежать масштабной лесозаготовительной эксплуатации, развернувшейся в эти годы в большинстве районов

Южного Приморья (Манько, 2011). Первые сведения о лесах этой территории были получены в 1900 г. По результатам этого обследования в 1901 г. была выделена Супутинская казённая лесная дача, а в 1908 г. было предложено запретить здесь охоту и организовать заказник. В 1913 г. бассейн р. Супутинка посетил В.Л. Комаров (1917), отметивший изначально высокое участие в составе этих лесов хвойных пород (прежде всего кедра корейского и цельнолистной пихты) и предложивший принять их за эталон девственных лесов Южного Приморья. Уже в те годы ставился вопрос о создании здесь заповедника, который удалось решить лишь в 1934 г. с организацией Дальневосточного филиала АН СССР. В настоящее время леса «Уссурийского» заповедника представляют собой один из последних наиболее обширных массивов старовозрастных лесов, не подвергавшийся пожарам и хозяйственной деятельности более 500 лет, который не имеет аналогов в пределах всей Восточной Азии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материалов проводили в девственных неморальных хвойно-широколиственных лесах Комаровского лесничества «Уссурийского» заповедника, представленных кедрово- и чернопихтово-широколиственными насаждениями горных склонов. По холодным местопроизрастаниям и на высотах свыше 400 м над уровнем моря присутствует также заметная примесь оробореальных пород — пихты белокорой и ели аянской (Манько и др., 2010). Кроме того, учётами охвачены приручьевые и долинные участки этих насаждений, пропорционально их доле участия в общем ландшафтном контексте.

В работе использована методика учётов птиц на маршрутах, хорошо зарекомендовавшая себя в условиях горных лесов Южного Сихотэ-Алиня. Маршруты закладывали произвольным образом, для определения пройденного расстояния в разные годы использовали электронные и механические шагомеры, приборы геопозиционирования, показания которых часто дублировались прямым подсчётом числа пройденных шагов. Для пересчёта полученных данных на единицу площади применяли подход Р.Л. Наумова (1965) в его модификации для местной фауны птиц А.А. Назаренко (1984). Основное его отличие от метода с использованием соотношения регистраций для разных полос обнаружения — расчёт плотности населения на полную дальность уверенной слышимости песни и контактных позывов, индивидуальную для каждого вида и определяемую путём предварительных замеров. Такой подход позволяет точнее определять дистанцию уверенного опознания далеко слышимых сигналов, прежде всего песен воробьиных птиц (обычно в диапазоне 150–400 м) — основных элементов учёта в условиях лесных местообитаний. Данный метод менее подвержен завышению показателей численности птиц при учётах в условиях леса, и поэтому даёт более умеренные оценки обилия. Для видов, обнаруживаемых преимущественно на близком расстоянии, в случаях, когда появлялась возможность более точно оценить дистанцию, учётная полоса ограничивалась, и использовалось среднее арифметическое из расстояний обнаружения без поправки на полноту учёта. Учёты проводили дважды за сезон для оценки численности рано- и поздно-гнездящихся видов. Общая протяжённость маршрутных учётов, выполненных автором в 1998–2016 гг. составила 809 км. В 1998–2000 гг. они были продублированы учётами на точках (время экспозиции — 20 мин.).

В качестве показателя плотности населения птиц использовано число пар/км^2, при этом за пару принимались: пара птиц на гнездовом участке, поющий самец или беспокоящаяся самка, занятое гнездо, выводок птенцов и т.д. Для некоторых видов, гнездование которых на обследуемой территории не доказано и нуждается в подтверждении, показатели обилия подаются как число особей/км^2. Это — канюк *Buteo buteo,* японский зелёный голубь *Treron sieboldii,* мохноногий сыч *Aegolius funereus,* воробьиный сычик *Glaucidium passerinum,* китайская иволга *Oriolus chinensis,* чиж *Spinus spinus*, клёст-еловик *Loxia curvirostra* и др.

Результаты маршрутных учётов сравнивали с данными, полученными другими авторами на этой же территории в предыдущие годы. При этом, использовали данные только тех учётов, которые были выполнены по идентичной методике, а достоверность полученных оценок не вызывала сомнений. Чтобы избежать погрешностей из-за различий в способах расчёта показателей обилия разными авторами, при анализе стремились использовать их первичные данные. Также по отдельности сопоставляли результаты маршрутных и дублирующих их точечных учётов. В итоговой таблице 2 приведены расчётные показатели численности птиц, выполненные по одной методике, с использованием одних поправочных коэффициентов. Оценка параметров изменчивости и достоверности различий осуществлялась с использованием пакета *Statistica 7.0.* Уровень стабильности населения (relative turnover rate) рассчитывался как: RT = (I+E)/0,5(S1+S2), где I — число прибывших, E — число выбывших видов, S1 и S2 — число видов отмеченных в год t и t+1 (Wiens, 1989). Под рангом вида понимался его порядковый номер в списке видов населения птиц, выстроенных в порядке убывания их численности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим оценкам орнитофауна девственных неморальных хвойно-широколиственных лесов Уссурийского заповедника включает 68 видов птиц,

Таблица 1. Многолетние изменения ранга фоновых видов птиц хвойно-широколиственных лесов «Уссурийского» заповедника.

