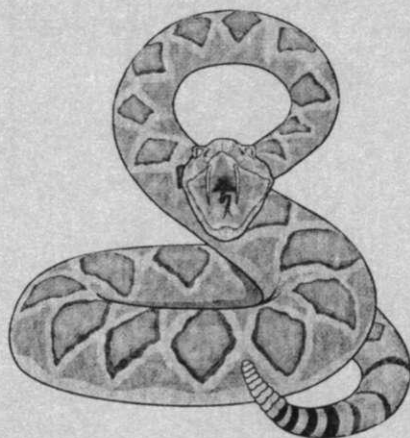


АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ГЕРПЕТОЛОГИИ И ТОКСИНОЛОГИИ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ВЫПУСК № 7



Тольятти 2004

К истории фауны ящериц Волжского бассейна

В.Ю. Ратников

Воронежский государственный университет, г. Воронеж

Современный систематический состав ящериц Волжского бассейна нельзя назвать многочисленным. Здесь в настоящее время обитают лишь четыре вида: ломкая веретеница *Anguis fragilis*, прыткая ящерица *Lacerta agilis*, живородящая ящерица *Lacerta vivipara* и разноцветная ящурка *Eremias arguta*. Как давно появились эти виды на территории бассейна и изменялись ли их ареалы? Что известно нам на настоящий момент об их прошлом? Давайте разберемся...

Палеонтологические данные

Ископаемые остатки ящериц в Волжском бассейне происходят из тринадцати местонахождений (рис.). Большинство из них имеют сравнительно молодой геологический возраст - от голоцена до верхов среднего неоплейстоцена. Лишь одно местонахождение датируется эоплейстоценом и одно - нижним неоплейстоценом. Их территориальная привязка, возраст (согласно стратиграфической схеме, утвержденной МСК 18 апреля 2001 г.) и систематический состав найденной в них фауны ящериц приведены ниже:

Акулаево, Башкирия, зоплейстоцен: *Lacerta* sp. (Сухов, 1972; Хабибуллин, 2002).

Березовка, Нижегородская область, ильинский горизонт нижнего неоплейстоцена: *Anguis fragilis*, *Lacerta* sp., *Lacertilia* indet. (Ратников, 1998a, 2002a).

Черный Яр - Нижнее Займище, Волгоградская область, хазарские отложения среднего неоплейстоцена: *Lacerta agilis*, *Lacertidae* indet. (Ратников, 2001a, 2002a).

Кашпир, Нижегородская область, средний-верхний неоплейстоцен: *Lacerta agilis*, *Lacertidae* indet. (Ратников, 2002a).

Красная Лука, Нижегородская область, средний-верхний неоплейстоцен: *Lacerta* cf. *agilis* (Ратников, 1999, 2002a).

Красный Бор, Татарстан, микулинский горизонт верхнего неоплейстоцена: *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis* (Чхиквадзе, Сухов, 1977; Зерова, Чхиквадзе, 1984; Яковлев, 1996; Хабибуллин, 2002).

Еласы, Марийская республика, микулинский горизонт верхнего неоплейстоцена: *Anguis fragilis*, *Eremias arguta*, *Lacertidae* indet. (Ратников, 2001b, 2002a).

Большие Тиганы, Татарстан, средневалдайский горизонт верхнего неоплейстоцена: *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis*, *Lacerta* sp. (Ратников, 1998b, 2002a).

Средняя Ахтуба, Астраханская область, голоцен: *Lacerta agilis*, *Lacerta* sp., *Sauria* indet. (Ратников, 2002a).

