

Ценотические реликты и ландшафтная приуроченность неморальной авифауны юга Дальнего Востока

А.А.Назаренко

*Второе издание. Первая публикация в 1968**

Существуют различные точки зрения (которым соответствует разная терминология) по вопросу об объёме так называемой маньчжурской авифауны. Эти точки зрения в общем можно свести к двум концепциям.

1. Концепция широкого географического и ландшафтного объёма «маньчжурской» авифауны – мультиландшафтная концепция, наиболее полно разработанная Б.К.Штегманом (1936, 1938). В общем виде она принимается Г.П.Дементьевым (1937, 1940), К.А.Воробьёвым (1954, 1955), А.Б.Кистяковским (1959, 1964) и некоторыми другими авторами. Соответственно «маньчжурская» авифауна именуется «Японо-Китайской» (Дементьев), фауной Китайского типа (Штегман), или же «Китайским орнитофаунистическим комплексом» (Кистяковский).

2. Концепция А.И.Куренцова (1952), который трактует маньчжурскую фауну как фауну смешанных и широколиственных лесов, экологически дифференцированную на ряд также лесных группировок, и ограничивает её распространение областью распространения этих типов леса на Дальнем Востоке.

Следует отметить, что Б.К.Штегман (1938) при характеристике Китайского типа фауны указывает, что экологически (выделение наше – А.Н.) он связан со смешанным и широколиственным лесом Восточной Азии. К.А.Воробьёв (1955) даёт следующее определение маньчжурской фауны: «Это комплекс видов китайского типа фауны с незначительной примесью индо-малайского элемента, экологически (выделение наше – А.Н.) и географически связанный с областью произрастания смешанных и широколиственных лесов Дальнего Востока». Однако списки, приводимые этими авторами, содержат чрезвычайно пёстрый набор видов в смысле их экологической приуроченности (лесные, кустарниковые, луговые, болотные и т.п.), что находится в явном противоречии с экологическим типом этой фауны, вытекающим из характеристики Б.К.Штегмана и определения К.А.Воробьёва. Таким образом, в действительности маньчжурская фауна, по этим авторам, является мультиландшафтной. На территории южной части русского Дальнего Востока распространён

* Назаренко А.А. 1968. Ценотические реликты и ландшафтная приуроченность неморальной орнитофауны юга Дальнего Востока // *Орнитология* 9: 121-130.

весьма пёстрый комплекс видов прежде всего в отношении среды обитания. Здесь широко распространены комплексы видов птиц, экологически связанных с различными лесами (хвойными, смешанными и широколиственными), древесно-кустарниковыми зарослями, зарослями субальпийских кустарников; группа озёрно-болотных видов птиц, населяющих луга, травянистые болота и т.п. Можно ли этот конгломерат видов объединять в одну фауну? Попытаемся решить этот вопрос с филоценогенетической позиции с привлечением некоторых данных по филогении видов и родов птиц.

Очевидно, что здесь представлены несколько «фаун», различных по экологическому типу, ареалогии и происхождению, связанных со средами, «генетическая» общность или преемственность которых в большинстве случаев весьма проблематична. Эти фауны существуют бок о бок, но развиваются, по всей видимости, совершенно независимо друг от друга. Например, болотно-озёрная авифауна (цапли, колпица, ибис, болотные и речные крачки, утки и пастушковые) никакого отношения не имеет и, видимо, никогда не имела к собственно лесной фауне. Все современные систематические и географические связи видов этой группы указывают на принадлежность её к тропической болотно-озёрной фауне, географическим дериватом которой она и является.

Виды родов *Circus*, *Grus*, *Anthus*, *Lanius*, *Acrocephalus*, *Schoeniclus* и некоторые другие, представленные в фауне Дальнего Востока, не могут быть выведены из лесной фауны, так как уже на уровне родовых типов эта группа существовала в нелесной среде. Учитывая низкие темпы эволюции в классе птиц (Дементьев 1965), дивергенцию внутри этих родов следует относить к разным эпохам неогена, а становление анцестрального типа – в глубину палеогена.

Вместе с тем противопоставление китайского и сибирского типов, по крайней мере в отношении лесных компонентов этих «фаун», несомненно, утрировано. Эти «фауны» близки не только с формально-экологической точки зрения (обе связаны с лесной средой), но и по систематическому положению ряда своих представителей. Например, роды *Strix*, *Poecile*, *Sitta*, *Ficedula*, *Muscicapa*, *Acanthopneuste* или близкие родовые группы: *Picoides* – *Dendrocopos*, *Perisoreus* – *Garrulus*, *Reguloides* – *Acanthopneuste* и т.д. А ряд видов в настоящее время вообще затруднительно отнести к какому-то одному типу: *Accipiter gentilis*, *Accipiter nisus*, *Cuculus optatus*, *Hierococcyx fugax*, *Dryocopus martius*, *Pseudaëdon sibilans*, *Periparus ater*, *Reguloides proregulus*.

