

Е.Н. МАТЮШКИН

ИЗБРАННЫЕ  
ТРУДЫ

Е.Н. Матюшкин. Избранные труды. М.: Т-во научных изданий КМК. 2005. 660 с.

В книге собраны основные труды выдающегося зоолога и биогеографа, сотрудника Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова Евгения Николаевича Матюшкина (1941–2003). Включенные в сборник работы Е.Н. Матюшкина посвящены вопросам общей и региональной зоогеографии, биологии хищных млекопитающих и проблемам заповедного дела.

Книга адресована биологам и географам, биогеографам, экологам, преподавателям вузов, специалистам по заповедному делу.

*Редакционная коллегия: Л.В. Кулешова, К.Г. Михайлов, В.В. Рожнов*

# Содержание

ВВЕДЕНИЕ .....	5
1. ОБЩАЯ И РЕГИОНАЛЬНАЯ ЗООГЕОГРАФИЯ .....	9
1.1. Дизъюнкции ареалов и пути расселения наземных позвоночных .....	9
1.1.1. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных .....	9
1.1.2. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем .....	24
1.1.3. Антагонистические типы разорванных ареалов в фауне Палеарктики и сопряженность их исторической динамики .....	41
1.1.4. Особенности зонального распространения хищных млекопитающих в Евразии и Северной Америке .....	43
1.2. Границы и структура ареала .....	84
1.2.1. Расселение изюбря на приморских склонах северного Сихотэ-Алиня ....	84
1.2.2. Пятнистый конек в Среднем Сихотэ-Алине (опыт анализа структуры ареала) .....	90
1.2.3. Ареал евразийской рыси и его внутренняя структура .....	101
1.3. Закономерности размещения территориальных группировок птиц и млекопитающих .....	105
1.3.1. Население птиц и млекопитающих Большого Балхана в зимних условиях .....	105
1.3.2. Территориальные группировки (сообщества) мышевидных грызунов Среднего Сихотэ-Алиня .....	114
1.4. Концепция фауны и территориальные группировки млекопитающих ...	140
1.4.1. Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах Среднего Сихотэ-Алиня .....	140
1.4.2. Гетерогенность локальных фаун млекопитающих как предмет зоогеографического анализа .....	182
1.4.3. Концепция фауны в териогеографии и ее фауногенетическое содержание. ....	183
1.5. Зоогеография избранных регионов .....	184
1.5.1. Зоогеографические особенности Среднего Сихотэ-Алиня .....	184
1.5.2. Зоогеографические аспекты широтно-зональной и высотно-поясной дифференциации природы Монголии .....	191
1.6. География биоразнообразия .....	219
1.6.1. География биоразнообразия: к уточнению подходов (реплика в дискуссии) // География биоразнообразия .....	219
1.6.2. «Убсунурская котловина – Центр Азии» .....	220
1.6.3. Природное разнообразие России: потенциал выбора Объектов Всемирного Наследия .....	240
2. ХИЩНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ .....	259
2.1. Систематика, экология, географическое распространение .....	259
2.1.1. Объем мозговой коробки домашней и разных форм дикой кошки ( <i>Felis silvestris</i> Schreber, 1777, s.l.) и гибридизация их в природе .....	259
2.1.2. Рыси Голарктики .....	269
2.1.3. Рысь в Монголии (эколого-географическая характеристика) .....	333

2.1.4. Распространение и биотопическое размещение соболя в Монголии	350
2.1.5. Ирбис в юго-западном Забайкалье	353
2.1.6. Ареал и численность амурского тигра на Дальнем Востоке России в середине 90-х годов	358
2.1.7. История, современное состояние и перспективы охраны тигра в Сихотэ-Алинском заповеднике	874
2.2. Поведение	403
2.2.1. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений)	403
2.2.2. Приемы охоты и поведение у добычи амурского тигра	426
2.2.3. Охота харзы на кабаргу в Сихотэ-Алине	441
2.2.4. Снежный барс охотится	454
2.3. Биоценотические связи	457
2.3.1. О взаимоотношениях харзы ( <i>Martes flavigula</i> Bodgaert) и кабарги ( <i>Mochus moschiferus</i> L.) в Среднем Сихотэ-Алине и история формирования их биоценотической связи	457
2.3.2. Тигр и изюбрь на приморских склонах Среднего Сихотэ-Алиня	481
2.3.3. Взаимоотношения волка с другими хищными млекопитающими	497
2.3.4. Крупные хищники и падальщики Среднего Сихотэ-Алиня	513
2.3.5. Деятельность копытных как фактор преобразования природных комплексов зверовых солонцов	527
2.4. Следоведение как метод полевых исследований	533
2.4.1. Следы и метод тропления в изучении крупных хищных млекопитающих	533
2.4.2. Следы амурского тигра	556
2.4.3. Следы харзы	566
2.4.4. Следы рыси	571
2.4.5. Следы ирбиса как метод его изучения	577
2.4.6. Следы россомахи (наброски и материалы)	587
2.5. Охрана	610
2.5.1. Крупные хищники в системе долговременных экологических наблюдений.	610
2.5.2. Амурский тигр: путь в третье тысячелетие (опыт разработки "Стратегии сохранения амурского тигра в России")	614
2.5.3. Перспективы сохранения и использования рыси	622
3. ЗАПОВЕДНОЕ ДЕЛО	627
3.1. О необходимости территориально- дифференцированного подхода к изучению и охране природных комплексов заповедников	627
3.2. К обоснованию подбора заповедника-аналога в Северной Америке для Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника	629
3.3. Первые шаги Ботчинского заповедника	635
3.4. Размерный критерий и функции заповедных территорий в сохранении биотического разнообразия	640
3.5. О приоритетах научных исследований в заповедниках России	641
СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ ТРУДОВ	651

# 1. Общая и региональная зоогеография

## 1.1. Дизъюнкция ареалов и пути расселения наземных позвоночных

### 1.1.1. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных

В современном распространении животных нет более надежного и непосредственного источника сведений о событиях прошлого, чем дизъюнктивные ареалы: при объяснении их историзм логически неизбежен. Анализ типов дизъюнкций вплотную подводит к широким палеогеографическим закономерностям (Берг, 1947, 1947а). Взгляд на разрывы ареалов как на аномалии, даже нередкие, обедняет существо явления и коренится в статическом его восприятии. Если исходить из универсальности географического видообразования (Майр, 1968 и др.), дробление целостной области распространения на изолированные очаги — закономерная стадия эволюции путем кладогенеза. Не что иное, как “эволюция ареала (разрядка автора — *Е. М.*) кладет начало дивергенции и, тем самым, эволюционному формообразованию” (Гептнер, 1960, с.36). Очевидно, история каждого географически широко и сложно дифференцированного рода должна была проходить (или проходит поныне) через фазы пространственной изоляции. Значительная вероятность подобных событий предопределена самим ходом развития земной коры и биосферы.

Дизъюнктивный видовой ареал эволюционно сменяют два (или более) сплошных видовых ареала и разрыв, если он еще продолжает существовать, обнаруживается лишь на более высокой таксономической ступени. При вторичном слиянии отдельных очагов, как и при исчезновении части их, очертания бывших разъединений оказываются стертыми. Возможность подобных превращений направляет внимание на их поиски и вскрывает динамическое содержание понятия “тип дизъюнкций”. Таков руководящий мотив предлагаемого анализа одного из самых массовых в Евразии разрывов.

Несмотря на то, что общая схема европейско-восточноазиатской дизъюнкции давно ясна и прослежена на разных объектах (Берг, 1909, 1947а; Сушкин, 1925, 1934; Гептнер, 1936, 1968; Серебровский, 1937; Никольский, 1947; Steinbacher, 1927; Reinig, 1937 и др.), попыток рассмотреть явление во всем многообразии ни для одного класса позвоночных не было. Вопрос о разных, но слагающих единую цепь проявлениях данного типа разрывов впервые возник перед автором в связи с классификацией элементов териофауны Сихотэ-Алиня (Матюшкин, 1972). Более широкая его постановка потребовала раздвинуть рамки исследования и географически, и систематически. Излишне доказывать, что “основу биогеографии составляют как раз те закономерности, которые справедливы для всех или большинства групп животных и растений” (Старобогатов, 1970, с. 119). Сведения об ареалах амфибий<sup>1</sup>, птиц и млекопитающих почерпнуты из отечественных и зарубежных сводок [Терентьев, 1961; Банников и др., 1971; Дементьев и Гладков (ред.), 1951–1954; Степанян, 1975; Tso-Hsin Cheng, 1955, 1958; Atlas der Verbreitung Palaeartischer Vgcl, 1960, 1967, 1974; Vaurie, 1959, 1965; Гептнер и Наумов (ред.), 1961,

Матюшкин Е.Н. 1976. Европейско-восточноазиатский разрыв ареалов наземных позвоночных // Зоол. журн. Т. 55. № 9. С. 1277–1291.

<sup>1</sup> В распространении рептилий этот тип дизъюнкций не нашел отражения.

1967; Громов и др., 1963; Бобринский и др., 1965; Ellerman, Morrison-Scott, 1951], а также из частных работ. Считая соотношение эмпирических выводов зоогеографа с палеогеографическими данными особым этапом работы, автор ограничивается ниже лишь теми заключениями, которые прямо вытекают из разобранного материала.

Составить для наземных позвоночных исчерпывающую сводку случаев европейско-восточноазиатской дизъюнкции и ее эволюционных последствий — задача пока вряд ли разрешимая. Тем не менее бесспорно, что число известных фактов такого рода весьма близко к действительному. Будущие уточнения мало повлияют на общую картину. Это относится не только к фаунистическим находкам, но и к возможному пересмотру систематических отношений западных и восточных изолятов. Во-первых, количество дискусионных случаев относительно невелико; во-вторых, выводы, касающиеся “географии родства”, носят более объективный характер, чем связанные с ними таксономические решения. Для изучения дизъюнкций комплексы форм типа “superspecies” или “ex-conspecies” (Степанян, 1970) уместнее выделять как особое звено анализа, нежели исходить из тех или иных представлений о формальном ранге их членов<sup>2</sup>. К рассмотрению привлечены также факты “поляризации” на западе и востоке континента скоплений видов в обширных родах. Здесь исходная схема разрыва наиболее замаскирована радиацией форм каждого очага и встречным расселением изолятов, но ее черты сохраняет локализация центров разнообразия. В последовательном ряду уровней дивергенции на основе дизъюнкций данного типа и эта категория фактов занимает вполне естественное место.

Приводимый список случаев разрыва сгруппирован по семействам: из каждой пары форм сначала указывается западная, затем восточная, в скобках даются приблизительные границы разрывных зон. Для дизъюнкций видовых ареалов уровень расхождения изолятов обозначается кратко: “группы рас”, “подвиды” или “подвиды не описаны”. Наименования подвидов в целях экономии места опущены.

