

Птицы вторичных широколиственных лесов южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ

А.А.Назаренко

*Второе издание. Первая публикация в 1971**

Статья состоит из двух разделов, значительно различающихся по содержанию. Однако мы сочли удобным дать их вместе, так как вопросы, которые разбираются во второй части, иллюстрируются, в частности, материалами из первой.

Мы признательны И.А.Нейфельдт и К.А.Юдину за критические замечания, сделанные по рукописи настоящей статьи.

I

Широколиственные многовидовые мезофильные леса, которые по преобладающим древесным породам принято называть липово-широколиственными, или кленово-липово-широколиственными лесами, широко распространены в низкогорной полосе среднего и южного Сихотэ-Алиня. По происхождению они вторичны – производны от чернопихтово-широколиственных и кедрово-широколиственных лесов (Колесников, Куренцова и др. 1959; Колесников 1961; Васильев 1965). На производную природу лесов этой формации, согласно цитированным авторам, указывают специфика занимаемых местообитаний, флористическая идентичность всех структурных компонентов липняков с таковыми коренных хвойно-широколиственных лесов и наличие единичной примеси чёрной пихты или кедра в первом ярусе, или их подроста, или же, наконец, полуразложившихся остатков стволов и пней этих хвойных пород.

Вторичная природа липово-широколиственных лесов и определяет особый интерес к птицам, населяющим эти леса.

Орнитофауна липово-широколиственных лесов Сихотэ-Алиня специального внимания орнитологов не привлекала. Тем не менее в литературе имеются сведения о птицах этих лесов, полученные при фаунистическом обследовании территорий, на которых была представлена и эта формация – Е.П.Спангенберг (1940, 1965), Л.О.Белопольский (1950), К.А.Воробьёв (1954); Л.В.Кулешова, Е.Н.Матюшкин и Г.В.Кузнецов (1965).

* Назаренко А.А. 1971. Птицы вторичных широколиственных лесов южного Приморья и некоторые аспекты формирования природных сообществ // *Орнитологические исследования на юге Дальнего Востока*. Владивосток: 79-97.

В упомянутых работах трёх первых авторов, там, где говорится о «широколиственных лесах сопок» или о «широколиственной тайге», следует иметь в виду, что это всецело относится к липово-широколиственным лесам.

Данные Л.В.Кулешовой с соавторами о птицах кедрово-широколиственных лесов Хехцирского заповедника (окрестности Хабаровска), судя по составу и структуре населения и характеристике лесов, относятся к орнитофауне липняков и переходной полосы от последних к долинным лесам. Кстати, с вытекающими отсюда ошибками в отношении оценки характерной структуры птичьего населения кедрово-широколиственных лесов Сихотэ-Алиня.

Наши исследования фауны и населения птиц липово-широколиственных лесов проводились в основном в Хасанском и Уссурийском районах Приморского края в 1961-1968 годах. Кроме того, были совершены кратковременные поездки в Шкотовский, Партизанский, Лазовский (Судзухинский заповедник), Ивановский и Анучинский районы, где наряду с другими лесами обследовались и липняки. Учёты птичьего населения липняков проводились в заповеднике «Кедровая падь» (1962-1963 годы) и на территории Горно-таёжной станции Дальневосточного филиала научного центра АН СССР (1964-1968). Расстояние между этими пунктами – около 100 км. В работе использовалась методика абсолютного учёта птиц на маршрутах по Р.Л.Наумову (1965). Учёты в каждом пункте проводились в два приёма: в конце апреля – начале мая и в конце мая – первой половине июня. Наиболее полные учёты, с охватом всего населения птиц, были проведены в 1962-1965 годах.

Для того, чтобы подчеркнуть специфику структуры птичьего населения липово-широколиственных лесов, видовой перечень приводится не в систематическом порядке, а по градациям уровней численности популяций. Как и в статье о птицах хвойно-широколиственных лесов южного Приморья (Назаренко 1968), население липняков делится на две условные группы. В первой – постоянное и в общем повсеместно распространённое по массивам этих лесов «основное» население птиц. Во второй – виды со специфическим или крайне локальным распространением по массиву лесов, а также эпизодически или периодически гнездящиеся в этих лесах – «второстепенное» население.

Показатель численности даётся в числе пар на 1 км². Эта величина – средняя из данных 2- или 4-летних учётов. В тех случаях, когда средние оценки численности вида из двух пунктов, где проводились учёты, значительно и устойчиво различаются, приводятся данные для каждого из них, отделённые друг от друга чёрточкой. Причём в левой части – для «Кедровой пади», в правой – для Горно-таёжной станции (табл. 1). Отсутствие данных о численности означает, что учёты населения таких видов не проводились.

Таблица 1. Население птиц липово-широколиственных лесов южного Приморья

Вид	Численность, пар/км ²
Основное население	
Светлоголовая пеночка <i>Acanthopneuste coronata</i>	45.7-26.0
Поползень <i>Sitta europaea</i>	26.0
Болотная гаичка <i>Poecile palustris</i>	20.6
Синий соловей <i>Larvivora cyane</i>	20.5
Белобрюхая синица <i>Parus minor</i>	19.7
Бледноногая пеночка <i>Acanthopneuste tenellipes</i>	12.0-2.0
Белоспинный дятел <i>Dendrocopos leucotos</i>	8.0
Ширококлювая мухоловка <i>Muscicapa latirostris</i>	6.6-32.0
Короткохвостка <i>Urosphena squameiceps</i>	6.6-19.2
Малый острокрылый дятел <i>Dendrocopos kizuki</i>	5.5
Ополовник <i>Aegithalos caudatus</i>	5.1
Сизый дрозд <i>Turdus hortulorum</i>	4.2
Синяя мухоловка <i>Niltava cyanomelana</i>	3.4-12.7
Желтогорлая овсянка <i>Cristememberiza elegans</i>	2.8-12.4
Рябчик <i>Tetrastes bonasia</i>	2.8
Серый личинкоед <i>Pericocotus divaricatus</i>	2.6
Сойка <i>Garrulus glandarius</i>	1.7
Большой черноголовый дубонос <i>Eophona personata</i>	1.5-8.8
Большая горлица <i>Streptopelia orientalis</i>	1.1
Глухая кукушка <i>Cuculus optatus</i>	0.8
Седоголовый дятел <i>Picus canus</i>	0.6
Желна <i>Dryocopus martius</i>	0.4
Малый пёстрый дятел <i>Dendrocopos minor</i>	0.1-1.3
Восточноазиатская совка <i>Otus sunia</i>	Обычен, многочислен
Вальдшнеп <i>Scolopax rusticola</i>	Обычен, многочислен
Малый перепелятник <i>Accipiter gularis</i>	Обычен, многочислен
Иглоногая сова <i>Ninox scutulata</i>	Обычен, малочислен
Большеклювая ворона <i>Corvus macrorhynchos</i>	Обычен, малочислен
Ястребиный сарыч <i>Butastur indicus</i>	Обычен, малочислен
Широкорот <i>Eurystomus orientalis</i>	Обычен, малочислен
Хохлатый осоед <i>Pernis ptilorhynchus</i>	Обычен, малочислен
Пёстрый дрозд <i>Oreocincla dauma</i>	Обычен, малочислен
Второстепенное население	
Желтоспинная мухоловка <i>Ficedula zanthopygia</i>	0.0-2.0
Таёжная овсянка <i>Chrysophrys tristrami</i>	0.1
Бледный дрозд <i>Turdus pallidus</i>	0.1
Московка <i>Periparus ater</i> от 0.0 до 9.3	Периодическое гнездование
Корольковая пеночка <i>Reguloides proregulus</i> от 0.0 до 7.0 (2.5)	Периодическое гнездование
Пищуха <i>Certhia familiaris</i> от 0.0 до 2.7	Периодическое гнездование
Большой пёстрый дятел <i>Dendrocopos major</i> от 0.0 до 0.0-2.3	Периодическое гнездование
Дубонос <i>Coccothraustes coccothraustes</i> от 0.0 до 0.8-4.0	Периодическое гнездование
Длиннохвостая неясыть <i>Strix uralensis</i>	Эпизодическое гнездование
Белогорлый дрозд <i>Petrophila gularis</i>	Крайняя локальность

Липово-широколиственные леса представляют собой высокоствольные и среднесомкнутые древостои, сравнительно слабо захламлённые и довольно светлые, с чёткой ярусностью, хорошо развитым подлеском и богатым травяным покровом. Верхний ярус этих лесов, высотой до 25 м, образуют два вида лип, берёза жёлтая, дуб монгольский и некоторые

другие породы. Несколько ниже – клёны мелколистный и маньчжурский, ильм разнолистный и менее высокие деревья пород, входящих в верхний ярус. Куртины осины и берёзы маньчжурской в этом ярусе – свидетельство прошлых локальных пожаров. Как и в хвойно-широколиственных лесах, характерен ярус из нескольких видов низкорослых клёнов, а на крайнем юге – и граба. Подлесок разнообразен по структуре и сомкнутости. Заметное место в нем принадлежит лещине маньчжурской, создающей сомкнутые и в то же время светлые заросли высотой до 3 м. Леса этой формации достаточно разнообразны; различия в структуре и составе отдельных ярусов позволяют отметить здесь ряды возрастных и топографических ассоциаций. Для целей данной статьи их характеристика не является необходимой.