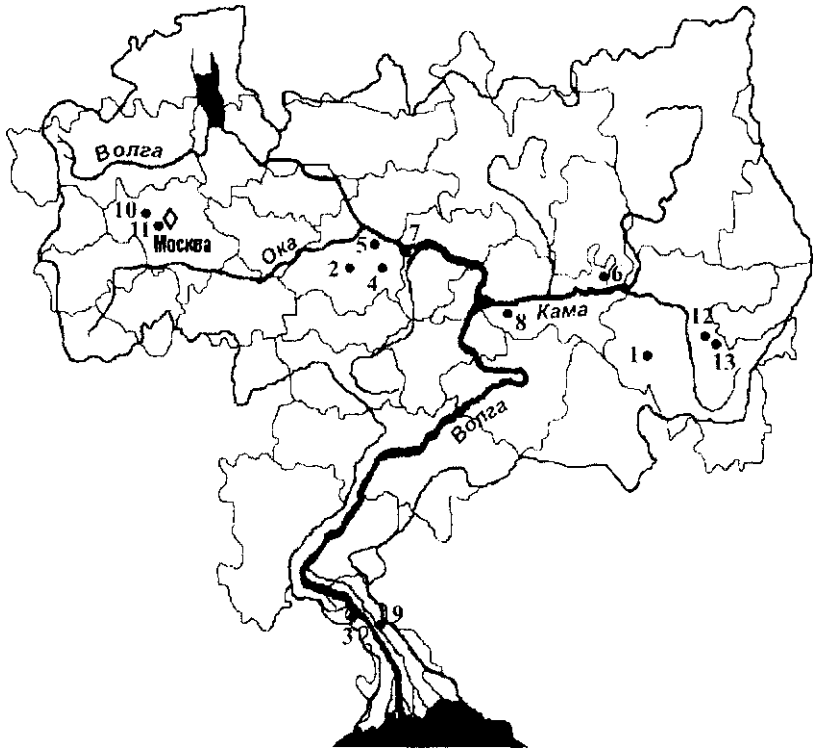


Рис. Местонахождения ящериц в Волжско-Камском Крае: 1- Аккулаево, 2 - Березовка, 3 - Черный Яр - Нижнее Займище, 4 - Кашпир, 5 - Красная Лука, 6 - Красный Бор, 7 - Еласы, 8 - Большие Тиганы, 9 - Средняя Ахтуба, 10 - Лучинское, 11 - Лапшинка, 12 - Пещера Лемеза-4, 13 - Пещера Заповедная.

Лучинское, Московская область, голоцен: *Anguis fragilis*, *Lacerta* sp. (Тесаков и др., 1993, Ратников, 2002a).

Лапшинка, Московская область, голоцен: *Anguis fragilis* (Ратников, 2002a).

Пещера Лемеза-4, Башкирия, голоцен: *Anguis fragilis*, *Lacerta vivipara* (Хабибуллин, 2002).

Пещера Заповедная, Башкирия, голоцен: *Anguis fragilis*, *Lacerta vivipara* (Сатаев, Макарова, 1997; Хабибуллин, 2002).

Стратиграфическая приуроченность находок ящериц Волжского бассейна

Все ископаемые находки ящериц в Волжском бассейне идентифицированы с современными видами, ныне обитающими на его территории. Другие (современные или ископаемые) формы здесь пока не обнаружены.

Наиболее древние находки остатков ящериц, определенных до вида, происходят из ильинского горизонта (нижний неоплейстоцен) местонахождения Березовка (Ратников, 1998а, 2002а). Три позвонка из этой коллекции принадлежат ломкой веретенице *Anguis fragilis*. Остатки этого же вида встречены также в верхнеоплейстоценовых и голоценовых местонахождениях (Ратников, 2002а; Хабибуллин, 2002).

Остатки настоящих ящериц (семейство Lacertidae) появляются в геологической летописи Волжского бассейна с эоплейстоцена (местонахождение Аккулаево). До вида они здесь не определены, хотя В.Ф. Хабибуллин (2002) высказывает предположение о принадлежности их прыткой ящерице *Lacerta agilis*. Самые древние на рассматриваемой территории достоверные остатки этого вида происходят из хазарских (средний неоплейстоцен) отложений Волги между селами Черный Яр и Нижнее Займище (Ратников, 2001а, 2002а). Кроме этого, они известны из верхнеоплейстоценовых и голоценовых местонахождений (Чхиквадзе, Сухов, 1977; Ратников, 2002а).

Остатки второго современного вида настоящих ящериц, *Lacerta vivipara*, отмечены лишь в двух голоценовых пещерных местонахождениях (Сатаев, Макарова, 1997; Хабибуллин, 2002). В более древних отложениях остатки этого вида пока не найдены.

