

КАДЕМИЯ НАУК СССР

---

ЖУРНАЛ  
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

6

---

МОСКВА · 1982

УДК 598.2 : 581.526.42

О ФАУНИСТИЧЕСКИХ ЦИКЛАХ (ВЫМИРАНИЕ —  
РАССЕЛЕНИЕ — ВЫМИРАНИЕ...)  
НА ПРИМЕРЕ ДЕНДРОФИЛЬНОЙ  
ОРНИТОФАУНЫ ВОСТОЧНОЙ ПАЛЕАРКТИКИ

А. А. НАЗАРЕНКО

Сопоставление современной лесной фауны птиц Сибири и Дальнего Востока с природной обстановкой этой территории 19—16 тыс. лет назад свидетельствует, что эта фауна не могла существовать в то время на большей части данных регионов. Ее становление (восстановление) протекало на протяжении позднеледникового — голоцена, причем процессы расселения имели резко одностороннюю направленность: с юга на север и из прилегающих регионов в данные. Это свидетельствует о глубоком фаунистическом «вакууме», который явился следствием крупномасштабного вымирания лесных, преимущественно насекомоядных воробьиных, птиц фауны предшествующего межледникового. Вымирание пришлось на период последней значительной деградации лесов в данных регионах 20—16 тыс. лет назад. Высказано предположение, что чередование стадий вымирания — расселения представляет наиболее характерный механизм регионального фауногенеза для лесной орнитофауны Восточной Палеарктики на протяжении позднего — среднего плейстоцена.

Историческое направление в орнито<sup>гео</sup>графии, в недавнем прошлом плодотворно развивавшееся в нашей стране, в настоящее время переживает очевидный застой. В задачу статьи не входит детальный анализ причин этого, но представляется, что сказались два основных обстоятельства: 1) известная замкнутость и сильная ориентированность отечественной зоогеографии на традиционные вопросы районирования и вневременной «зональной» биогеографии и 2) научный вклад «сушкинского» этапа в орнитогеографии (А. Я. Тугаринов, но в особенности Б. К. Штегман, Е. В. Козлова, Л. А. Портенко и др.), создавший известное впечатление о теоретической исчерпанности ряда проблем. Исследованиями исторического направления данного этапа свойственно оперирование крупными временными интервалами — неоген — современность и отдала приоритета постепенному и преимущественно автохтонному преобразованию региональных фаун. Процессы расселения конкретных видов мыслились как некая абстракция, как события, имевшие место когда-то в неопределенной, но всегда значительной древности. Лишь в работах недавних лет (Р. Л. Потапов, А. А. Кищинский и др.), главным образом вследствие влияния достижений четвертичной геологии наметилась тенденция более динамичного решения региональных проблем.

Между тем блестящим примером мобильной и экологической трактовки истории орнитофауны является работа П. В. Серебровского (1937). Но, странным образом, она выпала из поля зрения фаунистов и в сущности не оказала никакого влияния на стиль мышления отечественных орнитогеографов. «Голарктика» Райнига (Reinig, 1937) с ее столь же динамичной трактовкой палеарктических проблем осталась почти неизвестной в нашей стране. Такова же судьба большинства работ Фоуса (Voous, 1945, 1947, 1949, 1961; Voous, Van Marle, 1953), посвященных становлению современных видовых и подвидовых ареалов ряда групп лесных птиц Палеарктики. Наконец, то же остается сказать и о работе де Латтина (Lattin de, 1957) «Центры расселения голарктических наземных животных».

В настоящее время зарубежная орнитогеография (я бы сказал, орнитофаунология) благодаря мощному стимулу идей, выдвинутых школой Р. Мак-Артура (концепция островной биогеографии, проблемы видового разнообразия и оборота, экологических последствий колониза-

ции фаунистически ненасыщенных сред и т. д.) с одной стороны, и идейному влиянию симпозиума по каузальной орнитогеографии, организованному Майром на XV Международном орнитологическом конгрессе в 1970 г. (Maug, 1972 и др.) — с другой, переживает небывалый в истории орнитологии подъем. На этом фоне научное затишье в отечественной орнитогеографии представляется крайне нежелательным. Тем более, что эта дисциплина в настоящее время попадает в число фундаментальных наук, имеющих важные практические приложения: стратегия охраны, проблема прогноза и управления сообществами и популяциями (Ильичев, 1980). Способствовать возрождению интереса к исследованиям в этой области на основе новой системы представлений — такова цель настоящей статьи.

Нами ставятся следующие задачи. Во-первых, в преддверии XVIII Международного орнитологического конгресса в Москве предложить для обсуждения ряд нерешенных и новых теоретических вопросов исторической орнитогеографии, продемонстрировав их на примере конкретной региональной ситуации. Уместно напомнить, что на упомянутом выше конгрессе Майр специально подчеркнул крайне недостаточную разработанность — во временном и экологическом аспектах — проблемы фаунистического обмена между Южной и Северной Азией (Maug, 1972). Во-вторых, устранить существующий пробел в области новейшей истории птиц обширного региона: парадоксально, но Азия, к настоящему времени, остается последним континентом, голоцен-верхнеплейстоценовая история орнитофауны которого в целом еще не рассмотрена с позиций биогеографического метода и в свете новейших достижений четвертичной палеогеографии. В-третьих, отдавая себе ясный отчет в том, что метод, в значительной степени, предопределяет конечные результаты исследования, обратить внимание на необходимость дальнейшей разработки методики историко-фаунистических реконструкций, в частности для того, чтобы проверить, применив иные подходы, убедительность положений и выводов данной работы.

#### К МЕТОДОЛОГИИ ИСТОРИКО-ФАУНИСТИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

Известно, что ископаемые остатки птиц, будучи вообще скудными, обладают сравнительно невысокой хронологической и систематической информативностью (Кищинский, 1977; Курочкин, 1979). А для всего Азиатского региона нашей страны до сих пор практически отсутствуют (либо они еще не обработаны) даже рутинные голоцен-верхнеплейстоценовые сборы. Поэтому история региональных орнитофаун реконструируется на основе достаточно разработанного так называемого историко-биогеографического метода, возможности и ограничения которого в общем ясны (Кищинский, 1977). Тем не менее ряд аспектов его нуждается в дальнейшем обсуждении. Я остановлюсь лишь на некоторых из них — тех, что нашли применение в данной работе либо вытекают из нее.

*Концепция рефугиума и рефугиальных популяций.* При восстановлении истории фаун регионов, нестабильных в физико-географическом отношении, одной из задач является выяснение места, где данная популяция (таксон) могла пережить регрессивную (неблагоприятную) стадию существования природной среды, с которой она экологически связана (либо где она могла возникнуть). И в том и в особенности в другом случае мы приходим к идее рефугиума. Теория рефугиума для Голарктического региона нашла свое логически безукоризненное обоснование и географически достаточно строгое решение в концепции «центров расселения» де Латтина (1957). Ее эвристичность была блистательно продемонстрирована на примере южноамериканской лесной биоты (Müller, 1972; Simpson, Haffer, 1978, и др.).