Таким образом, связи «лесных составляющих» китайского и сибирского типов действительно реальные в противоположность связям с другими группами внутри каждого типа. Филоценогенетически цельная фауна создаётся видовым комплексом, связанным общей зависимостью от одних и тех же факторов среды, то есть объединённых общностью

экологического типа. Всё это заставляет отказаться от мультиландшафтного толкования маньчжурской фауны как образования чрезвычайно гетерогенного и по существу произвольного. В этой фауне выделяется видовой комплекс, экологически связанный с хвойно-широколиственными и широколиственными лесами, филоценогенетическая цельность которого не вызывает сомнений. Этот видовой авифаунистический комплекс мы называем неморальным (по названию типа растительности, с которым он связан), подчёркивая тем самым факт несомненно имеющей место сопряжённой эволюции фауны и лесной хвойно-широколиственной и широколиственной растительности.

Географически этот комплекс занимает область распространения хвойно-широколиственных и широколиственных лесов Палеарктики. Неизбежно возникающие региональные особенности его систематического состава могут быть отражены при помощи географических эпитетов. Например, неморальная орнитофауна материкового Дальнего Востока может быть названа маньчжурской неморальной авифауной. Неморальная орнитофауна Японских островов – японской, юга Палеарктики – гималайской и т.д.

В южной части материковой Азии распространён ряд лесных форм, относимых Б.К.Штегманом (1938) и К.А.Воробьевым (1954) к индо-малайской фауне: *Accipiter virgatus*, *Butastur indicus*, *Hierococcyx fugax*, *Ninox scutulata*, *Otus bakkamoena*, *Pericrocotus divaricatus*, *Zosterops erythropleurus* и др. По нашему мнению, названные виды, скорее всего, являются древнейшими обитателями лесов данной территории, вошедшие в современную неморальную фауну в качестве элементов фауны собственно тургайского лесного комплекса, и относить их к тропической индо-малайской фауне нет оснований (в том смысле, что рассматривать их в качестве мигрантов этой фауны в неморальную фауну). К этой же группе, по-видимому, относятся *Pernis ptilorhynchus*, *Picus canus*, *Jungipicus kizuki*, *Cyanoptila cyanomelana*, *Oreocinclla dauma*, *Geokichla sibirica*, *Monticola gularis* и некоторые другие, преимущественно эндемичные виды дальневосточной лесной фауны.

Любое объединение видовых ареалов включает элементы произвольности и условности. Предлагаемая точка зрения также, по-видимому, не лишена этого, однако элемент произвольности здесь сведён к минимуму. Несомненно, неморальный авифаунистический комплекс как цельное филоценогенетически и биохорологически явление представляет собой реальность в противоположность концепции мультиландшафтной китайской (маньчжурской) фауны, цельность которой, очевидно, недоказуема. Например, неморальная и бореальная фауны образуют, очевидно, подобную общность – арбореальный тип фауны Евразии.

Авифауны основных лесных формаций юга Дальнего Востока обнаруживают в общем достаточно чёткие различия и в видовом составе

птиц, и в уровнях численности населения. Таким образом, имеет место неравномерность в пространственном распространении популяций видов, связанная, очевидно, с соответствующей дифференциацией среды обитания. Первым, кто обратил внимание на то, что авифауна смешанных и широколиственных лесов Уссурийского края в общем не является гомогенной, был Л.М.Шульпин (1931а,б). Правда, авифауна смешанного леса принималась Л.М.Шульпиным несколько шире, чем это представляется возможным в настоящее время. Никем из орнитологов, работавших на этой территории в последующем, включая и К.А.Воробьёва, не предпринималось попыток выяснения ландшафтной приуроченности лесной маньчжурской авифауны.