#### АМФИБИИ

Семейство Salamandridae. Группу водных родов семейства на западе представляют *Pleurodeles*, *Neurergus*, *Euproctes*, *Triturus*, на востоке — *Synops* (Средняя Сибирь — Япония, юго-восток Китая).

Семейство Discoglossidae. *Bombina variegata*, *B. bombina* — *B. orientalis* (Поволжье — Приамурье).

Семейство Bufonidae. *Bufo calamita* — *B. raddei* (Закарпатье, Прибалтика — Прибайкалье). Разрыв заполняет ареал *B. viridis*.

Семейство Hylidae. *Hyla arborea* — *H. japonica* (Приднепровье — Забайкалье).

Семейство Ranidae. *Rana ridibunda*, *R. esculenta* — *R. nigromaculata* (Поволжье, Средняя Азия — Приамурье); *R. temporaria*, *R. terrestris* — *R. cruenta*, *R. semiplicata* (ареалы сибирской и остромордой лягушек широко перекрываются в Западной Сибири).

#### ПТИЦЫ

Семейство Podicipedidae. *Podiceps grisegena* (Западная Сибирь — Прибайкалье, Якутия; подвиды); *P. nigricollis* (Приобье — Приморье, подвиды не описаны).

Семейство Ardeidae. *Ixobrychus minutus* — *I. eurhythmus*, *I. sinensis* (Приобье — Забайкалье); *Ardeola ralloides* — *A. bacchus* (Средняя Азия — юго-восточный Китай); *Ardea purpurea* (Прибалхашье — Дальний Восток, возможно, фрагменты ареала соприкасаются на юге через Индостан; подвиды).

Семейство Ciconiidae. *Ciconia ciconia* — *C. boyciana* (Украина, Средняя Азия — Приамурье; semispecies).

<sup>2</sup> Практически удобнее придавать им, следуя предложению Степаняна (1970), видовой статус.

Семейство Anatidae. *Aythya nyroca* — *A. baeri* (Приобье — Приамурье).

Семейство Accipetridae. *Pernis apivorus* — *P. ptilorhynchus* (ареалы сомкнулись в Приобье); *Circus pygargus* — *C. melanoleucos* (Средняя Сибирь — Забайкалье); *C. aeruginosus* (ныне ареал сплошной, в Средней Сибири интерградируют резко различающиеся подвиды).

Семейство Falconidae. *Falco vespertinus* — *F. amurensis* (ареалы почти смыкаются у Байкала; semispecies).

Семейство Tetraonidae. *Tetrao urogallus* — *T. parvirostris* (ареалы перекрываются в Восточной Сибири).

Семейство Phasianidae. *Perdix Perdix* — *P. dauuricae* (широкая полоса перекрытия ареалов, от Средней Сибири до Тянь-Шаня); *Coturnix coturnix* — *C. japonica* (ареалы сближены у Байкала; semispecies).

Семейство Rallidae. *Rallus aquaticus* (узкий разрыв ареала, возможно, уже “заполненный”, в Средней Сибири; подвиды); род *Porzana* в пределах Евразии географически “поляризован” с обособлением подродов *Prozana* s. str. и *Limnobaenus*.

Семейство Otidae. *Otis tarda* (разрыв ареала, вероятно, естественного происхождения в Средней Сибири; подвиды).

Семейство Scolopacidae. *Numenius arquata* — *N. madagascariensis* (ареалы сближены или перекрываются в Забайкалье); *Limosa limosa* (Алтай — Байкал; подвиды); *Tringa stagnatilis* (видимо, Забайкалье — Приморье, подвиды не описаны).

Семейство Laridae. *Chlidonias leucopterus* (Приобье — Забайкалье, подвиды не описаны).

Семейство Columbidae. *Streptopelia turtur* — *S. orientalis* (перекрытие ареалов между Уралом и Алтаем, к югу до гор Средней Азии).

Семейство Strigidae. *Otus scops* — *O. sunia* (разобщены в Забайкалье, semispecies); *Strix aluco* (ареал не сомкнут в области переднеазиатских гор; группы форм “*aluco*” — “*nivicola*”, Vaurie, 1965).

Семейство Caprimulgidae. *Caprimulgus europaeus* — *C. indicus* (ареалы, видимо, соприкасаются у Байкала).

Семейство Apodidae. *Apus apus* — *A. pacificus* (вторичная симпатрия от Приобья до северо-восточного Китая).

Семейство Picidae. *Pictus viridis* — *P. canus* (симпатричны на большей части ареала европейского вида).

Семейство Oriolidae. *Oriolus oriolus* — *O. chinensis* (Приенисейская Сибирь — Забайкалье).

Семейство Corvidae. *Cyanopica cyana* (Пиренейский п-ов — Прибайкалье, подвиды); *Pica pica* (разрыв, возможно, уже заполненный, у Байкала; группы рас); *Garrulus glandarius* (интерградация “пестроголовых” и “рыжеголовых” соек в области Урала, очевидно, вторична — Волчанецкий, 1972); *Corvus frugilegus* (схождение четко дифференцированных подвидов в Средней Сибири); *C. corone* — *C. cornix* (двойное перекрытие ареалов: в Западной Европе и Средней Сибири; semispecies); *C. monedula* — *C. davuricus* (ареалы соприкасаются в Средней Сибири; semispecies).

Семейство Paridae. *Parus cyanus* — *P. caeruleus* (вторичная симпатрия в европейской части СССР); *P. palustris* (Поволжье — Приобье, подвиды); *Remiz pendulinus* (верхнее Приамурье — Корея, Япония; подвиды).

Семейство Sittidae. *Sitta whiteheadi* — *S. kruperi* — *S. villosa* (Корсика — Кавказ — южное Приморье; semispecies).

Семейство Paradoxornithidae. Ареал усатой синицы (*Panurus biarmicus*), вероятно, разъединен, как и у ремеза, между верхним Приамурьем и Японией (эти части ареала заселены одним подвидом).

Семейство Troglodytidae. *Troglodytes troglodytes* (основной разрыв: Центр европейской части СССР — Приамурье, но южные клинья фрагментов ареала тесно сближены в Средней Азии; группы рас).

Семейство Turdidae. *Erithacus rubecula* — *E. akahige* (Западная Сибирь — Япония); *Phoenicurus phoenicurus* — *Ph. auroreus* (вторичная симпатрия на юге Сибири); *Saxicola rubetra* — *S. torquata* (двойное перекрытие ареалов: в Западной Европе и Западной Сибири). Поляризация очагов видового разнообразия — *Turdus* и *Luscinia*.

Семейство Sylviidae. В роде *Cettia* подроды *Cettia* s. str. — *Horeites* (Нижнее Поволжье — Приамурье, равнины Средней Азии — Гималаи, Vaurie, 1959); *Acrocephalus paludicola*, *A. schoenabaenus* — *A. bistrigiceps* (Енисей — Байкал); *A. arundinaceus* (Алтай — Забайкалье, подвиды); *Locustella naevia* — *L. lanceolata* (небольшое перекрытие в Средней Сибири, semispecies). Поляризация очагов видового разнообразия — *Phylloscopus* и *Locustella* в целом.

Семейство Regulidae. *Regulus ignicapillus* — *R. goodfellowi* (Карпаты — о-в Тайвань); *R. regulus* (сложное дробление ареала с основным разрывом от Средней Сибири до Приамурья; подвиды).

Семейство Muscicapidae. “Поляризация” очагов видового разнообразия на западе и востоке — *Ficedula* и *Muscicapa*.

Семейство Prunellidae. *Prunella modularis* — *P. ribida* (Урал — Япония).

Семейство Motacillidae. *Anthus trivialis* — *A. hodgsoni* (перекрытие ареалов от Приуралья до Восточной Сибири).

Семейство Lanidae. *Lanius collurio* — *L. cristatus* (ареалы сомкнулись в Средней Сибири, semispecies). Очаги видового разнообразия рода *Lanius* в целом явно “раздвинуты” к западной и восточной окраинам континента.

Семейство Emberizidae. *Emberiza citrinella* — *E. leucocephalos* (полоса наложения ареалов и гибридизации на юге Западной Сибири; semispecies): поляризованы очаги разнообразия рода *Emberiza* в широком смысле.

Семейство Fringillidae. *Coccothraustes* — *Euphonia*<sup>3</sup> (симпатричны вследствие расселения обыкновенного дубоноса до Приморья); *Fringilla coelebs* — *F. montifringilla* (симпатричны в тайге Европы); *Chloris chloris* — *Ch. sinica* (Урал—Приамурье); *Spinus spinus* (Западная Сибирь — Байкал, подвиды не описаны).

#### МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Семейство Erinaceidae. *Erinaceus europaeus* (Западная Сибирь — Приамурье, подвиды).

Семейство Talpidae. *Talpa* — *Mogera* (Байкал — Приамурье; на юге ареалы кротов близких родов *Eoscalops* и *Euroscaptor* обрываются в Гималаях, откуда разрыв простирается до Эльбурса (Строганов, 1948)).

Семейство Soricidae. *Sorex minutus* — *S. gracillimus* (Байкал — Приамурье); *Neomys fodiens* (Байкал — Приамурье; подвиды); “поляризация” очагов видового разнообразия — род *Sorex* в целом (Долгов, 1967).

Семейство Vespertilionidae. *Myotis capaccinii* — *M. macrodactylus* (Западная Европа — Средняя Азия — Дальний Восток; semispecies); *M. nattereri* (Поволжье, Кавказ, Копетдаг — Байкал; подвиды); *Nyctalus lasiopterus* — *N. aviator* (Поволжье — Корея, semispecies, уровень расхождения явно выше подвидового — Wallin, 1969); *Barbastella barbastella* — *B. darjelingensis* (симпатричны в Закавказье); *Vespertilio murinus* — *V. superans* (симпатричны в Приамурье).

<sup>3</sup> Три рода дубоносов, включая центральноазиатский род *Mycerobas*, образуют филогенетически цельную группу (Sushkin, 1925; Vaurie, 1956).



Семейство Sciuridae. Представление о близком родстве сусликов: европейского (*Citellus citellus*) и даурского (*C. dauricus*) не подтверждается кариологическими данными (Воронцов, Ляпунова, 1970) и нуждается в пересмотре.

Семейство Muoxidae. *Glis*, *Dyromys*, *Eliomys*, *Muscardinus*, *Myomymus* — *Glirulus*<sup>4</sup> (Средняя Сибирь, северная Монголия — Япония).

Семейство Muridae. Подроды *Sylvaemus* и *Alsomys* рода *Apodemus* вторично сомкнули ареалы на Алтае и в Гималаях; *A. agrarius* (разъединение в Забайкалье, подвиды).

Семейство Sricetidae. *Clethrionomys glareolus* — *C. rutilus*, *C. rufocanus* (восточные формы проникли до Атлантики, все симпатричны в тайге Европы).