Именно в условиях рефугиумов только и могла возникать ситуация критически низкой численности населения — основной предпосылки как вымирания (что будет обсуждаться далее), так и генетической революции и ее следствия — быстрого эволюционного преобразования изолятов (Maug, 1970). Отсюда мы концептуально приходим к необходимости

признать разную степень изменчивости «рефугиальных» популяций, возникшую в течение одного и того же временного интервала изоляции. Это крайне острая ситуация в плане временной интерпретации событий фаунистической истории. Тем не менее при любом внимательном региональном анализе логически и интуитивно предпочтительно допускать именно это, чем создавать сложные пространственные и временные построения.

С другой стороны, концепция рефугиума дает возможность успешно решать и обратную логическую задачу: для любой популяции, существующей в нестабильном регионе, мы можем найти рефугиум, причем, если такая популяция обладает резкими отличительными особенностями, позволяющими трактовать ее в качестве четко выраженного подвида-полувида, скорее всего соответствующий рефугиум претерпел стадию значительной территориальной и экологической редукции. В частности, эта процедура позволяет как проверить, так и уточнить «центры расселения» де Латтина (1957). Не следует забывать, что их географическая локализация была теоретически выведена из анализа современного распространения прежде всего насекомых. Так, на материале птиц следует, что на юге Сибири в период последнего оледенения существовали не один, а три лесных рефугиума.

Наконец, еще один аспект этой концепции. У известного числа видов современные ареалы охватывают несколько «центров расселения», при этом какая-либо географическая изменчивость отсутствует. Очевидно, это указывает на то, что стадия расселения таких видов произошла совсем недавно, в частности (но только в частности!) уже после того, как данная среда прошла стадию географически раздробленного существования. Пример: современный ареал кукши — *P. infaustus*. Найти истинный рефугиум для подобных видов — задача непростая, а в ряде случаев и просто неразрешимая. С затруднениями подобного рода, например, столкнулся Фоус (1945, 1947, 1961). Не избежал их и автор: для некоторых видов их «привязку» к тому или иному рефугиуму (см. Приложение) пришлось сделать весьма предварительно или даже формально. Для решения данной задачи необходим весь арсенал подходов историко-биогеографического метода, в том числе привлечение надежных палеогеографических свидетельств.

*Надежность палеогеографических свидетельств: необходимость синтеза географического и биогеографического подходов.* Убедительность историко-фаунистических построений на основе биогеографического метода находится в прямой зависимости от обоснованности и детальности палеогеографических реконструкций. К сожалению, практически по любой проблеме четвертичной палеогеографии существуют разные, подчас диаметрально противоположные точки зрения. Это делает совершенно необходимым очень обстоятельное знакомство с данным предметом, хорошее знание общих концепций и сопоставление разнообразных данных, полученных независимо. Наконец, в оценке и интерпретации палеогеографической информации необходимо использование всех возможностей и преимуществ биологического мышления, в частности хронологического и временного анализа изолятов, данных современной ботанической и в особенности флористической географии и т. п. Любопытно, что в ряде недавних публикаций соавторами орнитологов выступают палеоботаники (Simpson, Haffer, 1978; Diamond, Hamilton, 1980).

Достижения последнего десятилетия в области верхнечетвертичной палеогеографии и палеоклиматологии (Равский, 1972; Величко, 1973; Герасимов с соавт., 1979; Цейтлин, 1979, и др.) и обширная региональная литература создали достаточно надежную основу для реконструкции лесной среды Сибирско-Дальневосточного региона, по крайней мере для некоторых «стандартных срезов» этого времени. И прежде всего для максимума последнего похолодания 19—18 тыс. лет назад (Авенариус, Муратова, 1978). Информация для горной Средней Азии менее обширна, убедительна и однозначна. Центральная Азия и Восточный Китай все еще остаются наименее изученными регионами континента (Алексеев, 1978; Frenzel, 1968; Stoddart, 1978).

При работе над схемой растительности избранного района Азии периода максимума последнего похолодания для лесов был принят физиономический подход. Современные ботанико-географические данные интерпретировались в свете всей доступной палеоботанической, палеогеографической и палеоклиматологической литературы. При этом для основных древесных пород, как и для лесных птиц, ставился один и тот же вопрос: где данный вид (порода) мог (или должны были) пережить последний ледниковый максимум.

Основополагающим критерием при оценке всех упомянутых данных являлось представление об аридных климатических условиях, существовавших на всем азиатском континенте 19—12 тыс. лет назад (Величко, 1973, 1980; Алексеев, 1978; Герасимов с соавт., 1979; Серебрянный с соавт., 1980; Sarnthein, 1978; Yoshina, Urushibaga, 1978; Fagrand, 1979, и мн. др.). Во всей Внутренней Азии эти условия были крайне аридными.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

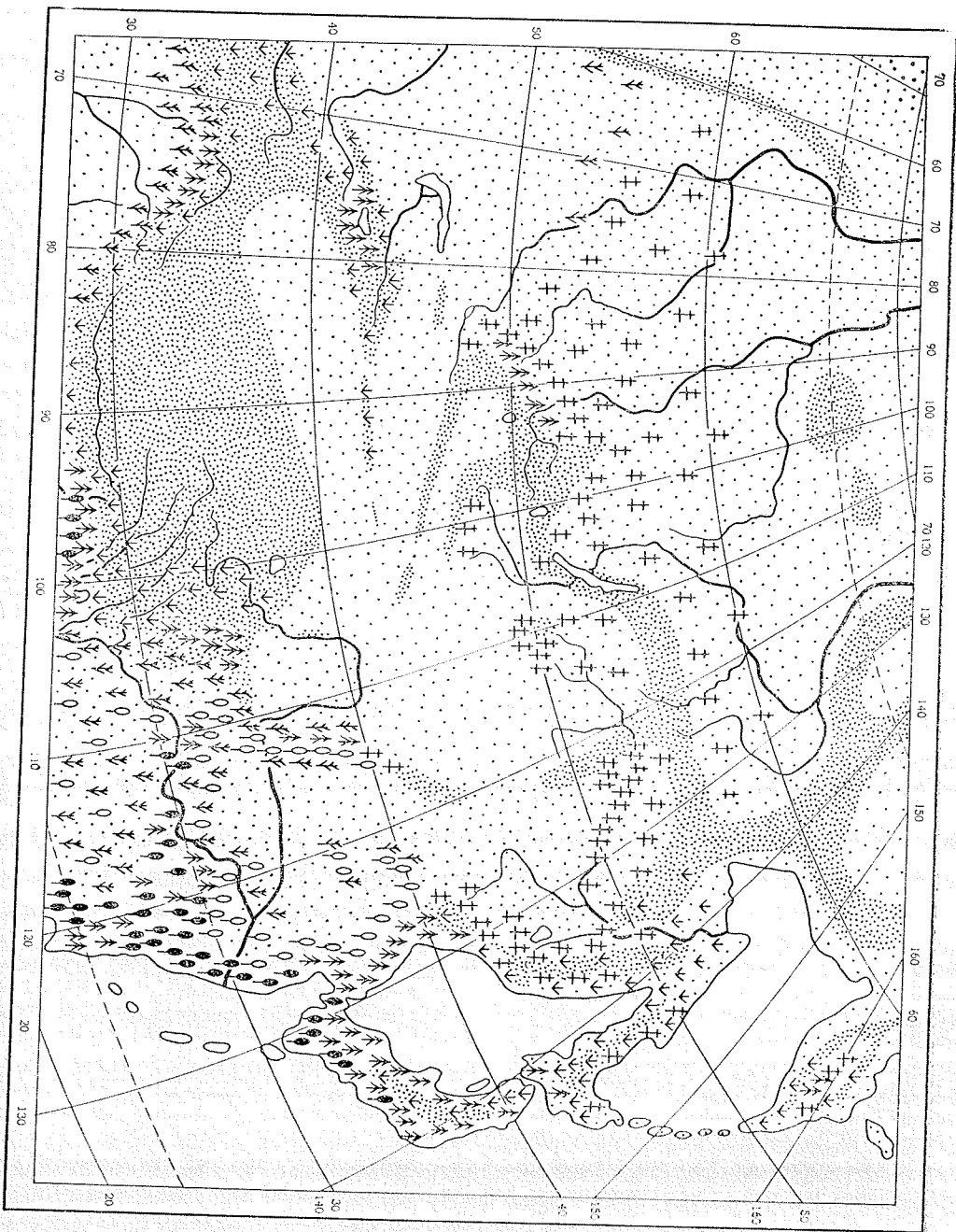
Излагаемая ниже система представлений является гипотезой.