Для маньчжурской фауны в целом это было сделано энтомологом и зоогеографом А.И.Куренцовым в результате исследований главным образом фауны насекомых смешанных и широколиственных лесов Дальнего Востока. Наиболее полно эколого-ландшафтная структура маньчжурской фауны была разобрана в работе «Что такое маньчжурская фауна?» (Куренцов 1952). Выделенные шесть фаунистических группировок были названы автором «подзонами», а в более поздней работе (Куренцов 1961) – «группами станций». Ни то ни другое название нельзя признать удачным. Точное содержание термина «подзона», принятое в географии, предполагает невозможность существования на одной и той же территории нескольких подразделений этого ранга. Вместе с тем на схеме А.И.Куренцова лишь три подзоны географически викарируют: фауны подзон чернопихтарников, кедровников и смешанных лесов островов Сахалин и северного Хоккайдо. Три остальные подзоны перекрывают друг другом и двумя первыми. «Стация» является экологическим понятием и, несмотря на существующий разнобой в его толковании экологами, в содержание этого термина никогда не вкладывается географическая определённость. Таким образом, лучше всего отказаться от названий и «подзона» и «группа станций». Мы пока воздерживаемся от каких-либо предложений на этот счёт, а эколого-ландшафтные группировки видов будем просто называть фаунами с прибавлением названия соответствующего типа леса.

Наши исследования проводились в южном Приморье в 1960-1965 годах и охватили все основные типы лесов, представленные на этой территории. Данные полевых исследований и анализ доступной литературы позволили с достаточной достоверностью судить о том, что представляет собой маньчжурская неморальная авифауна в эколого-ландшафтном отношении. Неморальную авифауну юга Дальнего Востока мы подразделяем на три группировки. Это – авифауны комплексов хвойно-широколиственных лесов, широколиственных галерейных лесов речных долин и черноберёзово-дубовых лесов.

Ядро авифауны первой группировки образовано видами, которые су-

ществуют исключительно или преимущественно в среде хвойно-широколиственных лесов: *Yungipicus kizuki*, *Certhia familiaris*, *Muscicapa latirostris*, *Cyanoptila cyanomelana*, *Turdus pallidus*, *Geokichla sibirica*, *Oreocinclada dauma*, *Larvivivora cyane*, *Urosphena squameiceps*, *Acanthopneuste coronatus*, *Acanthopneuste tenellipes*, *Chrysophrys tristrami*, *Eophona personata*, *Coccothraustes coccothraustes*. Маньчжуро-японский тип распространения, существование значительной дизъюнкции в ареалах для некоторых видов, распространённых и в южной Палеарктике, или дальневосточный эндемизм ряда видов заставляют считать их древними обитателями данной территории. Это подтверждает и чёткий таксономический ранг некоторых из них: *Jungipicus kizuki* относится к специфическому восточноазиатскому роду, причём ближайшие его родственники населяют субтропические и тропические леса Юго-Восточной Азии. *Turdus pallidus* является наиболее уклонившейся формой в группе «бледных» дроздов. Ближайшим родственником *Geokichla sibirica*, по-видимому, является *Geokichla wardi* южных Гималаев. *Urosphena squameiceps* по некоторым признакам (особенности линьки) вообще занимает изолированное положение в семействе Sylviidae (Иванов 1952). *Acanthopneuste tenellipes* – весьма своеобразный вид, по ряду признаков (позывка, пение, некоторые черты биологии) резко отличается от видов группы *Acanthopneuste*, да и от прочих пеночек, и, возможно, заслуживает выделения в самостоятельный род.

Наконец, ценотические связи с лесом хвойно-широколиственного типа, который в наибольшей степени сохранил облик и структуру тургайского леса (Сочава 1944, 1946; Васильев 1958), также заставляют рассматривать эту группу видов в качестве реликтового, дериватного ценоза, соответствующего хвойно-широколиственному мезофитному реликтовому лесному типу маньчжурской неморальной растительности.

Существование почти всех представителей этого ценотического типа в условиях хвойно-широколиственного леса на Японских островах, а отдельных видов – в более северных районах Дальнего Востока и в Сибири свидетельствует о более широком в прошлом распространении этой группировки.

Авифауна долинных лесов в наиболее полном виде выражена в широколиственных галерейных лесах хорошо разработанных долин среднего и отчасти нижнего течения рек. Ядро этой группировки образовано видами, для которых необходимым является не только экологический тип лесов (чисто широколиственный), но и их галерейность или по крайней мере существование опушечной черты хотя бы вдоль русла реки или протоков. Это – *Cyanopica cyanus*, *Pericrocotus divaricatus*, *Xanthopygia xanthopygia*, *Turdus hortulorum*, *Zosterops erythropleurus*, *Chrysophrys spodocephala*, *Eophona migratoria*. Анализ ареалов и систематических связей указывает на то, что эти виды – древние обитатели данной

