

УДК 598.2:574.2

© 1990 г.

А. А. НАЗАРЕНКО

ОРНИТОФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБМЕН МЕЖДУ ЮЖНОЙ И СЕВЕРНОЙ АЗИЕЙ НА ВОСТОЧНОЙ ПЕРИФЕРИИ КОНТИНЕНТА: ПОСЛЕДНИЙ ЛЕДНИКОВО-МЕЖЛЕДНИКОВЫЙ ЦИКЛ¹

Впервые охарактеризована география и динамика лесной среды региона на протяжении последних 35 тыс. лет. Приведены более строгие, чем ранее, доказательства существования лесного «экологического моста» на внешнем шельфе Желтого и Восточно-Китайского морей в период последнего оледенения. Показано исключительное значение этого «моста» в процессе фаунистического обмена между южными, умеренными и северными районами Азии. Освещена уникальная роль японо-корейского лесного рефугиума в эволюционном и экологическом преобразовании популяций южных вселенцев как предпосылки для последующего, в голоцене, заселения их потомками таежной Сибири. В свете основной — северной тенденции роста экологического разнообразия лесной среды региона от позднеледниковья к современности, дано объяснение резкому преобладанию одностороннего, с юга на север, тренда в расселении лесных птиц.

19 августа 1982 г., в период работы в Москве XVIII Международного орнитологического конгресса, на специальном заседании «круглого стола» было положено начало международному проекту «Атлас видообразования птиц Голарктики». Одной из его основных задач является объяснение таксономической и хоровой структуры современной фауны птиц этого региона (главным образом на уровне *superspecies*), в том числе в свете палеогеографических событий плейстоцена (Lees-Smith, 1985). Решению последней задачи — применительно к истории современной дендрофильной (лесной — в широком понимании) фауны птиц восточной Палеарктики — мы посвятили ряд публикаций (Назаренко, 1979; 1982, 1985, 1986, и др.). Таким образом, наши исследования оказались в русле новых задач, поставленных вышеуказанным проектом.

Цель данной статьи — объяснить, как и вследствие каких палеогеографических и палеоэкологических событий возникла и сложилась современная хоровая структура дизъюнктивных и непрерывных ареалов у лесных птиц на восточной окраине азиатского континента, с акцентом на территорию между 25 и 45 параллелями.

Эта тема потребовала решения ряда проблемных вопросов. Из них наиболее важные следующие.

О роли лесного «экологического моста» на восточной, ныне затопленной, окраине континента и японо-корейского лесного (таежного) рефугиума в «трансзональном» фаунистическом обмене, в том числе некоторыми южно-азиатскими горными субтропическими элементами.

О временном и пространственном несовпадении процессов расселения разных эколого-ландшафтных групп дендрофильных птиц.

О причинах преимущественно однонаправленного, с юга на север, тренда в расселении дендрофильных птиц.

Из этого перечня с очевидностью вытекает, что палеогеографический фон в перечисленных явлениях должен был играть основную, детерминирующую роль. Его возможно более полное восстановление в аспекте времени, пространства и экологической специфики представляло собой одну из основных задач данной работы.

¹ В рамках международного проекта «Атлас видообразования птиц Голарктики».

Методология историко-фаунистических реконструкций хорошо разработана (Назаренко, 1982; Haffer, 1982, и др.). Ее принципиальная гносеологическая схема — объяснение современной таксономической и хронологической структуры региональных фаун в свете палеогеографических событий. Основная задача — получение максимально полных и достоверных частных данных по двум компонентам этого метода. В любом случае элемент неопределенности, в особенности при оценке временных рамок событий прошлого и темпов эволюционного преобразования популяций, всегда присутствует, поэтому все построения и выводы в рамках данного метода неизбежно носят гипотетический характер.

Сведения о географии и систематике дендрофильных птиц, в особенности о родственных отношениях изолированных форм в данном и смежном регионах, почерпнуты из общих (Vaurie, 1959, 1965; Howard, Moore, 1980, и др.) и региональных (Cheng, 1987, и др.) фаунистических сводок и работ по систематике отдельных групп и видов. Их перечень занял бы много места. В ряде случаев имелась необходимость в выяснении или уточнении родственных отношений у конкретных пар изолятов. Помимо анализа литературных данных мы просмотрели соответствующий коллекционный материал в Зоологическом институте АН СССР и Зоологическом музее МГУ. Мы признательны кураторам Орнитологических Учреждений — В. М. Лоскюту и П. С. Томковичу.

Для значительного числа дендрофильных птиц в Восточно-азиатском регионе характерна сложная таксономическая структура, очевидно, отражающая разные этапы расселения, изоляции и дивергенции. Ареалы многих групп охватывают не только умеренные и субтропические районы, но и горные тропики Юго-Восточной Азии. Таксономический ранг многих изолированных популяций остается невыясненным и носит формальный характер. Так, группы резко отличающихся «подвидов» у *Cuculus saturatus*, *Picus canus*, *Dendrocopos canicapillus*, *Garrulus glandarius*, *Muscicapa latirostris* и других, по нашему мнению, более адекватно трактовать в качестве *semispecies* или *paraspecies*, а группы в целом принимать в рамках *superspecies*. Принадлежность к соответствующим надвидам обозначена через видовое имя, заключенное в скобки (см. Приложение, 2).

Фаунистические события, которые будут обсуждаться, безусловно, охватывали весь Верхний плейстоцен (130 тыс. лет), а скорее всего и финальную часть Среднего плейстоцена. Однако мы вынуждены ограничиться, главным образом, временными рамками последних 35 тыс. лет: от предмаксимума последнего оледенения и до современности. Это вызвано двумя обстоятельствами. Во-первых, последний ледниковый максимум (23—16 тыс. лет назад) в значительной степени определил «исходное состояние» современной природной среды данного региона. Ее последующая эволюция, протекавшая при резко иных режимах климата и приведшая к нынешнему уровню ее ландшафтного разнообразия и географическим пределам, сохранила в себе и наследие этого «исходного состояния»: недонасыщенность биотических компонентов многих сообществ даже в средних широтах (Назаренко, 1982); «островные» реликтовые (рефугиальные) сообщества в верхних поясах южных гор и др. Таким образом, это время охватывает крайне важный этап истории природной среды в широком, глобальном контексте. Во-вторых, только для указанного отрезка времени имеется непротиворечивая информация о динамике климата, растительности и очертаний суши. Для остальной части Верхнего плейстоцена данного региона (около 100 тыс. лет) опубликованные сведения менее полны, но, главное, существует очевидное несоответствие между данными о временной динамике изотопов кислорода в донных колонках из северной части Восточно-Китайского моря, вычисленными палеотемпературами поверхностных морских вод, значениями и временными привязками уровней моря и палеогеографическими событиями (точнее, их интерпретацией) на прилегающей суше (Shi Yafeng, Wang Jingtai, 1981; Yang Huairen, Chen Xiqing, 1985; Yang Dayuan et al., 1987). Поэтому строгая реконструкция таких харак-