Если сопоставить современную лесную (в широком понимании — дендрофильную) фауну птиц Сибири и Дальнего Востока с природной обстановкой этого региона 19—16 тыс. лет назад (период широчайшей экспансии нелесных крио- и ксерофильных ландшафтов), мы неизбежно приходим к заключению, что эта фауна не могла существовать в то время на большей части данного региона (рис. 1). А если сопоставить современную конфигурацию видовых и подвидовых ареалов лесных птиц с районами локализации лесных рефугиумов того времени (а для многих воробьиных птиц еще и с направлением современных сезонных миграций), мы сможем установить районы («центры»), откуда началось расселение, и тем самым определить направленность процессов расселения. Естественно привязать эти процессы к периоду последней широкой экспансии лесных ландшафтов в данном регионе: к позднеледниковью — голоцену.

Рассмотрим полученную картину (рис. 2). Обращает внимание в целом южно-северное и «центростремительное» — из прилежащих регионов в данный — направление процессов расселения.

Показано (Briggs, 1973), что универсальной чертой процесса обмена пришедших в контакт региональных фаун с разной степенью видовой насыщенности является резко выраженная односторонняя «пропускная способность» экологических «мостов», выступающих в таком случае в качестве своеобразных фаунистических «фильтров». Таким образом, отмеченные особенности голоценового расселения лесных птиц свидетельствуют о существовании значительного видового дефицита в лесной орнитофауне Сибирско-Дальневосточного региона в период, непосредственно предшествующий восстановлению контакта фауны данного региона с соответствующими региональными фаунами Восточной, Центральной и Средней Азии и Европы. Суммарный голоценовый «вклад» фауны из прилежащих районов в фауну Сибири и Дальнего Востока показан в таблице.

Представляется совершенно невероятным геологически длительное существование подобного фаунистического «вакуума» для столь обширного региона. Климат предшествующего — Каргинского (50—25 тыс. лет назад) межледниковья в Сибири был достаточно благоприятным для того, чтобы таежная зона здесь полностью восстановилась после первого верхнеплейстоценового оледенения (Книд, 1974; Цейтлин, 1979; Арсланов с соавт., 1980, и др.). К тому же все предшествующие оледенения характеризовались несколько менее суровой климатической обстановкой по сравнению с последним (Величко, 1973, и др.). Из всего сказанного вытекает, что в Сибирско-Дальневосточном регионе в период последнего оледенения, скорее всего во вторую его половину (19—12 тыс. лет назад), когда сильное похолодание усугубилось резкой аридизацией климата (Равский, 1972; Цейтлин, 1979; Величко, 1980, и др.),



- 1 — леса и редколесья с преобладанием темнохвойных пород, 2 — березово-лиственничные леса и редколесья, 3 — семиксерофитные сосновые леса и редколесья, 4 — семиксерофитные широколиственные леса и редколесья с преобладанием видов рода *Quercus*, 5 — леса с участием мезофильных широколиственных пород, 6 — степи, заросли субарктического пояса и приморских низменностей, 7 — тундры, перигляциальные и типичные степи, пустыни, 8 — высокотравные тундры и пу-  
стыни

Рис. 1. География растительности наблюдения части западного континента 18 тыс. лет назад (период максимального похолодания и арктизации климата). Чертагии суши соответствуют репрессии океана — 120 м (Golova, 1976; Фиткова, 1979). Ледниковые покровы не показаны (по: Авенарис, Муратова, 1978; Fenzel, 1968 с изменениями и дополнениями). Объяснения в тексте. 1 — леса и редколесья с преобладанием темнохвойных пород, 2 — березово-лиственничные леса и редколесья, 3 — семиксерофитные сосновые леса и редколесья, 4 — семиксерофитные широколиственные леса и редколесья с преобладанием видов рода *Quercus*, 5 — леса с участием мезофильных широколиственных пород, 6 — степи, заросли субарктического пояса и приморских низменностей, 7 — тундры, перигляциальные и типичные степи, пустыни, 8 — высокотравные тундры и пу-  
стыни

