

НЕКОТОРЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О ФОРМООБРАЗОВАНИИ И ДИНАМИКЕ АРЕАЛОВ У ЗЕМНОВОДНЫХ И ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ ЕВРОПЫ В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ

В.Ю. Ратников

[Ratnikov V.Yu. Some arguments about morphogenesis and areas dynamics at european amphibians and reptiles during pleistocene.]

Воронежский государственный университет, Университетская пл., 1, г. Воронеж, 394006, Россия. E-mail: vratnik@yandex.ru

Voronezh State University, University sq., 1, Voronezh, 394006, Russia. E-mail: vratnik@yandex.ru

Ключевые слова: гипотеза, формообразование, амфибии, рептилии, плейстоцен, перигляциальная гиперзона

Key words: hypothesis, morphogenesis, amphibians, reptiles, pleistocene, periglacial hyperzone

Резюме. Предположения о возникновении и эволюции современных подвидов и изменении их ареалов в плейстоцене опираются на гипотезы миграции природных зон или отдельных теплолюбивых видов на юг. Большая роль при этом отводится плейстоценовым рефугиумам, как центрам подвидообразования, откуда вновь возникшие формы расселяются на более обширные территории. Однако эти гипотезы не объясняют феномен образования «смешанных» фаун ледниковых эпох, а следовательно, сценарии подвидообразования и формирования ареалов основываются на ошибочных представлениях и не всегда выглядят убедительно. Автором предлагается иная гипотеза, объясняющая процессы формообразования в пределах перигляциальной гиперзоны. В этом случае роль южных рефугиумов, как центров образования подвидов, существенно снижается.

Summary. Assumptions on the origin and evolution of modern subspecies, and changes of their areas during pleistocene are based on the hypotheses of migration of natural zones or separate thermophilic species to the south. The greater role is given to the pleistocene refugia as the centers of subspeciation, from whence the new forms spread over wider territories. However, these hypotheses do not explain a phenomenon of "mixed" faunas of glacial epochs. Consequently, the scenarios of subspeciation and areas formation are based on erroneous models and do not always look convincingly. The author suggests an alternative hypothesis explaining morphogenesis processes within the limits of periglacial hyperzone. In this case the role of southern refugia as the centers of subspecies formation essentially decreases.

ВВЕДЕНИЕ

Установить место происхождения современных видов и восстановить историю развития их ареалов – задачи, которые пытаются решить зоологи с тех пор, как возникла теория эволюции видов. С течением времени менялись не только методы решения этих задач, зависящие от уровня развития зоологии и ее инструментария, но и теоретические основы, связанные с концепциями истории Земли, климата, экосистем. Не стоит забывать о необходимости использовать комплексный подход при восстановлении истории видов и, в том числе, знать четвертичную историю [Petit, Vendramin, 2007]. Одновременное существование гипотез, поразному объясняющих все большее количество накапливающихся фактов, не удивительно в применении к событиям прошлого, ведь «прямо подтвердить или опровергнуть некую теорию можно, лишь имея в своем распоряжении пресловутую машину времени» [Еськов, 2000, стр. 4].

После того, как в начале прошлого века согласились с существовавшим в плейстоцене материковым оледенением северного полушария, ему стали отводить важную роль в видообразовании. «Изменения климата, такие, например, как ледниковые

периоды и межледниковые потепления, не только стимулировали видообразование, но и приводили к смещению климатических зон по поверхности Земли и, тем самым, к смещению входящих в эти зоны биоценозов, что сохраняло и сами сообщества и их компоненты» [Северцов, 1998, стр. 520]. Правда, палеонтологические находки современных видов земноводных и пресмыкающихся показали, что их возраст не ограничивается последними тысячелетиями, и большинство из них возникли еще до оледенения. Таким образом, на их появление оледенение, видимо, не влияло, но неоспоримо, что оно влияло на расположение и изменение конфигурации их видовых ареалов и внутривидовую дифференциацию. А поскольку весь плейстоценовый период представлял собой чередование ряда ледниковых эпох (гляциалов) и разделяющих их межледниковий (интергляциалов), то положение и очертания ареалов периодически должны были изменяться весьма значительно.

Между тем, многие не согласны, что природные зоны смещались параллельно краю ледника. Они полагают, что процесс происходил иначе, и в течение гляциалов существовала очень своеобразная обстановка. Предпочитают говорить о конкретных

видах, историю которых пытаются восстановить. Считается неоспоримым, что при наступлении ледников теплолюбивые животные вынуждены были уходить из мест своего обитания на юг и пережидать неблагоприятный период в убежищах – рефугиумах. Одни и те же рефугиумы существуют на протяжении миллионов лет, могут быть убежищем как для теплолюбивой, так и для холодостойкой фауны [Tuniyev, 1995; Nilson, Andren, 2001], и располагаются в Южной и Центральной Европе, на Кавказе, в Западной Азии. После отступления ледника снова происходила миграция и возвращение на оставленные территории. Ввиду неоднократности оледенений, миграции животных тоже происходили неоднократно. В рефугиумах же происходит и возникновение новых подвидов, которые в периоды потепления климата уходят из рефугиумов и колонизируют территории, на которых обитают в настоящее время. На такие представления опираются гипотезы об истории современных видов земноводных и пресмыкающихся последних десятилетий [Прыткая ящерица, 1976; Гаранин, 1983; Tuniyev, 1995; Nilson, Andren, 2001; Хабибуллин, 2002; Туниев и др., 2009 и др.].