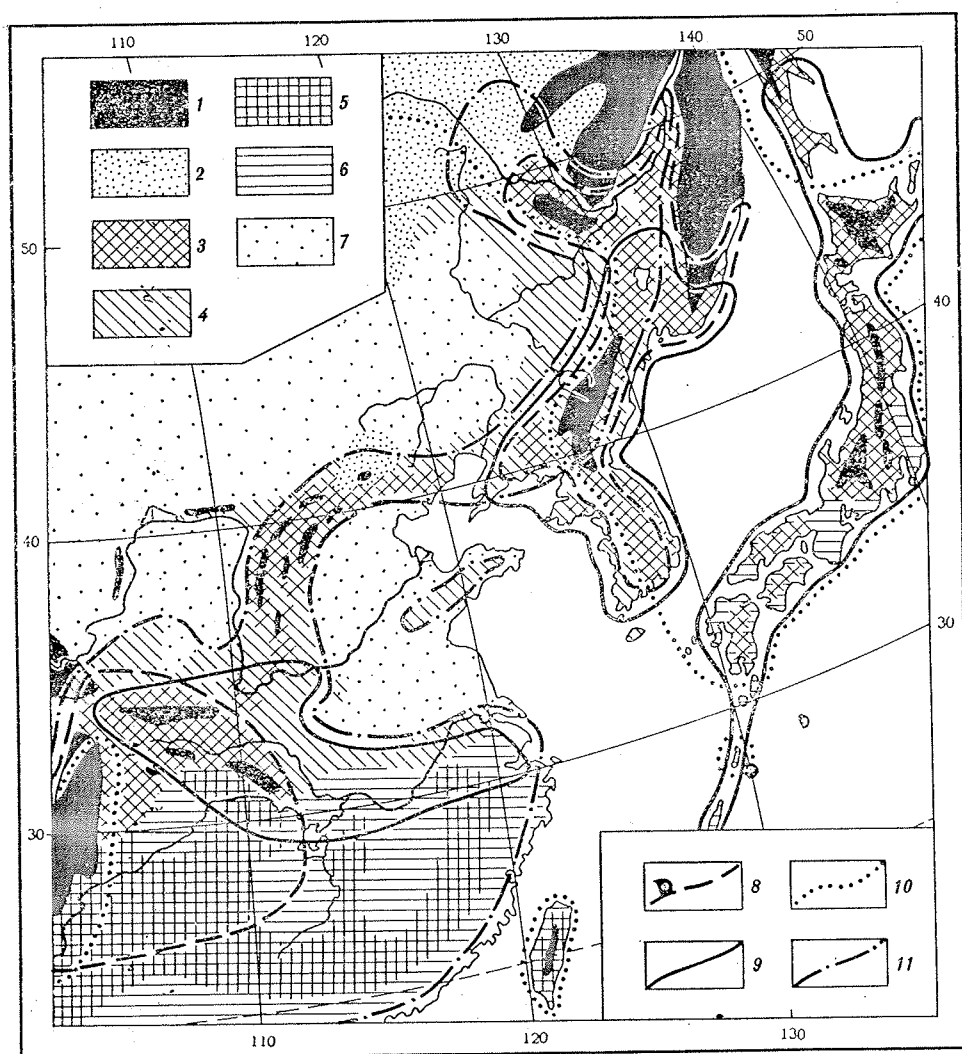


Рис. 1. Карта-схема современного (восстановленного) растительного покрова избранной части Азиатского континента (по: Wang, 1961 с уточнениями) и характерные примеры распространения лесных птиц. 1 — темновойные леса, 2 — лиственные леса, 3 — хвойно-широколиственные леса, 4 — дубовые леса и редколесья, 5 — многовидовые смешанные мезофильные леса, 6 — субтропические вечнозеленые леса, 7 — степи, пустыни и другие безлесные территории. Виды птиц: 8 — *Emberiza elegans*, 9 — super-species *Horeites diphone*, 10 — super-species *Zoothera dauma*, 11 — *Cuculus micropterus*

теристик палеосреды, как география и экология лесной растительности и временное соотношение границ суши и моря, для упомянутого интервала пока не представляется возможной.

ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении современного распространения дендрофильных птиц на восточной периферии азиатского континента обращает на себя внимание один зоогеографический парадокс. Он заключается в том, что на фоне практически непрерывной лесной среды от южной Азии и до юга Дальнего Востока (рис. 1) и аналогичного непрерывного распространения большого числа лесных видов птиц, почти у 40 видов разной экологической специфики существуют ареальные разрывы либо на территории всего Северного Китая (рис. 1, 8, 9, 10), либо они еще более обширны (рис. 2). Важно подчеркнуть, что подобная дизъюнкция приходится на территории, где существует заведомо благоприятная экологическая среда. Так, в первом случае (рис. 1) и в Шансийских горах

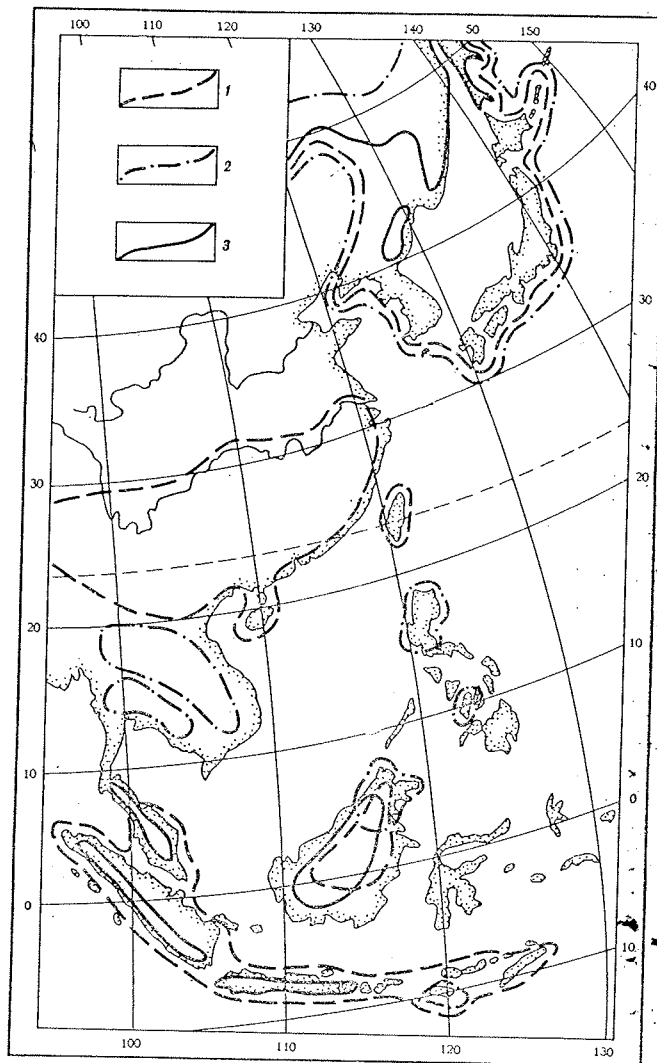


Рис. 2. Примеры разрывов в распространении лесных птиц на территории всего Восточного Китая и множества изолятов. 1 — superspecies *Cuculus saturatus*: *lepidus*, *insulindae*, *saturatus*, *horsfieldi* (по: Becking, 1975; Wells, Becking, 1975; Wells, 1982a), 2 — superspecies *Muscicapa latirostris*: *segregata*, *williamsoni*, *umbrosa*, *rendii*, *siamensis*, *poonensis*, *latirostris* (по: Wells, 1982b), 3 — видовая группа *Ficedula dumetoria* (три подвида) — *F. mugimaki*

(территория к востоку от нисходящей излучины р. Хуанхэ), и в горах к северу от Пекина, не говоря уже о хребте Циньлин, существует полный набор растительных поясов: от темнохвойных и лиственничных лесов в верхних поясах гор до дубовых лесов и их антропогенных производных в предгорьях (Wang, 1961).

Ареальные разрывы подобной категории присущи широкому (и достаточно непрерывному) спектру таксонов от полувидов в рамках superspecies: *Pericrocotus (divaricatus) cantonensis* — *P. (d.) tegimae* — *P. divaricatus*; *Zoothera dauma* — *Z. (d.) aurea*, обычных (и общепринятых) подвигов весьма разной степени дифференцированности: *Uragus (sibiricus?) lepidus* — *U. s. sanguinolentus*; *Ficedula zanthopygia subsp.* (крыло 69,5 мм) — *F. z. subsp.* (крыло 72,0 мм) и до некоторого числа видов, изолированные популяции которых таксономически идентичны: *Pitta nympha*, *Passer rutilans* (см. Приложение, 1). Более того, аналогичную

структуру ареалов имеют несколько пар близких, но, безусловно, вполне самостоятельных видов: *Butastur liventer* — *B. indicus*; *Kelupa zeylonensis* — *K. blakistoni*; *Turdus wardii* — *T. sibiricus* и др. (Приложение, 3).

Очевидно, что современная природная среда не содержит в себе объяснения охарактеризованной выше системы ареальных разрывов. Поэтому остается предположить, что этот хорологический феномен является наследием каких-то природных событий, имевших место в данном регионе в прошлом. Задача состоит в восстановлении этих событий.

Для восточной окраины Азии к настоящему времени накоплена обширная палеогеографическая информация. Однако сколь бы обстоятельной она ни была, характер современной ботанической географии данного региона таков (см. далее), что эта информация сама по себе не в состоянии обеспечить решение поставленной выше задачи. Так, стратиграфические данные свидетельствуют о высоком содержании пыльцы темнохвойных пород — индикаторов холодного и довольно влажного климата — в отложениях с временным интервалом 40—20 тыс. лет назад на всей восточной периферии материка, в том числе в низовьях р. Янцзы (Shi Yageng, Wang Jingtai, 1981; Zhang Lansheng, 1984, и др.). Но эти отложения совершенно «немые» в том смысле, что не содержат в себе никакой информации относительно источников пыльцы². К тому же идентификация по пыльце до уровня вида невозможна.

Как известно, на востоке азиатского континента существуют два равнозначных, но абсолютно разных по своему географическому положению «центра» распространения темнохвойных лесов: юг Дальнего Востока, включая Японские острова, и горный юго-западный Китай (рис. 1, 7). Палеогеографические реконструкции будут радикально разными в зависимости от того, какой из этих «центров» мог послужить источником экспансии темнохвойных пород в прибрежные районы восточного Китая. И только современная флористическая география позволяет решить эту дилемму однозначно. Таким образом, необходим синтез палеогеографических и современных флористических данных. Начнем с фактов второй категории.

На о. Тайвань существуют лишь по одному виду пихты и ели: *Abies kawakamii* и *Picea morrisonicola*. Они относятся к видовой серии (таксономическая категория, аналогичная политипическому виду зоологов), представленной после громадной дизъюнкции на о. Хонсю и Корейском полуострове: *Abies mariesii* и *Picea koraiensis* (Маценко, 1964; Бобров, 1971, и др.). И никакого близкого родства с многочисленными видами этих родов из прилежащего внутреннего Китая!

Помимо названных в регионе имеется значительное число лесных растений — трав, кустарников, деревьев, распространение которых удивительным образом сходно с ареалами обсуждаемой категории лесных птиц. Эти растения отсутствуют в Северном Китае, и многие из них в идентичных либо крайне близких формах существуют на Японских островах, Корейском полуострове, о. Тайвань, а на материке — в бассейне р. Янцзы. Это так называемые японо-гималайские флористические элементы (Капай, 1963). Эту категорию видов можно обнаружить во многих публикациях (Hu, 1980; Minaki, 1983; Меницкий, 1984, и др.). Таким образом, на восточной периферии материка существует особый ботанико-географический феномен, причем его география также не может быть объяснена с позиций современного состояния природной среды. Это позволяет нам вернуться к палеогеографическим данным, но уже целенаправленно обсуждать и интерпретировать их.