5. Regions of localizations of faunistic "filters".

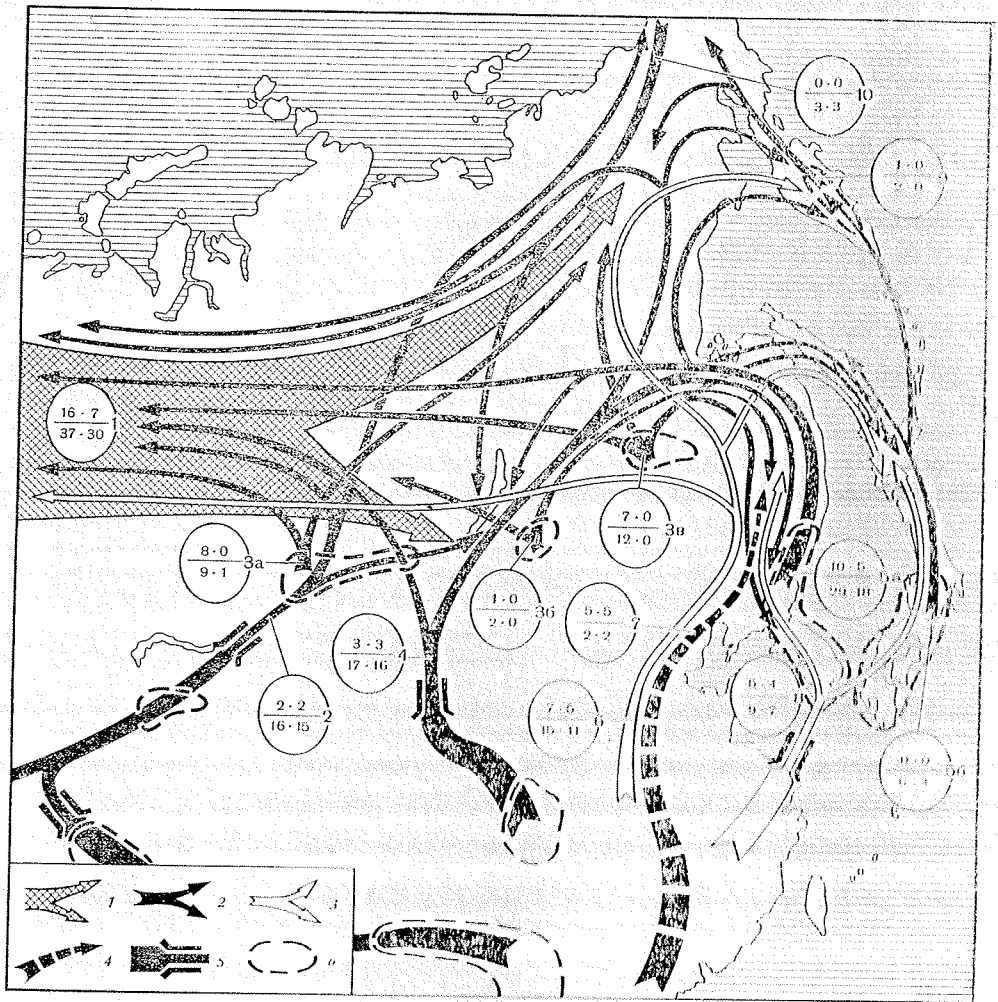


Рис. 2. Преобладающие векторы расселения лесных птиц Восточной Палеарктики в позднеледниковые — голоценовые и в настоящее время (ориг.). 1 — общелесные и лесостепные виды, 2 — горно-лесные, ташжые и кустарничково-субальпийские виды, 3 — неморальные, лесостепные и северосубтропические виды, 4 — южносубтропические и тропические виды, 5 — районы локализации фаунистических «фильтров», 6 — ледниковые рефугиумы горно-лесной фауны (по: Lallin de, 1957 с изменениями). В кружках: в числителе — воробьиные, первая цифра — всего видов и подвидов, вторая — видов, расселившихся впервые. В знаменателе — воробьиные, далее как в числителе. Цифра сбоку — порядковый номер «центра» расселения.

произошло крупномасштабное вымирание фауны лесных птиц предшествующего межледникового. Причем, судя по экологическим спектрам вновь расселившихся на эту территорию видов (см. Приложение), вымирание в наибольшей степени затронуло мелких насекомоядных воробьиных.

К аналогичному заключению приводит и оценка, данная Е. Н. Матюшкиным (1976), современной пространственной структуры разрывов и зон вторичных контактов ареалов птиц в Сибирском регионе. Число подобных зон значительно меньше, чем можно было бы ожидать, исходя из числа лесных рефугиумов («центров» расселения) на юге Сибири и в горах Средней Азии (рис. 1 и 2) и объема современной дендрофильной орнитофауны (в том числе воробьиных!) этих регионов. В сущности, очевиден лишь один тип разрывов и вторичных контактов: европейско-восточноазиатский, другие же обнаруживают себя буквально на единичных примерах: контакт с локальной гибридизацией в Центральном Тянь-Шане форм *flavipectus-cyanus* у белых лазоревок, гибридиза-

Общий «вклад (видов) прилежащих региональных орнитофаун в фауну Сибири и Дальнего Востока в процессе голоценового и современного расселения

Фауны	Современная фауна	Всего вселилось	В том числе впервые	Процент к современной фауне
Сибирский регион (без Камчатки)				
Non-Passeres	50	33	19	38
Passeres	118	100	84	70
Юг материкового Дальнего Востока (с Корейским полуостровом)				
Non-Passeres	58	34	28	50
Passeres	97	56	48	50

ция форм *caudatus* и *magnus* у ополовников на Корейском полуострове и немногие другие. Пожалуй, чаще наблюдается перекрывание без или с ничтожной гибридизацией (например, серый снегирь, дрозды групп *ruficollis* и *pallidus*; см. рис. 2 и Приложение). Всегда подобные популяции уже значительно отличаются одна от другой. Это именно тот случай, когда популяции, случайно пережившие «лихолетье» (выражение П. В. Серебровского) последнего оледенения, претерпели генетическую революцию и резко изменились, а их вторичные контакты демонстрируют нам, что степень дивергенции некоторых из них достигла уже видового уровня.

Наконец, пространственное замещение популяций неродственных групп (сойки группы *brandti* заняли в Сибири и на юге Дальнего Востока бывшую нишу соек группы *glandarius*, *Picus canus* — вакантную нишу *Picus viridis-awokera* и т. д.) — еще одна демонстрация обсуждаемого феномена. На этот тип замещения обратил внимание Е. Н. Матюшкин (1976).

Для собственно Сибирского региона феномен вымирания находит достаточно естественное объяснение. Решающую роль в этом должны были сыграть сокращение площади и упрощение экологической среды лесных рефугиумов, «зажатых» между перигляциальными степями предгорий и высокогорными тундрами и пустынями, у которых значительно понизились в то время их пределы распространения. Поразительно свидетельство С. М. Цейтлина (1979) о том, что между 19—17 тыс. лет назад в Сибири, даже на юге, полностью отсутствуют признаки существования людей, хотя до и после этого интервала они имеются в изобилии. Очевидно, этот факт в какой-то степени характеризует и климатический режим того времени. Вероятно, в указанный интервал времени лесные рефугиумы в горах юга Сибири представляли собой лишь редколесья с небольшими изолированными пятнами сомкнутых насаждений, приуроченными к наиболее укрытым местам.

Однако для юга Дальнего Востока все это представляется совершенно загадочным. Таежные леса не претерпели здесь резкой деградации даже в период оптимума голоцена (8—5 тыс. лет назад), а во время максимума последнего оледенения они просто были сдвинуты к югу, захватив предгорные и низменные пространства Южной Японии (Maeda, 1976; Sakaguchi, 1978, и др.) и Корейского полуострова (рис. 1). Тем не менее о возникшем видовом и «экологическом» дефиците в их орнитофауне свидетельствует голоценовая иммиграция в данный район по крайней мере семи видов мелких насекомоядных птиц (Назаренко, 1977), кроме того, черного дятла, кукушки, пестрогрудой мухоловки и серого снегиря (см. Приложение). В отлично развитых таежных лесах Японских островов и поныне существует крайне бедная фауна таежных птиц. Еще в большей степени это проявляется в фауне птиц субальпийского данного района (Назаренко, 1979). Только деградацией данного ландшафта в голоцене, что действительно имело место, этого видимо, не объяснишь: наиболее обеднена фауна птиц самых высоких и южных гор-

ных массивов — Японских Альп и гор на Севере Корейского полуострова. Фауна неморальных лесов в позднеледниковье — голоцене обогатилась с юга еще в большей степени (рис. 2, вклад «центров» расселения 6—8).