Вид	1962–1969		1975–1976	1983–1984	1998–2005		2013–2016	
	Ранг вида, разброс (среднее)							
Sitta europea	1	(1)	8	7–8	1–5	(2,8)	1–4	(2,8)
Phylloscopus (p.) proregulus	2–5	(3)	7	3–5	2–4	(3)	1–3	(2,3)
Luscinia cyane	2–5	(4)	3–4	1	5–8	(6,3)	2–4	(2,8)
Urosphena squameiceps	3–4	(3,3)	6	2–4	1–7	(3,5)	6–7	(6,3)
Phylloscopus coronatus	3–4	(3,7)	5		4–11	(7,5)	5–8	(6,5)
Muscicapa dauurica	6–7	(6,3)	1–3	2–7	3–11	(5,3)	5–12	(7,8)
Parus ater	7–8	(7,3)	2		1–6	(3,8)	11–15	(14)
Turdus palludus	9–10	(9,3)			10–13	(12)	5–9	(6,8)
Ocyris tristrami	17–23	(21)	20–21	3–4	2–10	(7,5)	1–4	(2,3)
Phylloscopus tenelipes	16–26	(22)	10	9	8–15	(11)	9–19	(12)
Parus palustris	6–16	(11)	9	6	6–9	(7,5)	10–18	(15)
Cyanoptila cyanomelana	13–21	(16)	4–10	8	12–18	(14)	9–13	(11)

Источники: 1962–1969 гг. (Назаренко, 1969; 1984; Коренкова, 1969); 1975–1976 гг. (Кисленко, 1990); 1983–1984 (Симонов, 1986); 1998–2005 гг. и 2013–2016 гг. (наши данные).

из которых 57 встречаются более регулярно и составляют основу их населения. По мере накопления данных список видов непрерывно расширялся и, очевидно, будет пополняться и дальше благодаря обнаружению новых редко встречающихся видов и появлению в отдельные годы нерегулярно гнездящихся видов птиц.

Поскольку территория заповедника практически полностью покрыта лесом (99 %), основную и наиболее стабильную часть его населения составляют именно лесные виды. В Комаровском лесничестве до 18,5% видового состава приходится на птиц, характерных для отрытых местообитаний, хотя такие угодья (редины и пустыри на месте бывших кордонов и пос. Комарово-Заповедное, водные пространства, дороги внутреннего пользования, просеки, овраги, крутые безлесные склоны) занимают лишь 0,7% его площади. С другой стороны, их состав менее устойчив и существенно варьирует по годам. Ещё более полно эта группа была представлена в прошлом, до 1975 года, когда на территории Комаровского лесничества существовали постоянные обитаемые кордоны и усадьба заповедника. Так, по наблюдениям А.И. Иванова (1952), летом 1940 г. на территории этого лесничества в долине р. Супутики (= Комаровки) почти ежедневно можно было видеть выводки восточной чёрной вороны *Corvus (corone) orientalis*, в районе центральной усадьбы отмечена китайская зеленушка *Chloris sinica,* и гнездилась у жилья сибирская горихвостка *Phoenicurus auroreus*. В западной части заповедника у его границы неоднократно встречали большого козодоя *Caprimulgus indicus* и чёрного коршуна *Milvus migrans*. Пару восточных чёрных ворон наблюдали на гнездовом участке у первого кордона также в 1977 г. (Пекло, 2012), но в 1998–2016 гг. этот вид на гнездовании в заповеднике уже не отмечен. Чёрного аиста *Ciconia nigra* (условно лесной вид), регулярно наблюдали в гнездовой период и находили гнёзда вплоть до 1989 г. (Пекло, 2011; Харченко, 2012). В последующем он также исчез. В последние десятилетия на открытых участках долины р. Комаровка в пределах заповедника в гнездовое время больше не отмечали ни большого козодоя, ни чёрного коршуна. Последний случай гнездования сибирской горихвостки внутри одиночного заброшенного строения на месте бывшего первого кордона заповедника отмечен в 1998 г.

Видовой состав основного населения птиц хвойно-широколиственных лесов заповедника, и в первую очередь фоновых видов, характерных для лесных местообитаний, более полувека оставался довольно стабильным. В разные годы он насчитывал от 42 до 56 видов: средний показатель для 1962–1969 гг. — 45 видов (Назаренко, 1968; 1984), 1998–2005 гг. — 48,8 вида, 2013–2016 гг. — 50,3 вида (наши данные). В разряд фоновых, численно доминирующих видов, на долю которых суммарно приходится около 50% от общей численности населения птиц, входило: 3–4 вида в 1962–1969 гг. (Назаренко, 1968; 1984), 4 вида, в 1975–1976 гг. (Кисленко,1990); 5 видов в 1983–1984 гг. (Симонов, 1985); 5 видов в 1998–2005 гг. и 4 вида в 2013–2016 гг. Уровень стабильности населения видов в сообществе (RT) в эти годы варьировал от 0,07 до 0,25, составив в среднем — 0,16 (CV = 37,7%).