Восточная окраина азиатского континента, включая шельф, — район весьма интенсивных геологических исследований, в том числе и плейстоцена. Что же касается палеогеографических данных для периода последнее ледниковье — голоцен, то со времени публикации нашей работы (Назаренко, 1982) здесь произошли просто радикальные переме-

² Показано только, что в упомянутых отложениях в низовьях р. Янцзы пыльца не была принесена водами этой реки с верховьев (Liu Jingling, Ye Pingyi, 1977).

ны. Поскольку, однако, обобщающих работ по географии и динамике растительного покрова для указанного временного интервала и для региона в целом пока нет, необходимо кратко осветить материал, использованный при решении данной задачи. Будут упомянуты только самые основные работы.

Для восточных и южных районов Северо-Восточного Китая палинологические данные, а также датированные по C^{14} древесина и шишки пихты, ели и лиственницы свидетельствуют о широком распространении таежных лесов в предгорьях и на равнинах, но не позднее 23–22 тыс. лет назад (Sun Jianzhong, Li Xingguo, 1987). Стратиграфически выше расположенные отложения резко обеднены древесной пылью (или она вообще отсутствует), а их лёссовый или лёссовидный характер свидетельствует о резком изменении режима климата: таежные леса были замещены лесостепью и степью. В целом эта картина согласуется с данными по Приморью (Короткий, 1988).

Обширные и хорошо датированные материалы из окрестностей Пекина указывают на аналогичную и синхронную смену растительности: смешанные и темнохвойные леса (выходившие даже на Пекинскую равнину) сменились лесостепью и степью (Zhou Kunshu, 1984; Zhang Yingli et al., 1984, и др.). Для района полно прослежена динамика растительности в голоцене (Chen Fangji, 1980; Li Wenyi, Liang Yulian, 1985). Аналогичные данные получены для районов Ляодунского и Шаньдунского полуостровов и восточной части хребта Циньлин (Chen Chenghui et al., 1978; Wang Yongji, Li Shanwei, 1983; Sun Xiangjun, 1987).

Очень полные данные имеются для территории нижнего течения р. Янцзы (Wang Kaifa et al., 1984, 1986; Wang Kaifa, Zhang Yulan, 1985; Xu Xin, Zhu Minglun, 1984, и др.). Ландшафтные смены были крайне значительными: на месте темнохвойно-широколиственных лесов (по пыли установлено присутствие даже лиственницы) возникли сосново-дубовые леса и редколесья при полном отсутствии вечнозеленой древесной флоры. О суровом — прохладном, сухом и ветренном климате времени максимума оледенения свидетельствуют лёссовые отложения на правобережье р. Янцзы, датированные по C^{14} 24–16,5 тыс. лет назад, и песчаные дюны, обнаруженные в погребенных палеодолинах этой реки (Yang Dayuan et al., 1987).

Еще далее к югу сведения, пока ограниченные, получены для материкового побережья Тайваньского пролива. Фиксируется смена умеренных хвойно-широколиственных лесов на семиксерофитные леса из сосны и дуба (Yao Qingyuan et al., 1985). Эти леса с преобладанием листопадных видов просуществовали здесь вплоть до начала голоцена (Chen Chenghui et al., 1983). Очень значительной была динамика растительности на о. Тайвань, где в течение Верхнего плейстоцена палинологически фиксируются два этапа экспансии умеренных темнохвойных лесов (Tsukada, 1967).

Исследования на шельфе Желтого и Восточно-Китайского морей, в том числе в рамках международных проектов, позволили оценить временное и пространственное соотношение моря и суши (по крайней мере, для последних 40 тыс. лет), проследить палеодолины Хуанхэ и Янцзы до их окончания на континентальном склоне в максимум последнего оледенения и для этого же времени получить данные о растительности в удаленных от тогдашнего побережья районах: она носила лесостепной и степной характер (Shi Yafeng, Wang Jingtai, 1981; Liu Minhou, 1982; Butenko et al., 1983; Zhu Yongqi et al., 1983; Chen Yinian et al., 1985).

Для Корейского полуострова доступная информация ограничивается указанием на наличие пыли холодолюбивых пихты, ели и лиственницы в пещерных отложениях в его южной части (Sohn Pokee, 1984), зато для Японских островов опубликовано уже несколько картографических версий растительности времени максимума последнего оледенения, самая недавняя — в 1985 г. (Tsukada, 1985).

Несколько пояснений.

1. Реконструкция лесного «экологического моста» на внешнем шельфе основана на сведениях о распространении «японо-гималайских флористических элементов» и данных о неотектонике и геоморфологии этого шельфа (Butenko et al., 1983; Yang Huairen, Chen Xiqing, 1985). По тектоническим причинам территория шельфа стабильно и довольно интенсивно погружается; в тот период его поверхность занимала более высокое положение относительно современного побережья Восточного Китая. Это была равнина, прорезанная речными долинами и с небольшими холмами в местах, где близко к поверхности выходили коренные породы. Вдоль подобной гряды, например, проходил нижний участок палеодолины р. Янцзы. В целом не должно было быть никаких экологических противопоказаний к существованию на этой территории близ побережья лесной растительности.

2. Существуют разные оценки температурного режима палеоклимата последнего оледенения для территории Восточного Китая (Zhang Lansheng, 1984; Chen Xiqing, 1987). Первый автор полагает, что к югу от р. Янцзы температурные контрасты были менее значительны и характер растительности определялся не столько температурой, сколько дефицитом осадков. Эта оценка нам не представляется убедительной. Во-первых, не был учтен климатический эффект снижения в два раза в то время концентрации CO_2 в земной атмосфере (Зубаков, 1986; Barnola et al., 1987, и др.). Это должно было привести к значительному выхолаживанию земной поверхности в ночное время и в зимние сезоны, что особенно усугубилось с началом аридного этапа (после 21 тыс. лет назад), когда в атмосфере резко уменьшилась концентрация и водяных паров (понижение «оранжерейного эффекта» атмосферы). Во-вторых, невозможно объяснить современное присутствие на высотах 1,5–2,0 тыс. м некоторых «японо-гималайских флористических элементов» в горах Тайваня без допущения, что в какой-то период прошлого соответствующие условия должны были существовать близ нынешнего уровня моря³. Оценка Чэнь Сицина (Chen Foshun, 1987) более реалистична: температура трех летних месяцев была на 9,5° ниже современной. Учитывая близкие родственные связи «теплолюбивых» пихт восточного Китая и юга Дальнего Востока (Маценко, 1964) можно предположить, что климат территории непосредственно к северу и западу от о. Тайвань в тот период примерно соответствовал нынешнему климату крайнего юга Приморья: холодная, сухая и ветреная зима и довольно прохладное, хотя и влажное, лето.

3. Для районов, по которым непосредственные данные пока отсутствуют, — Средний Амур, Большой Хинган, Шансийские горы, Корейский полуостров и территория к югу от хребта Циньлин — характер растительности определялся путем экстраполяции. С неизбежными элементами гипотетичности. Примеры последнего — лесной «мост» в центральной части Большого Хингана (рис. 3, 1) и комплекс злаковников и сосново-дубовых редколесий (саванна) во внутренних районах Южного Китая. Замечательно тем не менее, что новейшие данные, освещенные выше, в целом подтверждают гипотетические реконструкции палеорастительности этого региона, основанные на ботанико-географических и общих палеоклиматических соотношениях (Frenzel, 1968; Назаренко, 1982).

Синтезом всех охарактеризованных выше подходов и данных является карта-схема динамики растительного покрова избранного региона восточной окраины материка в интервале 35–11 тыс. лет назад (рис. 3). Однако для решения поставленных в работе вопросов необходимо знание эволюции природной среды региона не только на исходе Верхнего плейстоцена, но и в течение голоцена. Приведем ее конспективный обзор с акцентом на особенности, важные в плане обсуждаемой проблемы.

³ Примечательно, что эту же оценку — снижение в 1,5 тыс. м — приводят для Циньлина по ископаемым пням и шишкам ели Вильсона (Sun Xiangjun, 1987) и для растительных поясов верхних уровней экваториальных гор (Flenley, 1979).

