

Б. ШТЕГМАН

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ В РАСПРОСТРАНЕНИИ АВИФАУНЫ ТАЙГИ

Подзона бореальных хвойных лесов, или тайга, тянется широкой полосой вдоль севера Евразии и занимает большую часть площади Сибири и Дальнего Востока. На западе Европы и на Дальнем Востоке она граничит со смешанными и широколиственными лесами, в Сибири непосредственно соприкасается с засушливой зоной степей и пустынь. Изучение фауны сибирской тайги, начатое по существу А. Миддендорфом (Middendorf, 1853; 1867—1875) и продолженное целой плеядой русских и советских ученых, на сегодняшний день еще не может считаться законченным, но для понимания некоторых закономерностей в распространении таежных элементов имеющийся фактический материал достаточен.

Так, например, уже три десятилетия тому назад было установлено, что птицы, характерные для тайги, наиболее богато представлены в Восточной Сибири, где имеется и ряд эндемических видов, тогда как к западу, в Западной Сибири и Северной Европе, число характерных таежных видов уменьшается, и их постепенно заменяют виды, более характерные для смешанных и широколиственных лесов Европы. Таким образом, в хвойных лесах Северной Европы, в частности и Прибалтики, только около половины видов птиц принадлежит к истинно таежным элементам, тогда как остальные относятся к видам, основная часть ареалов которых находится в зоне широколиственных лесов Европы.

Из этих последних видов некоторые распространены на север до пределов лесной растительности, но к востоку их северная граница заметно снижается, постепенно приближаясь к южной границе пояса хвойных лесов. При этом виды европейского типа в экологическом отношении большей частью не связаны именно с тайгой, а в пределах своего сибирского ареала населяют сосновые боры, опушки, березовые заросли на местах бывших гарей и вырубок, долины рек.

Таежные виды, наоборот, будучи широко распространенными в Восточной Сибири, к западу все более ограничиваются севером лесной зоны и ареалы их, как правило, выклиниваются близ ее северной границы. Для этого комплекса видов очень подходит название «Siberia in Europe», данное Г. Сибомом (H. Seebohm, 1880) еще очень давно, хотя и не специально для него. Вполне естественно, что эти таежные виды в Северной Европе придерживаются в основном таежных биотопов, т. е. на западе, где нет ни пихты, ни лиственницы, преимущественно ельников.

Известно, что далее на юг, в Карпатах, Альпах, Пиренеях, Балканах, в горах Малой Азии, на Кавказе, на Тянь-Шане, в Куэн-Луне и других

горах Центральной Азии, на юг до Гималаев, имеются хвойные леса в виде высотной зоны, и в них в большем или меньшем количестве встречаются виды, характерные для тайги. В южной части Дальнего Востока, на Сихоте-Алине, а также в горах Японии и Кореи тайга тоже встречается в виде высотной зоны, а в ней мы находим и некоторых характерных таежных птиц.

В Северной Америке хорошо развит и занимает большую площадь пояс бореальных хвойных лесов, авифауна которого генетически близка сибирской тайге. Не подлежит сомнению, что характерные элементы сибирской и американской тайги в значительной степени имеют общее происхождение, что возможно лишь при наличии былых территориальных связей между северо-востоком Азии и северо-западом Америки.

Однако в пределах этой огромной территории таежный комплекс птиц не сохраняет полного единства. Известная и достаточно значительная разница имеется уже между птицами таежной зоны Нового и Старого Света. Но и в пределах Палеарктики мы видим некоторую неоднородность состава авифауны. Выше уже была описана широкая переходная полоса в западной части ареала тайги, где происходит взаимопроникновение двух принципиально различных комплексов, истинно таежного и связанного в основном с широколиственным лесом. Конечно, эта полоса налегания элементов двух различных фаунистических комплексов не может рассматриваться как подразделение одного из комплексов, но до выяснения сущности вышеуказанных взаимоотношений было принято данную территорию по чисто формальным признакам делить на большое число зоогеографических участков. Естественно, границы между отдельными участками представляются малореальными и положение их в значительной степени зависит от вкуса каждого автора, а все вместе они лишь в какой-то мере отражают вышеупомянутую тенденцию.