Противоположное расселение в Центральную и Южную Азию, которое по экологическим условиям и времени должно было совпадать с холодной и влажной (плювиальной) стадией первой половины ледникового цикла (для последнего оледенения это должно было быть 22—19 тыс. лет назад), судя по немногим современным изолятам явно северного происхождения, носило очень ограниченный характер. Причины тому несколько.

1. Высокий уровень видовой и экологической насыщенности южных фаун должен был выступать в качестве серьезного биоценотического барьера для как правило, менее специализированных северных иммигрантов.

2. Северные виды, адаптированные к соответствующим экологическим условиям, в более южных широтах смогли внедриться только в среды аналогичного экологического характера. Так, крапивник *Tr. troglodytes* в Высокой Азии освоил только горные хвойные (таежные) леса. То же — *Tetrastes sewerzowi*, но только в ограниченном районе внедрения предковой популяции. Несколько видов овсянок в Восточной Азии обитает только в умеренных листопадных лесах, причем в пределах ограниченного района. Лишь у одного вида данной группы — *Melophus lathamii* современный ареал находится целиком в субтропиках и, частично, тропиках Южной Азии. Впрочем, это пример более ранней, по времени, южной инвазии. Однако я подозреваю, что современное широкое распространение упомянутого вида в немалой степени обязано человеку: этот обитатель семиаридных травяно-кустарниковых сообществ в настоящее время широко и повсеместно населяет сельскохозяйственный ландшафт.

3. Экологические «мосты суши», которых в восточном секторе Азии было всего три (третий — Большой Хинган, но функционировал ли он в период последнего ледниково-межледникового цикла, для меня пока неясно), существовали очень непродолжительное время. Усилившаяся во вторую половину ледниковья аридность климата, разрушив их, тем самым отрезала путь к отступлению для оставшихся в горах Южной Сибири лесных птиц. А по восстановившемуся в раннем голоцене южно-монгольскому «мосту» (Назаренко, 1977, 1979) на юг, в сущности, некому было расселяться. Этим воспользовалось не более двух-трех видов, в том числе, видимо, мохноногий сыч.

В функционировании на тихоокеанской периферии материка экологического «моста» была своя специфика. Он существовал в течение всего ледникового времени, однако во вторую его половину по той же причине аридности климата должен был стать экологически непроходимым для птиц сомкнутых хвойно-широколиственных и таежных лесов.

Известно, что последний ледниково-межледниковый цикл на территории Сибири и Дальнего Востока принципиально не отличался по крайней мере от трех предшествующих, охватывавших время верхнего — среднего плейстоцена (Равский, 1972; Алексеев, 1978; Волков, 1980; Короткий с соавт., 1980). Это позволяет рассматривать основные особенности динамики лесной орнитофауны данных регионов на протяжении последнего цикла в качестве модели и для предшествующих циклов. Таким образом, история дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики на протяжении верхнего и, частично, среднего плейстоцена представляется в форме неких фаунистических циклов с последовательным чередованием стадий рефугиального существования и вымирания и, обусловленных ими, стадий заполнения фаунистического «вакуума» — широкой и направленной видовой экспансией из прилежащих регионов.

Автохтонный фауногенез, как следует из ареологического анализа, даже для юга Дальнего Востока имел совершенно подчиненное значение. Он был свойствен лишь немногим видовым группам, в частности

дроздам групп *pallidus* и *ruficollis*, лесным и лесным по происхождению овсянкам (в западном секторе Евразии эта группа отсутствует, и ее экологическая ниша там остается вакантной) и некоторым другим.

Крайне интересно, что обширнейшие палеонтологические данные свидетельствуют о том, что дендрофильная орнитофауна Европы не претерпевала в верхнем — среднем плейстоцене столь значительных перестроек, и вымирание здесь затронуло лишь весьма немногих крупных, преимущественно нелесных птиц (Курочкин, 1971, и мн. др.). Является ли это заключение следствием принципиально иного метода восстановления истории фауны (об ограничениях палеорнитологического метода см. Кишинский, 1977; Курочкин, 1979), или же это действительно имело место — еще подлежит обсуждению. Пока лишь можно констатировать, что отмеченное несходство регионального фауногенеза в западном и восточном секторах евразийского континента — применительно к дендрофильной орнитофауне — находится в полном согласии с особенностями динамики природной среды данных регионов в плейстоцене (Герасимов с соавт., 1979; Величко, 1980). Специфика атмосферного переноса предопределила сравнительно влажный и умеренно суровый климатический режим ледниковых стадий западного сектора. Здесь хотя и возникли обширные покровные и горные ледники, перигляциальные ландшафты (с их обязательным атрибутом — вечной мерзлотой!) были распространены умеренно, а потому лесные экосистемы не подвергались столь разрушительному воздействию, как это имело место во всей Внутренней и частично Восточной Азии (рис. 1). К тому же европейским лесным птицам было куда отступать (Voous, 1947, 1949, и др.).

Своеобразная ситуация сложилась на североамериканском континенте. По новейшим данным (Величко, 1980), ледниковые стадии здесь характеризовались постоянным плювиальным режимом, за исключением крайнего северо-запада. Это привело к формированию гигантского ледникового щита (в несколько раз превысившего площадь евразийских ледниковых покровов), но развитие перигляциальных ландшафтов было совершенно ничтожным (Martin, Neuner, 1978). Бореальные хвойные леса произрастали в непосредственной близости от ледника. Тем не менее палеонтологические данные (Курочкин, 1971; Grayson, 1977) свидетельствуют о значительном позднеплейстоценовом вымирании птиц в данном регионе, в том числе и воробьиных. Возможно, это явилось следствием очень значительного пространственного сдвига зональных экосистем.

#### НЕКОТОРЫЕ СЛЕДСТВИЯ И ЗАКЛЮЧЕНИЯ

1. Приведенные данные и аргументы свидетельствуют о крайне значительном темпе видовой обновления в лесной орнитофауне Сибирско-Дальневосточного региона. Если принять последний ледниково-межледниковый цикл в качестве модели и экстраполировать в прошлое, то фауна *Passeres* — на видовом уровне — в данном регионе должна была полностью обновиться на протяжении последних 100 тыс. лет, а фауна *Non-Passeres*, вероятно, в течение 150 тыс. лет. Это, в частности, заставляет радикально пересмотреть вопрос о третичном возрасте и реликтовом характере так называемой маньчжурской орнитофауны.

2. Масштабы вымирания (таблица), значительная доля южного элемента (рис. 2) и непредсказуемость (случайность) — применительно к любому данному виду — выживания и «просачивания» через фаунистические «фильтры» позволяют заключить, что каждая восстановленная стадия в лесной орнитофауне Сибирско-Дальневосточного региона должна была иметь существенно отличную видовую композицию. С учетом современных представлений о динамичности природного процесса в плейстоцене (по новейшим оценкам, только на протяжении последних 700 тыс. лет имело место не менее 8—10 ледниково-межледниковых циклов (Emiliani, 1978; Kukla, 1978; Зубаков, 1980; Никифорова с соавт., 1980, и др.) все это должно накладывать существенные временные ограничения на применимость историко-биогеографического метода

в орнитогеографии. В противоположность мнению А. А. Кищинского (1977) я полагаю, что «разрешающая способность» данного метода ограничивает его эффективное применение временем позднего — среднего плейстоцена (его верхней части).