В целом состав лидирующих по обилию видов оставался одним и тем же, но даже у фоновых видов ранговое положение заметно изменялось по годам (табл. 1). В порядке понижения среднего рангово-

го положения в их состав наиболее часто входили: обыкновенный поползень *Sitta europea*, корольковая пеночка *Phylloscopus (proregulus) proregulus*, синий соловей *Luscinia cyane*, короткохвостка *Urosphena squameiceps*, светлоголовая пеночка *Phylloscopus coronatus*, ширококлювая мухоловка *Muscicapa dauurica*, московка *Parus ater*, бледный дрозд *Turdus pallidus*, таёжная овсянка *Ocyris tristrami*. За прошедшие годы высокое ранговое положение большинства этих видов мало изменилось, хотя нередко заметно варьировало по годам. Более определённые тенденции в динамике относительной численности отмечены лишь у нескольких фоновых видов: некоторое понижение относительного обилия — у светлоголовой пеночки, обыкновенного поползня, повышение ранга — у синей мухоловки *Cyanoptila cyanomelana* и бледноногой пеночки *Phylloscopus (tenellipes) tenellipes*. Заметно вырос в 1983–2016 гг., по сравнению с 1962–1976 гг., и ранговый статус таёжной овсянки (табл. 1).

Более полное представление о многолетней динамике численности птиц заповедника даёт сравнение показателей их обилия в разные периоды (табл. 2). Их анализ демонстрирует довольно динамичную картину, индивидуальную для каждого вида. У 24% из 67 проанализированных видов изменения уровня численности в разные периоды статистически достоверны ($p<0,05$, t-test).

Индийская кукушка *Cuculus micropterus*. В последние десятилетия токующих самцов этого вида на протяжении всего гнездового сезона регулярно наблюдают в сплошных массивах горных хвойно-широколиственных лесов заповедника — местообитаниях, более характерных для глухой кукушки *Cuculus (saturatus) optatus* (Волковская-Курдюкова, Курдюков, 2010). В отдельные годы эти птицы почти не уступают друг другу по численности (22–44% и 78–56%, соответственно). В такие сезоны с места нередко можно слышать 2–3 токующих самца индийской кукушки, или наблюдать преследования ими самок своего вида (голоса самок глухой и индийской кукушек на слух заметно различаются). Подобную картину в последние годы наблюдали в разных районах Южного Приморья и горно-лесных районах п-ова Корея. Это дало основание предположить, что в данном регионе существует особая, ещё не описанная, экологическая раса этого вида, возможным воспитателем которой является либо синий соловей (Балацкий, Бачурин 2003), либо синяя мухоловка (Волковская-Курдюкова, Курдюков, 2010). Относительно времени начала её формирования можно отметить, что в 1962–1969 гг. этот вид в заповеднике не наблюдали (Панов, 1973; Назаренко, 1984), но в 1975–1976 гг. токующих самцов уже регулярно отмечали в кедрово- и чернопихтово-широколиственных лесах в окрестностях пос. Каменушка, однотипных с таковыми граничащего с ними на востоке Уссурийского заповедника (Кисленко, 1990).

Иглохвостый стриж *Hirundapus caudacutus*. В последние годы численность этого вида в лесах заповедника заметно сократилась. Летом 1940 г. его считали довольно обычной птицей: в вечерние часы над долиной р. Супутинка (Комаровка) часто можно было наблюдать одиночных птиц или небольшие стайки по 3–4 особи (Иванов, 1952). В 1977 г. вид был обычен на гнездовании в районе первого кордона (Пекло, 2011). В 1990 г. в удобных для гнездования местах в долине р. Комаровки на участке примерно в 1 км^2 гнездилось 5 пар иглохвостых стрижей (Люлеева, 1993). В 2000 г. в 4,5 км от его границ в долине р. Барсуковка в окрестностях с. Каймановка еще существовала колония общей численностью 12–15 особей. Однако на территории заповедника в 1998–2016 гг. он появлялся редко и далеко не ежегодно.

Большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos*. С середины прошлого века численность вида несколько выросла. Летом 1940 г. на территории заповедника его не видели, хотя он был довольно обычен в соседних районах (Иванов, 1952). Не вошёл он и в учёты птиц хвойно-широколиственных лесов заповедника в 1962–1969 гг. (Назаренко, 1969; 1984), и был малочислен в окрестностях пос. Каменушка в 1975–1976 гг. (Кисленко, 1990). В настоящее время это — характерный, хотя и малочисленный элемент орнитофауны сплошных массивов неморальных хвойно-широколиственных лесов заповедника, с достаточно стабильной численностью.

Большая горлица *Streptopelia orientalis*. Показатели численности этого вида в хвойно-широколиственных лесах заповедника в последние десятилетия достоверно выросли: в 1960-х гг. они были в среднем на 69 и 55% ниже, чем в 1990–2000-х и 2010-х годах.

Корольковая пеночка *Phylloscopus (proregulus) proregulus* — вид, численность которого неуклонно росла, увеличившись за последние 50 лет в два раза (таб.2). Сходная картина в эти годы зафиксирована и в других районах Южного Приморья: (Курдюков, 2010), кроме того, если раньше случаи гнездования корольковой пеночки здесь в чисто лиственных насаждениях долин среднего течения рек были исключительно редкими, то в последнем десятилетии — отмечаются довольно регулярно.