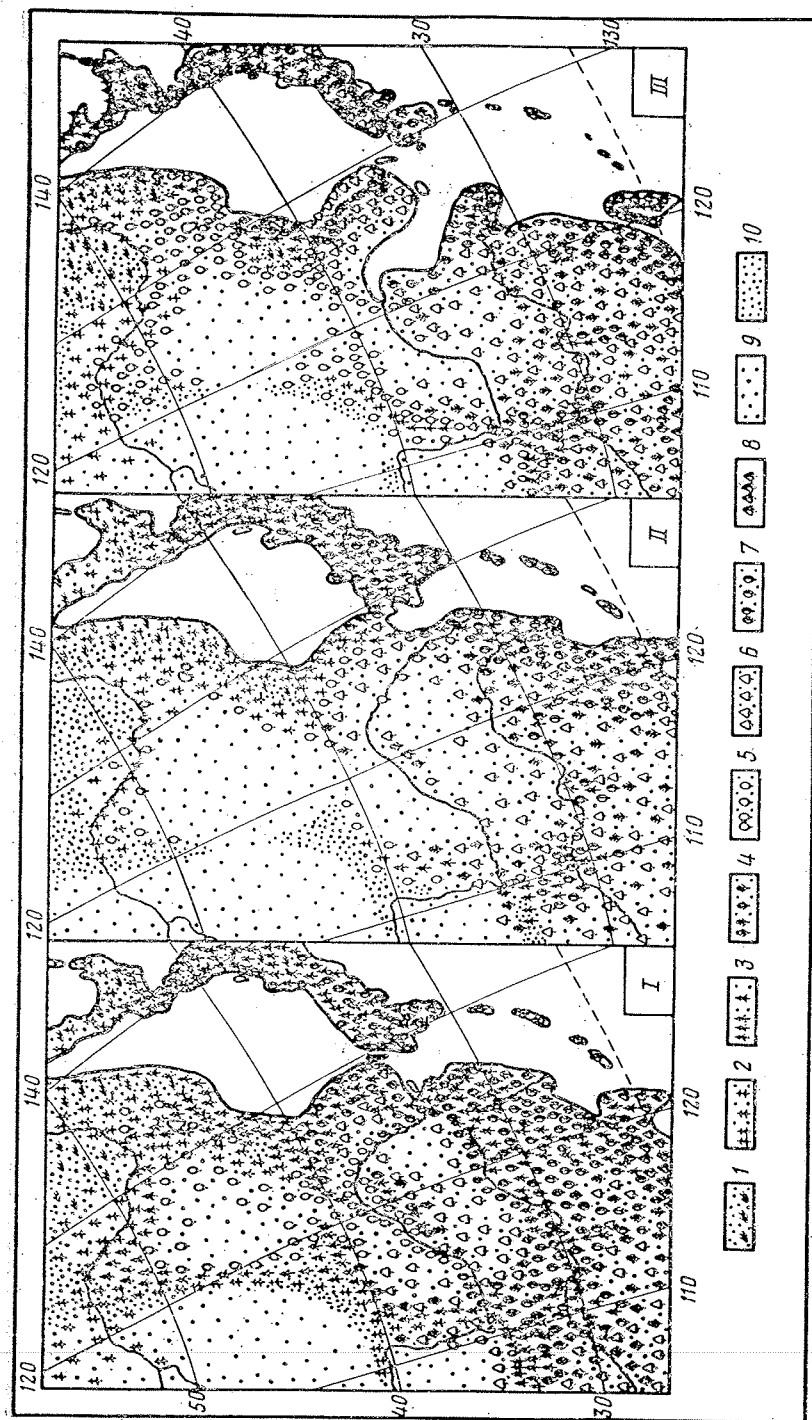


Рис. 3. Карта-схема динамики растительного покрова избранной части Азиатского континента 35—11 тыс. лет назад (по: Frenzel, 1968; Назаренко, 1982; Короткий, 1988; Chen Xiqing, 1987; Shi Yafeng, Wang Jingtai, 1981; Tsukada, 1985; в новой интерпретации по многим данным, см. текст). I — 35—23 тыс. лет назад, II — 18 тыс. лет назад, III — 11 тыс. лет назад.

1 — степи; 2 — леса с преобладанием видов *Pinus pumila*; 3 — леса с преобладанием видов *Larix*; 4 — леса с редкостоем из сосен, *Pinus (Diploxylon)* и *Cupressaceae*; 5 — леса с участием термофильных вечнозеленых древесных пород, *Acer*, *Tilia*, *Ulmus*, *Fagus* и других мезофильных широколиственных; 6 — леса с участием *Quercus*; 7 — леса с участием *Quercus*; 8 — леса с участием *Quercus*; 9 — степи, злаковники, пустыни, тундры; 10 —

Финал позднеледниковья — период между 14—11 тыс. лет назад — характеризовался нарастанием температуры, но климат все еще оставался прохладным и довольно сухим. В подобной обстановке на материке весьма характерной была экспансия березовых в более северных районах (Короткий, 1988; Chen Chenghui et al., 1978; Chen Fangji, 1980) и дубовых лесов. На Японских островах существенная экологическая перестройка «ледниковой» растительности (таежных и умеренных широколиственных-темнохвойных лесов) началась после 14 тыс. лет назад (Tsukada, 1983, 1986; Yasuda, 1984, и др.), когда стали расселяться листопадные древесные породы, в особенности дубы. Экологический «мост» на востоке континента прекратил свое существование около 12 тыс. лет назад, когда его центральная часть была разрушена морем в результате начавшейся глобальной трансгрессии океана (рис. 3, III).

С начала голоцена по мере улучшения климата происходило повсеместное восстановление лесов. Этот процесс осуществлялся не только за счет местных перестроек популяций, но и вследствие существенного расширения видовых ареалов. Любопытно, что на собственно материковом побережье к северу от устья р. Янцзы в отложениях как позднеледникового времени, так и голоцена полностью отсутствует пыльца темнохвойного пород. Это означает, что восстановившиеся здесь леса были изначально чисто широколиственными, с преобладанием дубов. А присутствие пыльцы двухвойных сосен (подрод *Diploxylon*) свидетельствует, что, как и ныне, сосновые насаждения были приурочены к специфическим субстратным условиям: южные очень крутые склоны, участки с выходами на поверхность коренных пород и т. п.

Наибольшего экологического разнообразия лесная среда достигла в период климатического оптимума голоцена 6—4 тыс. лет назад, когда элементы субтропической древесной флоры проникали к северу до района Пекина (Chen Fangji, 1980; Li Wenyi, Liang Yulian, 1985), а неморальной — до восточной Монголии, юго-восточного Забайкалья и побережья Охотского моря (Голубева, Караулова, 1983; Малаева, Мурзаева, 1987). Скорее всего в тот период через центральную часть Большого Хингана проходил лесной «мост» с участием в древостоях дуба, липы и ильма. Темнохвойные леса, напротив, были оттеснены высоко в горы и перешли в состояние островного, рефугиального существования.

Современная география лесной растительности данного региона (рис. 1) сложилась в течение последних 2—2,5 тыс. лет после значительного, глобально проявившегося похолодания 3,5—2,0 тыс. лет назад (Suzuki, 1979; Tsukada, 1983, и др.) и под влиянием нарастающей аридности климата, в особенности в северо-западных районах.

По крайней мере на протяжении последних 3 тыс. лет проявляется все более возрастающее воздействие хозяйственной деятельности человека на природную, в том числе лесную, среду Восточно-азиатского региона. Пыльцевые спектры соответствующих по возрасту отложений отражают явно связанные между собой явления: резкое возрастание количества и разнообразия пыльцы травянистых, в том числе культурных и сорных растений, снижение и того, и другого большинства древесных растений при росте количества пыльцы двухвойных сосен, некоторых дубов и других древесных, образующих ныне вторичные леса (Tsukada, 1967; Chen Chenghui et al., 1978, 1983; Chen Fangji, 1980; Yasuda, 1982, и др.). Древнее земледелие носило подсечно-огневой характер (Yasuda, 1982), что в условиях муссонного климата Восточной Азии, где весна характеризуется засушливостью, должно было способствовать распространению лесных пожаров. Особенно пострадали леса некоторых районов Восточного и Северного Китая, а чрезвычайно богатые по составу смешанные мезофильные леса в бассейне р. Янцзы сохранились только в немногих заповедных местах у храмов. На остальной территории, не занятой под сельскохозяйственные угодья, они были замещены вторичными монодоминантными сосновыми и сосново-дубовыми лесами и редколесьями (Wang, 1961).

Как можно заключить, хозяйственная деятельность человека по итогам своего преобразующего воздействия на природную среду Восточно-

азиатского региона, по крайней мере на протяжении последних полутора тысяч лет, должна быть приравнена к естественным, географическим факторам. Благодаря ей в значительной степени возникли новые экологические среды — антропогенная саванна и культурный ландшафт, а в лесной среде образовались новые экологические ниши за счет вторичных лесов, полян (лугов) и древесно-кустарниковых зарослей. Таким образом, для значительного числа видов птиц, расселившихся из южных, в том числе субтропических, районов на север до бассейна р. Амур (см. далее), или же из этого бассейна на территорию Сибири (Назаренко, 1982), не представляется возможным определить, носили ли эти процессы чисто естественный характер, или же были и антропогенно обусловлены.

При сопоставлении всего многообразия хронологических отношений у лесных птиц на востоке континента с палеогеографией природной среды региона на протяжении последних 35 тыс. лет легко прослеживаются черты взаимного соответствия. Очевидно, палеогеографические события, охарактеризованные выше, определили либо предопределили соответствующие события новейшей истории дендрофильной орнитофауны Восточно-азиатского субконтинента. Теперь, в контексте основной цели настоящей работы, мы можем приступить к рассмотрению и анализу наиболее характерных событий.

Прежде всего обнаруживается соответствие между ареальной структурой изолятов (рис. 1 и 2) и палеогеографией региона в период последнего оледенения (рис. 3, I и II). Очевидно, виды этой категории в процессе своего расселения воспользовались лесным «экологическим мостом» на восточной окраине континента.