Липняки приурочены к склонам северной экспозиции, выпуклым вершинам сопок и шлейфам. В общем же они занимают промежуточное положение между хвойно-широколиственными лесами, с которыми образуют совершенно непрерывные переходы, и в той или иной форме освоенными или изменёнными человеком территориями предгорной полосы. На южных склонах они сменяются чистыми дубняками, а в долинах речек и ключей – ясенево-ильмовыми лесами.

На юге Приморья липово-широколиственные леса распространены в пределах 100-600 м над уровнем моря.

Видовой состав гнездящихся птиц липняков, как, впрочем, и других лесных формаций Сихотэ-Алиня, несколько варьирует и во времени, и в пространстве. Для южно-приморских лесов этой формации он в сумме составляет немногим более 40 видов (табл. 1). Проведённая граница между двумя категориями населения птиц – условна, что, тем не менее, не меняет сути дела.

Замечания по характеру распространения некоторых видов в лесах этой формации.

Сизый дрозд *Turdus hortulorum*. Дисперсность популяции этого вида в липняках определяется соответствующим распространением реди и полян среди леса. Это, в свою очередь, связано с интересной и непонятной ещё чертой гнездовой биологии этого вида: птицы всегда размещают свои гнёзда во внешней части опушечной черты, непосредственно у полян, дорог, просек и т.д. Поэтому в сомкнутых участках леса птицы отсутствуют и, наоборот, при наличии реди и полян поднимаются на склоны до 200-400 м над уровнем долин.

Пёстрый *Oreocincla dauma* и бледный *Turdus pallidus* дрозды. Держатся в самых густых и глухих участках леса вдали от опушек и полян. Но и здесь численность их очень низкая, в особенности – бледного дрозда. Кроме того, для этих видов, как и для некоторых других, присущи и чисто местные особенности в распределении и уровнях численности. Этим, видимо, и надо объяснить то, что они не были найдены

Е.П.Спангенбергом в липово-широколиственных лесах бассейна Имана*. Между тем в других районах, например, в Судзухинском заповеднике, даже менее систематическими исследованиями это установлено.

Малый пёстрый дятел *Dendrocopos minor*. В липняках отмечался только в придольных участках, на шлейфах склонов, но и здесь численность его крайне низка. В «горных» липняках нам не случилось встречать этот вид в гнездовое время, хотя, в принципе, это возможно, так как эпизодически малый пёстрый дятел гнездится даже в горных хвойно-широколиственных и пихтово-еловых лесах.

Широкорот *Eurystomus orientalis*, **желтоспинная мухоловка** *Ficedula zanthopygia*. Эти виды, характерные для комплекса галерейных широколиственных лесов речных долин, в липняках распространены не повсеместно, а там, где есть, занимают лишь придольные участки. Для них так же, как и для сизого дрозда и личинкоеда, необходимо сочетание высокоствольных насаждений с рединами и полянами. Широкоорот практически отсутствует во всей приморской полосе лесов в районе заповедника «Кедровая Падь», что, возможно, связано с частыми холодными туманами, которые ухудшают видимость и, главное, снижают активность летающих насекомых. В удалённых от побережья частях этой территории широкоорота становятся более многочисленными. Впрочем, в липняках у Горно-таёжной станции этот вид немногочислен.

Иглоногая сова *Ninox scutulata*. Вообще немногочисленна как вид. В небольшом числе отмечена в липово-широколиственных лесах крайнего юго-запада Приморья и у Горно-таёжной станции. По-видимому, в приморских районах численность и распространение популяции такие же, как и широкоорота: иглоногая сова ловит летающих насекомых (приёмы охоты у совы очень сходны с таковыми широкоорота), и потому для неё очень неблагоприятны летние туманы на побережье у заповедника.

Большеклювая ворона *Corvus macrorhynchos*. Связана с липово-широколиственными лесами только как местом гнездования. Птицы гнездятся в горных липняках (чаще – в горных дубняках) по соседству с речными долинами в 1-5 км от опушки леса. Однако кормятся и собирают корм для птенцов главным образом в долинах рек и на морском побережье. Поэтому в удалённых от речных долин массивах лесов большеклювая ворона вообще отсутствует. Это же можно сказать и о ястребином сарыче *Butastur indicus*, который ещё строже привязан к периферии лесных массивов и в липняках почти совершенно не охотится.

Большой пёстрый дятел *Dendrocopos major*. В южном Приморье это крайне малочисленный и спорадично распространённый вид. Он

* Бледный дрозд *Turdus pallidus* вообще не приводится Е.П.Спангенбергом (1965) для бассейна Имана. Скорее всего, это недоразумение, так как В.Е.Флинтом с соавторами (1959, с. 478) достоверно установлено его летнее пребывание в верховьях реки. Наши наблюдения в 1966-1968 годах подтверждают эти данные: бледный дрозд – обычный гнездящийся вид смешанных и темнохвойных лесов верховьев Имана.

гнездится как в хвойно-широколиственных, так и в чисто широколиственных лесах. Однако спорадизм, усугубляемый, очевидно, ещё и неустойчивой численностью, приводит к тому, что птицы наблюдаются не везде и не ежегодно, даже в том случае, если обследуются одни и те же массивы леса.

Московка *Periparus ater*, **корольковая пеночка** *Reguloides proregulus*, **пищуха** *Certhia familiaris*. Эти виды, коренные обитатели хвойно-широколиственных лесов, в липняках гнездятся лишь периодически. Их появление здесь, возможно, связано с возрастанием популяционного давления в годы высокой численности, когда избыток населения вытесняется из коренных местообитаний. Для московки, например, это имело место в 1965 году – по наблюдениям у Горно-таёжной станции. Птицы гнездились не только в липняках (13.3 пар/км²), но и в чистых дубняках (10.0 пар/км²) по соседству с чернопихтово-широколиственным лесом. Кстати, в последнем численность населения московки составляла 33.3 пары на 1 км². В 1964 и 1966-1968 годах в широколиственных лесах этого района московка не улавливалась даже в качестве фаунистического элемента.

Нечто подобное наблюдалось в заповеднике «Кедровая Падь» и для королевской пеночки (табл. 2). Пищуха перестала гнездиться в липняках у Горно-таёжной станции с 1966 года, а до этого на протяжении двух лет (1964-1965) чётко фиксировалась даже на учётах.

Таблица 2. Численность королевской пеночки в заповеднике «Кедровая Падь», пар/км²

Годы	Чернопихтарник	Липняк	Ильмовник
1962	50.0	8.2	4.7
1963	35.0	4.7	0.5

Тем не менее, здесь, по-видимому, имеет место и просто спонтанное рассеяние особей, не связанное с динамическими процессами в популяциях. Например, при стабильной численности московки в чернопихтарниках «Кедровой Пади» в 1962-1963 годах (24.0 и 25.0 пар/км² соответственно) в липняках в 1962 году она обитала с плотностью 5.3 пар/км², а в 1963 году вообще не отмечалась. Очевидно, такова же природа периодического гнездования в липняках дубоноса *Coccothraustes coccothraustes* и таёжной овсянки *Chrysophrys tristrami*. Дубонос, например, в чернопихтарниках «Кедровой Пади» в 1962 и 1963 годах имел численность 8.0 и 3.0 пар/км² соответственно. В липняках же в 1962 году птицы вообще не наблюдались, а в 1963 году обитали с плотностью 0.8 пар/км².