Бледный дрозд *Turdus pallidus* — численность этого вида проявляет тенденцию к быстрому увеличению. Причём, если с 1960-х до 1990–2000 гг. его численность выросла на 45% примерно за 30 лет, то затем ещё на 25,6% — всего за десятилетие.

Соловей-свистун *Luscinia sibilans*. В горных и долинных лесах заповедника численность вида существенно выросла (табл. 2). В 1940 и 1962–1969 гг. его наблюдали на гнездовании лишь изредка и далеко не ежегодно (Иванов, 1952; Назаренко, 1984),

Таблица 2. Население птиц девственных неморальных хвойно-широколиственных лесов «Уссурийского» заповедника, по материалам учётов в 1962–1976, 1998–2005 и 2013–2016 гг.

Вид		1962–1976 гг.		1998–2005 гг.		2013–2016 гг.	
		Плотность гнездования (пар/км²)					
		Пределы	Среднее	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее
Мандаринка *Aix galericulata*	II	—		—		—	
Хохлатый осоед *Pernis ptilorhyncus*	II	+		—		—	
Тетеревятник *Accipiter gentilis*	I	+		0,020–0,121	0,055±0,023	0–0,192	0,038±0,038
Перепелятник *Accipiter nisus*	I	—		0–0,136	0,039±0,03	0–0,056	0,02±0,014
Малый перепелятник *Accipiter gularis*	I	+		0–0,226	0,158±0,053	0–0,19	0,103±0,046
Канюк *Buteo buteo**	II	—		+		—	
Восточный хохлатый орёл *Spizaetus nipalensis*	I	—		0,025–0,169	0,045±0,022	0,025–0,131	0,041±0,037
Рябчик *Tetrastes bonasia*	I	0,2–1,6	0,9±0,6	0,3–1,7	1,2±0,7	0,4–1,5	1±0,5
Вальдшнеп *Scolopax rusticola*	I	+		0,04–0,24	0,14±0,14	0,03–0,12	0,05±0,06
Большая горлица *Streptopelia orientalis*	I	0,09–2,05	**1,1±0,8**	3–4,7	3,6±0,8	2,2–3,3	2,5±0,5
Японский зелёный голубь *Treron sieboldii**	II	—		—		0–0,023	
Ширококрылая кукушка *Hierococcyx (fugax) hyperythrus*	I	0,2–0,27	0,25±0,04	0,22–0,9	0,64±0,37	0,22–1	0,58±0,38
Индийская кукушка *Cuculus micropterus*	I	0–0,22	**0,06±0,1**	0,23–0,72	0,56±0,23	0,37–1,44	0,72±0,5
Обыкновенная кукушка *Cuculus canorus*	II	—		0–0,09	0,02±0,09	0–0,3	0,08±0,15
Глухая кукушка *Cuculus (saturatus) optatus*	I	2,62–4,7	3,87±1,1	1,54–7	4,28±2,24	2,66–3,27	2,96±0,26
Восточная совка *Otus sunia*	I	1,5		0,35–5,4	4,06±2,48	0,33–1,21	**0,66±0,39**
Ошейниковая совка *Otus bakkamoena*	I	+		+		—	
Мохноногий сыч *Aegolius funereus**	II	—		+		—	
Воробьиный сычик *Glaucidium passerinum**	II	—		+		—	
Иглоногая сова *Ninox scutulata*	I	+		0,43–1,9	1,86±1,49	0,29–1	0,63±0,37
Длиннохвостая неясыть *Strix uralensis*	I	+		0,14–0,16	0,15±0,01	0,06–0,36	0,14±0,15
Иглохвостый стриж *Hirundapus caudacutus*	I	1–1,7		+		**0–0,012**	
Восточный широкорот *Eurystomus orientalis*	II	0,32–3,1	1,32±1,29	0,06–0,63	0,34±0,4	0–0,3	0,11±0,15
Седой дятел *Picus canus*	I	0,2–0,5	0,3±0,17	0,05–0,12	0,085±0,05	0–0,34	0,12±0,15
Желна *Dryocopus martius*	I	0,1–0,2	0,13±0,06	0,08–0,23	0,17±0,06	0,18–0,23	0,2±0,02
Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*	I	0,29–0,9	0,63±0,31	0–0,3	0,13±0,15	0,13–1,1	0,51±0,41