территории. Для *Cyanopica cyanus* нет необходимости это доказывать. Ближайшим родственным видом *Pericrocotus divaricatus* является *Pericrocotus tegimae* островов Риу-Киу. Очевидно, к этой же секции относится *Pericrocotus erythropygus*, населяющий саванновый ландшафт Индии и Северной Бирмы. *Xanthopygia zanthopygia* относится к чётко очерченному дальневосточному роду жёлтых мухоловок, в состав которого входят ещё *Xanthopygia narcissina* (широколиственные и смешанные леса островов Сахалин, Хоккайдо и Северный Хонсю) и состоящий из нескольких подвигов *Xanthopygia owstoni*. *Turdus hortulorum* относится к хорошо очерченной секции «сизых» дроздов, насчитывающей ещё два вида: *Turdus cardis*, распространённый в Северной Японии и Восточном Китае и связанный с широколиственными лесами, и *Turdus dissimilis* – горные вечнозелёные (дубовые и рододендроновые) леса Асама, Северной Бирмы и Юньнани. Причём наш вид ближе стоит к *T. dissimilis*, чем к *T. cardis*. Ближайшей к *Zosterops erythropleurus* по распространению и, видимо, филогенетическому положению является уже хорошо отличная *Zosterops japonicus* Японских островов, связанная с вечнозелёными и листопадными широколиственными лесами. *Chrysophrys spodoccephala* занимает наиболее изолированное положение в своём роде. Вид распадается на три чётко выраженные формы, причём островная *Ch. sp. personata* настолько резко отличается (примерно в такой же мере, как *Sturnia sturnina* и *S. philippensis*; *Xanthopygia zanthopygia* и *X. narcissina*), что, возможно, является «мелким» видом. Наша форма в пределах своего ареала повсюду связана с лесной растительностью речных долин.

Очевидно, в эту же группу следует включить ещё ряд видов, первичные связи которых с широколиственными лесами долин не вызывают сомнений, хотя в настоящее время они выходят за пределы этого комплекса, существуя, например, в условиях дубовых лесов: *Dendrocopos minor*, *Picus canus*, *Parus minor*, *Aegithalos caudatus*.

Современный комплекс широколиственных лесных формаций долин рек ботаники (Васильев 1958) объединяют в флорогенетический тип *Ulmeta* и выводят из третичных долинных лесов. Отсутствие современных хвойных является характерной и первичной чертой этих лесов (Сочава 1944; Васильев 1958). Всё это позволяет рассматривать эту группу видов также в качестве реликтового дериватного ценоза. На древнюю, реликтовую природу этого ценотического типа указывает факт обитания в условиях широколиственных лесов Японии ряда чётко отличных форм и видов, родственные связи с которыми обсуждались.

С формацией черноберёзово-дубовых лесов Дальнего Востока тесно связаны следующие виды: *Caprimulgus indicus*, *Yungipicus canicapillus*, *Dendronanthus indicus*, *Cristemberiza elegans* и *Cuculus micropterus*. Замечательной географической чертой видов этой группы (исключая боль-

шого козодоя) является их материковый ареал. Изолированная колония *Dendronanthus indicus* в дубняках Южного Сахалина имеет материковые миграционные пути (в Японии этот вид известен лишь по двум залётным экземплярам), что свидетельствует о том, что колонизация острова Сахалин происходила с запада, через современное Приморье, а не южным путём через Японские острова.

Отсутствие эквивалентных таксонов на Японских островах, локализация почти всех ареалов в западной части области распространения неморальной фауны Дальнего Востока и специфика современных ценологических связей определённо указывают на исторически обусловленную связь этой группы видов с ландшафтом гемиксерофитных дубовых лесов Дальнего Востока. По данным ботаников (Сочава 1944, 1946; Васильев 1958), дубняки как растительная формация вычленились из мезофитных хвойно-широколиственных лесов в результате ксерофилизации климата, причём произошло это именно в западной части области распространения неморальной растительности Дальнего Востока.

Таким образом, перечисленная группа птиц представляет собой автохтонный реликтовый ценологический тип, соответствующий флорогенетическому типу *Querceta mongolica* ботаников. Нет оснований считать его дериватным. На его реликтовость (в географическом аспекте) указывают факты распространения отдельных видов птиц за пределами современного зонального распространения формации дубняков (*Dendronanthus indicus* – на южном Сахалине, *Caprimulgus indicus* – на Японских островах). Это свидетельствует о более широком в прошлом распространении этой группировки на Дальнем Востоке.