Необходимо отметить ещё одну интересную деталь дисперсности популяций московки и королевской пеночки в горных широколиственных лесах. В районах с хорошо выраженным средневысотным рельефом (300-

600 м над уровнем долин, то есть в пределах вертикального распространения горных широколиственных лесов), с крутыми склонами и чёткими гребнями хребтов обычно птицы на склонах отсутствуют, однако на участках насаждений по гребню хребтов появляются и наблюдаются в таких условиях постоянно. Это очень характерно, например, для заповедника «Кедровая Падь». Московка здесь гнездится. О корольковой пеночке пока можно сказать лишь то, что здесь постоянно отмечаются поющие самцы. Любопытно, что точно так же распределена в горных липняках и дубняках популяция серого личинкоеда *Pericrocotus divaricatus*.

Длиннохвостая неясыть *Strix uralensis*. Эпизодически, лишь в годы высокой численности лесных грызунов, выселяется из хвойно-широколиственных лесов и гнездится во всевозможных лесах, включая и липово-широколиственные. За всё время работы это наблюдалось лишь в 1962 году в лесах заповедника «Кедровая Падь» и в 1967-1968 годах в районе Горно-таёжной станции.

Белогорлый дрозд *Petrophila gularis*. В среднегорной полосе южного Приморья этот вид отмечается лишь на отдельных вершинах сопок не ниже 500-600 м н.у.м. Птицы наблюдались на вершине горы Угловая (около 700 м) в заповеднике «Кедровая Падь» и в верховьях рек Сидими и Мангугай (окрестности этого же заповедника) в условиях сильно расчленённого рельефа с обширными скальными обнажениями и разновозрастными, преимущественно широколиственными лесами.

Такова фауна гнездящихся птиц липово-широколиственных лесов южного Приморья. Список из 42 видов, очевидно, близок к действительному составу, а дополнения, которые в принципе возможны, скорее всего, пополнят вторую категорию населения. Кстати, вероятными претендентами на это место могут быть чеглок *Falco subbuteo* и китайская зеленушка *Chloris sinica*.

Чеглок приводится для широколиственных лесов бассейна Имана (Спангенберг 1965). Обычен, по нашим наблюдениям, в бассейне реки Даубихе, где гнездится в широколиственных с примесью кедра (гнезда на кедрах) лесах сопки по соседству с речными долинами. Однако на крайнем юге Приморья, к югу от Уссурийска, чеглок становится очень спорадичным, и за шесть полевых сезонов нам лишь однажды случилось встретить гнездящуюся пару. Китайская зеленушка единично гнездится в переходной полосе от липняков к долинным лесам.

Как уже отмечалось, современные липово-широколиственные леса юга Дальнего Востока являются производными от хвойно-широколиственных лесов. Интересно, учитывая это, подвергнуть анализу авифауну этой лесной формации. Полученные в последние годы материалы по фауне и в значительной степени по населению птиц основных лесных формаций юга Приморья (от долинных широколиственных лесов до горной темнохвойной тайги) дают вполне реальную основу для этого.

Анализ обнаруживает, что орнитофауна липово-широколиственных лесов является смешанной, отражающей двойственную природу этой формации. И действительно, только в лесах этой формации обитает целый ряд видов, первично связанный с хвойно-широколиственными лесами, более того, создающий ядро орнитофауны этих лесов (Назаренко 1965, с. 257). Ни один из них не найден в коренных широколиственных формациях южного Приморья – долинных ясенево-ильмовых галерейных лесах и дубняках: глухая кукушка *Cuculus optatus*, малый острокрылый дятел *Dendrocopos kizuki*, пищуха, синий соловей *Larvivora cyane*, пёстрый и бледный дрозды, бледноногая пеночка *Acanthopneuste tenellipes*, короткохвостка *Urosphena squameiceps*, большой черноголовый дубонос *Eophona personata* и, локально, московка, корольковая пеночка, обыкновенный дубонос и таёжная овсянка. Всё это – наследие предыдущего сообщества.

С другой стороны, такие виды, как седой дятел *Picus canus*, белобрюхая синица *Parus minor*, ополовник *Aegithalos caudatus*, личинкочел, сизый дрозд и желтогорлая овсянка *Cristememberiza elegans*, отсутствующие в коренных хвойно-широколиственных лесах, отражают «вклад» сообществ долинных широколиственных лесов и дубняков. Причём выходцами из последних, несомненно, является желтогорлая овсянка и, весьма возможно, седой дятел и белобрюхая синица.

Таким образом, авифауна липово-широколиственных лесов юга Дальнего Востока представляет собой агрегатное (сборное) образование. Она сформировалась из элементов нескольких природных комплексов, существующих на этой территории, и здесь мы видим интересное отличие от генезиса самой лесной формации, которая вычленилась из одного (но более сложного) природного комплекса в результате так называемого процесса сегрегации (о термине и явлении см.: Сочава 1946, с. 313).

Процесс становления авифауны липово-широколиственных лесов, очевидно, ещё не закончился. Об этом свидетельствуют непостоянные и, видимо, ценотически несбалансированные видовой состав и население птиц, существование «нетипичных» для широколиственного лесного типа видов – пищухи, бледного и земляного дроздов, синего соловья и др. И вместе с тем даже тот, пока небольшой полевой и литературный материал, которым мы располагаем, свидетельствует о том, что здесь имеет место направленное формирование новой и совершенно оригинальной группировки «широколиственного» типа, и виды этого адаптивного типа: болотная гаичка *Poecile palustris*, белобрюхая синица, сизый дрозд, светлоголовая пеночка *Acanthopneuste coronata* и желтогорлая овсянка, – определяют уже специфику структуры птичьего населения этих лесов.

При формировании птичьего населения липняков происходит заметная перестройка уровней численности. Несомненно, это реакция на новую среду, причём для одних видов она понятна, в отношении боль-

шинства – пока лишь остаётся её констатировать. Например, виды синузий подлеска и лесной подстилки: синий соловей, бледноногая пеночка и короткохвостка, – в липняках снижают свою численность, очевидно, по причине меньшей захламлённости этих лесов и более равномерного и диффузного распределения лесных кустарников. Птицы здесь придерживаются различных западинок, оврагов и долин ключей, где подлесок лучше развит и более сомкнут. В горных липняках «Кедровой Пади» птицы почти исключительно встречаются на участках густейших стелющихся зарослей лимонника и актинидии, которые, в свою очередь, приурочены к местам выхода коренных пород (каменистые развалы).

Почти полное исчезновение популяций московки и корольковой пеночки связано с соответствующим исчезновением популяций хвойных пород, хотя о непосредственных механизмах, связывающих эти виды, можно только строить догадки.

В липняках чётко возрастает численность светлоголовой пеночки. Не исключено, что верхний предел численности этого вида в чернопихтарниках крайнего юга Приморья лимитируется популяцией корольковой пеночки – вида весьма агрессивного, который к тому же много раньше занимает гнездовые участки. С другой стороны, возможно, что уровень населения этого вида контролируется «показателем неморальности» хвойно-широколиственного леса, то есть соотношением хвойных и широколиственных пород в древостоях смешанных лесов (в самом широком понимании этого: структура ярусов, сомкнутость, микроклимат, обилие корма и т.д.). В ряду смешанных лесов с постепенным нарастанием удельного веса хвойных пород – от южных чернопихтарников к так называемым неморальным ельникам – при практически стабильной численности корольковой пеночки уровень населения светлоголовой пеночки неуклонно снижается до нуля. Например, в 8 пунктах, расположенных в хвойно-широколиственных лесах между заповедником «Кедровая Падь» на юге и бассейнами рек Иман и Синтухе – на севере, соотношение уровней численности населения двух этих видов следующее (в скобках – численность корольковой пеночки): 38.8 пар/км² (43.7), 13.2 (33.3); 20.0 (35.2); 12.0 (38.0); 6.6 (23.3); 0.0 (34.5); 0.0 (29.0); 0.0 (29.0).