3. Если сравнить по степени разнообразия лесную растительность юга Дальнего Востока (включая Японию) и Внутреннего Китая, с одной стороны, и соответствующие орнитофауны этих регионов — с другой, мы обнаружим один парадокс: заметное несоответствие между степенью разнообразия лесной растительности и лесной орнитофауны на юге Дальнего Востока. Дендрофильная орнитофауна этого региона обнаруживает очевидные признаки фаунистической и экологической насыщенности, и даже энергичные процессы расселения в позднеледниковье — голоцене (рис. 2) не смогли полностью ее скомпенсировать. Как оказывается, это не уникальный случай (Terborgh, Faaborg, 1980). Поражающая натуралистов своим богатством умеренная дендрофильная орнитофауна Восточной Азии представляет, вероятно, пример, так сказать, нормальной фауны и в этом смысле не нуждается в каком-то особом объяснении. Последнее, скорее, необходимо в отношении дальневосточной орнитофауны.

4. С точки зрения эволюционной экологии большая часть воробьиных должна быть, вероятно, отнесена к категории видов с так называемой г-жизненной стратегией (мелкие животные с высоким показателем плодовитости и смертности, кратковременной заботой о потомстве и низкоэффективным использованием ресурсов среды). Проведенный анализ показал, что виды птиц подобной категории менее стойки в условиях экологического и энергетического стресса ледниковых стадий средних широт. В известной степени подобная ситуация актуальна в современных экосистемах высоких широт, где, как известно, весьма невелика доля воробьиных. Однако в условиях межледниковий их преимущества — высокая плодовитость, способность быстро развить значительную численность и узость экологических ниш — позволили им (на фоне экологически ненасыщенных сообществ) энергично расселиться и занять доминирующее положение практически во всех экосистемах умеренных широт.

Как можно видеть — в свете изложенных представлений — региональный фауногенез дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики протекал весьма специфическим образом — по сравнению, например, с териофауной этого региона. В последней группе, как известно, позднеплейстоценовое вымирание затронуло мегафауну (виды с так называемой К-жизненной стратегией), а микрофауна (г-виды) не подверглась радикальному изменению. Очевидно также, что и фаунистический оборот, и процессы расселения в истории региональных териофаун не имели таких темпов и масштабов, как в соответствующих орнитофаунах. Поэтому встречающиеся в зоогеографической литературе попытки интерпретировать четвертичную историю птиц с позиций очень хорошо изученной на палеонтологическом материале истории млекопитающих представляются методологически неправомерными. По этим же особенностям позднеплейстоценовая история дендрофильной орнитофауны данной части Палеарктики, вероятно, существенно отличалась от таковой орнитофауны Западного сектора Евразии.

#### ПРИЛОЖЕНИЕ

Список птиц, заселивших Сибирско-Дальневосточный регион в голоцене из «центров» расселения, показанных на рис. 2.

Исходная информация: общие (Vaurie, 1959, 1965; Степаняц, 1975, 1978) и основные региональные сводки по орнитофауне Палеарктики. Полу жирным шрифтом выделены виды (в пределах superspecies), современное распространение которых позволяет заключить, что в голоцене они восстановили свои ареалы в данном регионе.

1. Европейский «падцентр» (указаны виды, проникшие восточнее 80° в. д.). *Ciconia nigra*, *Pernis apivorus*, *Buteo b. vulpinus*, *Aquila clanga*, *Falco vespertinus*, *Tetrao u. urogallus*, *Lyrurus t. tetrix*, *Tetrastes b. bonasia*, *Scolopax rusticola*, *Gallinago media*, *Columba aenas*, *Cuculus c. canorus*, *Otus s. scops*, *Caprimulgus e.*

europaeus, *Apus a. apus*, *Dendrocopos m. minor*, *Anthus t. trivialis*, *Lanius collurio*, *Oreolus o. oreolus*, *Sturnus vulgaris*, *Corvus m. monedula*, *C. cornix*, *C. f. frugilegus*, *Locustella naevia*, *Hippolais icterina*, *H. caligata*, *Silvia b. borin*, *S. c. communis*, *S. c. curruca*, *S. nisoria*, *Phylloscopus t. trochilus*, *Ph. sibilatrix*, *Regulus r. regulus*, *Ficedula hypoleuca*, *Muscicapa s. striata*, *Saxicola rubetra*, *Phoenicurus ph. phoenicurus*, *Erythacus r. rubecula*, *Luscinia luscinia*, *Turdus pilaris*, *T. iliacus*, *T. philomelas*, *T. v. viscivorus*, *Parus m. major*, *P. a. ater*, *Certhia f. familiaris*, *Fringilla c. coelebs*, *Carduelis carduelis*, *Acanthis c. cannabina*, *Loxia c. curvirostra*, *C. coccothraustes*, *Emberiza citrinella*, *E. hortulana*.

2. Среднеазиатский «центр» (виды других «центров», проникшие в Сибирский регион через данный «центр», помечены знаком «tr.» — транзит с сокращенным указанием начального района расселения). *Hieraaetus pennatus milvoides*, *Streptopelia o. meena*, *Pica p. bactriana*, *Prunella atrogularis*, *P. fulvescens*, *Acrocephalus dumetorum* (tr., Бл. Восток), *Silvia communis rubicola* (tr., Бл. Восток), *Phylloscopus humei* (tr., Зап. Гималаи), *Ph. trochiloides viridanus* (tr., Вост. Гималаи), *Ph. collybita tristis* (tr., Бл. Восток), *Herbivocula griseola*, *Muscicapa S. neumanni* (tr., Бл. Восток), *Saxicola torquata maura* (tr., Зап. Гималаи), *Phoenicurus erythronotus*, *Luscinia svecica saturator-svecica*, *Turdus v. bonapartei* (tr., Бл. Восток), *Carduelis caniceps*, *Carpodacus rhodochlamys*.

3. Алтай-Большехинганский «центр» расселения. Образован тремя «субцентрами», распределение видов между которыми, приведенное ниже, в ряде случаев носит предположительный характер. Резко очерченные подвиды — «малые» виды, сформировавшиеся, по мнению автора, в данном «центре» в период последнего оледенения, помечены звездочкой.

3а. Алтайский «субцентр». *Accipiter g. butcoides*, *Tetrao u. taczanowskii*, *Lyrurus t. mongolicus*, *Gallinago stenura*, *Aegolius f. funereus*, *Surnia u. ulula*, *Dendrocopos m. major*\*, *Picoides t. tridactylus*, *Lanius excubitor sibiricus*\*, *Nucifraga c. macrorhynchos*, *Perisoreus infaustus*\*, *Parus cyanus*\*, *Poecile cincta sayana*, *Turdus atrogularis*\*, *Pyrrhula p. pyrrhula*\*, *Emberiza pallasi*, *E. rustica*.

3б. Хэнтэйский «субцентр». *Gallinago megal\**, *Turdus ruficollis*\*, *Pyrrhula cineracea*\*.