Находка разноцветной ящурки *Eremias arguta* в верхнеоплейстоценовом местонахождении Еласы (Ратников, 2001б) — пока единственная на территории Волжского бассейна. Примечательно, что территория, занимаемая этим видом в настоящее время, расположена значительно южнее местонахождения (Ананьева и др., 1998), что свидетельствует о значительных изменениях очертаний ареалов современных видов в течение позднего кайнозоя.

Все указанные местонахождения ящериц формировались в достаточно благоприятной климатической обстановке и приурочены к теплым интервалам истории (интергляциалам или интерстадиалам), когда ареалы всех видов холоднокровных наземных позвоночных расширялись и продвигались на север. Информации о распространении ящериц в Волжском бассейне в холодные интервалы нет. В это время их ареалы, по всей видимости, сильно сокращались и, наверное, даже дробились на части. Причем не обязательно эти остаточные ареалы помещались в рефугиумах на юге, востоке или западе, т.е. на территориях, расположенных вдали от ледникового воздействия. Исследования, проведенные по палеогеографии Восточной Европы в валдайское время (Markova et al., 2002а, б), показали, что рефугиумы существовали внутри обширной и неоднородной перигляциальной зоны в пределах Восточно-Европейской равнины. Поскольку предшествовавшие оледенения занимали свои, отличные от других территории, обрамленные соответствующими перигляциальными зонами, то и рефугиумы, очевидно, могли не совпадать в разные ледниковые эпохи.

О времени появления видов ящериц Волжского бассейна

Время самых древних находок современных видов ящериц в Волжском бассейне обычно не соответствует времени появления этих видов вообще. Об этом свидетельствуют находки их остатков в других регионах Европы.

Ломкая веретеница была довольно обычным видом и встречена во многих плейстоценовых местонахождениях Европы (Ратников, 2002а; Holman, 1998). Древнейшие описанные костные остатки, определенные как *Anguis cf. fragilis*, происходят из верхнего плиоцена местонахождения Veze-2 в Польше (биозона MN 16 по шкале Мэйна) (Mlynarski et al., 1984). Г.Л. Зерова (1985) сообщает о находке позвонков мелкой веретеницы, близкой к современной *Anguis fragilis*, в сарматском ярусе верхнего миоцена местонахождения Гринев (Украина).

Прыткая ящерица определена в ряде нижнеплейстоценовых-голоценовых местонахождений Европы (Holman, 1998). На Восточно-Европейской равнине ее остатки впервые появляются в плиоцене Украины (зона MN 16) и далее встречаются в эоплейстоценовых-голоценовых отложениях Украины, Молдовы, Донского и Волжского бассейнов (Редкозубов, 1991; Ратников, 2002а). В.М. Чхиквадзе (1988) сообщает о находке *Lacerta cf. agilis* в отложениях чокракского яруса среднего миоцена местонахождения Беломечетская (Ставропольский край).

Живородящая ящерица пока не встречена ни в одном из местонахождений Восточной Европы, кроме вышеуказанных. А вот в Западной Европе остатки этого вида определены в ряде плейстоценовых местонахождений, начиная со среднеплейстоценовых (Holman, 1998). Следует заметить, что западноевропейский средний плейстоцен охватывает нижний и средний неоплейстоцен Восточноевропейской шкалы.

Остатки рода *Eremias* в Западной Европе еще не найдены. А в Восточной Европе позвонок *Eremias arguta* из местонахождения Еласы - одна из двух находок этого рода. Еще один позвонок, определенный как *Eremias aff. arguta*, найден в мучапских отложениях (нижний неоплейстоцен) местонахождения Вольная Вершина-1 в Тамбовской области (Ратников, 1996а).

Гипотезы

Попытки восстановить историю современных видов и их ареалов предпринимались неоднократно. Говоря об истории фауны, обычно имеют в виду предположения, когда и откуда пришел тот или иной вид, населяющий ныне изучаемую территорию. При этом стараются «вычислить» центр возникновения вида, применяя как ареалогический подход, так и ничем не обоснованные умозаключения. Общей ошибкой всех гипотез является полное игнорирование или недостаточное использование палеонтологических данных, которые, в результате, противоречат выдвинутым умопостроениям.