Примерно такая же картина наблюдается и в вертикальном динамическом ряду хвойно-широколиственных лесов. В нижней части этого лесного пояса (до 400 м н.у.м.) популяция светлоголовой пеночки распределена по всему массиву насаждений. Выше – только в насаждениях по долинам горных речек и ключей. На высотах 600-700 м популяция полностью выклинивается. Однако если смешанный лес сменяется вторичным широколиственным, птицы, по наблюдениям на крайнем юго-западе Приморья, достигают наибольших вершин, имеющих в этой части края – 950-1000 м.

II

Рассматриваемый процесс смены и формирования сообщества липово-широколиственных лесов нет, видимо, оснований квалифицировать как принципиально отличный от природных (вековых) смен. И действительно, роль привходящего фактора очень ограничена: происходит постепенное уничтожение популяции вида-эдификатора коренного сообщества (чёрной пихты или кедра). Все остальные процессы: перестройка структуры фитоценоза и связанные с этим динамические явления в фауне протекают уже без вмешательства этого фактора, то есть естественным путём. Специфика здесь, видимо, лишь в скорости смены. Кстати, о скорости трансформации хвойно-широколиственных лесов в липняки. Для чернопихтарников и кедровников южного Приморья в связи с большим участием в насаждениях широколиственных пород повальные верховые пожары почти совершенно не свойственны. По крайней мере они очень локальны. Разрушение хвойно-широколиственных лесов происходит постепенно, частично путём выборочных по кедру и пихте рубок, но главным образом под воздействием эпизодических низовых пожаров, которые нацело уничтожают подрост хвойных пород и ослабляют взрослые деревья. Если судить по состоянию современных лесов предгорной полосы южного Приморья, то процесс трансформации чернопихтарников и кедровников в липняки растягивается на многие десятки лет. Причём любая стадия этого процесса представляет собой лесное сообщество. Необходимо далее отметить, что пожароопасный период в лесах этой территории приходится на ранневесенние месяцы и на позднюю осень. Поэтому никаких катастроф местная авифауна не претерпевает на протяжении всего ряда трансформации этих лесов.

Таким образом, здесь мы видим своеобразное моделирование явления, о наличии которого в природе можно судить лишь по косвенным или сравнительным данным. Поэтому изучение таких длительно протекающих и сравнительно однотипных по характеру экологической среды «антропогенных» смен представляет исключительный интерес для познания некоторых особенностей формирования природных сообществ. На двух вопросах, имеющих отношение к только что сказанному, мы и остановимся.

Рассмотрим ту часть птичьего населения липово-широколиственных лесов, которая непосредственно унаследована от предыдущего коренного сообщества. Перечень, но не полный, этих видов с указанием численности дан в таблице 3. Из этой таблицы видно, что в липняках виды в той или иной степени меняют уровни численности. Очевидно, здесь формируются самостоятельные ценопопуляции – в понимании К.В. и Л.В. Арнольди (1963, с. 80). С другой стороны, ценопопуляции одних и тех же видов коренных и производных лесов территориально не разобщены и, по существу, представляют собой генетически единые, так называемые

местные популяции. Последнее особенно чётко видно для тех видов, у которых уровни численности в коренных лесах двух стационаров заметно или даже значительно отличаются: глухая кукушка, малый острокрылый дятел, светлоголовая и бледноногая пеночки, короткохвостка, большой черноголовый дубонос и таёжная овсянка. Численность этих видов в липняках, таким образом, вероятно, была «задана» предшествующей ценопопуляцией коренного местообитания и ныне контролируется ею. И нередко вторичные ценопопуляции по уровню численности ближе к территориально смежной ценопопуляции коренного местообитания, чем друг к другу. Последнее обстоятельство позволяет высказать предположение, что формирование производной ценопопуляции, то есть приспособление части местной популяции к новым экологическим условиям, происходит без генетической её перестройки, следовательно, без отбора. Имеет ли место в данном случае так называемая экологическая пластичность или же новая среда не предъявляет принципиально новых требований к популяции вида – в данном случае не является важным. Существенно то, что эта популяция, не меняя своего топографического положения (и, видимо, генетической конституции), так сказать, *in situ* оказалась в условиях нового сообщества.

Таблица 3. Численность населения некоторых птиц в коренных и производных лесах южного Приморья, пар/км²

Вид	Заповедник «Кедровая Падь»		Супутинский заповедник и Горно-таёжная станция	
	Чернопихтарник	Липняк	Чернопихтарник	Липняк
Глухая кукушка	1.7	0.8	1.5	0.5
Белоспинный дятел	11.0	10.0	8.0	10.3
Малый острокрылый дятел	4.7	6.7	3.3	5.0
Сойка	3.2	3.2	2.3	1.7
Поползень	28.4	25.4	38.0	26.0
Ширококлювая мухоловка	12.2	6.6	18.0	32.0
Синий соловей	19.1	21.6	24.3	19.8
Светлоголовая пеночка	27.7	45.7	12.0	26.0
Бледноногая пеночка	19.7	12.0	1.5	2.0
Короткохвостка	19.4	6.6	28.0	19.2
Большой черноголовый дубонос	5.7	1.7	8.3	8.8

Можно привести ряд примеров, где, очевидно, подобное явление имеет место. Подавляющая часть современных дубовых лесов южного Приморья является производной от кедрово- и чернопихтово-дубовых лесов (Попов 1961; Попов, Васильев 1961). Причём «механизм» образования этой формации такой же, как и формации липняков. Ценопопуляции рябчика *Tetrastes bonasia*, вальдшнепа *Scolopax rusticola*, белоспинного дятла *Dendrocopos leucotos*, поползня *Sitta europaea*, болотной гаички, ширококлювой *Muscicapa latirostris* и синей *Niltava cyanomelana* мухоловок и некоторых других обитателей вторичных дубовых ле-

сов сложились *in situ*. Назовём это (чисто провизорно) явлением пространственной (территориальной) стационарности видовых популяций.

При вековых сменах природных сообществ, особенно в тех случаях, когда не происходит кардинальной (с точки зрения реакции вида) перестройки среды обитания, это явление может, очевидно, в большей или меньшей степени определять состав вновь возникающего сообщества.

Исследования авифаун кедрово- и чернопихтово-широколиственных лесов, проведённые в южном Приморье, обнаружили крайнее сходство фаун птиц этих лесных формаций и по составу, и по структуре населения (Назаренко 1968). Между тем палинологические (Нейштадт 1957) и зоогеографические (Куренцов 1958, 1965) данные свидетельствуют о том, что со второй половины голоцена и по настоящее время происходит «отступление» к югу (и по вертикали) формации чернопихтарников с соответствующим «наступлением» кедрово-широколиственных лесов. По существу, здесь происходит процесс поглощения первого комплекса вторым, и смена эдификаторов есть одна из основных деталей этого процесса. Так или иначе, но это две разные формации – с точки зрения ботаников* и две эколого-ландшафтные подзоны маньчжурской фауны – с точки зрения зоогеографа А.И.Куренцова (1952, 1965). Очевидно, авифауна чернопихтарников на месте «вошла» под полог кедровников, практически не претерпев ни пространственной, ни структурной перестройки. Более того, целый ряд видов, населяющих хвойно-широколиственные леса, в равной степени обитает и в пихтово-еловых, причём для некоторых из них пока не удалось констатировать и заметного различия в уровнях численности.

Палеогеографические данные (Чемяков 1961; Гроссет 1962; Соловьёв, Зданская 1962; Беспалый, Зданская, Соловьёв 1967; Лавренко 1967; Караулова и др. 1968) свидетельствуют о неоднократных и весьма значительных сдвигах в распространении и распределении лесной растительности на юге Дальнего Востока в течение плейстоцена. Из этих данных следует, что даже в южном Сихотэ-Алине современным хвойно-широколиственным лесам топографически и ценотически предшествовали таёжные пихтово-еловые леса. Таким образом, можно допустить, что те виды птиц, которые ныне существуют в обоих типах лесных формаций и которые (на основании таксономического и ареалогического анализа) являются древними и перманентными обитателями Дальнего Востока: рябчик, глухая кукушка, московка, пухляк *Poecile montanus*, поползень, пищуха, синий соловей, пёстрый, сибирский *Geokichla sibirica* и бледный дрозды, бледноногая пеночка, таёжная овсянка и др., очевидно, вошли в современное сообщество хвойно-широколиственных лесов в качестве членов сообщества пихтово-еловых лесов. И, наоборот, при наступ-

* Скорее всего – это суперформация, представляющая собой «двухформационный» континуум.