В конце двадцатого – начале двадцать первого века стали широко применяться методы молекулярной биологии. По анализу нуклеотидной последовательности (гаплотипам) мтДНК стало возможным оценить степень родства и приблизительное время возникновения различных гаплотипов, которые обнаруживают четкую географическую локализацию. Оформляется новое направление исследований – внутривидовая филогеография, которая постулирует, что внутривидовые группировки со значительными генетическими дистанциями возникают в результате длительных внешних преград для обмена генами между популяциями. Анализируя генеалогию, географическое распределение и частоты отдельных локусов, можно восстановить историю формирования современной картины ландшафтов, климата и генетического разнообразия, поскольку разделение популяций вида географическими преградами, расширение ареала и расселение оказывают прямое влияние на внутривидовую изменчивость. Предполагается, что изоляция популяций в рефугиумах, фрагментация ареалов и последующее быстрое расселение видов объясняют современный характер внутривидовой дифференциации и видовое разнообразие [Абрамсон, 2007]. Филогеография существенно расширила возможности реконструкции как внутривидовой, так и надвидовой истории. Для современных видов разрабатываются сценарии расселения и формирования ареалов. При этом основная схема осталась прежней – миграция теплолюбивых форм в южные рефугиумы под действием резкого похолодания климата [Hewitt, 1996,

1999; Калябина-Хауф, Ананьева, 2004; Crochet et al., 2004; Joger et al., 2007; Randi, 2007; Schmitt, 2007; Santos et al., 2008; Ferchaud et al., 2012; и др.], распространяемая иногда и на более ранние временные отрезки [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004]. Между тем в сфере палеогеографии, зоологии и палеонтологии продолжают накапливаться новые данные и гипотезы.

Согласно современным представлениям [Палеоклиматы и палеоландшафты..., 2009], миграционный режим природных зон существовал в течение неогена – раннего эоплейстоцена, когда материковые оледенения еще не развивались, а колебания температур имели сравнительно небольшую амплитуду. Тенденция к похолоданию проявлялась в изменении характера теплых эпох – от субтропических до умеренно-теплых. Общее понижение температуры приводило к понижению относительной влажности воздуха в холодные эпохи, что в свою очередь способствовало сокращению древесной и господству травянистой растительности. Не так давно свидетельства материкового оледенения (моренные отложения) были обнаружены в верхах эоплейстоцена в центральных районах Восточно-Европейской платформы, а еще более древние морены – в её северо-западных районах [Шик и др., 2006; Величко и др., 2011]. В течение последнего миллиона лет оледенения приводили к нарушению полизональности и изменению структуры экосистем [Палеоклиматы и палеоландшафты..., 2009].

Недавние филогеографические исследования приводят к мысли, что центров реколонизации в плейстоцене было больше, чем число установленных сейчас южных рефугиумов. Скорости расселения различных организмов оказываются слишком медленными для преодоления больших расстояний за сравнительно короткий промежуток времени. То есть существовали и какие-то «скрытые» рефугиумы севернее южных [Gómez, Lunt, 2007; Provan, Bennett, 2008].

Палеонтологические исследования последних десятилетий, вопреки сложившимся представлениям о миграции органического мира на юг, показали, что во время оледенений жизнь сохранялась не только в южных рефугиумах, и громадные перигляциальные территории, обрамляющие ледники, вовсе не были безжизненными. При этом экосистемы гляциалов отличались своим составом от экосистем интергляциалов и от всех существующих ныне экосистем, являющихся также интергляциальными. В частности, обнаружилось многочисленное факты образования так называемых «смешанных» ископаемых фаун мелких млекопитающих, в которых присутствуют вместе тундровые и степные представители [Агаджанян, 1972; Маркова, 1994, 2004; Rekovets, 1995]. Простое смещение природных зон

или миграция теплолюбивых форм на юг образование таких фаун не объясняют.

Говоря о миграции теплолюбивых форм, к числу таковых относят виды, населяющие сейчас степные пространства, например, зеленую жабу и прыткую ящерицу, проникающих на юг до полупустынь. Между тем, исследователи отмечают, что зеленая жаба хорошо переносит холод [Кузьмин, 2012], а ареал прыткой ящерицы простирается сейчас по лугам и редколесьям намного севернее, до 60° с.ш. [Орлова, Семенов, 1999]. То есть, вовсе не низкие температуры являются ограничителями их распространения, а скорее всего характер биотопов, в свою очередь зависящих от влажности. Значит, эти виды лучше именовать не теплолюбивыми, а засухоустойчивыми.

Что же можно предположить взамен, чтобы объяснить имеющиеся факты, и как будет выглядеть процесс формообразования?

ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

Как уже отмечалось ранее [Ратников, 2004а, б, 2009, 2013а; Бакиев, Ратников, 2007; Бакиев, Ратников, Зиненко, 2007], наступление ледников, распространявшихся из Скандинавии, влекло за собой нарушение существующей зональности. Определяющим фактором этого процесса был не столько холод, сопровождавший ледник, сколько уменьшение влажности, проявлявшее себя не только в обрамлении ледника, но и на громадных расстояниях от него, вплоть до тропической зоны. На фоне иссушения климата лесная зона сокращалась и дробилась на части, которые продолжали уменьшаться в размерах. Открытые пространства расширялись за счет уменьшения лесов. К максимальному развитию оледенения часть таких лесных «островов» исчезала полностью, а часть сохранялась в уменьшенном виде, образуя рефугиумы. На остальном огромном пространстве в обрамлении ледника устанавливалась перигляциальная гиперзона со своеобразными перигляциальными ландшафтами, которым нет аналогов в настоящее время: перигляциальные тундры, лесотундры, лесостепи, степи, тундролесостепи, редколесья [Барышников, Маркова, 2002; Рековец, Надаховский, 2007; Эволюция ..., 2008].