Семейство Mustelidae. *Martes martes* — *M. zibellina* (симпатричны в тайге Приуралья и Урала); *Meles meles* (ареалы резко дифференцированных подвидов сомкнулись у Волги — Гептнер, 1968).

Семейство Cervidae. *Cervus elaphus* (естественные очертания разрыва между европейской и сибирской группами рас неясны; возможно, к началу исторического периода их ареалы еще смыкались где-то в Приуралье или в Западной Сибири); *Capreolus capreolus* (ареалы европейской и сибирской групп рас до возникновения вторичных антропогенных разрывов, видимо, соприкасались в междуречье Волги и Дона — Гептнер, 1961).

В истории фауны юга Палеарктики разрывы рассматриваемого типа были не частным и, тем более, не уникальным явлением. Проступают контуры грандиозного раскола фаунистических комплексов с “оттеканием” их от центра континента к его западной и восточной окраинам (рис. 1 и 2). Тем самым выясняются более глубокие, чем принято считать, связи европейского и китайского типов фауны (Матюшкин, 1975). Палеонтологические материалы свидетельствуют, что ареалы многих форм, ныне ограниченные Восточной Азией, некогда достигали Европы. В их числе — исполинские саламандры (*Megalobatrachus*), сони рода *Glirulus*, крысовидные хомячки (подрод *Tscherskia*), горалы (*Gallogoral* — *Nemorhaedus*), олени линии *C. nippon*, медведи линии *U. thibetanus* и ряд других млекопитающих. Насколько можно судить по простиранию современных ареалов, отчасти по местам находок ископаемых, исчезновению восточноазиатских форм на западе континента часто предшествовала стадия дизъюнкции (рис. 3). Количество таких исчезнувших разрывов не поддается точной оценке, но они показывают, что исчерпывающий анализ явления не может быть проведен лишь на современной фауне.

Ныне наблюдается тенденция к слиянию ранее разобщенных ареалов: приблизительно в трети из числа известных случаев, даже если не принимать во внимание факты “поляризации”, соединение уже произошло. Можно найти полные ряды переходов от крайне широких разрывов до вторичной симпатрии на большом пространстве (рис. 1, 2, 4 и 5). Соотношения ареалов каждого очага по занимаемой площади также весьма различны: от резкого преобладания одного из них, чаще западного, до относительного равновесия. При всем разнообразии очертания границ хорошо согласуются, и почти каждый случай находит близкие аналогии, как бы отвечающие последовательным стадиям единого процесса. То, что их удастся наблюдать на одном “временном срезе”, очень важно для построения исторических выводов: развитие ареалов форм, слагающих целостный комплекс и расселяющихся сходными путями, синхронизировано лишь частично.

Не только долготное, но и широтное простирание сходящихся клиньев ареалов различно. Одни из них протягиваются навстречу друг другу севернее Турана и Монголии, другие южнее, через Гималаи – Гиндукуш – Эльбурс – Кавказ. В первом случае ареалы охватывают преимущественно равнинные территории; горы, если они и встречаются на

<sup>4</sup> Сони рода *Glirulus* известны для миоцена Европы (Dehm, 1950). Обособление этой ветви с европейско-восточноазиатскими дизъюнкциями, видимо, не связано.

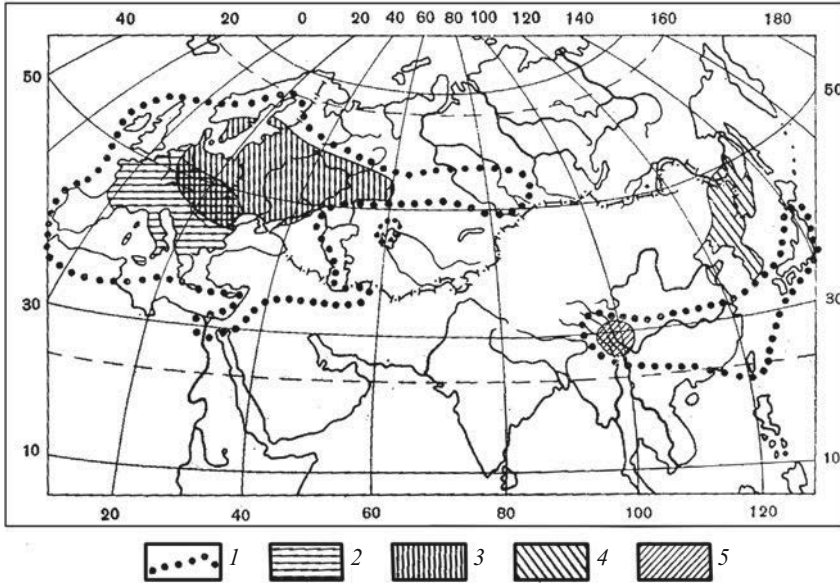


Рис. 1. Единство типа дизъюнкции при разных формах членения ареалов. Распространение семейства Salamandridae (1) и жерлянок: *Bombina variegata* (2), *B. bombina* (3), *B. orientalis* (4), *B. maxima* (5). По источникам, приведенным в тексте, а также Mertens, 1960.

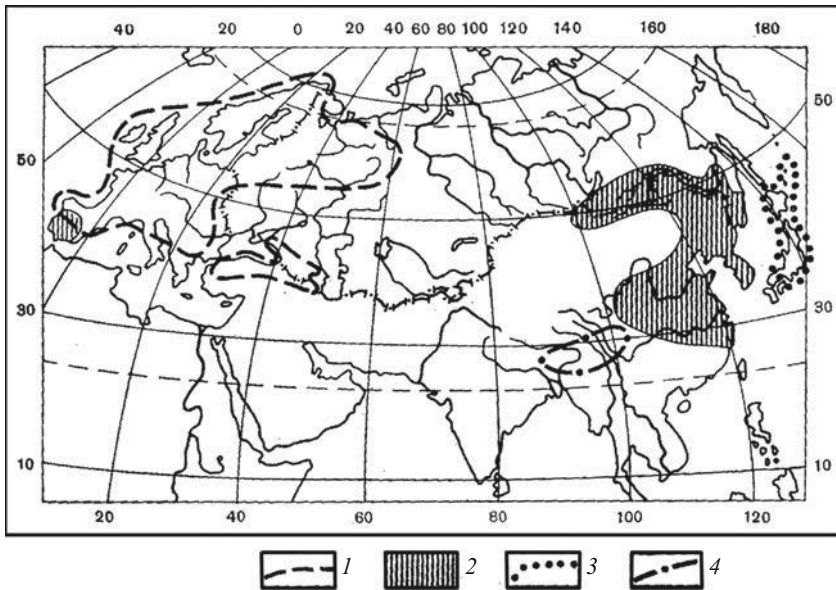


Рис. 2. Асимметрия разрывов. “Переверс” восточноазиатского фрагмента у *Suanorisa suana* (2) и европейского — в распространении группы лесных завирушек (Япония — *Prunella ribida* (3), Гималаи и восток Тибета — *P. immaculata* (4), Европа — *P. modularis* (1); по Козловой, 1966 и другим источникам).

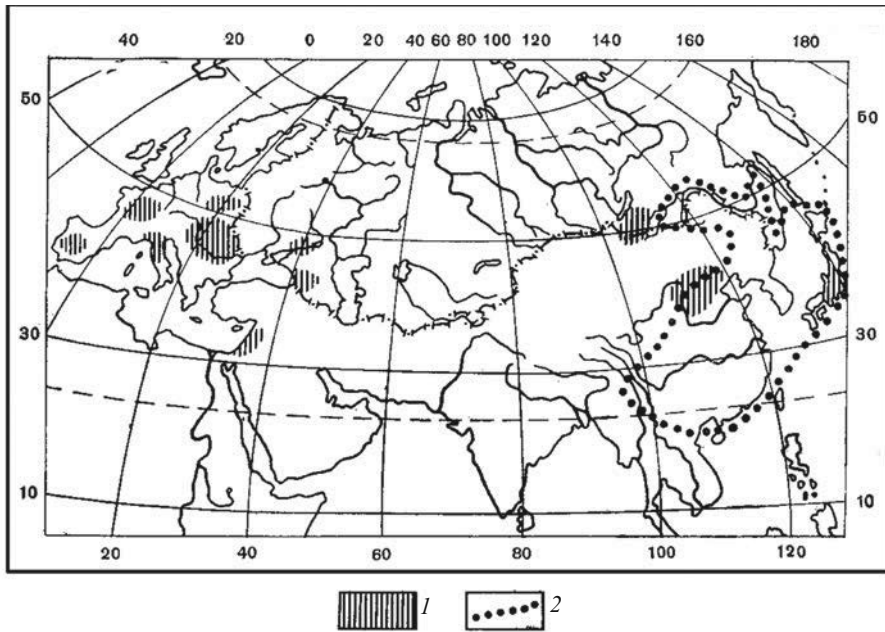


Рис. 3. Исчезнувшая дизъюнкция в распространении *Nyctereutes procyonoides* (современный ареал — 2).

Территории, где обитание енотовидной собаки в плиоцене и плейстоцене доказано палеонтологически, заштрихованы (1) (по Stach, 1954; Векуа, 1972 и др.). Верхнеплейстоценовые остатки на западе Евразии известны только для Палестины (Kurten, 1965).

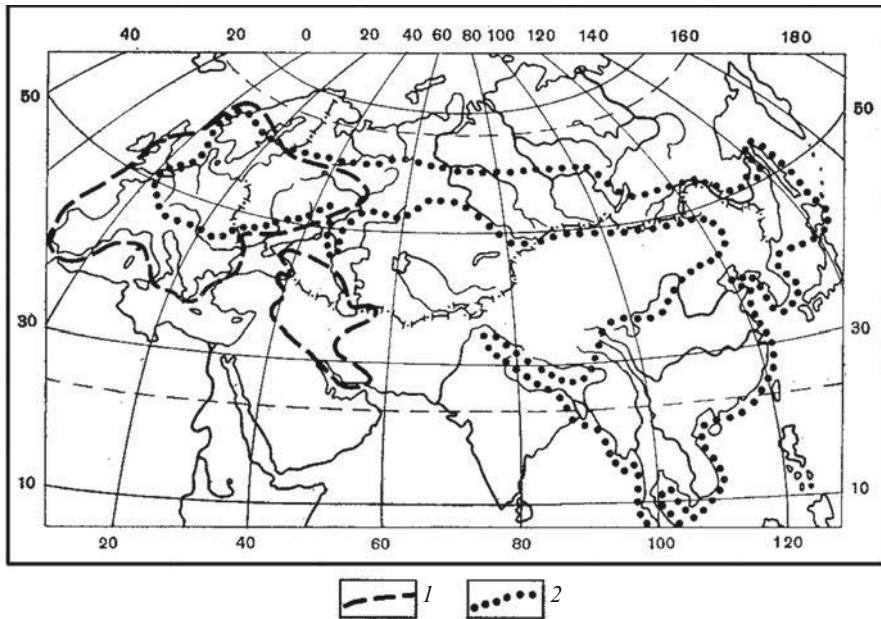


Рис. 4. Былой разрыв, замаскированный широкой экспансией восточного изолята, в распространении дятлов *Picus canus* (2) и *P. viridis* (1).