Кроме этого «древнего» ядра каждая из группировок включает ещё целый ряд видов, древность связей которых с данной территорией вероятна, но пока не доказана. Ряд видов, относящихся в настоящее время к категории «характерных», по всей видимости, не являются древними обитателями данной территории. Пример последнего: *Eurystomus orientalis*, *Oriolus chinensis*, *Cyanistes cyanus* и *Locustella fasciolata* – весьма характерные виды современных галерейных лесов речных долин Приморья.

Многие виды птиц обнаруживают более широкие связи с современными лесами. Например, *Cuculus canorus*, *Picus canus*, *Dendrocopos minor*, *Parus minor*, *Poecile palustris*, *Aegithalos caudatus* характерны для всех широколиственных лесных формаций, а в смешанных лесах отсутствуют или распространены весьма локально. Наоборот, *Cuculus optatus*, *Periparus ater*, *Reguloides proregulus* распространены в смешанных и, в меньшем числе, в елово-пихтовых лесах, отсутствуя в коренных широколиственных.

Многие виды, связанные с несколькими лесными формациями, имеют в этих лесах разный уровень численности. Например, *Sitta europaea*,

населяющий все без исключения лесные формации южного Приморья, наибольшей численности достигает в хвойно-широколиственных лесах. На эту же группу лесных формаций падает наивысший уровень численности *Periparus ater*, *Certhia familiaris*, *Reguloides proregulus*. *Parus minor* является ландшафтным видом дубовых лесов, а в долинных лесах (по крайней мере современных) численность её заметно ниже. Для *Dendrocopos minor* картина противоположная и т.д.

Всё это указывает на то, что неморальная орнитофауна дифференцирована на ряд группировок, каждая из которых достаточно специфична в отношении видового состава, численности населения, ценологии и, видимо, истории. Обладая ещё одним атрибутом – географической определённой, эти группировки в их совокупности создают современную эколого-ландшафтную структуру неморальной маньчжурской авифауны.

Авифауна хвойно-широколиственных мезофитных лесов по объёму и распространению соответствует трём «подзонам» А.И.Куренцова: фауна чернопихтово-широколиственных, кедрово-широколиственных и переходных горных лесов.

Анализ авифауны чернопихтарников и кедровников показал, что население птиц этих формаций является цельным и единым образованием. Можно указать лишь два вида, которые по крайней мере на южном Сихотэ-Алине обнаруживают чёткую привязанность к переходным, так называемым кедрово-еловым лесам и неморальным пихтарникам, практически отсутствуя в поясе зеленомошных и высокогорных пихтово-еловых лесов. Это – соловей-свистун *Pseudaedon sibilans* и серый снегирь *Pyrhula cineracea*. Однако только по двум видам принципиально невозможно доказать существование самостоятельной группировки. Серого снегиря, кроме того, вряд ли можно отнести к древнему элементу фауны этой территории.

Таким образом, исследования в поле не подтверждают существования особой группировки неморальной орнитофауны на стыке неморальной и бореальной фауны в горах юга Дальнего Востока. Это – просто переходная полоса со смешанной фауной.

Авифауна хвойно-широколиственных лесов насчитывает около 45 гнездящихся видов. Две остальные группировки – авифауны долинных лесов и дубняков – адекватны соответствующим «подзонам» А.И.Куренцова и насчитывают порядка 40 и 30 гнездящихся видов соответственно.

Каждая из группировок не является гомогенной на протяжении своего «ареала» и приведённые выше показатели видового состава являются суммарными. Как показывают исследования, здесь имеет место пространственный динамизм, охватывающий и фауну, и средние показатели численности населения.

Динамизм авифауны наблюдается даже в пределах одной лесной

формации. Например, авифауна чернопихтарников в двух пунктах, расположенных на расстоянии 100 км, разнится по 5 видам, а у 8 видов происходит чёткое изменение средних уровней численности. Дальнейшие изменения происходят при смене чернопихтарников южными кедровниками, а последних – так называемыми типичными кедровниками. Для ряда видов здесь наблюдаются вполне направленные изменения. Например, численность *Acanthopneuste coronatus* в чернопихтарниках заповедника «Кедровая падь» – 15.6 пар/км². В лесах этой же формации в Супутинском заповеднике снижается до 4.8 пар/км². То же самое для *Poecile palustris*: 7.3 и 0.3 пар/км² соответственно. Далее, в «типичных» кедровниках эти виды полностью выпадают из состава фауны древостоев горных склонов. Некоторые виды, наоборот, обнаруживают замечательное постоянство уровней численности. Например, *Reguloides proregulus* и *Larvivora cyane* во всех обследованных пунктах имеют численность в пределах 13.8-8.3 и 5.0-9.0 пар/км² соответственно.