лении похолодания, что, в частности, имеет место в настоящую геологическую эпоху, взаимоотношения орнитофаун этих лесных формаций приобретают противоположный характер. Между прочим, здесь возникает интересная побочная ситуация. К этим видам, а к ним необходимо добавить ещё тетеревятника *Accipiter gentilis*, длиннохвостую неясыть, ширококрылую кукушку *Hierocossyx fugax* и желну *Dryocopus martius*, альтернативная зоогеографическая характеристика: элементы или таёжной, или неморальной* фауны – принципиально неприложима. А отсюда следует, что хотя и существуют настоящие таёжные фаунистические элементы (то есть виды, экологически и географически строго связанные с классом пихтово-еловых формаций) – дикуша *Falci pennis falci pennis*, мохноногий *Aegolius funereus* и воробьиный *Glaucidium passerinus* сычи, кукушка *Perisoreus infaustus*, таёжная мухоловка *Ficedula mugimaki*, синехвостка *Tarsiger cyanurus*, желтоголовый королёк *Regulus regulus* и некоторые другие, противопоставлять в целом авифауны пихтово-еловых и хвойно-широколиственных лесов как принадлежащие к разным и самостоятельным зоогеографическим и фаунистическим типам (Штегман 1938; Куренцов 1965), в принципе невозможно.

Интересный пример того, насколько в отличающихся условиях оказываются популяции вида в разных частях ареала вследствие пространственной стационарности, даёт белогорлый дрозд.

В южном Приморье популяция этого вида связана главным образом с гребнями хребтов и крутыми склонами сопок – с местами, где выходы коренных пород, ветробои и пожары создают локальную нарушенность или фрагментарность лесных насаждений. В подобных физиономических условиях популяция существует в окружении пихтово-еловых, хвойно-широколиственных и дубово-широколиственных с куртинами могильной сосны лесов или же вторичных дериватов этих коренных формаций. В северном Сихотэ-Алине и Верхнем Приамурье это уже разные варианты лиственнично-еловых или сосново-дубово-лиственничных лесов и их вторичные производные (Спангенберг 1960, с. 141; Нейфельдт 1966, с. 132). Наконец, в верховьях реки Зеи и в Восточном Забайкалье популяция белогорлого дрозда существует в окружении чистых лиственничников или их пирогенных производных (Штегман 1931, с. 207; Шулпин 1931а, с. 276; Гладков 1954, с. 490; Нейфельдт 1966, с. 133; Измайлов 1967, с.: 144).

Едва ли в данном случае имело место активное расселение вида на территории со столь различающимися природными и экологическими условиями. Этому противоречит спорадизм и низкая численность вида в северо-западной части ареала, что отмечается некоторыми из цитированных выше авторов. Несомненно, что северные популяции *in situ* ока-

* Неморальная фауна – фауна хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (Назаренко 1965).

зались в условиях резко отличной лесной и экологической среды. Эта мысль, кстати, в общей форме была высказана ещё Л.М.Шульпиным (1931a, с. 278). Правда, этот автор допускал, что современная северная часть ареала белогорлого дрозда сохраняет неизменным своё простирание с третичного периода. Едва ли это соответствовало действительности, принимая во внимание палеогеографическую обстановку ледниковых эпох на этой территории. Скорее всего, расселение к северу произошло в период термического оптимума голоцена, когда целая свита неморальных древесных и кустарниковых видов продвинулась далеко к северу (Нейштадт 1957; Ганешин 1960; Троссет 1962). Последовавшая затем деградация и «отступление» к югу неморальных, да и охотских флористических элементов привели к тому, что белогорлый дрозд у своей современной северной и северо-западной границы ареала оказался в окружении совершенно чуждой ему лиственничной тайги.

Ещё более разительный пример в плане рассматриваемого явления представляет овсянка-дубровник *Hypocentor aureola*. Современные ценоотические связи этого вида с травяной и кустарниково-травяной растительностью лугов и болот общеизвестны. Вместе с тем анализ истории ландшафта, в условиях которого ныне существует вид – в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке – и обнаруженные в последнее время на этой же территории отдельные популяции с «абберрантными» ценоотическими связями – заболоченные лиственничные леса – заставляют считать, что дубровник сравнительно недавно и явно вторично оказался в условиях открытых травяных сообществ. Не исключено, что два эти процесса: формирование травяных мезофильных сообществ и «освоение» их популяциями дубровника, – происходили одновременно. Рассмотрим этот вопрос применительно к югу Дальнего Востока.

В Уссурийском крае дубровник приурочен к широким долинам рек в их нижнем и отчасти среднем течении, низменному морскому побережью и Приханкайской равнине, где населяет луга и травяные кочкарниковые болота с куртинами кустарников или без таковых. Необходимо отметить одну интересную деталь распространения дубровника на этой территории. Птицы почти не проникают на вторично возникшие, причём подчас весьма обширные пространства лугов и болот в широких долинах среднего и верхнего течения рек, сохраняя почему-то первичное кружево ареала. Это, между прочим, резко отличает дубровника от живущей бок о бок с ним ошейниковой овсянки *Emberiza fucata*, которая весьма энергично расселяется на подобные вторичные открытые пространства, проникая на водоразделы и плато. И то и другое наблюдается по всему югу Приморья, и судя по литературе (Спангенберг 1965; Кулешова и др. 1965), имеет место и в более северных районах.

Для понимания эволюции ландшафта, с которым ныне связан дубровник, совершим экскурс в его недавнюю историю. Палеогеографиче-

ские и ботанико-географические данные свидетельствуют о том, что на юге Дальнего Востока почти всем первичным травяным болотам и сырым вейниковым лугам широких речных долин ещё в начале голоцена топографически предшествовали мари и заболоченные лиственничные леса. В бассейне нижней Усури и далее к северу подобный ландшафт в долинах рек существует и в настоящее время (Колесников 1947; Карпенко 1964; Куренцова 1965). По крайней мере в начале голоцена (около 10 тыс. лет тому назад) лиственничники ещё существовали в низовьях реки Суйфун. На это указывает торфяник в долине реки Лянчихе под Владивостоком (Нейштадт 1957, с. 168). И в настоящее время в южном Приморье сохранились многочисленные изолированные массивы лиственничных лесов, приуроченные к долинам рек, межгорным депрессиям и плато. Их уже много в бассейне Имана (Шишкин 1933, с. 168; Колесников 1956). Они описаны в бассейне реки Синтухе и на Шуфанском плато (Шишкин 1934). Это – западные районы южного Приморья. Крупный массив существует в истоках реки Улахе (Шишкин 1933). В недавнее время два небольших массива описаны на Майхе-Даубихинском плато (Розенберг 1951). Наконец, в Северо-Восточном Китае лиственничники существуют в межгорных депрессиях Чанбайшаня (Wang 1961, р. 41). Причём это не просто массивы лиственницы, а лиственничные ценозы с идентичным флористическим составом и однотипной геоботанической структурой – по крайней мере для Приморья. Косвенным свидетельством существования лиственничников не только в долинах рек предгорий, но и на Приханкайской равнине может служить спорадичное и в то же время очень широкое современное распространение на этой территории берёзки овальнолистной *Betula ovalifolia* (Огуреева 1966, с. 43) – характернейшего компонента заболоченных лиственничников и марей*.

Анализ восстановленного растительного покрова бассейна Нижнего Амура (Карпенко 1964, с. 1416) указывает на то, что в условиях сосуществования лиственничной и пихтово-еловой тайги на юге Дальнего Востока первично лиственничники приурочены только к заболоченным площадям элювиальных равнин и межгорных депрессий. Поэтому современные реликтовые массивы лиственничников и их отдельные флористические компоненты свидетельствуют не только о былом широком и сплошном распространении лиственничных лесов в южном Приморье, но и о том, что это были, в частности и леса речных долин†. Таким образом, в конце плейстоцена – начале голоцена заболоченные части долин

* На существование на Приханкайской равнине во время последнего оледенения суровых климатических условий и ландшафта типа северных редколесий указывает современная реликтовая популяция сибирского конька – *Anthus gustavi menzbieri* Schulpin, 1928.

† По-видимому, необходимо допустить возможность одновременного распространения лиственницы и по верхней границе леса, что наблюдается местами в среднем Сихотэ-Алине и чётко выражено в Чанбайшане (Wang 1961, р. 36). Но среднегорный пояс в любом случае был занят темнохвойными или смешанными лесами.