Палеонтологические находки современных видов в Европе доказали, что возраст их не ограничивается последними тысячелетиями, и вряд ли стоит говорить о видообразовании в широких масштабах под действием плейстоценовых оледенений (Боркин, 1984). Большинство современных видов появилось до них, но оледенения так или иначе повлияли на формирование нынешних видовых ареалов. Однако не следует и слишком удреплять время

появления современных форм, отодвигая его аж к мезозою (Шапошников, 1999а, б, 2000). Ни один вид позвоночных так долго не существовал!

Утверждению В.Ф. Хабибуллина (2002) о том, что живородящая ящерица - молодой в эволюционном смысле вид, противоречит обнаружение ее остатков в ряде местонахождений Западной Европы, в том числе - в среднелейстоценовых (ранний и средний неоплейстоцен по нашей шкале). Самая древняя находка происходит из слоев третьей стадии кромера местонахождения Karlich G в Германии (Holman, 1998), абсолютный возраст которых более 500 тыс. лет.

Гипотеза Калябиной-Хауф о дифференциации и расселении прыткой ящерицы основывается на сравнении молекулярных данных (цитохром b) по различным ее подвидам (Калябина-Хауф, 2003; Kalyabina-Hauf et al., 2003). По ее мнению, расселение появившейся на Кавказе ящерицы по территории современного ареала происходило в шесть этапов, в течение которых новообразованные подвиды отправлялись на занимаемую ими в настоящее время территорию. Во время оледенений они уходили отсюда в рефугиумы, находившиеся на Балканах или на Кавказе, а потом, вероятно, возвращались обратно. Миграция прыткой ящерицы из Балкан в Европу произошла только на пятом этапе (*видимо, в среднем неоплейстоцене.* - В.Р.), а заселение ею Восточно-Европейской равнины произошло не более 30-50 тыс. лет назад! Какими же путями, минуя Европу, проходили эти миграции? Почему ушедшие в рефугиумы подвиды не скрещивались? Каким образом они сохраняли генетическое единство, когда препятствий к скрещиванию практически не существовало? О палеонтологических находках этого вида я писал в предыдущем разделе.

Обсуждение

Уже давно известно, что оледенения в плейстоцене происходили неоднократно: было не менее четырех ледниковых фаз, разделенных межледниковьями (Чистяков и др., 2000). Упрощенное представление об ареалоформирующем влиянии оледенений заключается в том, что органический мир вынужден был покидать территории, покрывавшиеся ледниками, и пережить неблагоприятный период в убежищах (рефугиумах). До сих пор бытует ошибочное убеждение, что ледники наступали очень быстро, буквально сметая все на своем пути. После отступления ледника снова происходила миграция и формирование современных ареалов. Рефугиумы традиционно помещают в Южной и Центральной Европе, на Кавказе, в Западной Азии.

Однако события, по нашему мнению, развивались иначе. Прежде всего наступление ледников происходило в течение тысячелетий. Отступление, вероятно, было еще более длительным. Кроме этого, само наступление и отступление ледников происходило не однонаправленно, и на протяжении ледниковой наблюдались стадии потеплений, а на протяжении межледниковой - стадии похолоданий со своими более мелкими колебаниями. Современная эпоха - голоцен - также является не чем иным, как межледниковьем. Продолжительность процессов наступления - отступления ледников обеспечивало постепенную смену ландшафтных обстановок и, соответственно,

смещение границ ареалов, причем не только с юга на север и обратно, но так же и с запада на восток и наоборот. С течением времени ареал вида мог измениться очень сильно, как это произошло, например, у монгольской жабы *Bufo raddei* (Ратников, 19966). Это делает невозможным выявление центра возникновения вида только на основе анализа его современного распределения в пространстве. Изменение обстановки и смещение границ ареалов продолжают и в настоящее время. В связи с этим, по нашему мнению, лишены смысла понятия «окончательно сложившихся» или «несложившихся ареалов» (Хабибуллин, 2002).