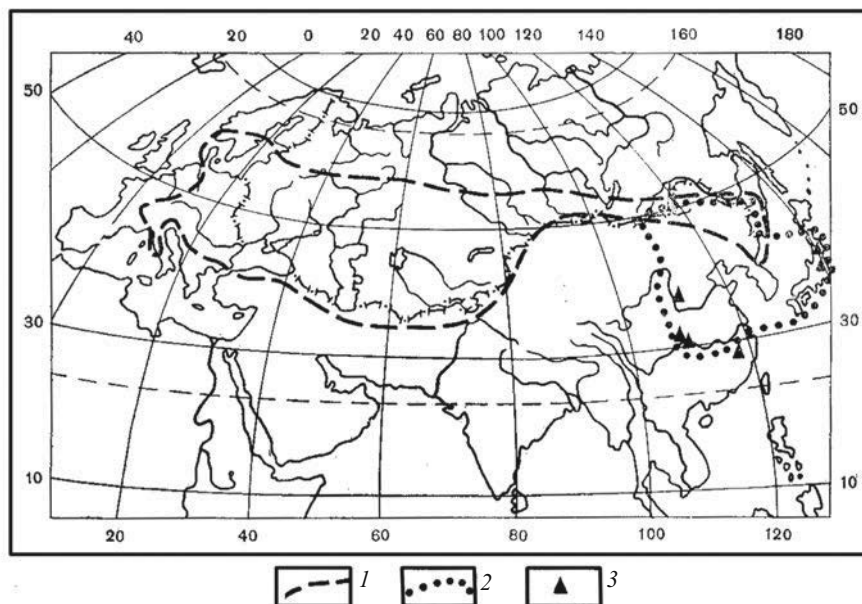


Рис. 5. Былой разрыв, замаскированный широкой экспансией западного изолята, в распространении кожанов.

1 — двуцветного (*Vespertilio murinus*); 2 — восточного (*V. superans*); 3 — места находок недавно описанного *V. orientalis* (Wallin, 1969).

пути расселяющихся форм, не служат для них проводящими коридорами. Южный вариант простираения ареалов, напротив, целиком обязан своим существованием широтно вытянутым горным системам. Назовем условно эти типы распространения северной и южной дугами ареалов. Некоторые из числа упомянутых выше форм распространены лишь по северной, другие — по южной дуге; для большинства же характерны как первый, так и второй пути расселения, т.е. долготные их границы образуют два выступа. Области разрыва на северной и южной дугах локализованы по-разному.

Чтобы отыскать основные рубежи в распространении западных и восточных изолятов, а также форм, чьи ареалы вторично сомкнулись, был проведен подсчет границ по долготным 10-градусным секторам. Итогом анализа служит гипотетический дизъюнктивный ареал, воплощающий наиболее типичные, массовые пределы распространения западных и восточных элементов (рис. 6). Как видно, реальная картина европейско-восточноазиатского разрыва весьма далека от привычного примера — ареала голубой сороки (рис. 2).

На северной дуге максимальное сгущение восточных границ ареалов (четвертая часть общего их количества) приурочено к интервалу 80–90° в. д. Таким образом, самым существенным барьером, останавливающим поток расселяющихся западных форм, оказывается Алтай и продолжающие его к северу Кузнецкий Алатау и Салаир. Этот поток заметно слабеет, но еще явственно ощутим на пространстве от Алтая до Байкала, за который не проходят 85% европейских элементов; далее к востоку он практически угасает. Западнее Алтая обнаруживается лишь одно второстепенное сгущение границ этого типа (50–60° в. д.), явно связанное с Уралом.

Из числа восточных форм, продвигающихся по северной дуге, две трети достигают западных пределов распространения между 140 и 100° в. д., причем отчетливое скопление границ (более 25%) лежит в интервале 110–100° в. д. Иными словами, основным долготным рубежом для них оказывается район оз. Байкал, по направлению к которому, начиная от среднего Приамурья, происходит довольно быстрое обеднение видового

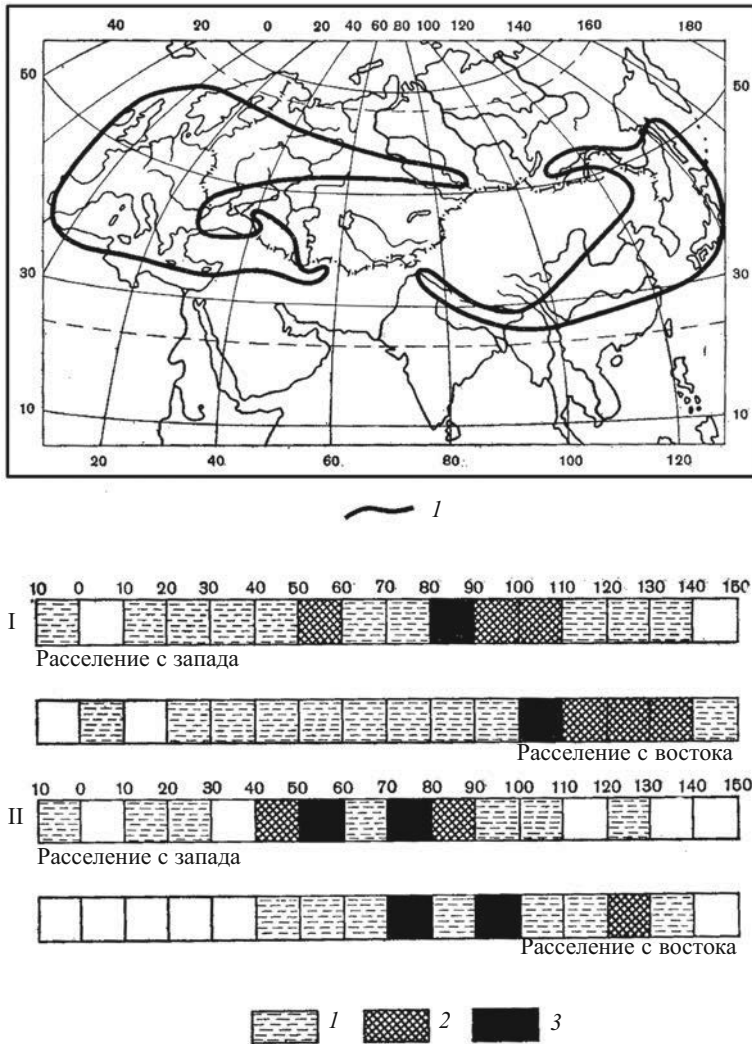


Рис. 6. Гипотетический южнопалеарктический ареал (I), воплощающий наиболее типичное положение областей разрыва  
 Внизу диаграммы количества долготных рубежей распространения по 10°-ным секторам (пояснения в тексте): сгущения границ: I — по северной дуге ареала, II — по южной дуге; 1 — 0–9,9%; 2 — 10–19,9%, 3 — 120%.

состава восточных элементов. Западнее заметное сгущение границ наблюдается в интервале 90–80° в. д., т.е. снова на Алтае; на пространстве от побережья Тихого океана до этого горного узла лежат 76,7% границ ареалов форм, расселяющихся с востока. Можно заключить, что на северной дуге область разрыва отчетливо локализована между средним Приамурьем и Алтаем, причем наиболее труднопреодолима территория от Алтая до Байкала. Своеобразную же ось разрывной зоны образует депрессия оз. Байкал, близ которой обрывается максимальное количество границ.

Положение области разрыва оказывается тесно сопряженным с физико-географическими факторами: на отрезке между Алтаем и Байкалом наиболее суров климат, сложно расчленен рельеф, редки даже отдельные элементы неморальной флоры. Примечательно,

однако, следующее обстоятельство: если большинство восточных форм, находящихся предел распространения у Байкала, не встречаются здесь западных викарирующих видов и подвидов, то формы, доходящие до Алтая и Приобья, сталкиваются там с изолированными прежде родичами (осоеды, серая и черная вороны, жуланы, лесные мыши и др.). Причем физико-географические факторы тут уже не препятствуют дальнейшему расселению восточных элементов к западу. Таким образом, у Байкала мы наблюдаем преобладание типичных ландшафтно-обусловленных границ, тогда как на Алтае и в Приобье часть их, очевидно, продиктована взаимоотношениями вторично интерградирующих изолятов.

На южной дуге ареалов у расселяющихся с запада форм прослеживаются два резких рубежа: восточная оконечность Эльбурса (50–60° в. д. — 30% границ) и западные части Памира и Гиндукуша (70–80° в. д. — 22% границ). У восточных форм сгущения фиксируются в интервалах 100–90° (более 20% границ) и 80–70° в. д. (30% границ). Первое лежит в пределах восточного горного обрамления Тибета, второе, более отчетливое, — на западной периферии Гималаев. Если же рассматривать южную дугу в целом, основным ядром области разрыва выступит пространство между западными Гималаями и Гирканией. При этом обнаруживаются две оси дизъюнкций, в наибольшей мере препятствующие продвижению элементов и с востока, и с запада: одна лежит между Эльбурсом и Копет-Дагом (западная часть Туркмено-Хоросанских гор), другую создают Гиндукуш и Каракорум. Последний барьер не переходят 82% западных и 90% восточных изолятов. Ландшафтная обусловленность этих преград также очевидна: у восточной оконечности Эльбурса обрывается, среди аридных нагорий, полоса сплошных широколиственных лесов; аналогичные леса гималайского типа заходят на южный склон Гиндукуша, но не опоясывают его, чему препятствуют опустыненные хребты Паропамиза. С севера, от Гиссара и Дарваза, фрагменты обедненных ксерофитизированных группировок неморального облика почти сплошной цепью протягиваются до подножий Гиндукуша, но остаются отрезанными его высоким гребнем от соответствующих формаций Гималаев.

Пониманию природы установленных барьеров способствует анализ экологических предпочтений форм с дизъюнктивными ареалами. Центральное место в их составе (40%) занимает широкая лесная группировка, представители которой свойственны лесам самого разнообразного состава, но прежде всего хвойно-широколиственным или широколиственным. Многие населяют и тайгу, но оптимумы их ареалов явно лежат южнее. Два случая крайне далеких разрывов известны для форм, связанных с темнохвойными лесами южных гор Палеарктики (красноголовые королики, черноголовые поползны). Собственно неморальные элементы, в наибольшей степени отвечающие традиционному представлению о европео-восточноазиатской дизъюнкции, составляют лишь около четверти всей лесной группировки (11% общего числа случаев). Впрочем, в их числе такие типичные обитатели широколиственных лесов, как квакши, совки, зеленые дятлы, вечерницы, сони.