3в. Большехинганский «субцентр». *Grus monachus*, *Accipiter g. schvedowi*, *Tetrastes b. sibiricus*, *Tetrao p. parvirostris*, *Strix nebulosa*, *Aegolius f. sibiricus*, *Glauclidium passerinum*, *Phylloscopus b. borealis*, *Muscicapa griseisticta*\*, *Turdus naumanni*\*, *T. obscurus*\*, *Aegithalos c. caudatus*\*, *Poecile c. cincta*, *Sitta e. europaea*\*, *Fringilla montifringilla*, *Emberiza chrysophrys*, *E. pusila*, *E. rutila*, *E. aureola*.

4. Центральнопозитивский «центр». *Strix uralensis*, *Jynx torquilla chinensis*, *Dryocopus m. martius*, *Anthus hodgsoni*, *Corvus corone orientalis*, *Garrulus g. brandti*\*, *Prunella montanella*, *Bradypterus thoracicus*, *B. taczanowskii*, *Phylloscopus proregulus*, *Ph. inornatus*, *Ph. t. plumbeitarsus*, *Herbivocula fuscata*, *Ficedula parva albicilla*, *Saxicola torquata stejnegeri*, *Phoenicurus aureus*, *Luscinia calliope*, *Carpodacus erythrinus*, *C. rosus*, *Emberiza leucocephala*.

5. Уссури-корейский «субцентр» (перечислены виды, проникшие к северу на левобережье Амура за 50° с. ш.). *Ciconia boyciana*, *Pernis ptilorhynchus*, *Accipiter virgatus*, *Buteo b. japonicus*, *F. falcipennis*, *Cuculus saturatus*, *Hierococcyx fugax*, *Ketupa blakistoni*, *Hirundapus caudacutus*, *Corvus macrorhynchos*, *Bombicilla japonica*, *Pericrocolus divaricatus*, *Troglodytes t. dauricus*, *Locustella lanceolata*, *L. fasciolata*, *Phragmalicola aedon*, *Phylloscopus tenellipes* (cont.), *Ph. borealis «hylebata»*, *Regulus r. japonensis*, *Ficedula mugimaki*, *Muscicapa s. sibirica*, *M. latirostris*, *Larvivora cyane*, *L. sibilans*, *Tarsiger c. cyanurus*; *Oreocinclia «dauma» aurea*, *Turdus sibiricus*, *T. pallidus*, *T. hortulorum*, *Poecile montanus baicalensis*, *Certhia f. «orientalis»*, *Zosterops erythropleura*, *Uragus s. sibiricus*, *Loxia c. «japonica»*, *Pyrrhula griseiventris rosacea*, *Spinus spinus*, *Emberiza spodocephala*.

6. Центральнокитайский «центр». *Accipiter soloensis*, *Falco amurensis*, *Phasianus colchicus torquatus*, *Streptopelia o. orientalis*, *Otus sunia*, *Picus canus*, *Dendrocopos canicapillus*, *Dendronanthus indicus*, *Lanius cristatus*, *L. tigrinus*, *L. sphenocercus*, *Sturnus cinereus*, *S. sturninus*, *Cyanopica cyanus*, *Pica p. sericea*, *Corvus dauricus*, *C. f. pastinator*, *Paradoxornis webbianus*, *Parus minor*, *Poecile palustris hellmayri-brevirostris*, *Chloris sinica «sinica»*, *Emberiza cioides*.

7. Южнокитайский «центр». *Turnix tanki*, *Cuculus micropterus*, *C. poliocephalus*, *Caprimulgus indicus*, *Eurystomus orientalis*, *Ortolus chinensis*, *Terpsiphone paradisi*.

8. Восточнокитайский «центр». Специфика ареалов: четкий пространственный разрыв на территории всего Северного Китая. *Strix aluco ma*, *Ninox scutulata*, *Dryocopus javensis*, *Dendrocopos leucotos «fohkiensis-leucotos»*, *D. hyperythrus*, *Pitta n. nympha*, *Phylloscopus coronatus*, *Horeites diphone «canturians-borealis»*, *Ficedula zanthopygia*, *Cyornis cyanomelana*, *Passer rutilans*, *Eophona migratoria*, *Emberiza elegans*, *E. fucata*.

9. Камчатский «центр». *Accipiter g. albidus*, *Pica p. kamtschatica*, *Turdus eunotus*\*.

10. Виды, вероятно, американского происхождения. *Bombicilla garrulus*, *Loxia leucoptera*, *Pinicola enucleator*.