Хотя неогерпетологи и осознают, что современные виды появились довольно давно, они, тем не менее, считают, что формирование современных ареалов началось лишь после последнего оледенения, т.е. в голоцене. В.Ф. Хабибуллин (2002), к примеру, утверждает, что все виды, несмотря на разный «исторический возраст» (некоторые виды, по его мнению, появились недавно - см. выше), после окончания последнего оледенения имели примерно одинаковые стартовые условия при расселении, с той лишь разницей, что одни виды начали свое расселение с запада, другие - с юга, а третьи - с востока. Вряд ли с этим можно согласиться. Ведь то, где оказались сохранившиеся во время последнего оледенения популяции, зависит от всей предшествующей истории вида. Расширение ареала - это не просто бег на скорость из одного и того же места, а постоянное освоение вновь открывающихся возможностей в связи с движением ледника, исчезновением или преодолением преград... Возможности заселения территории зависят от минимальных потребностей вида, включающих целый комплекс факторов. Отсутствие или наличие ледяного покрова лишь один из них. Имеют значение также максимальные летние температуры, минимальные зимние, среднегодовые температуры, контрастность температур, влажность или сухость, характер почв и т.д. У различных видов потребности тоже различны, и поэтому нельзя объяснить одной причиной изменения ареалов разных форм. А если принять во внимание, что межледниковья в целом также имели не одинаковые характеристики [например, по мнению некоторых исследователей (Болиховская, 1995), мучкапское межледниковье на Восточно-Европейской равнине было самым влажным и отличалось почти повсеместным развитием лесов], то естественно предположить, что ареалы видов в предшествующих голоцену межледниковьях должны были в той или иной степени отличаться от их современных очертаний. Поэтому нельзя отождествлять приблизительное время возникновения подвида, полученное по молекулярным данным, со временем занятия им современной территории (Калябина-Хауф, 2003).

Гипотезы о возникновении видов и формировании их ареалов должны подкрепляться палеонтологическими данными. Однако интерпретация их также имеет свои особенности. В палеонтологии фактом является только наличие (находка), а вот отсутствие находок фактом не является. Остатки могут не захорониться по целому ряду причин, кроме отсутствия вида в окрестностях местонахождения. В конце концов они просто могут быть еще не найдены. Поэтому делать заключение об отсутствии вида на какой-то территории в какое-то время на основании того, что там не встречены его ископаемые остатки, не корректно. Уверенно можно говорить лишь о том, в какое время и

на какой территории вид действительно существовал. Но уж игнорировать находки -- еще более не корректно!

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 01-04-48161).

ЛИТЕРАТУРА

Ананьева Н.Б., Боркин Л.Я., Даревский И.С., Орлов Н.Л. Земноводные и пресмыкающиеся. Энциклопедия природы России. - М: АВФ, 1998. - 576 с.

Болиховская Н.С. Эволюция лёссово-почвенной формации Северной Евразии. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1995. - 270 с.

Боркин Л.Я. Европейско-дальневосточные разрывы ареалов у амфибий: новый анализ проблемы // Экология и фаунистика амфибий и рептилий СССР и сопредельных стран. - 1984. - С. 55-88.

Зерова Г.А. Предварительные результаты изучения среднесарматской герпетофауны Украины // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. VI Всесоюз. герпетологической конф. - Л.: Наука, 1985. - С. 78-79.

Зерова Г.А., Чхиквадзе В.М. Обзор кайнозойских ящериц и змей СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. - 1984. - Т. 10, № 5. - С. 319-326.

Калябина-Хауф С.А. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L., 1758: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - СПб., 2003. - 24 с.

Ратников В.Ю. Герпетофауна нижнеплейстоценового местонахождения Вольная Вершина в бассейне Верхнего Дона // Вести. Воронеж, ун-та. Сер. геол. - 1996а. - № 1. - С. 90-93.

Ратников В.Ю. О находках зеленых жаб (*Bufo viridis complex*) в позднем кайнозое Восточно-Европейской платформы // Палеонтол. журн. - 1996б. - № 2. - С. 100-106.

Ратников В.Ю. Остатки пресмыкающихся из пижнеплейстоценового местонахождения Березовка Нижегородской области // Палеонтол. журн. - 1998а. - № 3. - С. 74-76.

Ратников В.Ю. Позднесплейстоценовая герпетофауна из местонахождения Большие Тиганы на левобережье Камы // Вести. Воронеж, ун-та. Сер. геол. - 1998б. - № 5. - С. 229-232.

Ратников В.Ю. Герпетофауна из местонахождения Красная Лука Нижегородской области // Вестн. Воронеж, ун-та. Сер. геол. - 1999. - № 8. - С. 57-60.