Если сопоставить степень таксономического различия изолятов с их экологическими предпочтениями, то выясняется следующая любопытная зависимость.

1. Четко обособленные изоляты, в том числе и близкие виды, в подавляющем большинстве — обитатели обширных и сомкнутых, преимущественно хвойно-широколиственных лесов: хохлатый осоед, малый перепелятник, хохлатый орел, глухая кукушка, иглохвостый стриж, серый личинкост, пестрый дрозд и др. (Приложение, 2). Очевидно, они должны были пересечь «мост» еще в тот период, когда он представлял собой обширный массив смешанных лесов (рис. 3, I). Иными словами, колонизация юга Дальнего Востока предковыми популяциями нынешних изолятов произошла ранее 23—25 тыс. лет назад. Некоторые виды, экологически приуроченные к опушкам и перелескам, изоляты, которые тем не менее резко отличаются, а именно длиннохвостый снегирь (*lepidus* — *sanguinolentus*), седоголовые овсянки (*sordida* — *spodocephala* — *personata*), очевидно, расселились в эту же раннюю стадию — через окраинные районы «моста». Наконец, в эту же раннюю стадию должны были расселиться еще некоторые виды — типичные обитатели обширных и сомкнутых лесов: ширококрылая кукушка, иглоногая сова, белоспинный дятел, хотя их современные изоляты различаются сравнительно незначительно.

2. Виды, изолированные популяции которых различаются незначительно либо таксономически идентичны (по крайней мере, на современном уровне изученности), являются обитателями светлых широколиственных лесов и ландшафта типа лесостепи (саванны): короткопалый ястреб, рыжегрудый дятел, желтоспинная мухоловка, короткокрылая камышевка, желтогорлая овсянка (рис. 1, 8 и 9) и др. (Приложение, 1). Расселение этой группы видов, очевидно, происходило в более позднее время, на заключительном этапе существования «моста», когда он представлял собой лишь узкую полосу преимущественно широколиственных лесов и редколесий (рис. 3, II). Более того, учитывая современную экологическую приуроченность южных изолятов к теплоумеренным и субтропическим лесам бассейна р. Янцзы, можно предположить, что расселение к северу некоторых из упомянутых видов пришлось на начало голоцена, когда между Корейским полуостровом и территорией восточного Китая уже возник морской пролив (рис. 3, III). Примечательно, что добрая половина из этих поздних вселенцев на территорию юга Дальнего Востока от-

сутствует на Японских островах (в противоположность видам первой категории, которые практически все там распространены и поныне — в горах или в северной части архипелага).

В противоположность «изолятам» распространение видов с непрерывными ареалами в данном регионе в целом хорошо «вписывается» в современную географию субтропических и неморальных лесов и их антропогенных производных (рис. 1, 11): индийская и малая кукушки, большой козодой, ширококорот, древесная трясогузка, сибирский жулан, китайская иволга, обыкновенная и голубая сороки, райская мухоловка, китайская зеленушка и др. (Назаренко, 1982). Примечательно, что виды этой группы либо вообще не обнаруживают географической изменчивости в пределах данного региона, либо она имеет слабо выраженный клинальный характер. По своим экологическим предпочтениям все они являются обитателями светлых широколиственных лесов, в том числе дубовых, лесостепи (саванны) и культурного ландшафта. Совершенно очевидно, что расселение видов этой группы к северу осуществлялось по «экологическим руслам», приуроченным к более внутренним районам восточной окраины континента (большая часть видов отсутствует на прилежащих к материку островах), и пришлось на наиболее позднее время: голоцен, вплоть до наших дней.

Остается фаунистическая группа, представленная парными изолятами на уровне близких видов (Приложение, 3). Вероятно, этапы расселения предковых популяций представителей этой группы пришлось на более ранние интервалы Верхнего плейстоцена или же еще на более раннее время.

К сожалению, по причинам, отмеченным выше, пока не представляется возможным дать корректную динамическую палеогеографию лесной среды Восточно-азиатского региона для остальной части Верхнего плейстоцена. Многочисленные локальные палиноспектры, в том числе из скважин на шельфе, не могут быть скоррелированы друг с другом, поскольку их временной интервал находится за рамками возможностей радиоуглеродного метода. Примечательно тем не менее, что для шельфа и прибрежных районов Восточного Китая осадки с максимально высоким содержанием пыльцы темнохвойных (индикаторов холодного и влажного климата) стратиграфически привязываются не к последнему ледниковому максимуму, а к какому-то более раннему интервалу, но более позднему, чем предшествующее межледниковье (Tsukada, 1967; Wang Kaifu et al., 1986). Теоретически (Зубаков, 1986; Martinson et al., 1987, и др.) такое похолодание имело место между 75 и 65 и с максимумом около 70 тыс. лет назад. С учетом новых данных, в том числе по Японии, можно заключить, что на восточной окраине континента оно проявилось очень резко.

Если учитывать, что климат региона между этим похолоданием и последним ледниковым максимумом был существенно более прохладным, чем современный (Yasuda, 1984; Neusser, Morley, 1985, и др.), а уровень океана характеризовался преимущественно низким стоянием (Aharon, Chappell, 1986), то становится очевидным, что в течение всего данного интервала на востоке континента преобладала палеогеографическая обстановка, сходная с охарактеризованной для времени 35—23 тыс. лет назад (рис. 3, I).

Средний плейстоцен Восточного Китая характеризовался субаэральным (сухопутным) режимом: в кернах из скважин, пробуренных даже на современном шельфе, для этого времени отсутствуют слои с морскими отложениями (Yang Huairen, Chen Xiqing, 1985, и др.). И только во время предшествующего межледниковья (130—120 тыс. лет назад), когда уровень океана даже несколько превышал современный (Aharon, Chappell, 1986), распределение суши и моря, как полагают, было сходным с нынешним, и лесной «мост» на окраине континента, вероятно, на 10—15 тыс. лет прекращал свое существование.

Таким образом, на протяжении по крайней мере 200 тыс. лет на востоке континента преобладали ландшафтные условия, которые должны были

благоприятствовать прямому фаунистическому обмену между территорией юго-восточного Китая и японо-корейским лесным районом.

Поскольку во всей группе парных изолятов между бесспорными видами и едва различимыми подвидами существует полный таксономический континуум, элемент неопределенности и в оценке таксономического ранга конкретных пар, и в оценке времени для его достижения неизбежно остается (Назаренко, 1982; Haffer, 1982). Это относится и к оценке времени вселения в данный район, поскольку эта оценка логически связана с предыдущими. Поэтому не только предковые популяции нынешних бесспорных видов, но и полувидов и даже резко различающихся подвигов могли пересечь «мост» в более ранние интервалы Верхнего плейстоцена.

Рассмотрим причины преимущественно однонаправленного — с юга на север — тренда в расселении подавляющего числа дендрофильных птиц. Мы его кратко касались ранее (Назаренко, 1982).

В отношении Северной Азии эти причины очевидны. Повсеместная деградация лесной растительности (сокращение площади, упрощение экологической среды лесных рефугиумов) в максимум последнего оледенения (20—16 тыс. лет назад) в горах юга Сибири и в бассейне Амура привела к крупномасштабному вымиранию лесной орнитофауны предшествующего межледниковья. В период восстановления и экспансии лесной среды в данном регионе сложилась обстановка экологического и фаунистического «вакуума», который «заполнялся» на протяжении позднеледниковья — голоцена из прилежащих регионов, и прежде всего регионов расположенных к югу (Назаренко, 1982).

Однако для более южных районов, в том числе для территории юга Дальнего Востока, факт фаунистического «вакуума» представлялся совершенно загадочным. Появившаяся в последние годы и обобщенная выше палеогеографическая информация позволяет найти причинное объяснение этому феномену.

Особенно содержательны данные по Японским островам (Tsukada, 1985, и др.). Сопоставив 28 локальных палиноспектров и 33 местонахождения макрофоссилий между Южным Хоккайдо и о. Кюсю, строго датированных по радиоуглероду, этот автор пришел к заключению, что 30—15 тыс. лет назад лесная среда нынешних Японских островов существовала только в двух эколого-ландшафтных вариантах: таежных пихтово-еловых лесов и, на юге, смешанных лесов с очень высоким удельным весом темнохвойных пород, в частности кедра корейского, при полном отсутствии каких-либо широколиственных лесных формаций⁴.

Известно (MacArthur, 1972, и др.), что зависимость между флористическим разнообразием лесной среды (в умеренных широтах) и видовым разнообразием птичьего населения носит очень ограниченный характер. Например, птичье население чернопихтово-широколиственных лесов (флористически наиболее насыщенной древесными и кустарниковыми видами лесной формации южного Приморья) идентично таковому кедрово-широколиственных лесов с существенно обедненной флорой деревьев и кустарников (Назаренко, 1968, 1984). Для птиц, как известно, определяющим является общий экологический и физиономический колорит лесной среды. По этой причине, очевидно, в упомянутых чернопихтарниках не находят для себя подходящих условий многие птицы «широколиственной специализации», несмотря на то, что соответствующие древесные породы — дуб, липа, ильм и др. — входят в состав этих лесов.