Белоспинный дятел *Dendrocopos leucotos*	I	2,1–7,5	4,3±2,8	4,2–10	6,5±2,5	7,4–8,5	7,8±0,5
Малый пёстрый дятел *Dendrocopos minor*	I	0,1–4,8	1,7±2,1	0–0,7	0,28±0,35	0,22–2,5	0,9±1,1
Малый острокрылый дятел *Dendrocopos kizuki*	I	1–2,93	2,1±0,9	1,3–3,3	2,4±1	0,7–1,67	1,3±0,5
Горная трясогузка *Motacilla cinerea*	II	+		+		0,24–1,1	0,63±0,34
Китайская иволга *Oriolus chinensis**	II	—		—		0–0,22	0,06±0,11
Сойка *Garrulus glandarius*	I	2,2–3	2,52±0,34	1,85–5,9	3,4±1,87	0,78–1,51	**1,12±0,39**
Кедровка *Nucifraga caryocatactes*	I	0–0,7	0,4±0,29	0–2,1	0,52±1,05	0–0,19	0,05±0,1
Большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos*	I	**0–0,39**		0,5–1,3		0,69–1,67	1,24±0,35
Серый личинкоед *Pericrocotus divaricatus*	I	0,75–10,5	5,24±5,2	1,1–4,85	2,72±1,93	4,39–7,45	5,8±1,5
Крапивник *Troglodytes troglodytes*	I	—		0–0,11	0,03±0,06	0–0,23	0,13±0,12
Короткохвостка *Urosphena squameiceps*	I	17,3–22,5	19,9±2,1	18,8–39,9	30,4±10,4	18,6–26	20,9±3,4
Бледноногая пеночка *Phylloscopus (tenellipes) tenellipes*	I	0,7–10,5	4,9±4,5	5,9–17	11,8±4,9	4,3–13	9,5±3,7
Светлоголовая пеночка *Phylloscopus coronatus*	I	12,4–20,9	16,5±4,3	9,8–25,9	18,8±7	14,5–29,4	19,4±6,9
Корольковая пеночка *Phylloscopus (proregulus) proregulus*	I	16,8–23,7	**20,3±2,5**	20,6–44,4	**31,6±9,8**	39,4–45,8	**44,5±3,7**
Толстоклювая пеночка *Phylloscopus schwarzi*	I	—		—		—	
Желтоголовый королёк *Regulus regulus*	I	0,7–1,2	0,87±0,29	0–5,7	2,3±2,5	0–1,9	0,96±0,78
Желтоспинная мухоловка *Ficedula zanthopygia*	I	—		0–0,4	0,1±0,2	0–0,8	0,36±0,34
Таёжная мухоловка *Ficedula mugimaki*	I	0–1,5	0,72±0,75	0–2,4	1,08±1,09	0–0,41	0,28±0,19
Синяя мухоловка *Cyanoptila cyanomelana*	I	1,7–5	**2,94±1,8**	5–9	7,55±1,78	8,04–12,5	9,35±2,11
Сибирская мухоловка *Muscicapa sibirica*	I	—		—		0–0,1	0,025±0,05
Ширококлювая мухоловка *Muscicapa dauurica*	I	8,0–12,3	10,2±2,15	12,4–38,5	25,6±11,4	10,4–25,8	16,8±6,5
Белогорлый дрозд *Petrophila gularis*	I	0–0,7	0,23±0,4	0–0,11	0,07±0,04	0–0,14	0,06±0,07
Синий соловей *Luscinia cyane*	I	10,4–38,1	21,9±10,7	12,7–28,6	22,1±7	37,4–49,3	**42,4±5,1**
Соловей-свистун *Luscinia sibilans*	I	0–0,13	0,04±0,08	0–3,03	1,8±1,8	1,6–5,79	**3,6±2,1**
Бледный дрозд *Turdus pallidus*	I	3,5–7,5	**5,73±1,72**	8,5–15	**10,4±3,1**	12,7–24,2	**19,4±4,86**
Сизый дрозд *Turdus hortulorum*	I	—		0,8	0,1–1,2	0,8±0,5	
Сибирский дрозд *Zoothera sibirica*	I	0,3		0,26–0,9	0,58±0,45	0–0,8	0,23±0,36

Пёстрый дрозд *Zoothera varia*	I	0,81–1	1,1±0,45	0,8–1,6	1,2±0,55	0,4–1,17	0,68±0,34
Ополовник *Aegithalos caudatus*	I	0,9–6	3,2±2,6	0,7–2,9	2,2±1	1,49–5,05	2,5±1,7
Черноголовая гаичка *Parus palustris*	I	1,72–15,1	7,95±4,94	16,1–18	17,1±1,3	4,4–10,4	6,83±2,63
Пухляк *Parus montanus*	I	0–5,5	2,71±2,45	1,95–5,9	3,45±2,14	1,36–9,1	5,04±3,45
Московка *Parus ater*	I	7,6–13,8	10,1±5,2	25–40	**29,2±7,2**	6,2–11,6	8±2,4
Восточная синица *Parus (major) minor*	I	0,12–0,6	0,37±0,24	0,06	0,06	0,13–1,1	0,7±0,42
Обыкновенный поползень *Sitta europaea*	I	23,6–83,4	40,3±24,7	16,4–70,6	44±27,1	27,5–61	41,9±17,6
Обыкновенная пищуха *Certhia familiaris*	I	2,93–3,58	**3,21±0,3**	4,8–7,56	5,79±1,26	6,04–14,58	10,38±4,49
Буробокая белоглазка *Zosterops erythropleura*	I	0–14,1	5,52±7,56	7,3–8,2	7,74±0,62	4,47–13,3	8±3,75
Чиж *Spinus spinus*	II	—		0–0,24	0,06±0,12	0–0,18	0,08±0,09
Клёст-еловик *Loxia curvirostra**	II	—		—		0–2,25	0,56±1,13
Серый снегирь *Pyrrhula cinerea*	I	—		—		0–0,74	0,26±0,35
Большой черноголовый дубонос *Eophona personata*	I	2,1–3,8	**3,16±0,95**	3,5–5,1	4,27±0,72	4,35–7,78	**6,17±1,47**
Обыкновенный дубонос *Coccothraustes coccothraustes*	I	0,8–6,96	3,36±3,21	2,72–14,3	8,24±4,75	2,28–4,92	3,66±1,46
Желтогорлая овсянка *Cristemberiza elegans*	I	0,75–5	2,49±2,23	7,9–10,7	**9,7±1,6**	1,35–7,46	4,8±2,65
Таёжная овсянка *Ocyris tristrami*	I	1,1–3,3	**1,97±0,94**	10,7–33,9	**18,1±10,7**	35,4–63,8	**48,8±14,5**
Седоголовая овсянка *Ocyris spodocephalus*	II	—		—		0–0,11	0,03±0,06
Всего (пар/км²)		**219,3**		**348,6**		**366,4**	