Таким образом, лесная растительность не исчезала полностью с перигляциальной территории Европы. Такие древесные элементы, как сосна, ель, лиственница, береза, входили в состав перигляциальных лесостепных и лесотундровых экосистем, а широколиственная флора сохранялась в лесных рефугиумах, приуроченных к долинам крупных рек, возвышенностям, горным системам. Например, рефугиумы лесной растительности в период максимума последнего (валдайского) оледенения

существовали на Московской, Среднерусской, Подольской возвышенностях, на Донецком кряже, в долинах Днестра, Днепра, Дона [Эволюция ..., 2008]. Видимо, в предшествующие оледенения наблюдалась сходная, но не идентичная картина. Формы границ разновозрастных ледниковых покровов в периоды их максимального развития и глубина их проникновения на юг отличались [Чистяков и др., 2000; Шик и др., 2006]. Характер и интенсивность их воздействия на органический мир тоже не были одинаковыми. В результате местоположение и площадь, занимаемая рефугиумами, не копировались в каждую ледниковую эпоху.

Синхронно с материковыми развивались оледенения горных систем. Ледовые шапки гор распространялись на большую площадь, чем ныне, границы ландшафтных поясов смещались. При этом альпийская зона сильно снижалась, степная – расширялась и поднималась ей навстречу, а лесная сокращалась. Существенную роль в распределении природных зон играла экспозиция склонов: на южных склонах могли преобладать лесные виды, на северном – виды открытых остепненных ландшафтов, местами смыкавшихся с альпийскими лугами высокогорий [Барышников, Маркова, 2002].

Влияние покровных ледников на экосистемы Европы уменьшалось не только с севера на юг, но и изменялось в связи с долготой. В Западной Европе влияние Скандинавского антициклона в какой-то мере ослаблялось атлантическим воздушным переносом влаги. В результате содержание лесных видов в экосистемах Западной Европы было выше, чем в более континентальной Восточной.

При отступлении ледников климатическая зональность постепенно восстанавливалась, причем леса не приходили с юга, а образовывались за счет расширения лесов из рефугиумов по мере увеличения влажности на плакорах. Тундровая и степная зоны снова занимали положение к северу и к югу от лесной. Межледниковья отличались друг от друга своими характеристиками: какое-то было теплее, какое-то – влажнее, какое-то – контрастнее [Болиховская, 1995]. Поэтому границы природных зон в различные межледниковые эпохи тоже отличались. К примеру, в оптимум последнего (микулинского) межледниковья зоны бореальных и неморальных лесов на территории Евразии были значительно шире, чем в настоящее время. Северная граница широколиственных лесов в Восточной Европе проходила у современного побережья Финского залива, а лесная зона достигала современного побережья Ледовитого океана, на 450-550 км севернее, чем в настоящее время. Типичные тундры сохранялись только на островах Северного Ледовитого океана, образовавшихся в результате бореальной трансгрессии, и на северо-востоке Азии к

северу от 70° с.ш. [Борисова, 2008; Палеоклиматы и палеоландшафты..., 2009].

ДИНАМИКА АРЕАЛОВ ЖИВОТНЫХ

Представления о том, что в перигляциальной зоне было очень холодно, вероятно, сильно преувеличены. Ледники способны существовать при сравнительно высоких температурах, что мы можем наблюдать на примере множества горных ледников. После зимы во многих укромных местах снег не сходит очень долго, хотя температура уже плюсовая. Даже наличие вечной мерзлоты, распространяющейся, к примеру, в последнее оледенение на территорию Германии и Франции [Randi, 2007], не делает там жизнь невозможной: несмотря на существование в настоящее время вечной мерзлоты в Сибири, население там довольно разнообразно. Поэтому, думается, что и в перигляциальной гиперзоне были приемлемые условия для жизни животных.

Изучение фаун млекопитающих в интервале от максимума последнего оледенения до начала голоцена показало, что звери разных экологических групп не одинаково реагировали на смену климатической обстановки. Субарктические виды резко расширяли свои ареалы к югу; ареалы степных видов расширялись к западу и северу; лесные виды с пластичной экологией к югу не мигрировали, а их ареалы приобретали прерывистый характер, сохраняясь в реликтовых лесах в пределах перигляциальной гиперзоны; ареалы видов широколиственных лесов сокращались и резко смещались на юг; северные границы ареалов интразональных видов несколько смещались к югу [Эволюция..., 2008]. Миграции субарктических и степных видов в противоположных направлениях приводили к образованию смешанных фаун, к сосуществованию на одной территории видов экологических групп, в настоящее время обитающих в разных природных зонах.

В составе земноводных и пресмыкающихся нет типичных субарктических (тундровых) видов. Поэтому смешанные герпетофауны никогда не образовывались [Ratnikov, Mebert, 2011]. Видов, привязанных исключительно к широколиственным лесам, в нашей герпетофауне также нет. Поэтому в её составе можно рассматривать только три экологические группы: виды закрытых биотопов (обыкновенная жаба, живородящая ящерица, обыкновенная гадюка и др.), виды открытых биотопов (зеленая жаба, прыткая ящерица, степная гадюка и др.) и интразональные виды, распространение которых не связано с характером растительности (чесночницы, жерлянки и др.).