Эти примеры указывают на разнообразие причин, обуславливающих динамизм фауны, причём для каждого вида эти причины могут быть совершенно разными. Дальнейшие осложнения вносят причины исторического порядка или факторы, выходящие за пределы собственно лесной среды. Например, *Cyanistes cyanus* и *Locustella fasciolata* имеют южную границу ареала в Приморье у 44-й параллели, где исчезают сразу, несмотря на отсутствие видимых изменений в ландшафте. Северная граница *Yungipicus kizuki*, оседлого вида, хорошо совпадает с январской изотермой в -21°C (и, видимо, ею определяется). Поэтому на западных склонах Сихотэ-Алиня этот вид отсутствует уже севернее 44° с.ш.

Следствием пространственного динамизма является чёткое различие фаунистического состава группировки в противоположных точках её распространения. Причём различия касаются и фауны ценоотических реликтов. Например, южной границы распространения хвойно-широколиственных лесов на Корейском полуострове (примерно 38° с.ш.) не достигают *Turdus pallidus*, *Geokichla sibirica*, *Acanthopneuste tenellipes*, *Chrysophrys tristrami*, *Eophona personata*. Соответственно северной границы – *Yungipicus kizuki*, *Urosphena squameiceps* и *Eophona personata*. *Yungipicus canicapillus* и *Cristemberiza elegans* отсутствуют в дубняках Амуро-Зейского плато, а *Cuculus micropterus* – в дубняках южного Приморья и Корейского полуострова.

Суммарным результатом действия всех факторов является непрерывная географическая изменчивость эколого-ландшафтных группировок – явление, ныне именуемое ботаниками континуумом. Видимо, континуумы подобного рода следует именовать географическими. В связи с этим едва ли допустимо выделять региональные варианты эколого-ландшафтных группировок типа «климатических фаций» кедрово-широколиственных лесов Б.П.Колесникова (1956) или субформаций В.Б.Со-

чавы (1961), не оговаривая заранее условности этих категорий. Отсутствие объективных границ или даже переходных полос с неизбежностью делает эти подразделения в лучшем случае произвольными.

А.И.Куренцов (1952), касаясь вопроса происхождения фаун разных «подзон», считает наиболее древними и первичными фауны переходных горных лесов и чернопихтарников. Все остальные фауны рассматриваются как производные этих двух. Рассмотрим, насколько эта точка зрения приложима к авифауне.

Поскольку существование особых группировок для авифаун переходных лесов и чернопихтарников не доказано, проблема первичности и производности здесь, очевидно, не возникает. Авифауна хвойно-широколиственных лесов является если не гомогенным, то по крайней мере вполне цельным образованием.

Остаются авифауны долинных лесов и дубняков. Если принять точку зрения А.И.Куренцова и считать авифауну долинных лесов производной от авифауны хвойно-широколиственных, то совершенно необъяснимым в таком случае является отсутствие в современных хвойно-широколиственных лесах птиц из группы ценоотических реликтов фауны долинных лесов. Едва ли допустимо предположение о спонтанном изменении экологической специфики этих видов, что сделало бы невозможным их существование в смешанных лесах.

При обзоре ценоотических реликтов обсуждались систематические связи видов этих групп. Оказалось, что родственные виды сплошь и рядом имеют местообитания, которые относятся к одному экологическому типу. Например, все «сизые» дрозды (*Turdus hortulorum*, *T. cardis*, *T. dissimilis*) связаны с широколиственными лесами. То же – «жёлтые» мухоловки. Почти все «бледные» дрозды (*Turdus pallidus*, *T. obscurus*, *T. chrysolaus*) населяют хвойно-широколиственные и темнохвойные леса. Таков же тип местообитания синиц рода *Periparus*, пеночек рода *Reguloides* и всех видов секции *borealae* рода *Acanthopneuste*. Интересно, что все виды секции *occipitalae* этого же рода связаны с широколиственными и смешанными лесами и совершенно отсутствуют в темнохвойных. По крайней мере в отношении трёх видов овсянок рода *Chrysophrys*: *Ch. spodocephala*, *Ch. tristrami* и *Ch. rustica*, можно сказать, что видовым типом их местообитания является сырой и даже заболоченный лес речных долин с хорошо выраженным подлеском. Число примеров можно было бы умножить. Невероятно, чтобы местообитания одного экологического типа сложились у видов узкой систематической группы параллельно и независимо друг от друга. Скорее всего – это унаследованная от предковой формы экологическая черта, столь же и даже более постоянная, как и другие характеристики вида. Таким образом, допущение о спонтанном изменении видового типа местообитания для данных условий даже теоретически не может быть принято.