Таким образом, в лесной среде Японских островов периода последнего оледенения, безусловно, должны были отсутствовать многие экологические ниши для птиц «широколиственной специализации». Любопытно, что практически все виды, вселившиеся на территорию японо-корейского рефугиума на заключительном этапе Верхнего плейстоцена, либо пережившие здесь весь последний период ледниковья, являются обитателями темнохвойных и (или) широколиственно-темнохвойных лесов. Отсюда можно заключить, что неморально-широколиственная и субтропическая

⁴ И это при том, что богатейшая дендрофлора Японии является автохтонной!

фауна птиц предшествующего межледникового (130—80 тыс. лет назад) здесь практически полностью вымерла. В частности, и потому, что рефугиум древесно-кустарниковой вечнозеленой растительности занимал настолько ограниченную площадь (рис. 3, I и II), что едва ли мог поддерживать эффективный размер популяций соответствующих видов птиц.

Перестройка лесной растительности Японских островов (рис. 3, III) проявилась в увеличении экологического разнообразия лесной среды посредством вычленения из многовидовых смешанных лесов широколиственных компонентов, главным образом бука и листопадных дубов, бурного роста их популяций и экспансии к северу. Популяции темнохвойных пород, напротив, стали резко сокращать свою численность и отступать в горы (Maeda, 1976; Tsukada, 1983; Yasuda, 1984; Miyoshi, Yano, 1986). Так в процессе автохтонного преобразования растительных популяций в лесной среде Японских островов возникли новые, вакантные, экологические ниши. Иными словами, сложилась обстановка фаунистической недонасыщенности — «фаунистический вакуум». Он мог быть заполнен только за счет иммиграции. Поскольку улучшение климата и сопутствующие преобразования растительности начались раньше (на 2—3 тыс. лет) в южных районах (Tsukada, 1983), понятно, что колонизация могла происходить только с юга: теми видами, которые расселились с островов Рюкю, которые успели пересечь «мост» на окраине континента до его разрушения около 12 тыс. лет назад и, позже, видами, которые смогли преодолеть уже возникший водный барьер между материком и островами. Таково происхождение тех весьма немногих субтропических и тропических видов в современной орнитофауне Японских островов.

Обстановка на собственно материковой периферии представляется более очевидной: лесная среда здесь была разрушена в большей степени, но и более пропорционально — по меридиану (рис. 3, II). Восстановление и, главное, экологическое усложнение лесной среды, начавшееся раньше (15—14 тыс. лет назад) на юге региона, постепенно вплоть до конца оптимума голоцена (5—4 тыс. лет назад), смещалось в северном направлении. Возникавшая новая (а для ряда видов близкая или даже идентичная их исходной) экологическая среда должна была осваиваться видами птиц в той же временной и пространственной последовательности. В конце голоцена, позже 3—2 тыс. лет назад, новый стимул к расселению в принципе в том же направлении был задан хозяйственной деятельностью человека.

Поскольку видовое и экологическое многообразие южных сообществ более значительно, чем северных, в них с большей частотой должны были срабатывать демографические процессы, приводившие к реализации потенциала к расселению. Свидетельством тому служит современная картина «лестницы» северных границ ареалов птиц во всем Восточно-азиатском регионе. Она свидетельствует и о том, что в обсуждаемый интервал времени у разных видов этот потенциал был реализован в разной степени, либо вообще не реализован (см. также, Назаренко, 1985).

Таков, по нашему мнению, основной палеогеографический и экологический механизм доминирования одностороннего, с юга на север, тренда в расселении дендрофильной орнитофауны на исходе плейстоцена и в голоцене в данном регионе.

Расселение в противоположном направлении ни по числу вовлеченных в него видов, ни по дистанциям расселения не шло ни в какое сравнение с охарактеризованным выше. Примеры подобного расселения и возможные причины, ограничивавшие его масштаб, рассмотрены нами ранее (Назаренко, 1982).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как можно видеть, трансзональный фаунистический обмен на восточной окраине континента представлял собой процесс достаточно протяженный во времени и неоднозначный в палеоэкологическом контексте. Поэтому в него последовательно вовлекались разные эколого-ландшафтные группы видов — разные фаунистические элементы.

Если взять за основу временной интервал последних 35 тыс. лет, с необходимой детальностью охарактеризованный в палеогеографическом отношении, то ранее всего в обмен были вовлечены виды птиц, экологически связанные с обширными и сомкнутыми, преимущественно горными, смешанными лесами. Их расселение было стимулировано мощной экспансией умеренных и бореальных лесов в обстановке холодного (на юге региона прохладного) и влажного климата периода наступления последнего ледникового максимума. Даже в горах на юге региона и во всей юго-восточной Азии (Flenley, 1979) произошло значительное, до 1,5 тыс. м, снижение растительных поясов. Это привело к объединению ранее разобщенных и приуроченных к верхним уровням гор умеренных и субтропических лесов. Так возникли «экологические русла» для расселения связанной с этими лесами фауны (рис. 3, I).

С данным периодом — с неясной пока протяженностью в прошлое — должны быть отождествлены эпизоды расселения не только обитателей умеренных широт, но и птиц горных тропиков. Множественные современные изоляты типа юг Дальнего Востока — горный юг Китая — горы Юго-Восточной Азии (рис. 2), по нашему мнению, свидетельство процессов расселения именно этого периода. Таксономический ранг этих изолятов — резко очерченные подвиды — полувиды — близкородственные виды (Приложение 2 и 3). Как отмечено, изоляты двух последних категорий могли претерпеть стадию расселения и в более ранние интервалы Верхнего плейстоцена, в том числе в период очень значительного похолодания — около 70 тыс. лет назад.

Аридный интервал, совпавший с максимумом похолодания и минимальным уровнем мирового океана (—120 м, 20—16 тыс. лет назад), охвативший и тропики, привел либо к значительной деградации лесной растительности, либо к трансформации мезофильных лесов в ксеро- и семиксерофильные (рис. 3, II). Изменившийся характер лесов и сокращение лесной территории должны были сделать лесной «мост» на восточной окраине материка непригодным для обитания обсуждаемой категории видов, а для потенциальных вселенцев этой же категории — экологически непроходимым. Вероятно, с данным аридным интервалом следует связывать ареальные разрывы между югом Китая и собственно Юго-Восточной Азией: палеогеография этого района остается совершенно неизвестной.

Таким образом, появляется возможность оценить минимальное абсолютное время возникновения изолятов у обсуждаемой категории видов и время их вселения на территорию юга Дальнего Востока: не позже 20 тыс. лет тому назад.

Климат после 15 тыс. лет назад и характер растительности на востоке континента создали благоприятные условия для расселения через «мост» птиц — обитателей светлых широколиственных лесов и перелесков. Можно предположить, что этот процесс стал наиболее интенсивным на исходе позднеледниковья, когда уже заметно потеплело и началась экспансия широколиственных лесов. И только разрушение «моста» около 12 тыс. лет назад (рис. 3, III) приостановило, а затем по мере увеличения ширины морского залива и сделало весьма затруднительным дальнейшее расселение и, видимо, генетический обмен между образовавшимися изолятами. Таким образом, время вселения предковых популяций на территорию нынешнего Корейского полуострова и время возникновения изолятов у данной экологической группы птиц — 12 — 10, возможно, 8 тыс. лет назад.

Палеогеографическая ситуация в начале — середине голоцена, освещенная выше, объясняет, почему в этот временной интервал расселялись главным образом неморально-широколиственные фаунистические элементы и представители фауны низинных субтропиков и даже тропиков: ландшафт широколиственных лесов и саванны в наибольшей степени соответствует природной среде в области распространения видов этой категории до начала их экспансии. К тому же в летние сезоны во всем Восточно-азиатском регионе устанавливался режим муссонной, субтропической погоды. Для территории Северного Китая эта группа насчитывает не менее 50 видов птиц, 40% которых выходцы из субтропиков и тропиков.

Свыше 30 видов достигают Приморского края, 11 из них выселились из субтропиков.

Строго определить время расселения конкретных видов не представляется возможным. Лишь для птиц, в той или иной степени связанных с культурным ландшафтом, — скворцов, сорок, китайской белой трясогузки, зеленушки и некоторых других — возможно допустить, что их расселение из южных и центральных районов Китая происходило на протяжении нескольких последних тысячелетий — столетий. Как уже отмечалось, практически для всех видов, расселившихся в течение голоцена, принципиально невозможно вычленить роль естественных и антропогенно обусловленных факторов в становлении их современных ареалов.

Наличие гор и смягчающее влияние океана способствовали сохранению в японо-корейском лесном районе, даже в периоды острых климатических кризисов, достаточно разнообразной лесной среды, в том числе за счет выживания многочисленных психрофильных темнохвойных. И потому становится понятным, почему именно в этом лесном рефугиуме хорошо представлена эндемичная и субэндемичная фауна птиц разного таксономического ранга (но об экологической специфике этих эндемиков см. выше), в том числе виды, чьи южные предковые популяции к настоящему времени вымерли: *Phasianus soemmerringii*, *Urosphena squameiceps*, *Cyornis cyanomelana*, *Larvivora sibilans*, *Zosterops erythropleura*, *Eophona personata* и некоторые другие.

В противоположность Восточно-азиатскому региону голоцен Северной Азии характеризовался экспансией таежных, прежде всего пихтово-еловых лесов. Поскольку она началась и из территории юга Дальнего Востока, а темнохвойная тайга физиономически — сомкнутые и обширные лесные массивы, все это послужило экологической предпосылкой для заселения Сибири соответствующей группой птиц из японо-корейского рефугиума: *Cuculus saturatus*, *Ficedula mugimaki*, *Larvivora cyane*, *Turdus sibiricus*, *Zoothera dauma* и др. (Назаренко, 1982).