Приобретение лесами мозаичного характера распространения с последующим уменьшением до рефугиумов в течение фаз наступления оледе-

ний влекло за собой соответствующие изменения ареалов видов закрытых биотопов. Несмотря на то, что сохранялось довольно много рефугиумов лесной растительности, холоднокровные животные, видимо, выживали не во всех. Наибольшие шансы были у животных, населявших рефугиумы в долинах крупных рек и расположенных западнее ледниковых языков из-за более высокой влажности в тех местах. Сохранялись лесные животные и в лесном поясе в горах, которые не охватывало влияние материковых льдов (Урал).

Отступление ледников способствовало расширению лесов рефугиумов с последующим их слиянием и восстановлением лесной зоны. Одновременно с ними расширялись и сливались ареалы популяций животных, населявших эти рефугиумы.

Ареалы видов открытых биотопов, видимо, изменялись по-другому. Во время дробления лесных площадей в начале фаз оледенений степные виды получали возможность продвинуться на север по степным «коридорам» между лесными «островами», а затем и расширить ареалы по мере уменьшения этих «островов». Правда расширение это ограничивалось пределами распространения ледников (с севера – материковых, с юга – горных) и связанным с ними холодом, и при глубоком последующем проникновении материковых льдов на юг (особенно во время донского и днепровского оледенений) их ареалы снова могли сократиться. С юга степные территории могли уменьшиться за счет развития трансгрессий Каспийского моря, уровень которого во второй половине неоплейстоцена поднимался в эпохи оледенений за счет притока талых вод [Чистяков и др., 2000]. Иссущение климата во время оледенений могло способствовать также расширению ареалов пустынных видов. Восстановление лесной зоны в процессе деградации ледниковых покровов сокращало открытые пространства и, как следствие, ареалы населяющих их видов.

Из сказанного следует, что ареалы видов никогда не повторяли своих очертаний, например, в максимумы оледенений или в оптимумы межледниковий. Лесная зона восточной Европы, как и в настоящее время, была изолирована степной зоной от лесной зоны Кавказа в течение большинства временных интервалов плейстоцена. Но связь равнинных и горных лесных популяций могла произойти во время оптимумов некоторых особенно влажных межледниковий, когда лесные биотопы получали наибольшее распространение и южная граница лесной зоны смещалась далеко на юг.

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ

В эволюции таксонов наблюдается чередование длительных периодов медленного филогенеза и коротких периодов быстрых изменений.

В.А. Красилов [1969] назвал первый тип эволюции «когерентным» (т. е. согласованным), а второй – «некогерентным». Ни потенциальные скорости, ни потенциальные направления эволюции в когерентный этап полностью не реализуются: они в несколько раз ниже возможных для вида. По мнению палеонтологов [Жерихин, 1987], очень вероятно, что когерентный филогенез сдерживается, направляется и контролируется биоценотическими системами. Это обусловлено высокой целостностью сложившихся сообществ организмов, которые для поддержания их стабильности требуют ограничения эволюционных возможностей входящих в них популяций. Создается впечатление, что биоценозы сами устанавливают допустимые границы изменений. Стабильность сообщества рано или поздно нарушается, что приводит к разрушению этого сообщества и обуславливает чередование этапов когерентной и некогерентной эволюции. Со снижением стабильности сообщества стабилизирующий отбор слабеет, возникающие эволюционные изменения элиминируются им в значительно меньшей степени, генетико-автоматические процессы усиливаются на фоне колебания численности. В результате утраты когерентности в противовес вымиранию популяций, образовывавших прежнее сообщество, запускается процесс интенсивного видообразования в выживших популяциях. Кроме внутренних причин, к утрате когерентности могут привести и изменения климата [Жерихин, 1987].

Хотя эта гипотеза высказана для удаленных и сравнительно продолжительных этапов земной истории, кажется возможным предположить, что похожие процессы действовали и в четвертичном периоде. Реструктуризирующим экосистемы фактором в плейстоцене являлись материковые оледенения, которые воздействовали, однако, не на всю экосистему сразу, а на её ближайшие к леднику участки. При этом удаленные от этого воздействия части продолжали оставаться когерентными, а при отступлении ледников экосистемы восстанавливались до состояния, близкого к прежнему.

Несмотря на кажущуюся кратковременность ледниковых циклов, образование различающихся гаплотипов все-таки было. Прежде всего, эволюционные процессы происходят с большей скоростью в случае резких преобразований ландшафтной обстановки и заметно медленнее в стабильных экосистемах, а кроме этого, продолжительность оледенений была, как правило, больше, чем межледниковий. Темпы филогенеза усиливаются в неустойчивых условиях среды, когда ослабевают стабилизирующие факторы отбора. При этом увеличивается изменчивость популяций [Жерихин, 1987]. Хотя практически все наши морфологические виды земноводных и пресмыкающихся

появились еще до четвертичного периода [Ратников, 2002, 2009], видимо, достаточно много подвидов возникло в течение неоплейстоцена. Я думаю, что немало подвидов (гаплотипов), возникнув, впоследствии исчезли или преобразовались в другие гаплотипы, в том числе – современные. Подвидообразование для видов открытых и закрытых биотопов проходило по разным схемам.