- Авенариус И. Г., Муратова М. В. Климатические условия и некоторые черты ландшафтов Северной Евразии в эпоху максимального развития последнего покровного оледенения.— В кн.: Палеогеография Северной Евразии в позднем плейстоцене и географический прогноз. М.: Наука, 1978, с. 26.
- Алексеев М. Н. Антропоген Восточной Азии. М.: Наука, 1978.
- Арсланов Х. А., Верещагин Н. К., Лядов В. В., Украинцева В. В. О хронологии Каргинского межледниковья и реконструкции ландшафтов Сибири по исследованиям трупов мамонтов и их «спутников».— В кн.: Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980, с. 208.
- Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973.
- Величко А. А. Широтная асимметрия в состоянии природных компонентов ледниковых эпох в северном полушарии.— Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1980, № 5, с. 5.
- Болков И. А. Цикличность формирования четвертичных субэаральных осадков умеренного пояса и колебания климата.— Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1980, вып. 457, с. 25.
- Герасимов И. П., Величко А. А., Гуртовая Е. Е., Мамедов А. В., Хохлов В. Г. Вторая советско-американская конференция по климатам плейстоцена и голоцена.— Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1979, № 5, с. 117.
- Зубаков В. А. Современное состояние геохронологической шкалы позднего кайнозоя и методологические проблемы ее разработки.— В кн.: Геохронология четвертичного периода. М.: Наука, 1980, с. 14.
- Ильищев В. Д. О развитии прикладной орнитологии и ее связи с фундаментальными исследованиями.— В кн.: Экология, география и охрана птиц. Л., 1980, с. 3.
- Кинд Н. В. Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. М.: Наука, 1974.
- Кищинский А. А. Принципы реконструкции истории авифауны биогеографическим методом.— В кн.: Адаптивные особенности и эволюция птиц. М.: Наука, 1977, с. 33.
- Короткий А. М., Карацлова Л. П., Троицкая Т. С. Четвертичные отложения Приморья. Новосибирск: Наука, 1980.
- Курочкин Е. Н. Основные вопросы изучения ископаемых птиц.— В кн.: Итоги науки, вопросы орнитологии. М.: 1971, с. 116.
- Курочкин Е. Н. Методы изучения ископаемых птиц.— В кн.: Частные методы изучения истории современных экосистем. М.: Наука, 1979, с. 152.
- Матюшкин Е. Н. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных.— Зоол. ж., 1976, т. 55, в. 9, с. 1277.
- Назаренко А. А. К истории орнитофауны сибирско-дальневосточной тайги. Последняя — голоценовая стадия обогащения центральноазиатскими элементами.— VII Всес. орнитол. конф. Тезисы докл. Киев: Наукова думка, 1977, т. 1, с. 19.
- Назаренко А. А. К истории орнитофауны субальпийского ландшафта гор Сибири и Дальнего Востока.— Зоол. ж., 1979, т. 58, в. 11, с. 1680.
- Никифорова К. В., Краснов И. И., Александрова Л. П., Васильев Ю. М., Константинова Н. А., Чепалыга А. Л. Хроностратиграфическая схема позднего кайнозоя европейской части СССР.— В кн.: Четвертичная геология и геоморфология. М.: Наука, 1980, с. 65.
- Равский Э. И. Осадконакопление и климаты Внутренней Азии в антропогене. М.: Наука, 1972.
- Серебровский П. В. Этюды по истории птиц Палеарктики.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1937, № 4, с. 1185.
- Серебрянный Л. Р., Пшенин Г. Н., Пуниг Я.-М. К. Оледенения Тянь-Шаня и колебания уровня Арала (постатный анализ событий позднечетвертичной истории Средней Азии).— Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1980, № 2, с. 52.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные. М.: Наука, 1975.
- Степанян Л. С. Состав и распределение птиц фауны СССР. Воробьинообразные. М.: Наука, 1978.
- Цейтлин С. М. Геология палеолита Северной Азии. М.: Наука, 1979.
- Briggs J. C. Operation of zoogeographic barriers.— Syst. Zool., 1973, v. 23, № 2, p. 248.
- Diamond A. W., Hamilton A. C. The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa.— J. Zool., 1980, v. 191, № 3, p. 379.
- Emiliani C. The cause of the ice ages.— Earth and Planet. Sci. Lett., 1978, v. 37, № 3, p. 349.
- Farrand W. R. Chronology and palaeoenvironment of Levantine prehistoric sites as seen from sediment studies.— J. Archaeol. Sci., 1979, v. 6, № 4, p. 369.
- Frenzel B. The Pleistocene vegetation of Northern Eurasia.— Science, 1968, v. 161, № 3842, p. 637. — 649.
- Furukawa H. Quaternary geologic history of the Ryukyu Islands.— Bull. Sci., Eng. Div., Univ. Ryukyus (Math. and Nat. Sci.), 1979, № 27, p. 99.
- Grayson D. K. Pleistocene avifaunas and the overkill hypothesis.— Science, 1977, v. 195, № 4279, p. 691.
- Gohara Y. Climatic fluctuations and sea level changes during the latest Pleistocene and Early Holocene.— Pacif. Geol., 1976, № 11, p. 87.
- Kukla G. The classical European glacial stages: correlation with deep-sea sediments.— Trans. Nebr. Acad. Sci. 1978, v. 6, p. 57.

- Lattin de G.* Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt.—Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Hamburg, 1957, p. 380.—
- Maeda Y.* Palynological study of the forest history in the coastal area of Osaka Bay since 14 000 BP.—*J. Geosci.*, Osaka City Univ., 1976, v. 20, art. 4, p. 59.
- Martin L. D., Neuner A. M.* The end of the Pleistocene in North America.—*Trans. Nebr. Acad. Sci.*, 1978, v. 6, p. 117.
- Mayr E.* Populations, species, and evolution. Cambr., Mass., 1970.
- Mayr E.* Geography and ecology as faunal determinants.—*Proc. XV Intern. Ornithol. Congr., Sympos. on causal ornithogeogr.*, 1972, p. 549.—
- Müller P.* Centers of dispersal and evolution in the Neotropical region.—*Stud. Neotrop. Fauna*, 1972, v. 7, № 2, p. 173.
- Reinig W. F.* Die Holarktis. Jena, 1937.
- Sakaguchi Y.* Climatic changes in Central Japan since 38 400 ys BP — viewed from palynological study on Ozegahara deposits.—*Bull. Departm. Geogr., Univ. Tokyo*, 1978, № 10, p. 1.
- Sarnthein M.* Sand deserts during glacial maximum and climatic optimum.—*Nature*, 1978, v. 272, № 5648, p. 43.
- Simpson B. B., Halper J.* Speciation pattern in the Amazonian forest biota.—*Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1978, v. 9, p. 497.
- Stoddart D. R.* Geomorphology in China.—*Progr. Phys. Geogr.*, 1978, v. 2, № 2, p. 178.
- Terborgh J. W., Faaborg J.* Saturation of bird communities in the West Indies.—*Amer. Nat.*, 1980, v. 116, № 2, p. 178.
- Vaurie Ch.* The birds of the Palearctic fauna, Passeriformes. L., 1959.
- Vaurie Ch.* The birds of the Palearctic fauna, Non-Passeriformes. L., 1965.
- Voous K. H.* On the distribution of *Garrulus glandarius brandti*.—*Limosa*, 1945, v. 18, № 1, p. 11.
- Voous K. H.* On the history of the distribution of the genus *Dendrocopos*.—*Limosa*, 1947, v. 20, 142 p.
- Voous K. H.* Distributional history of Eurasian Bullfinches, genus *Pyrrhula*.—*Condor*, 1949, v. 51, № 2, p. 52.
- Voous K. H.* Geographical variation in the Black Woodpecker.—*Bull. Brit. Ornith. Club*, 1961, v. 81, № 4, p. 62.
- Voous K. H., Van Marle J. G.* The distributional history of the Nuthatch, *Sitta europaea* L.—*Ardea*, 1953, v. 41, Extra number, 68 p.
- Yoshina M., Urushibara K.* Palaeoclimate in Japan since the Last Ice Age.—*Climatol. Notes*, 1978, № 22, p. 1.

Биолого-почвенный институт  
Дальневосточного научного  
центра АН СССР, Владивосток

Поступила в редакцию  
23.VI.1981

ON FAUNISTIC CYCLES (EXTINCTION — EXPANSION — EXTINCTION...)  
WITH SPECIAL REFERENCE TO THE EAST PALEARCTIC  
DENDROPHILOUS AVIFAUNA

A. A. NAZARENKO

*Institute of Biology and Pedology, Far East Science Center  
of the USSR Academy of Sci., Vladivostok*

Summary

The comparison of the present day dendrophilous avifaunas in Siberia and Far East with the natural environment of these territories 19 000—16 000 B. P. (Fig. 1) has shown that these faunas could not exist in the major part of these regions at that time. Their formation took place during the Holocene and their expansion was mainly unidirectional (Fig. 2). This suggests a recent faunistic «vacuum» which was due to the large scale extinction of forest birds, mainly of small insectivorous passerines of the preceding interglacial period. In Siberia the extinction appears to have been related to the degradation of forest refuges (Fig. 1) on the background of a very severe cold and arid climate 19 000—16 000 B. P. It is suggested that the alternation of extinction — expansion determined the regional fauna formation for the East Palearctic dendrophilous avifaunas during the Late — upper part of the Middle Pleistocene. By the rate of species turnover, percentage of the species of southern origin, extinction of mainly small forms (r-selected species), negligible role of autochthonous faunaformation, the history of dendrophilous avifauna of the East Palearctic appears to have differed markedly from that of the Western sector of Eurasia.