Лишь немногим уступает по значению лесной группировке совокужность форм, первично связанных с влажными лесо-луговыми ландшафтами и лесостепью (35%). Здесь представлены и виды крайне пластичные (вороны), и виды, четко индицирующие условия лесостепи с обилием озер, займищ, сырых лугов, речных пойм (аисты, кобчики, луговой и чернопегий луни, горлицы, обыкновенная и белошапочная овсянки, полевая мышь, косуля). В тесном родстве с этим комплексом стоит следующий — формы, приуроченные к акваториям заросших озер и медленно текущих рек, их отмелям, плавням, тростниковым крепям, береговым ивнякам (20%). Среди них зеленые лягушки, серощекая и черношейная поганки, волчки, погоньши, белокрылая крачка, болотный лунь, дроздовидная камышовка.

Бедно представленная таежная группировка (3,5%) обрисована, однако, очень четко. Желтоголовый королек на гнездовье практически не выходит за пределы пихтово-еловых лесов; чиж населяет также и мелколиственные леса, а глухари — как темнохвойную, так и лиственничную тайгу, но прежде всего боры. Случаи, когда западный член

видовой пары связан с хвойно-широколиственными лесами, а восточный — с тайгой, особенно интересны (при подсчете они отнесены к лесной группировке в целом). Между Атлантикой и Уралом такие формы взаимодействуют уже как южные и северные элементы (зяблик — юрок, европейские и сибирские виды бурозубок и рыжих полевок, лесная куница — соболь). В то же время на Дальнем Востоке некоторые из северных для Европы элементов фауны населяют и хвойно-широколиственные леса или даже предпочитают их, а все более тесная связь с тайгой формируется у них при продвижении на запад. Можно заключить, что изоляты, подвергшиеся в эпохи дизъюнкций и последующего расселения влиянию несходной экологической обстановки, способны включаться в состав различных зональных фаунистических комплексов. Не раскрывается ли здесь один из принципиальных путей зонального формообразования или зонального фаунистического обмена через посредство регионального дробления ареалов?

Степная фауна почти не была затронута дизъюнкциями данного типа. Единственный ясный пример — дрофа. Впрочем, разрыв ареалов алтайского и маньчжурского цокоров приурочен в Сибири к тем же рубежам, что и у большинства перечисленных выше форм. Но цокоры — представители фауны не типичных, а северных луговых степей. Показательно полное отсутствие в нашем списке рептилий: для Палеарктики это в первую очередь группа аридных зон. Среди коньков и завирушек — родов, преимущественно связанных с открытыми и полуоткрытыми ландшафтами (горные луга, субальпика, степи, тундры), европейско-восточноазиатская дизъюнкция зафиксирована только у тех уклоняющихся видов, которые широко освоили лесные местообитания.

Тенденции к вторичному слиянию ареалов намеченные комплексы форм подвержены в различной степени. Для лесной и лесо-луговой группировок схождение изолятов уже осуществилось более чем в половине случаев (57–58%). У собственно неморальных элементов этот процесс не зашел так далеко (40%). Наиболее разобщены формы плавневого комплекса — вторичная симпатрия наблюдается лишь у 12% его состава. Выделенные группировки по-разному реагируют на преграды, сложившиеся в эпохи дизъюнкций, и обладают различными темпами расселения. С другой стороны, сохранение большого числа явных разрывов свидетельствует о том, что вызвавшие их факторы не ушли окончательно в прошлое, а в той или иной степени продолжают действовать и поныне.

Уровень эволюционного расхождения западных и восточных форм лежит в широком таксономическом интервале: от случаев, когда не обнаружены даже подвидовые различия, до выделения несомненных родов. Между этими крайними звеньями наблюдается полная цепь канонизированных или условно употребляемых рангов, включая подроды, виды, полувиды, группы рас, подвиды. Близки к подродовой дифференцировке факты “поляризации” скопленный видов одного рода (рис. 7). В принятой трактовке объема и ранга таксонов так или иначе отражается объективная закономерность: морфологические различия, приобретенные парами изолятов, разномасштабны. Объяснение этой закономерности сводится к оценке двух факторов — неравномерности темпов эволюции и возможной множественности дизъюнкций.

Известно, что диапазон скоростей видообразования огромен (Майр, 1968). Колебания темпа дивергенции в рассмотренном материале, видимо, отражают “вложенные” уклоняющиеся формы, т.е. такие ситуации, когда в пространство, разделяющее западный и восточный фрагменты дизъюнктивного ареала, вклиниваются ареалы близко родственных форм, отличающихся от каждого из периферийных изолятов сильнее, чем последние друг от друга. Ряд подобных примеров разобран еще А.М. Никольским (1947). Такие соотношения наблюдаются в распространении жерлянок и жаб, черной и серой ворон, черноголового и лугового чеканов (рис. 8); аналогичную закономерность выявляет картина изменчивости канюка, рябчика, белоспинного дятла, поползня, ополовника. Поскольку, например, обособление популяции, давшей начало серым воронам, не могло произойти раньше, чем разделение западного и восточного очагов распростране-

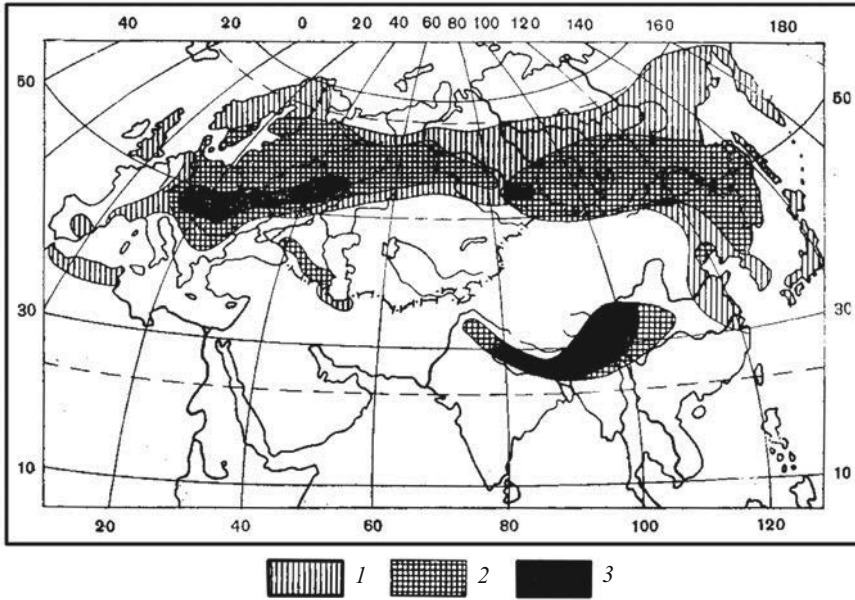


Рис. 7. “Поляризация” очагов видового разнообразия мухоловок рода *Ficedula* (в объеме, принятом Vaurie, 1969).

1 — распространен один вид; собитание: 2 — двух видов, 3 — трех и более видов. Столкновение трех видов на востоке Средней Сибири — результат встречного расселения западных и восточных элементов в современную эпоху.

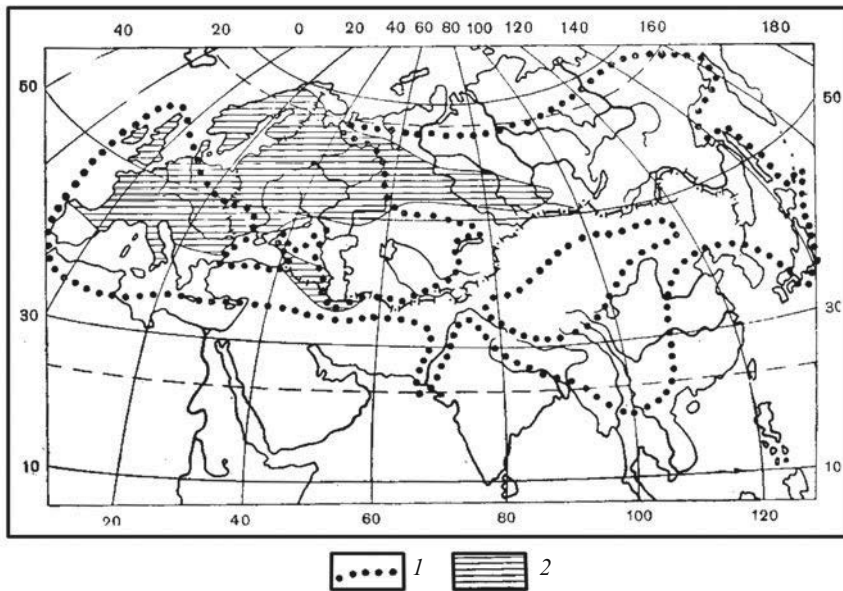


Рис. 8. Двойное перекрытие ареалов на основе предшествовавшего сложного расчленения с резким выделением “срединного” изолята. Ареал лугового чекана (*Saxicola rubetra*) (2) заполняет обширный пробел между западной и восточной частями ареала черноголового чекана (*S. torquata*) (1).



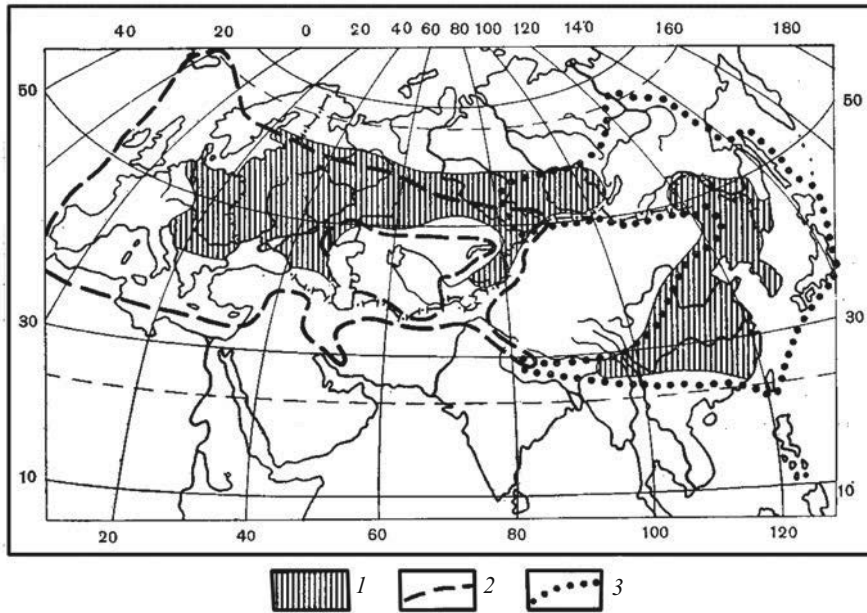


Рис. 9. Двуслойность европейско-восточноазиатского разрыва в распространении рода *Apodemus* (по Zimmermann, 1962 и другим источникам).