Сама тайга в пределах Старого Света образует две резко различные формации, темнохвойную и светлую, или лиственничную, тайгу. Действительно, в отношении растительности эти формации настолько различны, что А. Толмачев (1954) счел возможным посвятить специальную монографию истории возникновения и развития растительности одной темнохвойной тайги, совсем не касаясь лиственничной. В темнохвойной тайге в качестве лесообразующих пород господствуют несколько видов елей (*Picea*) и пихт (*Abies*), к которым кое-где примешивается тенелюбивая кедровая сосна (*Pinus cembra*). При этом в каждом конкретном месте, как правило, бывает всего один вид ели и один вид пихты, так что древостой должен быть назван очень однообразным.

Господство вечнозеленых и тенелюбивых хвойных создает в темнохвойной тайге сильное и постоянное затенение, одинаковое во все времена года. Эта особенность оказывает значительное влияние на микроклимат темнохвойной тайги в смысле сглаживания температурных колебаний и аккумуляирования осадков, в особенности зимних, которые к тому же по окончании зимы медленно тают. В связи с этим здесь и в подлеске сохранилось относительно много вечнозеленых растений в виде очень низких кустарников, частью ползучих, что дает им возможность переносить зиму под снежным покровом.

Светлая тайга отличается еще большим однообразием лесообразующих пород: в каждом определенном месте имеется всего один вид лиственницы (*Larix*). По ряду качеств представители этого рода составляют полную противоположность лесообразующим компонентам темнохвойной тайги. Они светолюбивы и никогда не образуют столь

густых древостоев, как ели и пихты. К тому же лиственницы сбрасывают на зиму хвою, так что степень затененности полога в лиственничных лесах резко меняется по временам года.

Уже из предыдущего краткого описания ясно видно, что лиственничная тайга представляет собой вариант тайги, более приспособленный к суровым условиям, в особенности к низким зимним температурам и большей сухости воздуха. Действительно, лиственничная тайга безусловно господствует в Якутии к северу от Верхоянских гор и в северных частях Дальнего Востока, т. е. в суровых климатических условиях. Интересно отметить, что в восточных частях Сибири широко распространен также кедровый стланник (*Pinus pumila*), местами образующий подлесок в лиственничных лесах, очень характерный для субальпийской зоны всех гор и образующий на границе тундры широкую полосу кустарников (совместно с некоторыми лиственными породами). Это как бы последний вариант тайги, наиболее приспособленный к суровым климатическим условиям и граничащий с безлесной арктикой.

Южнее указанной границы появляется темнохвойная тайга, но она занимает сравнительно небольшие площади (по склонам гор на определенных высотах, местами, в долинах рек), так что по всей Якутии, в Забайкалье, в горах Северной Монголии и на большей части Дальнего Востока лиственничная тайга безусловно преобладает. Далее к западу площадь чистых лиственничников сильно сокращается, но все-таки, лиственничные леса встречаются по всему Прибайкалью, по правобережью Енисея и по южносибирским хребтам до Алтая и Саура включительно, частью в виде высотной зоны, граничащей с альпийской. Еще дальше к западу значение лиственницы в древостое тайги сокращается. Она встречается чаще в виде примеси к породам темнохвойной тайги, но в некоторых случаях образует еще и сплошную поросль. В результате можно сказать, что светлая лиственничная тайга в Евразии занимает едва ли меньшую площадь, чем темнохвойная, и значимость ее в ландшафтном и народнохозяйственном отношении представляется первостепенной.

Как уже было указано, темнохвойная тайга, на западе своего ареала граничащая с тундрой, в Восточной Сибири мало где выходит за шестидесятый градус северной широты и представляет собой наименее холодоустойчивый вариант тайги, имеющий несомненные черты сходства с нагорными хвойными лесами Центральной Азии. Сходство это в первую очередь касается растительности: все горные леса Центральной Азии состоят из различных видов елей и пихт и являются «темнохвойными». Но и в зоологическом, в частности орнитологическом отношении, между темнохвойными лесами Сибири и высокогорной тайгой наблюдается несомненное сходство.