Во время наступления ледников и дробления лесной зоны на части ареалы лесных видов также распадались. Таким образом, население каждого лесного «острова» оказывалось изолированным от остальных частей вида и развивалось независимо от них. По мере дальнейшего развития оледенения и сокращения лесных площадей, часть изолированных популяций полностью исчезала. К максимуму развития оледенения оставались популяции на территориях, испытывавших слабое влияние ледника, и в рефугиумах. Изоляция ставших немногочисленными популяций с ослабленным стабилизирующим отбором вела к появлению генетических отличий от исходной формы и от других мелких популяций. Величина отличий, наверное, могла быть самой разной: от почти незаметных до сильных. Отступление ледников способствовало слиянию выживших популяций при восстановлении лесной зоны. И далее судьба вновь соединившихся популяций могла быть различной. Если отличия оказывались небольшими, то при объединении они нивелировались и образовывался общий генофонд. Сильные отличия могли привести к формированию разных подвидов (гаплотипов). Поскольку все эти процессы происходили в пределах широтной полосы, то следует ожидать, что в современной картине распределения популяций лесных форм мы будем наблюдать их смену, преимущественно, с запада на восток. Хотя сокращение лесов до маленьких размеров не исключает и меридиональное распределение подвидов после ухода ледников.

Виды открытых пространств во время дробления лесной зоны вдруг получали дополнительное пространство для жизни в образующихся и все больше расширяющихся коридорах между лесными «островами». Естественно, что эти территории начинают осваиваться. Плотность населения открытых пространств уменьшается, конкуренция ослабевает – ослабевает и стабилизирующий отбор. В результате возрастает изменчивость, появляются новые мутации (гаплотипы). Через какое-то время, когда оказывается освоенной территория к северу от прежних ареалов, а ледники ограничивают дальнейшее продвижение на север, плотность населения снова увеличивается, и снова возрождается конкуренция. Ледники, между тем, продолжают движение на юг, сокращая при-

годные для жизни пространства и оттесняя живущих там животных. Конкурентная борьба еще больше усиливается, вновь появившиеся подвиды соревнуются не только между собой, но и с южными популяциями. Очевидно, что гаплотипы, возникшие в более суровых условиях, оттесняют южные формы к югу.

Но наконец продвижение ледника на юг прекращается, он начинает отступать обратно. Таяние ледника сопровождается не только потеплением, но и увеличением влажности, что приводит к расширению лесных пространств, которые препятствуют видам открытых биотопов снова распространиться на север. В сложившейся ситуации, при продолжающейся конкурентной борьбе судьба подвидов также может иметь различные пути в зависимости от их конкурентоспособности. Они могут остаться каждый на той территории, которую занимали во время остановки ледника. В условиях потепления южные подвиды могут оказаться лучше приспособленными и потеснят или поглотят северные популяции. Но ведь и северные могут оказаться более жизнестойкими и оттеснить южные популяции на юг. Как бы то ни было, в результате мы будем наблюдать, скорее всего, удревнение гаплотипов к югу.

СРАВНЕНИЕ ГИПОТЕЗ

Предлагаемая автором статьи гипотеза формирования имеет целый ряд принципиальных отличий от применяемой в настоящее время. Для лучшего понимания этих отличий я поместил их в таблицу сопоставлений (табл. 1).

СЦЕНАРИЙ РАССЕЛЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ

Попытаемся представить, для примера, как могла проходить эволюция прыткой ящерицы *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758. Один вариант сценария расселения и формирования ареала этого вида, опирающийся на современные представления, был предложен С.А. Калябиной-Хауф и Н.Б. Ананьевой. В своей попытке я буду опираться на данные молекулярных исследований, приведенные в их монографии [Калябина-Хауф, Ананьева, 2004], точнее, на последовательность и приблизительное время появления подвидов, изображенных на карте ареалов, но интерпретировать их буду соответственно приведенным выше представлениям.

Прежде всего, факт появления прыткой ящерицы на Кавказе нельзя считать доказанным [Ратников, 2013б]. В.М. Чхиквадзе в своей работе [Чхиквадзе, 1988] указывает на находку *Lacerta* cf. *agilis* в среднемиоценовом местонахождении

Беломечетская в Предкавказье, которая считается древнейшей находкой этого вида. Однако, в предыдущих публикациях [Зерова, Чхиквадзе, 1984; Чхиквадзе, 1987; Бакрадзе, Чхиквадзе, 1988] она определяется им как *Lacerta* sp. Поскольку нигде не приводится описание этих остатков и критерии их идентификации, то уточнение систематического статуса вызывает сомнения. Таким образом, прыткая ящерица могла появиться как на территории Кавказского региона, так и за его пределами.

Калябина-Хауф С.А. и Ананьева Н.Б. [2004], ссылаясь на зарубежных авторов, указывают, что процесс видообразования наблюдался, в основном, в течение плиоцена, а подвидовая дифференциация проходила в плейстоцене. В качестве рабочей гипотезы они предлагают приблизительно стабильную скорость дивергенции митохондриальной ДНК – 2-2,5% на 1 млн лет. Исходя из этой скорости, делается вывод о предплейстоценовом разделении популяций, то есть *Lacerta agilis*, возникнув в раннем плиоцене, сразу разделилась на две генетические линии: «*boemica*» и другой гаплотип.

Не будем оспаривать предполагаемое время появления этой ящерицы. Но в середине плиоцена, согласно палеонтологическим находкам, *Lacerta* cf. *agilis* существовала на территории Одесской и Воронежской областей [Ратников, 2002, 2009]. По окаменелостям невозможно оценить подвидовую принадлежность. Возможно, это остатки одного из подвидов, возможно – двух, но может быть, их было больше. Во всяком случае, они обитали на территории нынешней Русской равнины. Можно допустить, что ареал «*boemica*» включал Кавказ, но может быть – и нет. Ископаемые остатки этого вида на Кавказе до сих пор не известны.