Обозначения: I — основное население, II — второстепенное население и виды-посетители; Полужирным шрифтом с подчёркиванием выделены средние (±SD) показатели обилия (пар/км²) видов, отличающиеся от остальных с вероятностью > 95% (t-test); * — виды-посетители, показатели обилия которых поданы, как число особей/км².

в 1998–2005 гг. — он уже был довольно обычным и регулярно встречался в дальних уголках леса у истоков ключей и у водоразделов (Курдюков, 2012). В 2013–2016 гг. его численность выросла ещё больше, соловья-свистуна отмечали в гнездовой период уже не только в лесах горных склонов и в истоках ключей, но и в долинных лесах среднего течения рек, в том числе в долине р. Комаровка.

Синий соловей *Luscinia cyane*. В последнем десятилетии в лесах заповедника зарегистрировано почти двукратное увеличение численности данного вида. Необходимо отметить, что это произошло на фоне её существенного снижения и смены биотопических предпочтений вида на крайнем юго-западе Приморского края в Восточно-Маньчжурской горной системе (Курдюков, 2010).

Таёжная овсянка *Ocyris tristrami*. Вид — заметно увеличивший численность в лесах заповедника. В 1962–1969 гг. её популяция почти целиком была сосредоточена в кедрово-ильмовых лесах речных долин (52–57 пар/км²), тогда как в условиях хвойно-широколиственных лесов горных склонов насчитывали всего 1,1–1,5 пар/км² (Назаров, 1969; Назаренко, 1984). Однако уже в 1983–1984 гг. она стала входить в категорию фоновых видов этих насаждений (Симонов, 1986). В 1990–2010-х гг. отмечено дальнейшее увеличение численности птиц, равномерно и с высокой плотностью заселивших леса как по долинам рек и ручьёв, так и на склонах. К настоящему времени, таёжная овсянка вошла в группу видов, доминирующих в этих лесах, а показатели её обилия на склонах 23,5±14,6 и 48,8±14,5

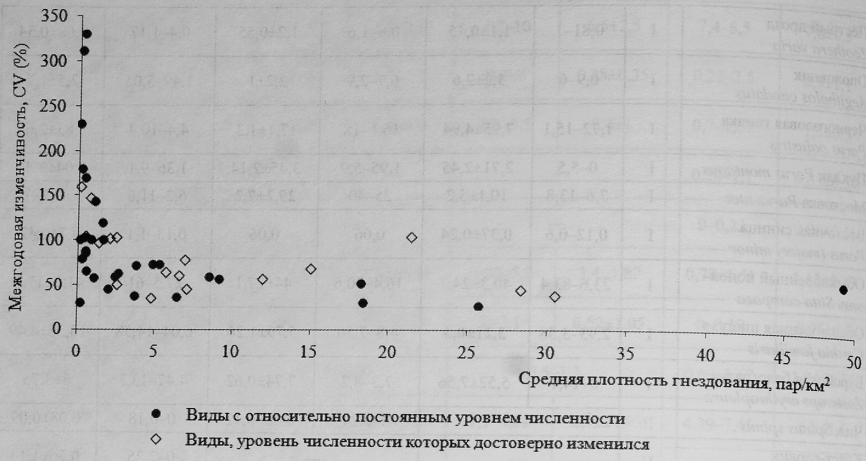

Рис. 1. Зависимость между средней плотностью гнездования (пар/км²) и её межгодовой изменчивостью CV (%) для видов с достоверно изменявшимся и относительно постоянным уровнем численности.

пар/км² и в долинах — 44,1±12,9 и 63,7±10,9 пар/км² (среднее ± *SD*, в 1998–2005 и 2013–2016 гг., соответственно) практически сравнялись.

Большой черноголовый дубонос *Eophona personata* — вид, демонстрирующий некоторое увеличение численность в хвойно-широколиственных лесах заповедника. Различия в плотности популяции в 1962–1969 и 2013–2016 гг. статистически достоверны.