Изучая авифауну тайги, автор статьи уже давно (Stegmann, 1932; Штегман, 1938) пришел к заключению о наличии былых связей между тайгой, главным образом южносибирской, и высокогорными хвойными лесами Центральной Азии. При этом выяснилось, что различные группы птиц высокогорных лесов Центральной Азии представлены своими дериватами в сибирской тайге (например, *Cuculus optatus*, *Muscicapa sibirica*, *M. daurica*, *Phylloscopus inornatus*, *Ph. proregulus*, *Dumeticola thoracica*, *Turdus dauma*, *Luscinia calliope*, *Tarsiger cyanurus*). С другой стороны, некоторые группы птиц, характерные для тайги и представленные большей частью как в Старом, так и в Новом Свете, имеют отдельные родственные формы в горных лесах Центральной Азии. Таковы, например, *Tetrastes bonasia sewerzovi*, *Aegolins funereus beicki* Stres., *Picoides tridactylus funebris*, *Perisoreus internigrans* Banks, *Nucifraga*

caryocatactes hemispila, *N. c. multipunctata*, *Emberiza leucocephalos fronto*. В горных лесах Центральной Азии эти птицы не имеют родственных связей и, вероятнее всего, попали туда вторично, распространившись с севера, из зоны тайги.

Под южносибирской тайгой автор статьи подразумевал в основном темнохвойную, так что связь с ее высокогорными хвойными лесами Центральной Азии и частичное возникновение элементов авифауны тайги в этих высокогорных лесах представляются вполне вероятными. Но какова история возникновения элементов авифауны лиственничной тайги?

Прежде, чем подойти к этому вопросу, необходимо определить, какие элементы авифауны характерны для лиственничной тайги, отличая ее от темнохвойной. Исходя из ботанических данных, указывающих на глубокие различия между темнохвойной и лиственничной тайгой, можно ожидать таких же значительных различий и в птичьем населении. На деле же мы видим совсем другое. Население темнохвойной тайги богаче лиственничной в отношении и видового состава, и числа особей, но настоящего принципиального различия между этими разновидностями тайги в авифауне не обнаруживается. Лишь очень немногие виды птиц, характерные для темнохвойной тайги, полностью отсутствуют в лиственничной. К таким, пожалуй, относятся лишь *Falci pennis falci pennis*, *Parus ater*, *Bombycilla japonica*, *Muscicapa mugimaki*, *Turdus sibiricus*, *Luscinia sibilans*, *L. cyane*. Остальные виды в большей или меньшей степени мирятся и с лиственничной тайгой.

Еще меньше можно отметить видов, характерных для лиственничной тайги и отсутствующих в темнохвойной. И если *Tetrao parvirostris*, как будто, жизненно связан с лиственницей, то встречается он, по-видимому, не менее часто и в темнохвойной тайге. Даже белопопый клест (*Loxia leucoptera*), издавна известный как специально приспособленный к питанию семенами лиственниц и, действительно, широко распространенный в лиственничной тайге, постоянно встречается в пихтовых лесах и в охотской тайге как самый обычный представитель рода *Loxia*.

В общем можно сказать, что для лиственничной тайги более характерны виды, населяющие главным образом северную часть пояса тайги, в темнохвойной чаще встречаются виды, не распространенные далеко на север. Но границы между тем и другим типом видов неясны и сама группировка не поддается точному определению. Зато в количественном отношении различия в населении птиц между обеими разновидностями тайги очень заметны: число особей в темнохвойной тайге на единицу площади в несколько раз выше, чем в лиственничной, и это обнаруживается не только при сравнении северных частей Восточной Сибири с отдаленными южными, но и при рассмотрении граничащих друг с другом участков того и другого типа. Конечно, тайга вообще не отличается богатством авифауны, но по сравнению с темнохвойной, лиственничная тайга представляется совсем лишенной птиц, из чего и возникло шуточное определение «*laricetum pustosum*».

Из вышесказанного следует, что общегеографические и в частности метеорологические закономерности не совсем одинаково сказываются на распределении растений и животных и что в частности орнитогеографические выводы делать, исходя непосредственно из геоботанических схем, было бы неосторожно: в основу таких выводов должны быть положены материалы по закономерностям распределения самих птиц. В нашем случае можно безусловно отметить наличие элементов тайги более южного типа, чаще связанных с темнохвойной тайгой, и более северных, очень широко распространенных в лиственничной тайге,

хотя большей частью и не избегающих темнохвойной. Такая дифференциация соответствует современным климатическим различиям в пределах подзоны тайги и явно поддерживается ими. История развития двух типов элементов авифауны тайги тоже не одинакова.