Несколько позже (по предположению Калябиной-Хауф и Ананьевой [2004] – в позднем плиоцене) появляется подвид «*bosnica*» на западе ареала. Аридизация климата в течение плиоцена способствовала развитию открытых пространств и расселению в них прыткой ящерицы, хотя ископаемых остатков вида этого возраста пока не обнаружено. Заметим, что колебания температур в это время были еще небольшими и вряд ли существенно влияли на расположение ареала. На него влияла, в первую очередь, общая экологическая обстановка и конкурирующие виды. Подвидообразование происходило в условиях когерентной эволюции, то есть медленно.

В эоплейстоцене (раннем плейстоцене по европейской шкале) ареал прыткой ящерицы становится обширнее. Ее ископаемые остатки известны из местонахождений Башкортостана, Украины, Молдовы, Польши [Ратников, 2002, 2009; Holman, 1998]. С конца эоплейстоцена колебания климата стали приводить к оледенениям, нарушавшим ста-

Сравнение гипотез формообразования

Современная	Предлагаемая
1. В качестве основы первоначально принималась гипотеза миграции природных зон. Позднее стали отдавать предпочтение независимой миграции организмов одного вида.	1. Гипотеза миграции природных зон допустима в до-позднеоплейстоценовый временной интервал. С позднего эоплейстоцена, во время существования материковых оледенений, за основу принимается гипотеза разрушения сообщества (утраты когерентности экосистемы).
2. Климатическим фактором, приводящим к миграции, считают резкое наступление холода. В результате теплолюбивые формы вынуждены мигрировать в южные рефугиумы и там пережить неблагоприятные условия. С возвращением тепла происходит возвращение животных на оставленные территории на равнине.	2. Холод – не единственный фактор, воздействующий на биоту. Более важным является уменьшение влажности, приводящее к фрагментации лесной зоны в начале ледниковых эпох, и ее увеличение, способствующее восстановлению лесного пояса. Климатическая и географическая обстановка в пределах перигляциальной гиперзоны допускает сохранение там видов, населявших эти территории в межледниковья.
3. Все оледенения неоплейстоцена одинаково воздействовали на органический мир, в результате чего масштабы миграций были примерно одинаковы. Некоторые специалисты переносят ледниковое воздействие на органический мир и на предшествующие неоплейстоцену интервалы времени.	3. Оледенения отличались друг от друга как масштабами распространения ледников, так и особенностями воздействия на органический мир.
4. Рефугиумы существуют на протяжении миллионов лет в одних и тех же местах в южных районах Европы.	4. Рефугиумы существовали в пределах перигляциальной гиперзоны. Их положение и количество были специфичны для каждого гляциала, хотя не исключено образование рефугиума в одном месте неоднократно.
5. Возникновение новых форм происходит в южных рефугиумах, откуда они в периоды межледниковий распространяются на равнины.	5. Новые формы могут появляться в пределах перигляциальной гиперзоны. Этому способствует ослабление стабилизирующего отбора из-за уменьшения плотности населения видов открытых биотопов, а также фрагментация ареалов и уменьшение численности видов закрытых биотопов.
6. Новые формы вскоре после своего появления осваивают свои современные ареалы, с которыми тесно связана вся их дальнейшая история. То есть, иными словами, время возникновения формы, в большинстве случаев, близко соответствует времени занятия ею своего современного ареала.	6. Современный ареал любого таксона – наблюдаемый результат всей его предшествующей истории. В течение ряда климатических и палеогеографических перестроек расположение, размер и очертания ареала каждой формы после ее появления непрерывно менялись. То есть, время возникновения формы далеко не всегда соответствует времени занятия ею современного ареала.

бильность экосистем. В периоды некогерентной эволюции мутационные процессы усиливались, а стабилизирующий отбор ослабевал, что приводило к формированию новых гаплотипов, часть из которых сохранилась до настоящего времени.

В раннем неоплейстоцене ареал ящерицы расширяется на запад: остатки *Lacerta agilis* появляются еще в Германии и Хорватии [Holman, 1998]. Во время крупнейшего оледенения раннего неоплейстоцена (Донского), возможно, появляется подвид «*chersonensis*», оттесняющий прежде существовавший здесь подвид «*bosnica*» на юг. В это же время или позже (во время Днепровского оледенения) появляется подвид «*exigua*», постепенно распространяющийся на восток, проникающий далеко на юг и оттесняющий «*boetica*» на Кавказ (если он там еще не обосновался). Вторгающиеся глубоко на юг языки донского и днепровского оледенений могут быть причиной меридиональной границы между

ареалами «*chersonensis*» и «*exigua*».

В среднем или позднем неоплейстоцене мутационные процессы на основе «*exigua*» способствуют возникновению на Кавказе гаплотипов «*brevicaudata*» и «*grusnica*». Этому благоприятствует разнообразие обстановок в пределах горной системы. Одновременно или несколько позже появляются западноевропейские подвиды «*agilis*» и «*argus*».

Таким образом, по моему мнению, приткая ящерица в течение всего палеонтологически задокументированного времени своего существования обитала на территории Восточно-Европейской равнины, откуда постепенно распространялась на запад и восток. Ее ареал, несомненно, испытывал изменения, но не сжимался в пределы южных рефугиумов в гляциальные эпохи.