Ареалы лесных мышей западного и восточного подродов (2, 3) ныне незначительно перекрываются на Алтае и в Гималаях (Martens, Niethammer, 1972); современным разрывом обладает ареал полевой мыши (1).

ния черной вороны (это вытекает из общих географических закономерностей формирования дизъюнкции), остается заключить, что приблизительно за один и тот же или даже меньший срок срединная изолированная популяция подверглась большим морфологическим изменениям, чем “полярные” изоляты. Устанавливается зависимость скорости формообразования от местоположения отдельных очагов и условий существования в них.

И все же расслоение уровней дивергенции не поддается такому однозначному истолкованию: слишком удалены друг от друга пределы таксономических оценок. Об этапности дизъюнкций прямо свидетельствует “двуслойность” их последствий, зафиксированная в структуре некоторых родов. Таковы *Lanius*, *Locustella* и в особенности — *Emberiza*, где на фоне общей “поляризации” с глубоким, по мнению некоторых авторов, до уровня монотипичных родов (Портенко, 1960), расхождением отдельных западных и восточных форм, выделяется тесно связанная пара *E. citrinella* — *E. leucocephalos*. Очень наглядный пример дает род *Apodemus* (рис. 9).

Установление множественности дизъюнкций еще не решает вопроса о числе этапов. Зоогеографические данные не дают оснований выделять их более двух, как это уже подчеркивалось П.В. Серебровским (1937). Именно к двум основным фазам тяготеют известные случаи разрыва. Вокруг первой из них, более древней, группируются случаи расхождения до уровня родов, подродов, резко обособившихся видов и “поляризации” видовых скоплений; вокруг второй — пары *semispecies*, подвидов, таксономически необозначенных изолятов. Примечательно, что на разных ступенях дивергенции процент лесо-луговых элементов неодинаков. Для случаев расхождения изолятов в интервале роды — бесспорные виды доля этих форм составляет около 20%; для ситуаций типа “*ex-conspecies*” и дизъюнкций видовых ареалов — свыше 40%. Иными словами, у лесо-луговых форм разры-

вы моложе, ареалы их могли сохранить целостность дольше.

Намечая стадии формирования дизъюнкций, обнаружить между ними резкие грани не удастся. Подобно тому, как в современную эпоху можно наблюдать целый ряд форм членения и воссоединения ареалов, подчиненных единому типу, сложность, растянутость аналогичных событий следует считать весьма вероятной и для прошлого. Общая схема дизъюнкции с удивительной правильностью воспроизводится на разных уровнях, иногда прямо демонстрируя преемственность протекания разновозрастных этапов в истории ареалов (рис. 9). Это наводит на мысль, что обнаруженные статистическим путем оси разрывов, действенные как препятствия в голоценовых, продолжающихся на наших глазах, процессах расселения, в той или иной степени унаследованы от ранних фаз дробления южнопалеарктической фауны. Отсюда путь к объяснению дизъюнкций на основе современных закономерностей построения и динамики ареалов. Для успешного продвижения по этому пути необходим широкий синтез зоогеографических и палеогеографических данных, выходящий за рамки настоящей работы. Тем не менее уже сейчас достаточно ясно, что “упрощенно-ледниковое” истолкование разрывов, против которого возражал еще П.П. Сушкин (1925), крайне схематизирует и даже искажает реальную картину явления. Истоки возникновения дизъюнкций следует искать в общих тенденциях позднекайнозойской истории всей зональной и региональной структуры юга Палеарктики.

## Литература

- Банников А.Г., Даревский И.С., Рустамов А.К. 1971. Земноводные и пресмыкающиеся СССР: М.: Мысль. 303 с.
- Берг Л.С. 1909. Рыбы бассейна Амура (общая часть). // Зап. Акад. наук. СПб. Сер.8. 24. 9. С.1–270.
- Берг Л.С. 1947. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Климат и жизнь. М. С.28–155.
- Берг Л.С. 1974а. Прерывистое, амфибореальное распространение наземных организмов // Там же. С.112–115.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 382 с.
- Векуа А.К. 1972. Квабейская фауна акчагыльских позвоночных. М.: Наука. 350 с.
- Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А. 1970. Хромосомные числа и видообразование у наземных белчиных (Sciuridae: Xerinae et Marmotinae) Голарктики // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Вып.75. №3. С.112–126.
- Волчанецкий И.Б. 1972. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Ч.2. Новосибирск. С.198–211.
- Гептнер В.Г. 1936. Общая зоогеография. М.: Биомедгиз. 382 с.
- Гептнер В.Г. 1960. Вид и ареал // Материалы к конференции по вопросам зоогеографии суши: Алма-Ата. С.35–37.
- Гептнер В.Г. 1968. Некоторые теоретические стороны вопроса о подвиде, подвидовых признаках и границах подвидовых ареалов на примере географической изменчивости двух видов палеарктических млекопитающих // Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та. Вып.10. М. С.3–36.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П. (ред.). 1961, 1967. // Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа. Парнокопытные и непарнокопытные. Ч.1. 771 с. Морские коровы и хищные. Ч.2. 983 с.
- Громов И.М., Гуреев А.А., Новиков Г.А., Соколов И.И., Стрелков П.П., Чапский К.К. 1963. Млекопитающие фауны СССР. М.–Л.: изд-во-АН СССР. Т.1. 638 с. Т.2. С. 641–1100;
- Дементьев Г.П., Гладков Н.А. (ред.). 1951–1954. Птицы Советского Союза. М.: Сов. наука. Т.1 652 с. Т.2. 480 с. Т.3. 680 с. Т.4. 640 с. Т.5. 803 с. Т.6. С. 792 с.
- Долгов В.А. 1967. Распространение и численность палеарктических бурозубок (Insectivora, Soricidae) // Зоол. журн. Т.56. № 11. С.1701–1712.

- Козлова Е.В. 1966. Родственные отношения между видами завирушек семейства Prunellidae и возможная история их расселения // Зоол. журн. Т.55. № 15. С.706–716.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. Пер. с англ. М.: Мир. 597 с.
- Матюшкин Е.Н. 1972. Смешанность териофауны Уссурийского края: ее общие черты, исторические корни и современные проявления в сообществах среднего Сихотэ-Алиня // Сб. тр. Зоол. муз. Моск. ун-та. М. Вып.13. С.86–144.
- Матюшкин Е.Н. 1975. О взаимоотношениях европейского и китайского типов фауны // Актуальные вопросы зоогеографии. VI Всес. зоогеогр. конф. Тезисы докл. Кишинев: изд-во Штиинца. С.153–154.
- Никольский А.М. 1947. Роль ледникового периода в истории фауны Палеарктической области // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Вып. 52. № 5. С.3–14.
- Портенко Л.А. 1960. Птицы СССР. Ч. 4. М.–Л.: изд-во АН СССР. 414 с.
- Серебровский П.В. 1937. Этюды по истории птиц Палеарктики // Изв. АН СССР. Отд. матем. и естес. наук. Сер. биол. Вып.4. С.1185–1210.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 371 с.
- Степанян Л.С. 1970. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения // Зоол. журн. Т.49. № 5. С.653–659.
- Степанян Л.С. 1975. Состав и распределение птиц фауны СССР. Неворобьиные. М.: Наука. 369 с.
- Строганов С.У. 1948. Систематика кротовых (Talpidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.5. Ч.2. С.286–405.
- Сушкин П.П. 1925. Зоологические области Средней Сибири и ближайших частей нагорной Азии и опыт истории современной фауны Палеарктической Азии // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Вып.34. С.7–86.
- Сушкин П.П. 1938. Птицы Советского Алтая и прилегающих частей северо-западной Монголии, М.–Л.: изд-во АН СССР. Т.2. 434 с.
- Терентьев П.В. 1961. Герпетология. М.: Высшая школа. С.1–335.
- Atlas der Verbreitung Palaearktischer Vogel. 1960, 1967, 1974. Herausgegeben E. Stresemann, L. Portenko, G.Mauersberger, H.Dathe. Lief. 1, 2, 4. Akad. Verlag. Berlin.
- Dehm R. 1950. Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocdn (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. Neues Jahrb. Mineral. Geol. Paläont. Abhändl. Abt. B. Vol.91. No.3. S. 351–428.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. London. 810 p.
- Kurten B. 1965. The carnivora of the Palestine caves // Acta Zool. Fennica. No.107. P.1–74.
- Matrens J., Niethammer J. 1972. Die Waldmause (*Apodemus*) Nepals // Z. Säugetierk. Vol.37. No.3 S.144–154.
- Mertens R. 1960. Die Amphibien und Reptilien Europas. Frankfurt-am-Main. S.1–264.
- Reinig W. F. 1937. Die Holarktis. Jena. S.1–124,
- Stach J. 1954. *Nyctereutes* (Canidae) w Pliocene Polski // Acta geol. Polonica. Vol.4. No.2. P.191–206.
- Steinbacher F. 1927. Die Verbreitungsgebiete einiger europäischer Vogelarten als Ergebnis der geschichtlichen Entwicklung // J. Ornithol. Vol.75. No.4. P.535–567.
- Sushkin P.P. 1925. The evening grosbeak (*Hesperiphona*), the only american genus of a palaearctic group. // The Auk. Vol.42. No.2. P.256–261.
- Tso-Hsin Cheng 1955. A distributional list of Chinese birds. Peking. Vol.1. P.1–329,
- Tso-Hsin Cheng 1958. A distributional list of Chinese birds. Peking. Vol.2. P.1–591,
- Vaurie Ch. 1956. Systematic notes on palearctic birds. 21, Fringillidae: the genera *Pyrrula*, *Eophona*, *Coccothraustes* and *Mycerobas* Amer. Mus. Novitat. 1788. P.1–24.
- Vaurie Ch. 1959. The birds of the palaearctic fauna. 1. Passeriformes. London: H.F. and G. Witherby Limited. P.1–762.
- Vaurie Ch. 1965. The birds of the palaearctic fauna. 2. Non-passeres. London: H.F. and G. Witherby Limited. P.1–763.
- Wallin L. 1969. The Japanese bat fauna // Zool. bidr. Uppsala. Vol.37. No.3–4. P.223–440.
- Zimmermann K. 1962. Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. // Bonner Zool. Beitrage, 1/3. S.198–208.

### 1.1.2. Региональная дифференциация лесной фауны Палеарктики в прошлом и настоящем

В зоогеографическом делении Палеарктики все большее место занимают подходы и схемы, подчеркивающие зональные различия животного мира. Их преимущества — возможность прямого экологического истолкования и физиономическая выразительность — очевидны. Однако на фоне различий, продиктованных широтной зональностью, не утрачивают значения черты региональной дифференциации фауны и животного населения, в частности проявления “меридиональной зональности организмов” (Комаров, 1921).