В свое время автором статьи было отмечено (Stegmann, 1932; Штегман, 1938), что южные элементы авифауны тайги не имеют аналогов в Северной Америке, но большей частью связаны генетически с птицами высокогорных лесов Центральной Азии. Получалось впечатление, что эта связь, ныне нарушенная (ареалы соответствующих видов имеют дисъюнкции в области Монголии), в былое время была более тесной. Виды (или роды) данного типа первоначально развивались в горах Центральной Азии, частично, по крайней мере, достаточно древних, откуда их ареалы, возможно, простирались и до южносибирских хребтов. Впоследствии эти аборигены высокогорных хвойных лесов влились в сибирскую тайгу, придав ее населению большее разнообразие.

Другая группа таежных видов птиц, распространенная дальше к северу, не обнаруживает связей с высокогорными хвойными лесами Центральной Азии, но большей частью имеет близкородственные формы в хвойных лесах Северной Америки. Сюда входят не только эндемические для тайги виды, но эндемические роды и даже семейства, что создает впечатление большой геологической давности развития этих элементов в условиях формирующейся тайги.

Какова же могла быть история происхождения и развития этих таежных птиц? Прямых палеонтологических данных для решения этого вопроса мы не имеем и поэтому вынуждены обратиться к косвенным. Ныне можно считать установленным (Криштафович, 1945, 1946; Вульф, 1944), что в первой половине третичного периода в Европе климат далеко на север был тропическим, между тем в Северной Азии он в то же время был отнюдь не тропическим и, в частности в Сибири до крайнего северо-востока мог называться лишь тепло-умеренным, свидетельством чему являются многочисленные находки ископаемых арктотретичных флор с господством широколиственных пород и древних хвойных (*Sequoia*, *Taxodium*). Такие же условия господствовали в северо-западной Америке, когда в восточных частях континента тропики распространялись далеко на север, как и в Европе.

Естественно возникала мысль о том, что тайга впервые стала развиваться на северо-востоке Азии и северо-западе Америки, тем более, что и ныне характерная для нее флора и фауна наиболее богато представлены именно здесь. Наличие значительной общности между тайгой Старого и Нового Света привело к мысли о былом сухопутном соединении этих двух материков на месте нынешнего Берингова пролива и по мелководью Чукотского моря далеко на север. В этих местах предположительно происходил обмен элементов тайги Старого и Нового Света и здесь же могло происходить частично формирование ее биоценозов (Stegmann, 1932; Штегман, 1938).

Однако прямых палеонтологических указаний на возникновение тайги в этих местах не имеется. Известно лишь, что с начала третичного периода на северо-востоке Азии и северо-западе Америки господствовала так называемая арктотретичная флора, развивавшаяся при более мягких климатических условиях, чем тайга. В состав арктотретичных флор не входили элементы будущей тайги, а между тем составляющие ее основу хвойные должны были начать формироваться еще в мезозое, во всяком случае значительно раньше, чем характерные для арктотретичных флор покрытосемянные. Исходя из этого, А. Толмачев

(1954) высказал предположение, что вся таежная фация возникла в горах северо-востока Азии и северо-запада Америки как высотная зона и развивалась параллельно с арктотретичной флорой, распространенной в равнинах и долинах. Идея эта представляется очень перспективной, так как вполне естественным путем объясняет возникшие ранее недоумения ввиду недостатка палеонтологических находок древней тайги.

Действительно, развиваясь в течение длительного времени в горах, элементы тайги с похолоданием климата смогли спуститься с гор и сменить более теплолюбивую арктотретичную флору, явившись уже в виде готовых биоценозов, приспособленных к вновь создавшимся условиям на равнине. Таким образом хорошо объясняется позднее появление тайги на больших площадях и почти полное отсутствие ископаемых остатков елевидных хвойных в более ранние геологические эпохи: условия для захоронения растений в горах мало удобны. Наличие же отдельных находок елей среди арктотретичной или даже тропической флоры объясняется смывом потоками с гор.

Но, к сожалению, и эта гипотеза неполностью объясняет возникновение и развитие тайги. Не подлежит сомнению, что элементы тайги уже в отдаленные геологические эпохи развивались в Старом и Новом Свете. Но прямое филогенетическое родство между соответствующими компонентами тайги Евразии и Америки несомненно, так что мысль о полифилетическом происхождении их должна быть отброшена. Из этого следует, что обмен между тайгой Старого и Нового Света должен был совершаться в различные геологические эпохи, начиная с очень отдаленных времен. Но равнинный характер Беринговой суши с полным отсутствием гор должен был, согласно предположению А. Толмачева, служить препятствием для проникновения элементов тайги. Вполне вероятно, что Берингова суша служила местом расселения тайги в конце третичного периода и в начале четвертичного, когда вследствие похолодания климата существование на ней смешанных лесов стало невозможным, но для объяснения сходства лесообразующих пород тайги Старого и Нового Света требуются и более ранние связи. Может быть, они осуществлялись через северные районы Атлантического океана?