таких рек, как Суйфун, Даубихе, Улахе, Уссури, Иман и т.п., были заняты лиственничными лесами на всём протяжении. В равной мере как и соответствующие места Приханкайской равнины. А именно к этим частям речных долин и равнины приурочено современное население дубровника. Обитание дубровника на сфагновых болотах с редкой порослью угнетённой лиственницы и кустарниковой берёзкой (мари) отмечается рядом авторов (Шульпин 1931б, с. 478; Гизенко 1955, с. 239; Воробьёв 1963, с. 193; и др.). Более того, К.А.Воробьёв совершенно определённо указывает на обитание дубровника в тайге: «...нам было очень странно и непривычно, – пишет он (Там же, с. 193), – слышать в тайге пение дубровников». К сожалению, этот автор не уточнил, что же представляла собой эта тайга. На обитание дубровника в долинных разреженных лиственничниках Витимского плато указывает И.В.Измайлов (1967, с. 170; см. также: Измайлов, Ханхасаев 1959, с. 120; Измайлов, Старков 1961, с. 76). В свете этих данных представляют исключительный интерес обнаруженные нами крошечные популяции дубровника в реликтовых лиственничниках южного Сихотэ-Алиня. В 1964-1968 годах такая популяция была обнаружена и наблюдалась в лиственничнике в истоках Улахе (межгорная депрессия, 600 м н.у.м., площадь массива 25 км²). В 1966-1968 годах такая же популяция была найдена и обследована в истоках Имана (лиственничный массив в верховьях Красной Речки близ водораздела с рекой Тетюхе, высота местности 700 м). Замечательно, что птицы из этих популяций ведут себя как лесные и практически полностью игнорируют участки вторичных вейниковых лугов, существующих ныне в окрестностях массивов лиственницы на старых гарях и лесосеках. Особенно ярко это проявляется у популяции в истоках реки Улахе, территория которой сравнительно слабо затронута хозяйственной деятельностью человека.

Перед нами, несомненно, реликтовые популяции с реликтивными же ценоотическими связями.

У южной границы ареала на севере полуострова Корея дубровник, по свидетельству О.Остина (Austin 1948, p. 261), обитает в «горах». Чэнь Пэн (1963, с. 657) указывает следующие высотные пределы распространения популяции этого вида в горах Чанбайшаня: 500-900 м н.у.м. Это те уровни высот, к которым, судя по описанию Вона (Wang 1961, p. 41), приурочены заболоченные лиственничники межгорных депрессий Чанбайшаня. Кстати, подобные массивы лиственницы существуют и в восточной части Чанбайшаня, на территории Корейской Народно-Демократической Республики.

Итак, связи дубровника с ландшафтом заболоченных лиственничных лесов на юге Дальнего Востока несомненны. Более того, география и того и другого обнаруживает много общего и за пределами этой территории. Всё это, а также некоторые особенности распространения и

миграций островных популяций, позволяют высказать предположение, что этот вид был первично связан с ландшафтом заболоченных лиственничных лесов и редколесий, вместе с которым он и появился на юге Дальнего Востока, материкового и ныне островного.

По-видимому, в период господства в Приморье лиственничных лесов дубровники населяли долины рек на всём их протяжении. Последовавшая затем деградация этого ландшафта в результате потепления климата (а она началась с наиболее низких гипсометрических уровней, то есть с низовьев рек и Приханкайской равнины) привела к тому, что части популяции этого вида, приуроченные к низовьям рек и равнине, *in situ* оказались в окружении кустарниково-травяных сообществ и полностью утратили видимую связь с лесом*. Лиственничники межгорных депрессий и невысоких плато в силу особенностей положения и местного климата пережили на месте все климатические и ландшафтные перемены голоцена, сохранив до нашего времени свой «плейстоценовый» облик, среду и целую свиту видов, в высшей степени чуждых окружающему ландшафту пихтово-еловых и хвойно-широколиственных лесов. В числе этих видов находится и дубровник.

Возвращаясь к разбираемому явлению пространственной стационарности, отметим, что упомянутая выше реликтовая популяция сибирского конька *Anthus gustavi menzbieri* – также интересное свидетельство этой установленной закономерности.

Не исключено, что именно таков механизм «проникновения» в лесотундру и даже кустарниковую тундру целого ряда лесных птиц: чёрной вороны *Corvus corone orientalis*, глухой кукушки, дроздов – Науманна *Turdus naumanni*, рябинника *T. pilaris* и белобровика *T. iliacus*, пеночек – веснички *Phylloscopus trochilus*, зарнички *Ph. inornatus*, таловки *Ph. borealis* и ряда других видов.

Регрессия северной границы леса в настоящую геологическую эпоху – твёрдо установленный факт. Очевидно, темпы деградации лесов у их северной границы и, соответственно, северных частей популяций лесных птиц – различны, что и создаёт иллюзию проникновения этих популяций в лесотундру†.

По всей видимости, пространственная стационарность популяций может проявляться и в более широком, географическом плане. Недавно Б.К.Штегманом (1966, с. 268) было обращено внимание на то, что современная лиственничная тайга Восточной Сибири по существу не имеет

* Нам неоднократно в гнездовое время случалось наблюдать дубровника в галерейных широколиственных лесах речных долин, где птицы кормились высоко в кронах, прилетая сюда с соседних лугов. Это отмечает и Е.П.Спангенберг (1965, с. 174). Любопытно, что ошейниковую овсянку, которая живёт бок о бок с дубровником, в подобной обстановке наблюдать не приходилось. Замечательно, что птицы из реликтовых лесных популяций часто кормились в кронах лиственниц, причём на очень большой высоте. На всё это специально обращалось внимание. Не следует ли подобное «аберрантное» поведение птиц луговых популяций расценивать как проявление экологической реверсии?

† Это не исключает, конечно, возможности и активного вселения в лесотундру лесных птиц.

присущей только ей специфической таёжной авифауны. Всё, что есть в ней, в равной степени присуще и пихтово-еловой тайге.

Среди ботанико-географов, насколько известно, не существует разногласий в вопросе о большей древности пихтово-елового (темнохвойного) таёжного типа по сравнению с лиственничным. Различны у этих типов флорогенетические корни и география. В северо-восточной Азии лиственничная тайга территориально сменила темнохвойную и приобрела зональный статус лишь в четвертичном периоде, и «темнохвойная» таёжная фауна птиц на месте вошла в состав лиственничных ценозов. Таким же способом таёжная авифауна оказалась под «пологом» каменноберёзовых лесов Камчатки.

Итак, явление пространственной (территориальной, географической) стационарности популяций имеет место как при частных экологических или вековых сменах, так и при генезисе так называемых зональных комплексов. Интересное само по себе, оно, в частности, даёт рациональное объяснение некоторым фактам и явлениям. Остановимся на одном.

Существование популяций в различном экологическом окружении в разных частях ареала известно для очень большого числа видов. Эта закономерность была обобщена как «принцип смены местообитаний наземными организмами» (Бей-Биенко 1966). Однако автор обобщения не разобрал механизмов этого явления, по крайней мере, для позвоночных. Можно допустить, что применительно к теплокровным позвоночным этот феномен есть следствие географической стационарности популяций. По крайней мере, для ряда случаев эта гипотеза наиболее вероятна.

Стационарность популяций в любой форме должна, по-видимому, рассматриваться как пространственное проявление ещё более общей закономерности: относительной автономности видовых популяций от факторов ценотической и географической среды. Эта автономность, которая в геоботанике формулируется как «индивидуалистическая гипотеза», лежит в основе концепции пространственного континуума растительных сообществ.

Рассмотрим ещё одну интересную закономерность, присущую, по-видимому, большинству современных природных сообществ. Речь пойдёт о существовании различий, подчас очень значительных, в экологическом характере или генезисе отдельных систематических компонентов, входящих в единое сообщество. Этот феномен имеет различное проявление и масштаб. При анализе авифауны липово-широколиственных лесов (раздел I) был отмечен строгий сегрегатный характер флористической (геоботанической) составляющей сообщества липняков и агрегатный (сборный) характер орнитологической составляющей этого же сообщества.