Закономерности того и другого ряда до известной степени независимы, чем обусловлены трудности сведения их в единую иерархическую систему. При комплексном природном районировании физико-географической стране обычно придается более высокий ранг, чем зоне (Гвоздецкий, 1979). Но какие бы классификационные решения ни принимались, остается бесспорным, что условно широтные и долготные факторы дифференциации теснейшим образом переплетаются. Отпечаток этого переплетения несут зоогеографические единицы разного таксономического уровня, в том числе весьма высокого. Не случайно Б. К. Штегман (1938), подчеркивая зональную приуроченность выделенных им типов фауны, использовал для них региональные наименования (европейский, сибирский, китайский и т. д.). На примере аридных и семиаридных областей Евразии было показано, что зональный фаунистический комплекс слагается цепью взаимосвязанных, но уже прошедших путь самостоятельного развития региональных очагов (Гептнер, 1945; Кучерук, 1959).

Цель настоящей работы, посвященной лесной фауне Палеарктики, заключается не в обосновании конкретных подразделений, а в поисках общих тенденций и причин наблюдаемого регионального “дробления”. Иными словами, вопрос рассматривается в историко-зоогеографической плоскости.

Современное распространение животных не итог, а лишь “моментальный снимок” (Штегман, 1950), срез непрерывного процесса эволюции фауны. Для полноценного объяснения единичного снимка в деталях или в целом необходим контекст предшествующих кадров. Ограничивая задачи исследования, это условие можно “вынести за скобку”, но отторгнуть его от зоогеографии объективно невозможно, с какой бы долей скептицизма ни оценивать результаты историко-фаунистического анализа. Для противопоставления исторического (точнее, фауногенетического, эволюционного) раздела зоогеографии другим ее разделам (экологическому, ландшафтному) не существует никаких теоретических предпосылок. Плодотворным может быть лишь их синтез (Второв, 1977; и др.), но не отчуждение. Такой взгляд находит опору в широком понимании биогеографии, трактуемой как объединение географии сообществ и географии организмов (Воронов, 1976).

Важнейший источник историко-зоогеографических заключений — разрывы ареалов, группирующиеся в закономерные типы (Берг, 1947; и др.). Отправным пунктом нашего анализа послужило изучение европейско-восточноазиатской дизъюнкции у наземных позвоночных (Матюшкин, 1976). Тип разрыва рассматривался с позиций исторической динамики, как совокупность ряда преемственных стадий развития ареалов. Обобщение имеющихся фактов, в том числе картографическое, убеждало в том, что европейско-восточноазиатская дизъюнкция в рамках ее традиционной схемы лишь звено, хотя и очень важное, в широкой и сложной картине расчленения лесной (а так-

же лесостепной и околородной) фауны всего континента. Попытка воссоздать наиболее существенные черты этой картины и предлагается ниже.

Конспективный характер работы исключал обсуждение частных и вносил неизбежные ограничения в аргументацию развиваемых положений. Подкрепляющие их факты относятся главным образом к птицам и млекопитающим. Речь идет преимущественно о фауне хвойно-широколиственных и широколиственных лесов, однако сама логика материала не позволяла оставить вне рассмотрения и таежную фауну. Особое внимание уделялось закономерностям, общим для лесной зоны в целом.

### Единая основа палеарктической лесной фауны

Леса равнин северной части Евразии и лесные пояса простирающихся на юге горных цепей зоогеографически теснейшим образом связаны. Состав лесной фауны и общий облик сообществ в удивительно малой степени зависят от положения рассматриваемого участка в горах или на равнине (естественно, при сопоставимости прочих условий). Зоогеографическая специфика гор юга Палеарктики как целого или отдельных горных систем выражается главным образом в фауне альпийского и субальпийского поясов, а также местообитаний скал и осыпей (Беме, 1975).

Гималаи и особенно хребты восточной окраины Тибета кажутся исключением, но лишь на первый взгляд. Обилию здесь эндемичных видов сопутствует высокая родовая общность с фаунами лесных областей, лежащих восточнее, севернее и западнее. Известно, что для выяснения глубоких зоогеографических связей и реконструкции истории фауны особенно показательны именно родовые ареалы (Крыжановский, 1965). Индо-малайский фаунистический колорит, ощутимый не только в поясе хвойно-широколиственных лесов, но и в темной хвойной тайге Гималаев и Тибета, все же не играет там определяющей роли. Среди птиц, помимо разнообразия фазановых и тимелий, южноазиатское влияние наиболее ярко проявляется в присутствии 3 видов нектарниц рода *Aethopyga* и 2 видов попугаев рода *Psittacula* (Vaurie, 1959, 1965). Если условно снять это явно поверхностное наложение, перед нами предстанет типично палеарктическая фауна с преобладанием пеночек, мухоловок, дроздов, синиц, длиннохвостых синиц, пищух, ползней, дятлов рода *Dendrocopos* и других представителей “знакомых” родов. Интенсивное видообразование, которое испытали здесь эти группы, — особая проблема.

У многих родов птиц, в частности пеночек (*Phylloscopus*), пегих мухоловок (*Ficedula*), соловьев (*Luscinia*), главные очаги видового разнообразия одни и те же: европейский, приамурско-японский, тибетско-гималайский. Среди пеночек, на долю которых приходится значительная (обычно основная) часть населения птиц в любых лесах Палеарктики, у 5 видов ареалы тяготеют к западной половине континента, у 8 — к восточной, 10 ограничены Гималаями и Восточным Тибетом (Vaurie, 1959). Из 3 видов лесных завирушек *Prunella modularis* свойственна Европе к востоку до Урала и Эльбруса, *P. ribida* обитает в Японии, а *P. immaculata* — в Гималаях и Восточном Тибете (Козлова, 1966). Дубоносы представлены в Палеарктике восточноазиатским родом *Eophona*, центральноазиатским *Mycerobas* и распространенным через весь континент, но по происхождению европейским *Coccothraustes*.

Та же схема зоогеографических отношений прослеживается для некоторых птиц, экологически связанных с пихтово-еловыми лесами. У желтоголового короля, например, помимо разъединений в Сибири, обособлен тибетско-гималайский фрагмент ареала. При непрерывном распространении многих таежников в Северной Евразии изолированный очаг обитания близких к ним видов обнаруживается далеко на юге — опять-таки в Гималаях и на востоке Тибета. Такая картина наблюдается у рябчиков (*Tetrastes*), кукушек (*Crates*), снегирей (*Pyrrula*).

Среди млекопитающих особенно показательны ареалы кротов подсемейства *Talpinae*. На западе и востоке континента противопоставляются роды *Talpa* и *Mogera*; их связывают тибетско-гималайские *Eoscalops*, обладающие зубной формулой *Talpa*, но по строению зубов более сходные с *Mogera* (Строганов, 1948). Из амфибий можно указать на распространение жерлянок. Кроме европейских *Bombina variegata*, *B. bombina* и дальневосточной *B. orientalis*, в состав рода входит эндемик горной области Западного Китая *B. maxima* (Терентьев, 1961). Продолжать перечень подобных примеров можно было бы очень долго.

К территориям, разделяющим основные фауногенетические очаги, приурочены и наиболее массовые в Евразии разрывы ареалов: между Копет-Дагом и Западными Гималаями, между Алтаем и Забайкальем. Дизъюнкциями было затронуту распространение не отдельных видов, но целых фаун. Разрывы указанных типов установлены более чем для 70 родов только наземных позвоночных (Матюшкин, 1976). Обычны они у насекомых, в частности стрекоз (Белышев, 1974; Белышев, Харитонов, 1978), цикадовых (Ануфриев, 1979), кокцид (Данциг, 1980), шмелей (Reinig, 1937), листовертков (Кузнецов, 1972), слепней (Олеуфьев, 1977), у многих родов жесткокрылых (Крыжановский, 1965). Очень далекие группы обнаруживают черты сходства в исторической динамике дизъюнкций. Например, у клещей рода *Ixodes* встречное расселение и вторичная симпатрия прежде существовавших изолятов складываются точно так же, как у птиц и млекопитающих (Коренберг, 1979).

С результатами зоогеографического анализа полностью согласуются ботанико-географические выводы. Те же типы дизъюнкций — по их рисунку, тенденциям развития и таксономическому расслоению — часто повторяются у растений, причем эдификаторы лесных сообществ в этом отношении не являются исключением (Ильин, 1941; Толмачев, 1962; Васильев, 1966; Попов, 1977). Разъединения прослеживаются не только для неморальных, но и для некоторых таежных элементов флоры (Попов, 1957). Созвучно оценивается с позиций ботанической географии роль тибетско-гималайского центра, что прекрасно иллюстрирует изучение родов *Acer* (Пояркова, 1933) и *Pyrus* (Федоров, 1958).

Таким образом, выясняется самое широкое биогеографическое значение обсуждаемых закономерностей. Связи, пронизывающие разобщенные в настоящее время центры, — наследие единой основы палеарктической лесной фауны. Попытки проследить становление и развитие какого-либо регионального очага в отрыве от других, очевидно, обречены на неудачу.

Черты общности маскируются дивергенцией, быстро развивавшейся в условиях изоляции, и внешними фаунистическими влияниями. Так, если на Дальнем Востоке издревле был открыт путь для проникновения вселенцев из влажных субтропиков и тропиков, то фауна лесов Европы пополнилась преимущественно обитателями ксерофитизированных древесно-кустарниковых сообществ Средиземноморья типа шибляка и маквиса (наглядный пример для птиц — роды *Sylvia* и *Hippolais*). Усиливало региональные различия “местное вымирание”. Есть прямые палеонтологические свидетельства прежнего обитания в Европе целого ряда млекопитающих, сохранившихся до наших дней только в Восточной Азии.

Реконструировать события прошлого можно, лишь опираясь на детальную характеристику современной ситуации. В нашем случае определить направления ретроспективного анализа помогает общая картина распространения в Евразии древесной растительности, взятая без учета изменений, внесенных человеком.