ЛИТЕРАТУРА

- Вульф Е. В., 1944. Историческая география растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
 Криштофович А. Н., 1945. Палеоботаника. Комис. по делам геологии СНК СССР. М.—Л.
 Криштофович А. Н., 1946., Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. В сб.: Материалы по истории флоры и растительности СССР 2. М.—Л.
 Толмачев А. И., 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л.
 Штегман Б. К., 1938. Основы орнитогеографического деления Палеарктики. Фауна СССР. Птицы 1 (2). Изд. АН СССР, М.—Л.
 Middendorff A. Th., 1853. Sibirische Reise 2 (1). Säugetiere, Vögel und Amphibien.
 Middendorff A. Th., 1867—1875. Sibirische Reise 4 (1, 2) Übersicht der Natur Nord- und Ost-Sibiriens.
 Seebohm H., 1880. Siberia in Europe. London.
 Stegmann Boris C., 1932. Die Herkunft der paläarktischen Taigavögel. Arch. Naturgeschichte 1 (3).

B. STEGMANN

TAIGA LINNUSTIKU LEVIKU SEADUSPARASUSTEST

Resümee

Siberi taiga linnustiku uurimisele pani aluse A. Th. Middendorff möödunud sajandi 40-ndatel aastatel. Hiljem on seda tööd jätkanud teised vene ja nõukogude teadlased. Uurimistulemustest on selgunud, et taigale omaste linnuliikide arv on kõige suurem Ida-Siberis ja kahaneb pidevalt lääne suunas (kuni Baltikumini). Siberi liigid esinevad areaali lääneosas peamiselt kuusikutes.

Siberi ja Põhja-Ameerika okasmetsade linnustik on suurelt osalt ühist päritolu. Idapoolkera piirides võib eristada tumedaokkalist (*Picea*, *Abies*) ja heledaokkalist (*Larix*) taigat. Esimese taigatüübi linnustik on geneetilises seoses Kesk-Aasia mägitaiga omaga. Heledaokkalise taiga linnustik on üldiselt liigivaesem.

Siberi ja Põhja-Ameerika okasmetsade linnustik pidi tertsiaari ajastu lõpul ja kvaternaari algul olema kokkupuutes hüpoteetilisel Beringimaal, praeguse Beringi väina piirkonnas.

NSV Lõidu Teaduste Akadeemia
Zooloogia Instituut
(Leningrad)

Saabus toimetusse
30. VIII 1965

B. STEGMANN

GESETZMASSIGKEITEN IN DER VERBREITUNG
DER TAIGA-AVIFAUNA

Zusammenfassung

Die Erforschung der Avifauna der sibirischen Taiga wurde in den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts von A. Th. Middendorff begonnen und später von anderen russischen und sowjetischen Forschern fortgesetzt. Es wurde festgestellt, dass die Anzahl der für die Taiga charakteristischen Vogelarten in Ostsibirien am grössten ist und in westlicher Richtung (bis zum Baltikum) sich allmählich verringert. In westlichen Teilen des Verbreitungsgebietes sind sibirische Arten hauptsächlich in Fichtenwäldern beheimatet.

Die Vogelfauna von Sibirien und Nordamerika ist grösstenteils gemeinsamer Herkunft. Im Bereich der östlichen Hemisphäre kann man die dunkelnadelige Taiga (*Picea*- und *Abies*-Arten) von der hellnadeligen Taiga (*Larix*-Arten) unterscheiden. Die Vogelwelt des erstgenannten Taigatyps ist genetisch mit der Vogelwelt der zentralasiatischen Gebirgstaiga verwandt. Die Avifauna der hellnadeligen Taiga ist an den Arten ärmer als diejenige der dunkelnadeligen Taiga.

Am Ende des Tertiärs und am Anfang des Quaternärs müssen die Avifaunen von Sibirien und Nordamerika in der Gegend des hypothetischen Beringlandes (an Stelle der jetzigen Beringstrasse) in Kontakt gewesen sein.

Institut für Zoologie
der Akademie der Wissenschaften der UdSSR
(Leningrad)

Eingegangen
am 30. Aug. 1965