Таким образом, процесс колонизации Северной Азии видами данной фаунистической группы проходил по меньшей мере в два временных этапа. До 20 тыс. лет назад (для ряда видов еще в более раннее время) из территории юго-восточного Китая в район японо-корейского рефугиума, и в голоцене — из последнего района на территорию Сибири. Японо-корейский рефугиум сыграл уникальную роль фаунистического «фильтра», где происходило переживание и эволюционное преобразование исходных популяций южных вселенцев, которое проявилось и в том, что они претерпели процесс адаптации к существованию в новой экологической среде: десам с доминированием темнохвойных пород. Именно последнее и предопределило для ряда этих видов возможность освоения таежной Северной Азии.

Мы глубоко признательны Н. А. Плахуте, безукоризненные переводы которого сделали для нас доступной новейшую литературу на китайском языке.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Список видов и видовых групп с разрывом в распространении на территории Северного Китая или же всего Восточного Китая. В парном сочетании первыми указываются южные популяции. Звездочкой отмечены виды, представленные изолятами в Южной Азии. *В том же ряду*

1. Слабо отличающиеся подвиды и популяции таксономически идентичные. **Batorides striatus actophilus* — *B. s. amurensis*, **Pandion haliaetus mutuus* — *P. h. h.*, **Pernis ptilorhynchus ruficollis* — *P. p. orientalis*, *Accipiter soloensis* — *A. s.*, **Treron sieboldi sororius* — *T. s. sieboldi*, **Hierococcyx fugax nasicolor* — *H. f. hyperythrus*, **Cuculus s. saturatus* — *C. s. horsfieldi*, **Otus lempiji erythrocampe* — *O. l. (ussuriensis — semitorques)*, **Ninox scutulata burmanica* — *N. s. ussuriensis*, *Strix n. nivicola* — *S. n. ma*, **Ceryle lugubris guttulata* — *C. l. l.*, **Halcyon c. coromanda* — *H. c. major*, **Dryocopus javensis forresti* — *D. j. richardsi*, *Dendrocopos h. hyperythrus* — *D. h. subrufinus*, *Dendrocopos leucotos (tangi — fohkiensis)* — *D. l. l.*, **Pitta n.*

nympha — *P. n. n.*, *Horeites (diphone) canturians* — *H. (d.) borealis*, *Phylloscopus coronatus* — *Ph. c.*, *Ficedula zanthopygia* subsp. (крыло 69,5 мм) — *F. z.* subsp. (крыло 72,0 мм), *Turdus cardis* — *T. c.*, **Zosterops japonica simplex* — *Z. j. j.*, **Passer r. rutilans* — *P. r. r.*, *Eophona migratoria sowerbyi* — *E. m. m.*, *Emberiza elegans elegantula* — *E. e. elegans*, *Emberiza fucata kuatunensis* — *E. f. f.*

2. Резко отличающиеся подвиды и semispecies в рамках superspecies **Accipiter virgatus* — *A. (v.) gularis*, *Spizaetus n. nipalensis* — *S. n. orientalis*, **Cuculus (saturatus) lepidus* — *insulindae* — *C. saturatus*, *Hirundapus (caudacutus) cochinchinensis* — *H. caudacutus*, *Pericrocotus (divaricatus) cantonensis* — *P. (d.) tegimae* — *P. divaricatus*, *Horeites (diphone) canturians* — *H. d. cantans*, **Muscicapa (latirostris)* ряд форм (рис. 2, 2) — *M. latirostris*, **Zoothera dauma socia* — *Z. (d.) aurea*, *Uragus (sibiricus) lepidus* — *U. s. sanguinolentus*, *Emberiza (spodocephala) sordida* — *E. spodocephala*.

3. Пары близкородственных видов.

Butastur liventer — *B. indicus*, *Ketupa zeylonensis* — *K. blakistoni*, *Ficedula dumetoria* — *F. mugimaki*, *Larvivora brunnea* — *L. cyane*, *Turdus dissimilis* — *T. hortulorum*, *Turdus wardii* — *T. sibiricus*, *Petrophila erythrogaster* — *P. gularis*, *Emberiza siemsseni* — *E. variabilis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr//Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1971. Т. 7. С. 5—40.
- Голубева Л. В., Караулова Л. П. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР. М.: Наука, 1983. 144 с.
- Зубаков В. А. Глобальные климатические события плейстоцена. Л.: Гидрометеиздат, 1986. 288 с.
- Короткий А. М. Палеогеографические этапы и рубежи позднего плейстоцена и голоцена в зоне перехода от материка к океану//Развитие природной среды юга Дальнего Востока (поздний плейстоцен — голоцен)/Под ред. Короткого А. М., Плетнева С. П., Пушкаря В. С. и др. М.: Наука, 1988. С. 127—194.
- Малаева Е. М., Мурзаева В. Э. Голоцен Северной Монголии//Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1987. № 2. С. 69—72.
- Маценко А. Е. Пихты Восточного полушария//Тр. АН СССР. Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. Сер. 1. 1964. Вып. 13. С. 3—103.
- Меницкий Ю. Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 316 с.
- Назаренко А. А. Птицы чернопихтово-широколиственных лесов и южных кедровников//Биогеоэкологические исследования в лесах Приморья. Л.: Наука, 1968. С. 134—149.
- Назаренко А. А. К истории орнитофауны субальпийского ландшафта гор Сибири и Дальнего Востока//Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 11. С. 1680—1691.
- Назаренко А. А. О фаунистических циклах (вымирание — расселение — вымирание...). На примере дендрофильной орнитофауны Восточной Палеарктики//Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 6. С. 823—835.
- Назаренко А. А. Птичье население смешанных и темнохвойных лесов Южного Приморья, 1962—1971 гг./Фаунистика и биология птиц юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 60—70.
- Назаренко А. А. Некоторые историко-биогеографические проблемы, связанные с Гималаями (на примере дендрофильной орнитофауны)//Журн. общ. биологии. 1985. Т. 46. № 1. С. 41—54.
- Назаренко А. А. Орнитофаунистический обмен между Южной и Северной Азией на восточной периферии континента: последний ледниково-межледниковый цикл//IX Всесоюз. орнитол. конф.: Тез. докл. Ч. 2. Л., 1986. С. 96—98.
- Aharon P., Chappell J. Oxygen isotopes, sea level changes and the temperature history of a coral reef environment in New Guinea over the last 10⁵ years//Palaeogeogr. Palaeoclim., Palaeoecol. 1986. V. 56. № 3/4. P. 337—379.
- Barnola J. M., Raynaud D., Korotkevich Y. S., Lorius C. Vostok ice core provides 160,000-year record of atmospheric CO₂//Nature. 1987. V. 329. № 6138. P. 408—414.
- Becking J. H. New evidence of the specific affinity of *Cuculus lepidus* Müller//Ibis. 1975. V. 117. № 3. P. 275—284.
- Butenko I., Ye Yincan, Milliman J. D. Morphology, sediments and Late Quaternary history of the East China Sea//Proc. Int. Symp. Sediment. Contin. shelf. Spec. Ref. East China Sea, Hangzhou, Apr. 12—16, 1983. Beijing, 1983. P. 653—677.
- Chen Chenghui, Lu Yenchou, Shen Chengteh. Development of natural environment in the southern part of Liaoning Province during the last 10,000 years//Scientia Sinica. 1978. V. 21. № 4. P. 516—532.