Ратников В.Ю. Герпетофауна из черныярских песков разреза Черный Яр-Нижнее Займище (Нижнее Поволжье) // Палеонтол. журн. - 2001а. - № 6. - С. 72-77.

Ратников В.Ю. Герпетофауна верхнеплейстоценового местонахождения Еласы в бассейне Волги // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сб. науч. тр. Вып. 5. - Тольятти, 2001б. - С. 81-88.

Ратников В.Ю. Позднелайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Тр. НИИ геологии Воронеж, ун-та. - Воронеж: Изд-во Воронеж, ун-та, 2002а. - Вып. 10. - 138 с.

Редкозубое О.И. Неогеновые рептилии Молдовы: Автореф. дне. ... канд. биол. наук. - М., 1991. - 20 с.

Сатаев Р.М., Макарова О.В. Ископаемая герпетофауна из пещеры «Заповедная» // Ежегодник-96. - Уфа, 1997. - С. 14-15.

Сухов В.П. Позвоночные - Vertebrata (мелкие) // Фауна и флора Аккулаева (опорный разрез среднего акчагыла-среднего апшерона Башкирии). - Уфа, 1972. - С. 119-139.

Тесаков А.С., Габлина С.С., Симакова А.П., Ратников В.Ю. Местонахождение фауны и флоры позднего голоцена у с. Лучинское в Истринском районе Московской области // Бюлл. регион, межведом, стратиграфической комиссии по Центру и Югу Русской платформы. Вып. 2. - М., 1993. - С. 174-178.

Хабидуллин В.Ф. К истории формирования современной фауны пресмыкающихся Башкирии // Зоол. журн. 2002. - Т. 81, № 3. - С. 342-349.

Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И. Четвертичная геология. Учебник. - М.: ГЕОС, 2000. - 303 с.

Чхиквадзе В.М. Новые данные о черепахах миоцена и плиоцена Предкавказья // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. - Ставрополь, 1988. - С. 128-139.

Чхиквадзе В.М., Сухов В.П. Земноводные и пресмыкающиеся из четвертичных отложений Красного Бора (р. Кама) // Вопросы герпетологии: Автореф. докл. IV Всесоюз. герпетологической конф. - Л., 1977. - С. 227-228.

Шапошников В.М. О пересмотре границы распространения живородящей ящерицы в Самарской области // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. - Тольятти, 1999а. - С. 60-61.

Шапошников В.М. О разноцветной ящурке, обитающей в Самарской области // Вторая конференция герпетологов Поволжья: Тез. докл. - Тольятти, 1999б. - С. 62-64.

Шапошников В.М. О формировании современной герпетофауны Самарской области // Краеведческие записки. Вып IX. - Самара, 2000. - С. 229-235.

Яковлев А.Г. Мелкие млекопитающие плейстоцена и голоцена Башкирского Предуралья и западного склона Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Екатеринбург, 1996. - 17 с.

Holman J.A. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. - N.Y.; Oxford: Oxford University Press, 1998. - 254 p.

Kalyabina-Hauf S.A., Milto K.D., Ananjeva N.B., Joger U., Wink M. Phylogeography of the sand lizard, *Lacerta agilis*, based on molecular data // Program and abstracts 12th Ordinary General Meeting Societas Europaea Herpetologica. - Saint-Petersburg, 2003. - P. 78.

Markova A., Simakova A., Puzachenko A. Biogeographical provinces of the Russian Plain during the last glacial maximum (24,000-17,000 yr. BP.) // Upper Pliocene and Pleistocene of the Southern Urals region and its significance for correlation of the Eastern and Western parts of Europe. Vol. of Abstr. of the 1NQUA SEQS-2002 conf. - Ufa, 2002a. - P. 44-45.

Markova A.K., Simakova A.N., Puzachenko A.Yu., Kitaev I.M. Environments of the Russian Plain during the Middle Valdai Briansk Interstade (33,000-24,000 yr.

B.P.) Indicated by Fossil Mammals and Plants // Quaternary Research. - 2002b. V. 57. - P. 391-400.

Mlynarski M., Szyndlar Z., Estes R., Sanchiz B. Amphibians and reptiles from the Pliocene locality of Weze II near Działoszyn (Poland) // Acta palaeontol. pol. - 1984. - V. 29, № 3-4. - P. 209-227.