Очевидно, что виды, входящие в группу ценотических реликтов авифауны долинных широколиственных лесов, вообще никогда не обитали в хвойно-широколиственных лесах, по крайней мере в лесах такого же ценотического состава и типа, как современные смешанные леса Дальнего Востока. А то, что ареалы большинства из этих видов почти не выходят за пределы области современного распространения долинных широколиственных лесов (или их дериватов, например чозенников), свидетельствует о том, что авифауна широколиственных лесов очень длительное время существует бок о бок с орнитофауной хвойно-широколиственного леса. Считать в целом производной эту группировку пока нет оснований.

Несколько в ином положении находится авифауна дубовых лесов. Прежде всего в противоположность тому, что имеет место с ареалами видов, образующих ценотические реликты фаун хвойно-широколиственных и долинных широколиственных лесов, ареалы ценотических реликтов фауны дубняков лишь в своей северной части в общем достаточно точно совпадают с северной границей формации монгольского дуба. К югу все виды выходят далеко за пределы распространения этой формации, достигая гор Южного Китая. И, что характерно, распространение это сплошное, без перерывов, если судить по картам ареалов, приводимых Чжэн Цзо-сином (1953, 1958), и без распада на чётко выраженные подвиды. Единственное исключение – *Cristemberiza elegans*, однако форма *elegantula*, имеющая изолированное распространение в горах Южного Китая, лишь слабо отличается от номинальной. Таким образом, непосредственной зависимости распространения этих видов от распространения формации из монгольского дуба не наблюдается, вернее, эта зависимость строго локальна. Всему этому возможно лишь следующее объяснение. Эти виды проникли в южную часть Дальнего Востока с юга в период, когда здесь стала формироваться гемиксерофитная формация черноперебелково-дубового леса, что, по мнению ботаников, произошло на сравнительно поздних этапах формирования современной неморальной растительности Дальнего Востока (Сочава 1944, 1946), видимо, в четвертичном периоде.

Ряд видов птиц, населяющих в настоящее время леса из монгольского дуба, – явные выходцы из долинных широколиственных лесов: *Dendrocopos minor*, *Poecile palustris*, *Pericrocotus divaricatus*, *Xanthopygia xanthopygia*, *Turdus hortulorum*, *Aegithalos caudatus*. Эти виды в пределах своего ареала на Дальнем Востоке повсюду связаны с долинными лесами и лишь локально – с дубняками. Наконец, *Muscicapa latirostris* и *Cyanoptila cyanomelana*, отсутствующие в современных галерейных лесах речных долин, являются прямыми наследниками фауны хвойно-широколиственных лесов. Таким образом, филоценогенез авифауны дубняков хорошо отличается от филоценогенеза самой формации. По

мнению ботаников (Сочава 1946), формация монгольского дуба сложилась путём вычленения основных её компонентов (древесный и кустарниковый ярус) из хвойно-широколиственного мезофитного леса (процесс сегрегации). Авифауна дубняков в основе своей агрегатная и иммиграционная, причём наибольший вклад в её формирование из местной фауны принадлежит авифауне долинных широколиственных лесов.