Флора и энтомофауна формации чернопихтово-широколиственных лесов Приморья обладают рядом отличий от таковых формации кедрово-широколиственных лесов. Из них необходимо отметить большую

видовую насыщенность этих двух систематических компонентов чернопихтарников сравнительно с кедровниками и существование целого ряда так называемых верных видов (и прежде всего пихты чёрной – эдификатора формации), многие из которых к тому же обладают южной географической ориентацией. Все это даёт основание для выделения чернопихтарников в самостоятельную лесную формацию. Фауна, точнее энтомофауна, чернопихтарников также выделяется в самостоятельное эколого-ландшафтное образование (Куренцов 1952, 1965). Однако тщательное исследование авифаун этих лесных формаций обнаружило их практически полную идентичность и по видовому составу, и по структуре населения, причём авифауна чернопихтарников полностью лишена всех тех особенностей, которые присущи флоре и энтомофауне этих лесов (Назаренко 1968). Таким образом, если не ставить под сомнение истинность критериев, на основе которых выделяются лесные формации, придётся признать, что двум лесным формациям соответствует лишь одна «орнитоформация».

Крайне интересно в свете рассматриваемого явления проанализировать отношения таёжной и неморальной растительности и авифаун – на примере Сихотэ-Алиня. Если «забыть», что сказано по этому предмету Б.К.Штегманом (1938) и А.И.Толмачёвым (1954) и рассмотреть существующие взаимоотношения между этими комплексами, так сказать, в номинальном виде (даём более строгую формулировку задачи: речь идёт о выяснении существующих ныне пространственных соотношений популяций видов-эдификаторов с сопутствующей им свитой ингредиентов с одной стороны и популяций птиц – с другой), то картина приобретает следующий вид. Несмотря на то, что между современными хвойно-широколиственными и пихтово-еловыми лесами Сихотэ-Алиня имеется полный континуум (в южном Сихотэ-Алине площадь континуума не менее площади «чистых» ельников), крайние звенья его отличаются весьма значительно и по флоре, и по геоботанической структуре. По существу, между ними почти нет ничего общего.

В авифауне этих лесов наблюдается следующее. Даже если принять за основу таёжной фауны только птичье население горных папоротниково-моховых ельников (типичная и «центральная» группа в пределах пихтово-еловой формации; в упомянутом выше лесном континууме она – крайний антипод хвойно-широколиственных лесов), то из примерно 25 гнездящихся видов этих ельников не менее 15 видов широко населяют и хвойно-широколиственные леса. Интересно, что некоторые виды, которые принято считать типично таёжными: трёхпалый дятел *Picoides tridactylus*, таёжная мухоловка, соловей-свистун *Pseudaedon sibilans* и серый снегирь *Pyrrhula cineracea*, – в гнездовое время приурочены главным образом не к типичным ельникам, а к переходной полосе от последних к хвойно-широколиственным лесам. Таким образом, фауна птиц

пихтово-еловых лесов сложена из общей с авифауной хвойно-широколиственных лесов основы, удельный вес которой по числу видов составляет не менее 60% (перечень этих видов дан выше), плюс много меньшее число так называемых верных видов. Причём две эти «фауны» образуют единое население (сообщество).

Итак, сравнительный анализ пространственных соотношений популяций растений и птиц двух лесных комплексов обнаруживает значительное несовпадение. Ботанические компоненты пихтово-еловых и хвойно-широколиственных лесов образуют чётко интегрированные и альтернативные пространственные образования. Хорошо выраженная флористическая и фитоценотическая «замкнутость» этих лесов вполне допускает интерпретировать её как свидетельство принадлежности этих формаций к разным ботанико-географическим типам (а современный континуум между ними расценивать как «вторичную интерградацию»).

Ничего подобного в орнитологических составляющих этих лесных формаций не наблюдается. Ценотическая замкнутость здесь отсутствует полностью. А фаунистическая замкнутость (под этим термином мы подразумеваем фауну так называемых верных видов) выражена не в большей степени, чем, скажем, этот же показатель у авифаун хвойно-широколиственных и дубово-широколиственных лесов при сравнении их между собой. Причём нет теоретических оснований полагать, что в прошлом фаунистическая и ценотическая замкнутость авифауны пихтово-еловой формации могла быть большей. И поэтому, очевидно, нет оснований относить таёжную авифауну к особому фаунистическому и зоогеографическому типу. По нашему мнению, таёжная авифауна представляет собой лишь одну из эколого-региональных «форм существования» единой лесной фауны.

Птичье население пихтово-еловых и хвойно-широколиственных лесов связано между собой ещё более полным континуумом. Причём интересно то, что этот континуум в пространстве не совпадает полностью с геоботаническим континуумом, а несколько «сдвинут» в сторону ельников. Так, птичье население папоротниково-моховых ельников с небольшой примесью кедра в условиях плато (700-800 м н.у.м.) типологически (фауна и число видов, их численность и биомасса) представляет собой ещё население переходного типа с заметным преобладанием черт населения хвойно-широколиственного леса, в то время как сами эти леса принадлежат уже пихтово-еловой формации (наши ещё не опубликованные материалы, полученные в верховьях реки Иман). Резко различен генезис орнитологической и флористической компонент современной лиственничной тайги, что отмечалось выше.

Заканчивая обсуждение этого раздела, уместно остановиться на одном важном теоретическом положении. Недавно В.Н.Тимофеев-Ресовский и А.Н.Тюрюканов (1966), теоретически обосновывая биогеоценоз

как элементарное биохорологическое подразделение биосферы, определили его через его же границы. Однако приведённые выше примеры, число которых можно умножить, свидетельствуют о том, что в реальных природных условиях не существует границ, которые были бы универсальны и равнозначны для всех видовых популяций, существующих в данных пространственных пределах и входящих в одно сообщество. Игнорирование этого с неизбежностью приводит к «навязыванию» популяциям (а следовательно, и сообществу) границ там, где они в действительности для них не существуют. В качестве иллюстрации того, что подобная ситуация действительно имеет место, можно сослаться на схему эколого-зоогеографической типологии, недавно предложенную Н.Ф.Реймерсом (1966). В этой схеме «системой отсчёта» для основной зоотипологической единицы – зооформации – служит растительная формация. А один элементарный фаунистический комплекс (наименьшая типологическая единица в схеме Н.Ф.Реймерса) отличается от другого несколькими или даже одним постоянно размножающимся видом. Иначе говоря, границей подобного комплекса (Там же, с. 16, говорит о перерыве постепенности) служит предел распространения нескольких или даже одной (!) видовой популяции. Причём из контекста его работы следует, что население каждого элементарного комплекса может состоять из нескольких десятков видовых популяций птиц и млекопитающих.

Любое сообщество, как известно, состоит из большого числа «индивидуалистических» видовых популяций. Численность и пространственная дисперсность их варьируют в громадных пределах (микроорганизмы, растения, крупные позвоночные). «Оконтурить» подобное сообщество единой, действительной и равнозначной границей принципиально невозможно. Теоретическая же правомочность подхода, когда пространственные пределы сообщества задаются «исходя из распространения наиболее типичных видов» (в частности, так называемых видов-эдификаторов), или с позиций «наибольшей характерности» или «существенности» границ, ещё никем строго не обосновывалась. Короче говоря, явления, адекватного понятию «единой и существенной границы» в природе не существует (применительно к разбираемой здесь ситуации). И потому критерий границ не является оперативным и не может входить в определение сообщества. По-видимому, биогеоценоз, как строго выдержанное теоретическое понятие, можно мыслить только типологически. Пространственные границы его неопределённы и всегда задаются априорно. Поэтому они не могут и не должны входить в теоретическую характеристику биогеоценоза.

Л и т е р а т у р а

Арнольди К.В., Арнольди Л.В. 1963. О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объёме // *Зоол. журн.* 42, 2: 161-183.