### Леса и ареалы лесных животных в структуре природной зональности Евразии

Облесенные территории, если рассматривать их как единое целое, образуют в Евразии контур, близкий к кольцеобразному (рис. 1). Южная дуга кольца протягивается

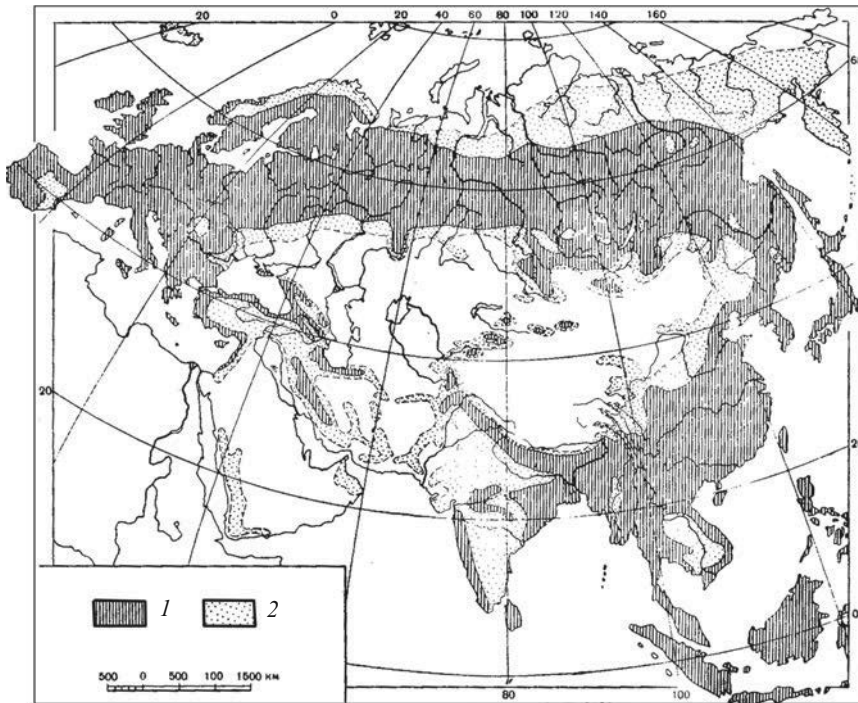


Рис. 1. Распространение в Евразии древесной растительности (восстановленной) 1 — облесенные территории; 2 — территории, занятые разреженной, фрагментарной или структурно упрощенной древесной растительностью. Схема составлена на основе карт “Физико-географического атласа мира” [1964] и других источников.

преимущественно по горным системам альпийского тектонического цикла и потому относительно узка. Там, где полоса аридных ландшафтов, выдвигаясь из Северной Африки и Аравии, достигает среднеазиатских пустынь, эта цепочка горных лесов разомкнута. Именно здесь у разных групп животных чаще всего наблюдаются разрывы ареалов.

Вследствие недостатка влаги и воздействия других неблагоприятных факторов у границ лесных зон повсюду — от приэкваториальных широт до субарктики — происходят параллельные изменения структуры растительных сообществ: изреживание древостоев и расчленение сплошных лесов на отдельные островки, перелески; редукция господствующего яруса (или ярусов). Территории, занятые разного рода “полуоткрытыми” ландшафтами (лесотундрами, лесостепями, ксерофитными кустарниковыми зарослями, полусаваннами и саваннами), на нашей картосхеме условно объединены. Столь произвольное объединение оправдывается лишь назначением схемы, иллюстрирующей возможности расселения дендрофильной фауны. Эти возможности зачастую в большей степени зависят от наличия древостоя, чем от его состава, сомкнутости, ярусного строения и т. д. На материале массовых учетов птиц в Западной Сибири посредством математического анализа было показано, что облесенность территории занимает ведущее место в иерархии факторов, определяющих пространственные различия птичьего населения (Равкин, 1978).

Контур разреженной, структурно упрощенной или фрагментарной древесной растительности едва не замыкает кольцо. В Передней Азии эту роль выполняют ленты кустарниковых зарослей, иногда лесов по ущельям, а чаще всего можжевеловые редколесья (арчевники) и фисташковые полусаванны. Почти соприкасающимися языками продвигаются они по двум горным коридорам: Копет-Даг — Паропамиз и Загрос — Макранские,

далее Сулеймановы горы. Однако в условиях крайней аридности арчевники и фисташники не создают надежного русла для расселения дендрофильной фауны. Уже на отрезке от западных окраин Копет-Дага до его центральной и восточной частей состав гирканских лесных элементов орнитофауны быстро обедняется (Рустамов, 1945, 1961).

Простирающееся через весь континент кольцо древесной растительности — арена многообразных зоогеографических явлений. Для их объяснения необходимо прежде всего установить, какими причинами эта кольцевая структура обусловлена и чем могли быть вызваны ее нарушения. Схемы природной зональности “идеального континента”, составившиеся многими авторами (Рябчиков, 1960; Вальтер, 1968; и др.), подчеркивают одни и те же закономерности. Семиаридные, а затем гумидные ландшафты образуют подковообразные полосы, обнимающие аридное ядро. Концентрическое построение спектра зональности — отражение ослабевающего с удалением от побережий океанического влияния. Однако между западной и восточной окраинами “идеального континента” по условиям увлажнения выявляется характерная асимметрия (Блутген, 1973).

Приуроченный к субтропикам засушливый пояс на восточных побережьях материков прерывается областями относительно обильных дождей (Витвицкий, 1980). В Евразии именно здесь поддерживается непосредственное соединение лесов умеренного пояса с влажными субтропическими и далее тропическими.

Функционирование этого лесного “моста” — ключ к пониманию сложившейся на Дальнем Востоке уникальной зоогеографической ситуации (Матюшкин, 1979). На юго-западе континента положение совершенно иное. Циркуляционными факторами планетарного масштаба обусловлено широкое аридное разьединение полосы лесов к северу и северо-востоку от Персидского залива. Принципиальная возможность устранения этого разрыва могла сложиться лишь при другом положении береговых линий и орографических барьеров, задерживающих влагу. Судьба соединений контролируется здесь прежде всего тектоническими факторами. Но в любом случае переднеазиатское звено лесного кольца оставалось бы самым неустойчивым.

На равнинах северной половины Евразии лесная зона непрерывна. Однако влияние пустынно-степных внутриконтинентальных областей сказывается и здесь. Особенно глубоким внедрением степей и степных элементов фауны и флоры в лесную зону отличается Средняя и Восточная Сибирь (Попов, 1953). Степями частично заняты межгорные котловины Забайкалья; острова холодных лесостепей имеются даже в Центральной Якутии, где они едва не контактируют с северными редколесьями и лесотундрами — зоной тундролесий в ее современном понимании (Пармузин, 1979). Через пространства сухой лиственничной и сосновой тайги Восточной Сибири проступает канва полосы полукрытых ландшафтов. При изменении климата в сторону аридизации кольцо лесов было бы разорвано тут раньше, чем где-либо еще в северной части континента. О том, что так происходило в прошлом, речь идет далее. И в современную эпоху разрывы ареалов наиболее выражены на пространстве между Алтаем и Байкалом. Здесь локализовано второе слабое звено кольца.

Последовательный его анализ позволяет установить ряд других, имеющих скорее местное значение, участков с повышенной вероятностью разьединений. Напротив, цепочки лесных островов на современной карте растительности могут трактоваться как потенциальные (или существовавшие в прошлом) “перешейки”. Из последних особенно важен Джунгарский — массивы лесов Саура и Джунгарского Алатау, расположенные между Алтаем и Тянь-Шанем. Соединение этих островов может произойти при сравнительно небольшом понижении высотных поясных границ.

Не касаясь всех деталей, следует подчеркнуть главное: возможность расчленения обширных ареалов лесных животных, как и увеличения их по вполне определенным направлениям, заложена в самой структуре природной зональности Евразии.



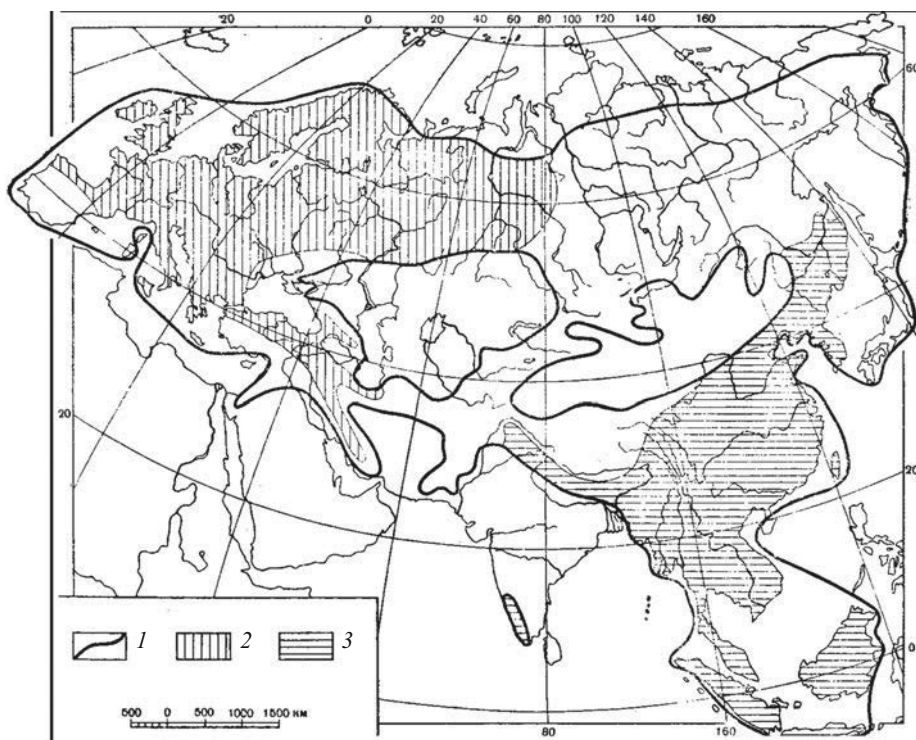


Рис. 2. Кольцевой ареал рода куниц (*Martes*) (1).

Выделено распространение лесной куницы (*Martes martes* L.) (2) и харз (подрод *Charronia*) (3). (Гептнер и др., 1967; Насимович, 1973 и др., с уточнениями автора).

Очертания лесного кольца частично или полностью воспроизводятся в современных ареалах птиц и млекопитающих. Из-за многочисленных разрывов целостные кольцевые ареалы видов сравнительно редки. К тому же кольцевое распространение само по себе создает трудности в оценке видового статуса, что хорошо иллюстрирует примелькавшийся пример — ареал большой синицы. Кольцевые ареалы родов или групп близких видов довольно обычны: таково распространение в Палеарктике поползней, обыкновенной и даурской галок, лесных мышей подродов *Sylvaemus* и *Alsomys*, куниц (рис. 2).

Варианты расчленения кольцевых ареалов можно показать на очень большом числе примеров, относящихся не только к строго лесным формам, но также к опушечным, кустарниковым, лесолуговым и околородным элементам фауны. Некоторые из них даны на приводимых картах (рис. 3–5). Один и тот же тип разъединений может повторяться на разном таксономическом уровне — у подсемейств, родов и видов. По фрагментам кольца — полосам и дугам сплошного распространения видов — выстраиваются последовательные ряды географической изменчивости, в частности наряда птиц (Волчанецкий, 1972).

Дробление принимает самые различные формы. Крайние варианты — едва разомкнутое кольцо и цепь (или пара) локальных фрагментов ареала, разделенных широкими разрывами. Эти фрагменты могут сохраняться как на северном, так и на южном полукольце. Нередко наблюдается срединная “перетяжка” — мост через горы Джунгарии. При всем многообразии конкретных случаев все они вписываются в единую схему, отражающую взаимодействие основных фауногенетических очагов. Расшифровать эту схему — значит установить главные вехи в истории формирования и расчленения кольца лесов.