Помимо направленных изменений, широко распространены случаи временного нарастания — снижения общего уровня численности видов на целый ряд лет, с последующим его возвратом к средней многолетней норме. Такого рода колебания численности отмечены у восточной совки *Otus sunia*, сойки *Garrulus glandarius,* синей мухоловки, московки, обыкновенной пищухи *Certhia familiaris,* желтогорлой овсянки *Cristemberiza elegans* (табл. 2). Судя по всему, с резким снижением численности можно связать и тот факт, что летом 1940 г. за два месяца наблюдений на территории заповедника не был отмечен малый острокрылый дятел *Dendrocopos kizuki* (Иванов, 1952). Сходным образом, отсутствие в 1940 и 1962–1969 гг. в хвойно-широколиственных лесах Уссурийского заповедника буробокой белоглазки *Zosterops erythropleura* (Иванов, 1952; Назаренко, 1969; 1984; Назаров, 1969) можно объяснить длительной депрессией численности этого вида в Южном Приморье, продолжавшейся вплоть до конца 1950-х годов (Назаренко, 2008). Уже в 1974–1975 гг. буробокая белоглазка была вполне обычна в хвойно-широколиственных лесах у западных границ заповедника (Кисленко, 1990), равно как в 1998–2005 и 2013–2016 гг., а колебания её численности по годам были сравнительно невелики (*CV* = 36,9%).

У некоторых видов затяжные депрессии численности, вероятно, были локальным явлением. Так, в 1962–1969 гг. в лесах заповедника и его окрестностях отмечен устойчиво низкий уровень численности бледноногой пеночки, что не коснулось других районов Южного Приморья (Назаренко, 1969). В 1975–1976 гг. численность вида заметно выросла (Кисленко, 1990) и позднее настолько глубоко уже не снижалась.

В отдельных случаях картину могли искажать ошибки в определении видов и другие причины. Так, отсутствие до начала 1990-х гг. в списках птиц хвойно-широколиственных лесов Уссурийского заповедника восточного хохлатого орла *Spizaetus nipalensis* и неизменное присутствие хохлатого осоеда *Pernis ptilorhyncus* — вида, не характерного для обширных сомкнутых массивов хвойно-широколиственных лесов, по-видимому, связано с путаницей в определении этих двух внешне достаточно сходных дневных хищных птиц.

Для остальных видов птиц, уровень численности которых в сравниваемые периоды достоверно не изменился, межгодовая изменчивость численности часто была не меньшей (рис. 1), но из-за более выраженной разнонаправленности флуктуаций численности в смежные годы какого-либо тренда изменения численности у них не наблюдалось.

Особая группа птиц — редкие и новые для хвойно-широколиственных лесов заповедника. Их достаточно много — 12 видов (17,6% фауны птиц этих лесов), и список постоянно пополняет-

ся. Как правило, эти виды имеют более стабильные и многочисленные популяции в территориально смежной формации оробореальных темнохвойных елово-пихтовых лесов, связанной с неморальными хвойно-широколиственными лесами заповедника слабо различимыми континуальными переходами. Условия неморальных лесов низкогорий являются для них субоптимальными, чем и объясняется непостоянство их присутствия. К этим видам относятся: трёхпалый дятел *Picoides tridactylus,* кедровка *Nucifraga caryocatactes*, крапивник *Troglodytes troglodytes*, таёжная *Ficedula mugimaki* и сибирская мухоловки *Muscicapa sibirica,* чиж *Spinus spinus,* клёст-еловик *Loxia curvirostra,* серый снегирь *Pyrrhula cinerea.* Для них характерно спорадическое распределение по территории заповедника с относительно регулярным заселением отдельных участков примыкающих к основным местообитаниям этих видов, или территориально с ними разобщённых, но экологически сходных. Некоторые из таких очагов сохраняются на протяжении десятилетий, что ставит под сомнение случайность присутствия этих видов птиц в составе орнитофауны неморальных хвойно-широколиственных лесов. Скорее, это свидетельствует об экологическом многообразии экосистем девственных неморальных хвойно-широколиственных лесов, предоставляющих возможности для жизни большинства лесных видов птиц Южного Приморья. К настоящему времени некоторые из таких «нетипичных» видов уже стали «неотъемлемой частью» населения птиц этих лесов заповедника. В их числе обычные обитатели темнохвойной тайги — пухляк *Parus montanus*, желтоголовый королёк *Regulus regulus*, соловей-свистун, бледный дрозд, московка, таёжная овсянка. Численность и роль птиц этой группы в сообществах неуклонно растёт, всё более размывая различия в населении птиц пояса оробореальных и неморальных лесов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более чем полувековая история мониторинга населения птиц девственных неморальных хвойно-широколиственных лесов Южно-Уссурийского края, на примере «Уссурийского» заповедника, позволяет прийти к выводу, что за прошедшие годы население птиц этих лесов существенных изменений не претерпело, что говорит о его долговременной устойчивости. В то же время ежегодные, нередко довольно значительные, флуктуации показателей обилия разных видов являются нормой, а их картина у каждого вида имеет свои, строго индивидуальные особенности. В результате, даже на уровне наиболее массовых видов, межгодовые изменения в населении птиц довольно существенны, но в целом состав лидирующих по обилию видов сохранялся одним и тем же. Статистический анализ результатов количественных учётов, проводимых в разные годы, показал, что достоверные изменения уровня численности наблюдались лишь у 24% из 67 рассмотренных видов, у остальных 76% видов — они носили скорее ненаправленный характер, что и стало причиной относительной стабильности населения птиц этих лесов в средне-многолетнем аспекте. Высокое экологическое многообразие старовозрастных экосистем неморальных хвойно-широколиственных лесов предоставляет возможности для сосуществования в них большинства представителей лесной орнитофауны Южного Приморья. При этом в настоящее время преимущество получают виды, более характерные для оробореальных темнохвойных лесов: их доля в населении птиц постепенно возрастает. Наблюдаемый рост суммарных показателей численности птиц девственных неморальных хвойно-широколиственных лесов Южно-Уссурийского края свидетельствует о росте их привлекательности для большинства видов по мере ползучей антропогенной деградации лесов в большинстве районов края в последние годы.