- Бей-Биенко Г.Я. 1966. Смена местообитаний наземными организмами как биологический принцип // *Журн. общ. биол.* **27**, 1: 5-21.
- Белопольский Л.О. 1950. Птицы Судзухинского заповедника (воробьиные и ракшеобразные) // *Памяти академика П.П.Сушкина*. М.; Л.: 360-406.
- Беспалый В.Г., Зданская Г.Г., Соловьёв В.В. 1967. Стратиграфия четвертичных отложений Сахалина и сопредельных районов материка по данным спорово-пыльцевого анализа // *Тр. ВСЕГЕИ*. Нов. сер. **145**, 6: 202-228.
- Васильев Н.Г. 1965. Леса заповедника «Кедровая Падь» // *Лесоводственные исследования на Дальнем Востоке*. Владивосток: 97-140.
- Воробьёв К.А. 1954. *Птицы Уссурийского края*. М.: 1-360.
- Воробьёв К.А. 1963. *Птицы Якутии*. М.: 1-336.
- Ганешин Г.С. 1960. О проявлении послеледникового климатического оптимума в районе Охотского моря // *Информ. сб. ВСЕГЕИ* **29**: 15-22.
- Гизенко А.И. 1955. *Птицы Сахалинской области*. М.: 1-328.
- Гладков Н.А. 1954. Семейство дроздовые Turdidae // *Птицы Советского Союза*. М., **6**: 398-621.
- Гроссет Г.Э. 1962. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // *Бюл. МОИП*. Отд. биол. **67**, 3: 94-109.
- Измайлов И.В. 1967. *Птицы Витимского плоскогорья*. Улан-Удэ: 1-305.
- Измайлов И.В., Ханхасаев В.К. 1959. О птицах Муйской долины // *Краевед. сб. Бурят. фил. Геогр. общ-ва СССР* **4**: 112-128.
- Измайлов И.В., Старков И.А. 1961. Зоологические исследования в южной части Витимского плоскогорья в 1960 году // *Краевед. сб. Бурят. фил. Геогр. общ-ва СССР* **6**: 70-93.
- Караулова Л.П., Короткий А.М., Назаренко Е.М., Фёдорова Л.А. 1970. К характеристике климата Сихотэ-Алиня в антропогене // *Зап. Приморск. фил. Геогр. общ-ва СССР* **26**, 27.
- Карпенко А.С. 1964. География растительного покрова бассейна Нижнего Амура // *Бот. журн.* **49**, 10: 1408-1420.
- Колесников Б.П. 1947. Лиственничные леса Средне-Амурской равнины // *Тр. ДВ базы АН СССР*. Сер. биол. **1**: 3-80.
- Колесников Б.П. (ред.). 1956. *Геоботаническая карта Приморского края*. 1:500000.
- Колесников Б.П. 1961. Растительность // *Дальний Восток*. М.: 183-245.
- Колесников Б.П., Куренцова Г.Э., Иванова И.Т., Покровская Т.П., Воробьёв Д.П., Розенберг В.А. 1959. Итоги геоботанического картирования Советского Приморья // *Биологические ресурсы Дальнего Востока*. М.: 7-26.
- Кулешова Л.В., Матюшкин Е.Н., Кузнецов Г.В. 1965. Орнитогеографический очерк хребта Хехцир (Приамурье) // *Орнитология* **7**: 97-107.
- Куренцов А. И. 1952. Что такое маньчжурская фауна? // *Тр. Ленингр. общ-ва естествоиспыт.* Отд. зоол. **71**, 4: 214-237.
- Куренцов А.И. 1958. Об изменениях ареалов некоторых маньчжурских животных, вызванных историческими причинами // *Проблемы зоогеографии суши*. Львов: 112-120.
- Куренцов А.И. 1965. *Зоогеография Приамурья*. М.; Л.: 1-156.
- Куренцова Г.Э. 1965. *Растительный покров приуссурийской части бассейна Среднего Амура*. Владивосток: 1-72.
- Лавренко Е.М. 1967. О термофильных лесных реликтах на Русской равнине, Южном Урале и в Сибири и о перигляциальной растительности // *Бот. журн.* **52**, 3: 405-412.
- Назаренко А.А. 1965. Типы ценоотических реликтов и ландшафтная структура неморальной орнитофауны юга материкового Дальнего Востока // *Новости орнитологии*. Алма-Ата: 256-258.
- Назаренко А.А. 1968. Птицы чернопихтово-широколиственных лесов и южных кедровников // *Биогеоэкологические исследования в лесах Приморья*. М.; Л.: 134-149.
- Наумов Р.Л. 1965. Методика абсолютного учёта птиц в гнездовой период на маршрутах // *Зоол. журн.* **44**, 1: 81-94.
- Нейфельдт И.А. 1966. Лесные «каменные» дрозды // *Тр. Зоол. ин-та АН СССР* **39**: 120-184.

- Нейштадт М.И. 1957. *История лесов и палеогеография СССР в голоцене*. М.: 1-404.
- Огуреева Г.Н. 1966. К географии кустарниковых берёз Дальнего Востока // *Вести. Моск. ун-та. Сер. биол.* 6: 35-52.
- Попов Н.А. 1961. Место дубняков в сложении растительного покрова южного Приморья // *Материалы 2-й науч. конф. молодых специалистов*. Владивосток, 1: 25-30.
- Попов Н.А., Васильев Н.Г. 1961. Материалы к классификации дубняков южного Приморья // *Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока* 3: 153-184.
- Реймерс Н.Ф. 1966. *Птицы и млекопитающие южной тайги Средней Сибири*. М.; Л.: 1-420.
- Розенберг В.А. 1951. Лиственница Комарова (*Larix komarovii* В.Кolesn.) в южном Сихотэ-Алине // *Комаровские чтения*. Владивосток, 3: 43-65.
- Соловьёв В.В., Зданская Г.Г. 1962. Стратиграфия голоцена Южного Приморья и Сахалина (по данным спорово-пыльцевого анализа) // *Информ. сб. ВСЕГЕИ* 52: 49-59.
- Сочава В.Б. 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М.; Л., 2: 283-320.
- Спангенберг Е.П. 1940. Наблюдения над распространением и биологией птиц в низовьях реки Имана // *Тр. Моск. зоопарка* 1: 77-136.
- Спангенберг Е.П. 1960. О редких и интересных птицах среднего течения Хунгари и верхней Удоми // *Охрана природы и озеленение* 4: 135-143.
- Спангенберг Е.П. (1965) 2014. Птицы бассейна реки Имана // *Рус. орнитол. журн.* 23 (1065): 3383-3473. EDN: SYCTWJ
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Тюрюканов А.Н. 1966. Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 71, 1: 123-132.
- Толмачёв А.И. 1954. *К истории возникновения и развития темнохвойной тайги*. М.; Л.: 1-156.
- Флинт В.Е., Земская А.А., Сидоров В.Е. 1959. Роль экологических группировок птиц в прокормлении клеща *Ixodes persulcatus* // *Зоол. журн.* 38, 3: 476-480.
- Чемеков Ю.Ф. 1961. Четвертичные отложения и основные фазы развития растительности Дальнего Востока СССР // *Тр. ВСЕГЕИ*. Нов. сер. 64: 150-160.
- Чэнь Пэн 1963. Птицы хребтов Чанбайшань и их вертикальное распространение // *Acta Zool. Sin.* 15, 4: 648-664.
- Шишкин И.К. 1933. К познанию ольгинской лиственницы (*Larix olgensis* А.Henry) // *Бот. журн.* 18, 3: 162-210.
- Шишкин И.К. 1934. Лиственница Любарского (*Larix lubarskii* Suk.) в Уссурийском крае // *Вестн. ДВ фил. АН СССР* 9: 59-72.
- (Штегман Б.К.) Stegmann В. 1931. Die Vögel des dauro-mandschurischen Übergangsbereiches // *J. Ornithol.* 79, 2: 137-236.
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // *Фауна СССР: Птицы* 1, 2: 1-157.
- Штегман Б.К. 1966. О закономерностях в распространении авифауны тайги // *Изв. АН Эст. ССР. Сер. биол.* 15, 2: 265-271.
- Шульпин Л.М. 1931а. Лесной «каменный» дрозд (*Monticola gularis*) восточной Азии. К истории группы каменных дроздов // *Ежегодн. Зоол. муз. АН СССР* 31, 1: 269-288.
- Шульпин Л.М. 1931б. Поездка с орнитологической целью в область хребта Сихотэ-Алинь в 1928 году // *Изв. АН СССР. Сер. 7.* 4: 589-601.
- Austin O.L. 1948. The birds of Korea // *Bull. Mus. Compar. Zool.* 101, 1: 1-301.
- Wang Chi-Wu. 1961. *The forests of China, with a survey of grassland and desert vegetation*. Harvard Univ. Press.