Л и т е р а т у р а

- Васильев В.Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока в Восточной Сибири // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М.; Л., 3: 361-457.
- Васильев Н.Г., Колесников Б.П. 1962. *Чернопихтowo-широколиственные леса южного Приморья*. М.; Л.: 1-147.
- Воробьёв К.А. 1954. *Птицы Уссурийского края*. М.: 1-360.
- Воробьёв К.А. 1955. *Орнитологическая фауна Уссурийского края и её зоогеографический анализ*. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.
- Дементьев Г.П. 1937. Опыт анализа основных элементов авифауны Восточной Палеарктики // *Памяти акад. М.А.Мензбира*. М.; Л.: 93-128.
- Дементьев Г.П. 1940. Географическое распространение птиц // *Руководство по зоологии*. Т. 6. Птицы. М.; Л.
- Дементьев Г.П. 1958. К вопросу об истории фауны птиц Советского Союза // *Учён. зап. Моск. ун-та* 197: 5-16.
- Дементьев Г.П. 1965. Систематика птиц (современное состояние и некоторые проблемы) // *Современные проблемы орнитологии*. Фрунзе: 11-64.
- Иванов А.И. (1952) 2022. Летняя орнитофауна Супутинского заповедника // *Рус. орнитол. журн.* 31 (2210): 3235-3257. EDN: GAEWUL
- Кистяковский А.Б. 1959. Новые данные о северных границах распространения маньчжурского орнитофаунистического комплекса на Амуре // *2-я Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. докл.* М.
- Кистяковский А.Б., Смогоржевский Л.А. 1964. О границе китайского орнитофаунистического комплекса на реке Бурея // *Науч. докл. высшей школы. Биол. науки* 3: 26-29.
- Колесников Б.П. 1956. *Кедровые леса Дальнего Востока*. М.; Л.: 1-262.
- Кузякин А.П. 1962. Зоогеография СССР // *Учён. зап. Моск. обл. пед. ин-та им. Н.К.Крупской* 109: 3-182.
- 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. 1959. Вопросы зоогеографии южных частей Дальнего Востока // *Зоол. журн.* 38, 2: 153-166.
- Куренцов А.И. 1959а. О зоогеографическом районировании Дальнего Востока // *Биологические ресурсы Дальнего Востока*. М.: 27-43.
- Куренцов А.И. 1961. Животный мир // *Дальний Восток. Физико-географическая характеристика*. М.: 246-298.
- Куренцов А.И. 1965. Решение некоторых вопросов зоогеографии Дальнего Востока // *Зап. Приморского фил. Геогр. общ-ва СССР* 24, 1: 7-16.
- Сочава В.Б. 1944. Опыт филогенетической систематики растительных ассоциаций // *Сов. ботаника* 12, 1: 1-18.
- Сочава В.Б. 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса // *Материалы по истории флоры и растительности СССР*. М.; Л., 2: 283-320.
- Сочава В.Б. 1961. Вопросы классификации растительности, типологии, физико-географических фаций и биоценозов. Классификация растительности и геоботаническая картография // *Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР* 27: 5-22.

- Чжэн Цзо-синь. 1953-1958. *Фауна и распространение птиц Китая*. Пекин, 1, 2 (кит.).
- Штегман Б.К. 1936. О принципах зоогеографического деления Палеарктики на основе изучения типов орнитофауны // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 2/3: 523-563.
- Штегман Б.К. 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики // *Фауна СССР: Птицы* 1, 2: 1-157.
- Шульпин Л.М. 1931. Поездка с орнитологической целью в область хребта Сихотэ-Алинь в 1928 году // *Изв. АН СССР. Сер. 7.* 4: 589-601.
- Schulpin L.M. 1931. Übersicht der Verbreitung der an den Wald gebundenen Vögel aus dem Gebiet des Sichota-Alin Bergrückens (Küstengebiet der UdSSR) // *Zool. Anz.* 96, 3/4: 65-77.



ISSN 1026-5627

Русский орнитологический журнал 2023, Том 32, Экспресс-выпуск 2345: 4182-4186

Степной лушь *Circus macrourus* в степном Заволжье

В.П.Белик, Е.В.Гугуева

Второе издание. Первая публикация в 2014*

Степной лушь *Circus macrourus* практически повсеместно полностью исчез из гнездовой фауны Восточной Европы в 1960-е годы, но лишь через 20-30 лет его исчезновение привлекло специальное внимание орнитологов (Давыгора, Белик 1990; Davygora, Belik 1992, 1994; Давыгора 2000; Линдеман и др. 2005). Поэтому причины депрессии европейских популяций этого вида остались до конца не выясненными (Давыгора, Белик 1990; Давыгора 2000).

В последующие десятилетия в европейских степях и лесостепи отмечено несколько гнездовых инвазий степного луся, залетавших сюда, очевидно, с востока – из Казахстана и Западной Сибири, где он сохранился в степной зоне. Однажды массовое локальное гнездование этого луся наблюдалось в 1988 году в полях зерновых культур в верховьях реки Чир – на границе Ростовской и Волгоградской областей (Ветров 1990, 1992). В 2007 году много степных лусят появилось на заболоченных водоёмах в разных районах Воронежской области (Сапельников и др. 2008).

Сейчас нельзя исключать, что именно такие же инвазии, связанные с массовыми вспышками численности мышевидных грызунов, давали повод для суждений о численности степного луся на юге Восточной Европы и в прошлом. Так, в 1934 году, когда здесь повсеместно наблюдалось интенсивное размножение обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* (Мионов и др. 1978), много степных лусят появилось в Сальских степях

* Белик В.П., Гугуева Е.В. 2014. Степной лушь в степном Заволжье // *Стрепет* 12, 1/2: 177-181.