ЛИТЕРАТУРА

Балацкий Н.Н., Бачурин Г.Н., 2003. Кукушки Cuculidae Абрикосовой пади (Чёрные горы, Южное Приморье) // Рус. орнитол. журн. Т. 12. Вып. 242. С. 1257–1259.

Волковская-Курдюкова Е.А., Курдюков А.Б., 2010. Новые наблюдения редких и малоизученных птиц в Приморском крае // Рус. орнитол. журн. Т. 19. Вып. 588. С. 1374–1394.

Иванов А.И., 1952. Летняя орнитофауна Супутинского заповедника // Труды ЗИН АН СССР. Т. 9. Вып. 4. С. 1081–1099.

Кисленко Г.С., 1990. О структуре населения птиц антропогенных очагов арбовирусных инфекций Южного Приморья // Адаптации животных в естественных и антропогенных ландшафтах. Иваново, с. 79–91.

Комаров В.Л., 1917. Типы растительности Южно-Уссурийского края // Тр. почв.-ботан. экспедиций по исслед. колонизац. районов Азиатской России. Ч. 2. Бот. исслед. 1913 г. Вып. 2. 1917. Пгр., 296 с.

Коренкова Р.И., 1969. О структуре населения птиц Супутинского заповедника (Приморский край) // Фаунистика, экология и география животных. Учёные записки МГПИ им. В.И. Ленина. № 362. С. 145–151.

Курдюков А.Б., 2006. Население птиц коренных и устойчиво-производных хвойно-широколиственных лесов юга Уссурийского края // Орнитология. Вып. 33. С. 109–124.

Курдюков А.Б., 2010. Глубокая динамика численности и смены предпочтений в использовании местообитаний у трёх модельных видов лесных птиц северо-восточной окраины Восточно-Маньчжурских гор // IX Дальневосточная конференция по заповедному делу. Владивосток: Дальнаука, с. 228–233.

Курдюков А.Б., 2012. Соловей-свистун *Luscinia sibilans* в горах Южного Сихотэ-Алиня: особенности экологии и распространения в лесах охотского и маньчжурского типов // Рус. орнитол. журн. Том 21. Вып. 790. С. 2093–2111.

Люлеева Д.С., 1993. Стрижи // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 254. 176 с.

Манько Ю.И., Кудинов А.И., Гладкова Г.А., Жабыко Е.В., Бутовец Г.Н., Орехова Т.П., 2010. Леса заповедника «Уссурийский» (мониторинг динамики). Владивосток: Дальнаука, 224 с.

Манько Ю.И., 2011. Лесное хозяйство на российском Дальнем Востоке (1859–1922). Владивосток: Дальнаука, 383 с.

Назаренко А.А., 1968. Птицы чернопихтово-широколиственных лесов и южных кедровников // Биогеоценотические исследования в лесах Приморья. С. 134–149.

Назаренко А.А., 1984. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962–1971 гг. // Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, с. 60–70.

Назаренко А.А., 2008. Великое в малом: нетривиальная динамика популяции, ареала и направленности сезонных миграций у буробокой белоглазки в XIX–XX столетиях // Орнитология. Вып. 35. С. 31–47.

Назаров Ю.Н., 1969. Птицы Южного Приморья и их связь с арбовирусной инфекцией. Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 189 с.

Наумов Р.Л., 1965. Методика абсолютного учёта птиц в гнездовой период на маршрутах // Зоол. журн., Т. 64. № 1. С. 81–94.

Нечаев В.А., Курдюков А.Б., Харченко В.А., 2003. Птицы // Позвоночные животные Уссурийского государственного заповедника. Аннотированный список видов. Владивосток: Дальнаука, с. 31–71.

Панов Е.Н., 1973. Птицы Южного Приморья (фауна, биология и поведение). — Новосибирск: Наука, 376 с.

Пекло А.М., 2011. Заметки по орнитофауне юга Дальнего Востока России (Приморский край). Сообщение 1. Неворобьинообразные (Non-Passeriformes) // Беркут. Т. 20. Вып. 1–2. С. 3–16.

Пекло А.М., 2012. Заметки по орнитофауне юга Дальнего Востока России (Приморский край). Сообщение 2. Воробьинообразные (Passeriformes) // Беркут. Т. 21. Вып. 1–2. С. 31–43.

Симонов С.Б., 1986. Материалы к населению птиц Уссурийского заповедника // Изучение птиц СССР, их охрана и рациональное использование. Тезисы докладов I съезда Всесоюзного орнитологического общества и IX Всесоюзной орнитологической конференции. Ч. 2. С. 243–244.

Харченко В.А., 2012. Чёрный аист *Ciconia nigra* в Уссурийском заповеднике // Животный и растительный мир Дальнего Востока. Вып. 16. С. 51–54.

Wiens, J.A. 1989. The Ecology of Bird Communities, Vol. 2. Foundations and Patterns. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK. 316 p.