Следует отметить, что имеющихся фактов сейчас явно не достаточно для выдвижения полно-

ценного сценария истории вида и его ареала. К сожалению, все остатки прыткой ящерицы происходят из местонахождений Восточной, Центральной и самого востока Западной Европы [Holman, 1998; Ратников, 2002, 2009]. С территорий к западу от Германии находки *Lacerta agilis* пока отсутствуют, а из Азии они известны лишь из двух местонахождений [Ратников, 2009]. Это позволяет лишь частично подкрепить наши предположения палеонтологическими доказательствами и делает их только вероятностными. Более того, в рамках предложенного сценария можно в той или иной степени варьировать временем появления подвигов. Но разве в гипотезе С.А. Калябиной-Хауф и Н.Б. Ананьевой допущений меньше?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Я не стану утверждать, что предлагаемая мною гипотеза полностью отражает явления, происшедшие в природе на протяжении плейстоцена. Однако она выведена с учетом тех известных сейчас фактов, которые ныне действующей гипотезой не учтены или не объясняются. Кроме того, она не заставляет животных каждый раз прибегать к тысячекilометровым миграциям в южные рефугиумы для объяснения их выживания в ледниковые периоды. То есть, история видов на ее основе оказывается проще, а это для гипотезы не мало. Возможно, что-то и я не учел. Тогда кто-нибудь предложит гипотезу получше.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамсон Н.И., 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // Вестник ВОГиС. Т. 11, № 2. С. 307-331.

Агаджанян А.К., 1972. Лемминговые фауны среднего и позднего плейстоцена // Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода. № 39. С. 67-81.

Бакиев А.Г., Ратников В.Ю., 2007. Современная фауна ужей (*Natrix*, Colubridae, Serpentes, Reptilia) Волжского бассейна и история ее формирования // Биологические науки Казахстана. № 1–2. С. 65-71.

Бакиев А.Г., Ратников В.Ю., Зиненко А.И., 2007. О формировании фауны гадюк Волжского бассейна // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 9, № 1 (19). С. 163-170.

Бакрадзе М.А., Чхиквадзе В.М., 1988. Материалы к третичной истории герпетофауны Кавказа и сопредельных регионов // Вестник государственного музея Грузии им. акад. С.Н.Джанашиа. Т. 34–А. С. 176-193.

Барышников Г.А., Маркова А.К., 2002. Глава 7. Животный мир (териокомплексы позднего плейстоцена) // А.А. Величко (отв. ред.): Динамика ландшафтных компонентов и внутренних морских бассейнов Северной Евразии за последние 130 000 лет. Москва: ГЕОС. С. 123-138.

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

Борисова О.К., 2008. Ландшафтно-климатические изменения в умеренных широтах Северного и Южного полушарий за последние 130 000 лет. М.: ГЕОС. 264 с.

Величко А.А., Писарева В.В., Фаустова М.А., 2011. К проблеме палеогеографии позднего плиоцена и раннего плейстоцена Восточной Европы // Квартер во всем его многообразии. Материалы VII Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Апатиты, 12-17 сентября 2011 г. Апатиты-Санкт-Петербург. Т. 1 (А-К). С. 104-107.

Гаранин В.И., 1983. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука. 175 с.

Еськов К.Ю., 2000. История Земли и жизни на ней. М.: МИРОС-МАИК «Наука/Интерпериодика». 352 с.

Жерихин В.В., 1987. Биоэкологическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. С. 3-12.

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

Калябина-Хауф С.А., Ананьева Н.Б., 2004. Филогеография и внутривидовая структура широкоареального вида ящериц, *Lacerta agilis* L. 1758 (Lacertidae, Sauria, Reptilia) (опыт использования митохондриального гена цитохрома b). СПб. 108 с.

Красилов В.А., 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Материалы симпозиума. Владивосток. С. 12-30.

Кузьмин С.Л., 2012. Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во научных изданий КМК. 370 с.

Маркова А.К., 1994. Плейстоценовые ландшафты Русской равнины по фауне мелких млекопитающих // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. Т. 69, № 1. С. 64-68.

Маркова А.К., 2004. Плейстоценовые фауны млекопитающих Восточной Европы // В.Н. Конищев, Г.А. Сафьянов (отв. ред.): Структура, динамика и эволюция природных геосистем. Том 1. М.: Городец. С. 583-598.

Орлова В.Ф., Семенов Д.В., 1999. Природа России: жизнь животных. Земноводные и пресмыкающиеся. М.: ООО Фирма «Издательство АСТ». 480 с.

Палеоклиматы и палеоландшафты внетропического пространства Северного полушария. Поздний плейстоцен – голоцен. Атлас-монография, 2009 / Под ред. профессора А.А. Величко. Москва: ГЕОС. 120 с.

Прыткая ящерица. Монографическое описание вида, 1976 / Под ред. А.В. Яблокова. М.: Наука. 376 с.

Ратников В.Ю., 2002. Позднекайнозойские земноводные и чешуйчатые пресмыкающиеся Восточно-Европейской равнины // Труды научно-исследовательского института геологии Воронежского государственного университета. Вып. 10. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. 138 с.

Ратников В.Ю., 2004а. К истории формирования офидофауны Волжско-Камского края // А.Л. Маленев (отв. ред.): Змеи Волжско-Камского края. Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН. С. 21-27.

Ратников В.Ю., 2004б. К истории фауны ящериц Волжского бассейна // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии: Сборник научных трудов. Вып. 7. Тольятти. С. 103-111.

Ратников В.Ю., 2009. Ископаемые остатки современных видов земноводных и чешуйчатых пресмыкающихся как материал для изучения истории их ареалов // Труды научно-исследовательского института геологии Воронежского государственного университета. Вып. 59. Воронеж: изд-во Воронеж. ун-та. 91 с.