- Chen Chenghui, Huang Baolin, Wang Mingliang. Studies on Holocene geochronology of the coastal region of Southern Fujian, China//Radiocarbon. 1983. V. 25. № 2. P. 395—408.
- Chen Fangji. Holocene of Beijing Region and the changes of its natural environments//Scientia Sinica. 1980. V. 23. № 5. P. 622—633.
- Chen Xiqing. The study of two different types of dark conifer forests at present and in the Late Glacial Period and the significance//Sci. Geogr. Sinica. 1987. V. 7. № 3. P. 223—230.
- Chen Yijian, Peng Gui, Jiao Wengiang. Radiocarbon dates from the East China Sea and their geological implications//Quatern. Res. 1985. V. 24. № 2. P. 197—203.
- Cheng Tsohsin. A synopsis of the avifauna of China. Berlin; Parey; Beijing: Science Press, 1987. 1223 p.
- Flenley J. R. The Late Quaternary vegetational history of the equatorial mountains//Progr. Phys. Geogr. 1979. V. 3. № 4. P. 488—509.
- Frenzel B. The Pleistocene vegetation of Northern Eurasia//Science. 1968. V. 161. № 3842. P. 637—649.
- Haffer J. General aspects of the refuge theory//Biological diversification in the tropics. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1982. P. 6—24.
- Heusser L. E., Morley J. J. Pollen and radiolarian records from deep-sea core RC14-103: climatic reconstructions of Northeast Japan and Northwest Pacific for the last 90,000 years//Quatern. Res. 1985. V. 24. № 1. P. 60—72.
- Howard R., Moore A. A complete checklist of the birds of the world. L.: Oxford Univ. Press, 1980. 701 p.
- Hu Shiying. The *Metasequoia* flora and its phytogeographic significance//J. Arnoldi Arb. 1980. V. 61. № 1. P. 41—94.
- Kanai H. Phytogeographical observations of the Japono-Himalayan elements//J. Fac. Sci. Univ. 1963. V. 8. № 8. P. 305—339. *Tokyo*
- Lees-Smith D. T. A synopsis of the Holarctic Avian Speciation Atlas//Aquila. 1985. V. 92. P. 310.
- Li Wenyi, Liang Yulian. Vegetation and environment of the Hypsithermal interval of Holocene in Eastern Hebei Plain//Acta Bot. Sin. 1985. V. 27. № 6. P. 640—651.
- Liu Jingling, Ye Pingyi. Studies on the Quaternary sporo-pollen assemblage from Shanghai and Zhejiang with reference to its stratigraphic and palaeoclimatic significance//Acta Palaeontol. Sin. 1977. V. 16. № 1. P. 1—11.
- Liu Minhou. Fossil soil layer in Pleistocene sediment of Huang Hai Sea//Quatern. geol. and environment of China. Beijing: China Ocean Press, 1982. P. 143—146.
- MacArthur R. H. Geographical ecology. N. Y.: Harper and Row, 1972. 269 p.
- Maeda Y. Palynological study of the forest history in the coastal area of Osaka Bay since 14 000 y. BP//J. Geosci. Osaka City Univ. 1976. V. 20. Art. 4. P. 59—92.
- Martinson D. G., Pisias N. G., Hays J. D., Imbrie J. et al. Age dating and the orbital theory of Ice ages: development of a high-resolution 0 to 300,000-year chronostratigraphy//Quatern. Res. 1987. V. 27. № 1. P. 1—29.
- Minaki M. Morphology of *Pinus armandii* aff. var. *amamiana* from the Middle Pleistocene of Japan//Acta Phytotax. Geobot. (Jap.). 1983. V. 34. № 4—6. P. 148—157.
- Miyoshi N., Yano N. Late Pleistocene and Holocene vegetational history of the Ohnuma moor in the Chugoku mountains, Western Japan//Rev. Palaeobot. and Palynol. 1986. V. 46. № 3—4. P. 355—376.
- Shi Yafeng, Wang Jingtai. The fluctuation of climate, glaciers and sea level since Late Pleistocene in China//Sea level, ice and climatic change. 1981. P. 281—293.
- Sohn Pokee. The environment of Middle and Upper Pleistocene of Korea//The evolution of the East Asian environment. Hong Kong: Univ. Hong Kong, 1984. V. 2. P. 877—893.
- Sun Jianzhong, Li Xingguo. Palaeo-environment of the Last Glacial (Dali) stage in North China//Proc. 1st Int. Conf. Geomorphol. Manchester, Sept. 15—21, 1985. 1987. Pt 2. P. 763—773.
- Sun Xiangjun. On paleoenvironmental evolution during the Latest Pleistocene in Weinan Area, Northwest China//Second Intern. Conf. on the Palaeoenviron. of East Asia from the Mid-Tertiary, Jan. 9—13, 1987. Hong Kong: Univ. Hong Kong, 1987. P. 50.
- Suzuki H. 3500 years ago — climatic changes and ancient civilizations//Bull. Dep. Geogr. Univ. 1979. № 11. P. 43—58. *Tokyo*
- Tsukada M. Vegetation in subtropical Formosa during the Pleistocene glaciations and the Holocene//Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 1967. V. 3. № 1. P. 49—64.
- Tsukada M. Late-Quaternary spruce decline and rise in Japan and Sakhalin//Bot. Mag. *Tokyo* 1983. V. 96. P. 127—133.
- Tsukada M. Map of vegetation during the Last Glacial maximum in Japan//Quatern. Res. 1985. V. 23. № 4. P. 369—381.
- Tsukada M. Altitudinal and latitudinal migration of *Cryptomeria japonica* for the past 20,000 years in Japan//Quatern. Res. 1986. V. 26. № 2. P. 135—152.
- Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna, *Passeriformes*. L.: Witherby Ltd, 1959. 762 p.
- Vaurie Ch. The birds of the Palearctic fauna, *Non-Passeriformes*. L.: Witherby Ltd, 1965. 763 p.
- Wang Chiwu. The forests of China//Maria Moors Cabot Found. Publ. 5. Harvard Univ., 1961. 313 p.
- Wang Kaija, Zhang Yulan. Palynological assemblages from the Late Quaternary sediments of Ningbo Plain in Zhejiang Province and their paleogeography//Sci. Geogr. Sin. 1985. V. 5. № 2. P. 145—152.

- Wang Kaifa, Zhang Yulan, Jiang Hui, Han Xinbin. Palynological assemblages from the Holocene sediments of the Yangtze River Delta and their geological significance// Mar. Geol. and Quatern. Geol. 1984. V. 4. № 3. P. 69—88.
- Wang Kaifa, Zhang Yulan, Jiang Hui, Han Xinbin. Palynological assemblages from the Quaternary sediments of the Changjiang River Delta and the age of strata and paleogeography//Acta Oceanol. Sin. 1986. V. 5. № 2. P. 257—270.
- Wang Yongji, Li Shanwei. Paleovegetation and paleoclimate in the past 20,000 years in Jiaozhou Bay. Qingdao District//Acta Bot. Sin. 1983. V. 25. № 4. P. 385—392.
- Wells D. R. A conformation of the specific relations of *Cuculus saturatus insulindae* Hartert//Bull. Brit. Orn. Cl. 1982a. V. 102. № 2. P. 62—63.
- Wells D. R. Notes on some representatives of the Brown Flycatcher *Muscicapa latirostris* Raffles in Southeast Asia//Bull. Brit. Orn. Cl. 1982b. V. 102. № 4. P. 148—153.
- Wells D. R., Becking J. H. Vocalizations and status of Little and Himalayan Cuckoos. *Cuculus poliocephalus* and *C. saturatus* in Southeast Asia//Ibis. 1975. V. 117. № 3. P. 366—371.
- Xu Xin, Zhu Minglun. The vegetational and climatic changes in the Zhenjiang Region since 15,000 years B. P.//Acta Geogr. Sin. 1984. V. 39. № 3. P. 277—284.
- Yang Dayuan, Feng Wenke, Zhao Xitao. Environmental changes in Eastern China during the Late Pleistocene//Sci. Geogr. Sinica. 1987. V. 7. № 4. P. 297—305.
- Yang Huairan, Chen Xiqing. Quaternary transgressions, eustatic changes and shifting of shoreline in East China//Mar. Geol. and Quatern. Geol. 1985. V. 5. № 4. P. 59—80.
- Yao Qingyuan, Zhang Hunan, Zhang Jingwen, Zhao Xitao. A preliminary study on the Late Pleistocene stratigraphy along the coastal areas of Southern Fujian//Seismol. and Geol. 1985. V. 7. № 4. P. 32—40.
- Yasuda Y. Influence of prehistoric and historic man on Japanese vegetation//Res. Relat. UNESCO Man and Biosphere Progr. in Japan, 1981—1982. S. 1. 1982. P. 35—47.
- Yasuda Y. Oscillations of climatic and oceanographic conditions since the Last Glacial Age in Japan//The evolution of the East Asian environment. Hong Kong: Univ. Hong Kong, 1984. V. 1. P. 397—413.
- Zhang Lansheng. Reconstruction of the climate of the Late Pleistocene Ice Age in East China//The evolution of the East Asian environment. Hong Kong: Univ. Hong Kong, 1984. V. 1. P. 252—270.
- Zhang Yingli, Huang Xiggen, Jiao Zhenxing et al. Pleistocene strata of the Beijing Plain Region//J. Stratigr. 1984. V. 8. № 1. P. 56—61.
- Zhou Kunshu. Quaternary succession of vegetation and climatic evolution in North China//Sci. Geol. Sin. 1984. № 2. P. 165—172.
- Zhu Yongqi, Zeng Chengkai, Feng Yun. The geomorphic types and origin of the East China Sea continental shelf//Proc. Intern. Symp. Sediment Contin. Shelf, Spec. Ref. East China Sea, Hangzhou, Apr. 12—16, 1983. Beijing, 1983. P. 593—601.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного отделения АН СССР,
Владивосток

Поступила в редакцию
16.III.1988

AVIAFAUNAL INTERCHANGE BETWEEN THE NORTH AND THE SOUTH ASIA IN THE EASTERN EDGE OF THE CONTINENT: THE LAST GLACIAL — INTERGLACIAL CYCLE

A. A. NAZARENKO

Institute of Biology and Soil Science, The Far East Branch,
USSR Academy of Sciences, Vladivostok

A geography and dynamics of forests in the region over last 35 thousand years has been characterized. More strict evidence for existence of forest «ecological bridge» on the shelf of the Yellow and the East Chinese Seas during the last glaciation has been put forward. An exclusive role of this bridge in the process of faunistic exchange between southern, moderate and northern areas of Asia has been demonstrated. A unique role of Japanese-Korean forest refuge in evolutionary and ecological transformation of populations of southern settlers as prerequisites for further settling of these populations in Siberia has been described. A unidirectional trend in settling of forest birds has been explained in the light of the major northward trend of growth of ecological diversity of forests in the region from Late glacial through holocene.

outer

dispersal