Ратников В.Ю., 2013а. Динамика палеогеографической

- обстановки на территории Восточной Европы в плейстоцене // Вестн. Воронеж. ун-та. Сер. Геология. № 2. С. 188-190.
- Ратников В.Ю., 2013б. Происхождение и расселение: а если было не так? // Принципы экологии. Т. 2, № 3. С. 78-84.
- Рековец Л.И., Надаховский А., 2007. Эволюция биоценозов перигляциальной зоны в позднем плейстоцене Восточной Европы // Vestnik zoologii. V. 41, № 3. P. 197-206.
- Северцов А.С., 1998. Эволюция популяций и эволюция биоценозов // Зоологический журнал. Т. 77, № 5. С. 517-526.
- Туниев Б.С., Орлова Н.Л., Ананьева Н.Б., Агасян А.Л., 2009. Змеи Кавказа: таксономическое разнообразие, распространение, охрана. СПб; М.: Товарищество научных изданий КМК. 223 с.
- Чхиквадзе В.М., 1987. Современное представление об ископаемых амфибиях и рептилиях с территории Северного Кавказа // Проблемы региональной фауны и экологии животных. Ставрополь. С. 84-90.
- Чхиквадзе В.М., 1988. Новые данные о черепахах миоцена и плиоцена Предкавказья // Животный мир Предкавказья и сопредельных территорий. Ставрополь. С. 128-139.
- Шик С.М., Заррина Е.П., Писарева В.В., 2006. Стратиграфия и палеогеография неоплейстоцена Центра и Северо-Запада Европейской России // Палинологические, климатостратиграфические и геоэкологические реконструкции. СПб: Недра. С. 85-121.
- Хабибуллин В.Ф., 2002. К истории формирования современной фауны пресмыкающихся Башкирии // Зоол. журн. Т. 81, № 3. С. 342-349.
- Чистяков А.А., Макарова Н.В., Макаров В.И., 2000. Четвертичная геология. Учебник. М.: ГЕОС. 303 с.
- Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24-8 тыс. л. н.), 2008 / Под ред. А.К. Марковой, Т. ван Кольфсхотена. М.: Товарищество научных изданий КМК. 556 с.
- Crochet P.-A., Chaline O., Surget-Groba Y., Debain C. and Cheylan M., 2004. Speciation in mountains: phylogeography and phylogeny of the rock lizards genus *Iberolacerta* (Reptilia: Lacertidae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 30. P. 860-866.
- Ferchaud A.-L., Ursenbacher S., Cheylan M., Luiselli L., Jelic D., Halpern B., Major A., Kotenko T., Keyan N., Behrooz R., Crnobrnja-Isailovic J., Tomovic L., Ghira I., Ioannidis Y., Arnal V., Montgelard C., 2012. Phylogeography of the *Vipera ursinii* complex (Viperidae): mitochondrial markers reveal an east-west disjunction in the Palaearctic region // Journal of Biogeography. V 39. P. 1836-1847.
- Gómez A., Lunt D.H., 2007. Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula // Phylogeography of Southern European Refugia. P. 155-188.
- Hewitt G.M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 58. P. 247-276.
- Hewitt G. M. Postglacial recolonization of European biota // Biol. J. Linn. Soc. 1999. Vol. 68. P. 87-112.
- Holman J.A., 1998. Pleistocene Amphibians and Reptiles in Britain and Europe. New York-Oxford: Oxford University Press. 254 p.
- Joger U., Fritz U., Guicking D., Kalyabina-Hauf S., Nagy Z.T., Wink M., 2007. Phylogeography of western Palaearctic reptiles – Spatial and temporal speciation patterns // Zoologischer Anzeiger. V. 246. P. 293-313.
- Nilson G., Andren C., 2001. The meadow and steppe vipers of Europe and Asia – the *Vipera (Acridofaga) ursinii* complex // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. V. 47, No 2-3. P. 87-267.
- Petit R. J., Vendramin G.G., 2007. Plant phylogeography based on organelle genes: an introduction // S. Weiss and N. Ferrand (eds.): Phylogeography of Southern European Refugia. Dordrecht: SpringerP. 23-97.
- Provan J., Bennett K.D., 2008. Phylogeographic insights into cryptic glacial refugia // Trends in Ecology and Evolution. V.23, No.10. P. 564-571.
- Randi E., 2007. Phylogeography of South European mammals // S. Weiss and N. Ferrand (eds.): Phylogeography of Southern European Refugia. Dordrecht: Springer. P. 101-126.
- Ratnikov V., Mebert K., 2011. Fossil remains of *Natrix tessellata* from the Late Cenozoic deposits of the East European Plain // Mertensiella. № 18. P. 337-342.
- Rekovets L.I., 1995. Periglacial micromammal faunas from the Late Pleistocene of Ukraine // Acta zool. cracov. V. 38, № 1. P. 129-138.
- Santos X., Roca J., Pleguezuelos J.M., Donaire D., Carranza S., 2008. Biogeography and evolution of the Smooth snake *Coronella austriaca* (Serpentes: Colubridae) in the Iberian Peninsula: evidence for Messinian refuges and Pleistocenic range expansions // Amphibia-Reptilia. V. 29. P. 35-47.
- Schmitt T., 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends // Frontiers in Zoology. V. 4, № 11. P. 1-13. doi:10.1186/1742-9994-4-11
- Tuniyev B.S., 1995. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian isthmus and its main xerophylous refugia // Russian Journal of Herpetology. Vol. 2, No. 2. P. 95-119.